

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XL, № 2

МАРТ—АПРЕЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО А К А Д Е М И И Н А У К С С С Р

МОСКВА

1 9 5 4

ЛЕНИНГРАД

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Главный редактор Д. А. Бирюков (Ленинград)

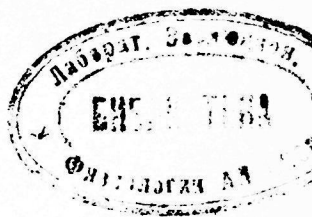
Зам. главного редактора Д. Г. Квасов (Ленинград)

Члены Редакционной коллегии:

С. Я. Арбузов (Ленинград), И. А. Булыгин (Минск),
Г. Е. Владимиров (Ленинград), А. А. Волохов (Москва),
В. Е. Делов (Ленинград), В. С. Русинов (Москва),
А. В. Соловьев (Ленинград)

Секретари редакции:

И. И. Голодов (Ленинград), Т. М. Турпаев (Москва)



СОВРЕМЕННЫЕ ЗАДАЧИ ФИЗИОЛОГИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

На современном этапе постепенного перехода от социализма к коммунизму всемерное увеличение выпуска предметов народного потребления, продуктов питания является насущной всенародной задачей. Историческое постановление сентябрьского Пленума ЦК КПСС является боевой программой создания в ближайшие два-три года избытка продуктов для населения и сырья для легкой и пищевой промышленности.

В докладе первого секретаря ЦК КПСС тов. Н. С. Хрущева поставлена исключительно важная задача, связанная с переходом к коммунизму: „...достичь такого уровня потребления продуктов питания, который исходит из научно обоснованных норм питания, требующихся для всестороннего, гармонического развития здорового человека“. Улучшение питания должно идти главным образом за счет увеличения производства продуктов животноводства. Самым неотложным делом поэтому является быстрый, крутой его подъем. В целях создания обилия мяса, молока, масла, яиц и других продуктов предусмотрено резкое увеличение поголовья скота и производства продуктов животноводства.

В разрешении поставленной задачи большая роль принадлежит сельскохозяйственной науке. „Нужно отметить,— говорит тов. Хрущев,— что советская наука внесла значительный вклад в дело подъема сельского хозяйства, тем не менее она все еще отстает от нужд и запросов производства. Некоторые институты и опытные станции недостаточно работают над актуальными вопросами повышения культуры земледелия и животноводства. В научных учреждениях недостаточно развернута критика и самокритика, отсутствуют творческие дискуссии и свободный обмен мнениями, нередко культивируется атмосфера подхалимства и угодничества вокруг отдельных ученых“.

В решениях сентябрьского Пленума ЦК КПСС намечены не только задачи, но и пути их разрешения. В свете этих решений мы и должны рассмотреть сейчас задачи физиологической науки в целом и в особенности физиологии сельскохозяйственных животных. Зоотехническая и ветеринарная науки не могут успешно развиваться в отрыве от павловского физиологического учения. Одной из основных причин отставания зоотехнической науки является не только отрыв ее от практики, но также и отрыв от физиологии, от павловского учения о высшей нервной деятельности.

Физиологии с.-х. животных принадлежит важнейшее место в борьбе за избылие животноводческих продуктов высокого качества. Этот раздел физиологии, являясь наукой о закономерностях, лежащих в основе повышения продуктивности крупного и мелкого рогатого скота, является теоретической основой животноводства. К сожалению, значение физиологии с.-х. животных долгое время недооценивалось. „Чистые“ физиологи считали ее второстепенной наукой, статьи по физиологии с.-х. животных неохотно печатались журналами. лабора-

торий по физиологии с.-х. животных было мало, и они не имели необходимых условий для успешной работы. Это положение усугублялось еще и тем, что разработка физиологии с.-х. животных проводилась в отрыве от практики животноводства. Однако за последние 20 лет в разработке отдельных вопросов физиологии с.-х. животных имеются значительные достижения. Особенно много сделано в области физиологии пищеварения (жвачных, свиней, лошадей). Сюда относятся исследования Н. Ф. Попова, Г. П. Зеленого, А. А. Кудрявцева, А. Д. Синешкокова, А. В. Квасницкого, Д. Я. Криницына и других исследователей. К сожалению, эти исследования были оторваны от практики кормления и от разработки других разделов физиологии, например обмена веществ. Значительная часть исследований была оторвана от изучения физиологии высшей нервной деятельности с.-х. животных. Разработка физиологии обмена веществ также проводилась в отрыве от физиологии высшей нервной деятельности, и только в последние десять лет, благодаря работам А. Д. Слонима, Р. П. Ольнянской и других сотрудников лабораторий акад. К. М. Быкова, разработка этого раздела физиологии поставлена на правильные павловские позиции. В настоящее время эти вопросы разрабатываются в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, в Уральском филиале АН СССР, Всесоюзном Институте животноводства (ВИЖ), Всесоюзном Институте экспериментальной ветеринарии (ВИЭВ) и других исследовательских учреждениях.

В последние годы имеются успехи в разработке физиологии лактации. Особенно подробно разрабатывалась физиология нервной регуляции моторной и секреторной деятельности молочной железы. Сюда относятся исследования Физиологического института им. А. А. Ухтомского Ленинградского университета (И. И. Грачев), Лаборатории физиологии с.-х. животных Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР (И. А. Барышников, В. Н. Борсук, Г. Н. Павлов, Г. Б. Тверской и др.), Харьковского зоотехнического института (В. Н. Никитин и сотрудники), Московского пушно-мехового института (Г. И. Азимов, М. Н. Лапинер), Карело-Финского филиала АН СССР (М. Г. Закс, Ю. М. Оленев) и др.

Значительные успехи имеются по физиологии размножения, причем последние 20 лет физиология размножения разрабатывается с позиций павловского учения о высшей нервной деятельности (В. К. Милованов и сотрудники). В Лаборатории физиологии с.-х. животных Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР положено начало разработке вопроса о влиянии материнского организма на свойства потомства у кроликов, кур и свиней в условиях гомотрансплантации яичников (И. А. Барышников, М. Г. Закс, Е. Ф. Павлов, Л. А. Чудновский).

Основным недостатком в разработке вопросов физиологии с.-х. животных является отставание исследований по физиологии их высшей нервной деятельности. Основной причиной этого отставания в некоторых отраслевых исследовательских институтах является всё еще недостаточное внедрение павловского учения. Только в последние годы (после объединенной сессии двух академий в 1950 г.) начинается систематическое изучение высшей нервной деятельности с.-х. животных (ВИЭВ, Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, ВИЖ и др.); однако размах этой работы отстает от запросов практики животноводства. Племенная работа в хозяйствах проводится без учета интерьерной оценки производителей, так как способы такой оценки еще не разработаны. Причиной отставания является также и слабая техническая оснащенность лабораторий или даже полное отсутствие соответствующей базы для экспериментальных исследований.

Совершенно недостаточно развернуты исследования по биохимии с.-х. животных, в частности по биохимии лактации. Биохимия должна

помочь физиологии в поисках способов повышения жирности молока. Только в тесной связи с биохимией физиология может подойти к правильному решению вопроса жиροобразования и жиροотложения при откорме животных.

Успешная разработка научных основ повышения продуктивности с.-х. животных должна обеспечить правильное разрешение зоотехнических задач: организации стойлового содержания скота, ускоренного воспроизводства стада, сохранения молодняка, качественного улучшения поголовья скота и повышения его продуктивности.

Таким образом, главным и решающим фактором в разработке всей проблемы в целом является глубокое изучение физиологии высшей нервной деятельности с.-х. животных в связи с их продуктивностью (молочной, мясной, шерстной и т. д.), конституцией, породистостью и индивидуальным развитием. Насущные проблемы стойлового содержания, рационального кормления, значительного количественного и качественного повышения продуктивности могут успешно разрешаться только на основе павловского учения о высшей нервной деятельности.

Для более успешной разработки физиологических основ повышения продуктивности выдвигаются следующие основные вопросы по изучению физиологии высшей нервной деятельности с.-х. животных:

1) применение метода условных рефлексов при выращивании с.-х. животных с целью тренировки и развития их специализированной продуктивности (молочной, мясной, сальной и т. п.) с использованием природных и искусственных факторов среды;

2) изучение влияния суточного ритма (стереотипа, определенного распорядка) на рост и развитие с.-х. животных в онтогенезе — отыскание оптимального суточного ритма (режима) для повышения продуктивности при стойловом содержании животных;

3) исследование типов нервной системы с.-х. животных в связи с их продуктивностью — молочной и мясной у крупного рогатого скота, сальной и мясной у свиней, яйценоскости и мясности у птиц (кур, уток, гусей и пр.).

Как первоочередная задача сюда относится разработка методик исследования высшей нервной деятельности с.-х. животных — методик, пригодных для применения в производственных условиях.

В теснейшей связи с разработкой физиологии высшей нервной деятельности с.-х. животных должны стоять исследования:

а) по физиологии воспроизводительной функции, направленные на ускорение размножения с.-х. животных путем как повышения плодovitости, так и ликвидации бесплодия скота (в постановлении сентябрьского Пленума ЦК КПСС прямо указано на то, что колхозы недополучают значительного количества молодняка вследствие яловости маточного поголовья; в большинстве случаев яловость вполне устранима, необходимо лишь больше считаться с физиологией воспроизводительной функции; к сожалению, физиологи мало занимались этими вопросами и мало пропагандировали имеющиеся в этой области достижения);

б) по физиологии питания с.-х. животных разных уровней продуктивности, направленные на обеспечение получения как высокого качества и количества продукции, так и здорового потомства скота;

в) по экологической физиологии и акклиматизации с.-х. животных;

г) по экспериментальной патологии и терапии с.-х. животных;

д) по изучению влияния ионизирующей радиации на продуктивность с.-х. животных;

е) по изучению природы влияния материнского организма на свой-

ства потомства (физиологические механизмы наследования приобретенных свойств).

Таким образом, в ответ на историческое решение сентябрьского Пленума ЦК КПСС физиологи выдвигают большую программу исследований по физиологии с.-х. животных. Для более быстрого и более успешного выполнения намеченной программы полезно создать специальный институт физиологии с.-х. животных; однако в данный момент это не реально, так как нет подготовленных кадров. Выполнение намеченной программы возможно и при наличии существующих институтов, если объединить их усилия. В разработке данной проблемы активное участие принимает Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР (в его составе имеются: Лаборатория физиологии с.-х. животных, Лаборатория физиологии низших животных, Лаборатория экологической физиологии и Научно-опытная станция по изучению физиологии с.-х. животных). Необходимо объединить и координировать усилия многих научно-исследовательских учреждений, работающих в области физиологии с.-х. животных. Сюда относятся: 1) Всесоюзный Институт животноводства, 2) Всесоюзный Институт экспериментальной ветеринарии, 3) Всесоюзный Институт кормления, 4) Всесоюзный Институт коневодства, 5) Полтавский научно-исследовательский институт свиноводства, 6) Московская ветеринарная академия, 7) Московская сельскохозяйственная академия им. Тимирязева, 8) институты биологии и институты животноводства академий наук союзных республик и филиалов Академии Наук СССР.

Необходимо создать специальный журнал по физиологии с.-х. животных, так как публикация научных статей по этому разделу физиологии в других журналах затрудняется вследствие их перегрузки и недостаточного объема.

Необходимым условием успешной разработки физиологических основ повышения продуктивности с.-х. животных является также связь и сотрудничество лабораторий по физиологии с.-х. животных с совхозами и колхозами. Так, например, изучение опыта доярки Лецко из совхоза „Суоярви“, проведенное совместно с сотрудниками Карело-Финского филиала АН СССР, не только подтвердило, что горячие обмывания вымени повышают жирность молока, но позволило использовать этот способ для изучения деятельности молочной железы. Изучение сезонности отелов в разных молочных хозяйствах Вологодской области привело В. А. Скворцова (Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР) к установлению весьма важного факта — наличия в зеленых растениях веществ, стимулирующих воспроизводительную функцию с.-х. животных. Своевременная уборка и правильное хранение сена окажут положительное влияние на воспроизводство стада. Сейчас на Научно-опытной станции в Колтушах проводится проверка опыта двухпромежуточного распорядка работы на скотном дворе, обеспечивающего нормальный труд доярок. При таком распорядке рабочий день доярок делится на два периода по 4 часа каждый, вместо прежнего добления на более мелкие части. Предварительные данные говорят о том, что при новом распорядке на скотном дворе продуктивность коров не снижается.

Глубокая теоретическая разработка практических задач — вот истинный путь физиологии с.-х. животных. Изучая способы повышения жирности молока, мы проникаем и в механизмы молокообразования. Изучая различные приемы и способы доения, мы в то же время проникаем в природу секреторного процесса в молочной железе.

Как известно, объединенная сессия 1950 г. Академии Наук СССР и Академии медицинских наук СССР отметила слабое проникновение идей И. П. Павлова в ветеринарию и животноводство. Со времени

этой сессии прошло 3 $\frac{1}{2}$ года, и приходится признать, что павловское учение о высшей нервной деятельности все еще слабо внедряется как в ветеринарную, так и зоотехническую практику. Необходимо более широко поставить печатную и устную пропаганду павловского физиологического учения как теоретической основы животноводства. Надо срочно создать доходчивые брошюры о значении павловского учения для животноводства. Каждый зоотехник и ветеринарный врач должен быть активным пропагандистом и проводником павловского учения в животноводческую практику.

Два года тому назад в Ленинградском отделении Всесоюзного Общества физиологов была создана Секция физиологии с.-х. животных. За это время Секция провела работу по объединению всех работников, связанных с физиологией с.-х. животных. В октябре обсуждался специально вопрос о задачах секции в свете решений сентябрьского Пленума ЦК КПСС. К сожалению, Правление Всесоюзного Общества физиологов не обязало Секцию физиологии Московского Общества физиологов, биохимиков и фармакологов провести аналогичную работу.

Успешное выполнение решений сентябрьского Пленума ЦК КПСС в области животноводства является кровным делом физиологов. Приложим все силы для глубокой теоретической разработки важнейших проблем животноводства, творческого содружества с практиками животноводства и пропаганды физиологических знаний среди работников животноводства.

И. Барышников

ВОПРОСЫ ЛЕКАРСТВЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ПОВРЕЖДЕННУЮ НЕРВНУЮ СИСТЕМУ¹

Н. В. Лазарев и М. А. Розин

Кафедра фармакологии Военно-морской медицинской академии

Поступило 26 V 1953

Отечественная медицина, базируясь на достижениях физиологического учения И. П. Павлова, успешно разрешает вопросы лекарственной терапии ряда заболеваний нервной системы. Однако, несмотря на достигнутые успехи, значительное число заболеваний нервной системы и особенно те из них, которые в течение долгого времени назывались „органическими“, до последнего времени представлялось весьма безнадежным объектом для терапевтического вмешательства. При этих заболеваниях, в результате повреждающего нервную систему воздействия, имеет место гибель некоторой части нервной ткани. Как же осуществляется лечебный эффект при этих заболеваниях?

Как известно, при органических повреждениях нервной системы развиваются вторичные ее изменения (воспаление, отек, дистрофия). Эти изменения возникают и при повреждениях других тканей и органов. Исходом этих явлений может быть некроз новых участков нервной ткани.

Поэтому при повреждениях нервной системы механической травмой, ядом или нейроинфекцией очень важная терапевтическая задача заключается не только в противодействии, там, где это возможно, самому повреждающему фактору, но и в борьбе с его „спутниками“ (воспалением, отеком, дистрофией), ведущими к развитию вторичной альтерации.

Вполне естественно, что фармакологи должны заниматься изысканием противовоспалительных, противоотечных и антидистрофических средств. Однако эти большие возможности фармакологического вмешательства в течение болезни еще очень мало использованы. Существуют и другие пути терапевтического вмешательства при этих заболеваниях.

Ряд работ отечественных авторов, выполненных главным образом во время Великой Отечественной войны (Н. И. Гращенков, Г. Н. Сорохтин, Л. Б. Перельман, Н. П. Аносов и др.), с несомненностью показал, что применением прозерина и эзерина можно достигнуть значительного ускорения и увеличения объема восстановления функций после повреждения нервной системы в результате механической травмы,

¹ Часть приведенных в статье материалов была сообщена в докладе Н. В. Лазарева на пленарном заседании Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова, посвященном 17-й годовщине со дня смерти И. П. Павлова 27 февраля 1953 г.

а также при некоторых других „органических“ заболеваниях нервной системы.

Неоднократно эффект действия прозерина и эзерина наблюдался в такой стадии заболевания, когда этот эффект уже нельзя было объяснить воздействием препаратов на воспалительные и иные процессы, развившиеся в связи с повреждением, так как давность заболевания исчислялась годами (Гращенко, 1948; Сорохтин и Минут-Сорохтина, 1946, и др.). Позже аналогичные наблюдения были сделаны в ряде клиник с новым оригинальным советским препаратом — дибазолом (Лазарев и Розин, 1951; Розин, 1951). Данные клинических наблюдений показывают, что терапевтическое действие прозерина, эзерина и дибазола имеет существенные черты сходства. Так, например, наиболее эффективны эти вещества в восстановительном периоде заболеваний; определенный эффект имеет место и при использовании их в периоде остаточных явлений; наименее эффективны препараты в раннем, остром периоде заболеваний. Однако, наряду с чертами сходства, выявлены и различия в лечебном действии этих препаратов, позволяющие думать о возможности дифференцированного их применения, так, например: прозерин, по всей вероятности, наиболее эффективен при поражениях головного мозга; дибазол, напротив, более эффективен при поражениях „нижних этажей“ нервной системы и, в первую очередь, при поражении периферического двигательного нерва; эзерин, можно думать, по эффекту своего действия занимает промежуточное место между двумя названными препаратами.

Описанные результаты действия прозерина, эзерина и дибазола представляют большой интерес. В связи с этим вполне естественна попытка их объяснения. Ценные указания в этом отношении имеются у И. П. Павлова. Так, И. П. Павловым было показано, что при ограниченных повреждениях больших полушарий в коре развиваются более или менее разлитые и стойкие функциональные нарушения. Позднее, касаясь этого вопроса по другому поводу, И. П. Павлов (1934) специально отметил ошибочность размежевания понятий „органическое“ и „функциональное“ расстройство. „Я не предполагаю, — говорил он, — резкой разницы между функциональным и органическим“. Попытки терапевтического вмешательства в протекание „органических“ заболеваний нервной системы с целью воздействия на „функциональное“ звено процесса выразились в применении лечебного медикаментозного сна при этих заболеваниях.

Нет сомнения в том, что действие прозерина, эзерина и дибазола, проявляющееся в поздние периоды „органических“ заболеваний нервной системы, также направлено на „функциональное“ звено процесса.

Каков же механизм действия этих терапевтических средств? Руководящую нить для исследований в этом направлении дают следующие соображения И. П. Павлова (1927): „При научном изучении жизненных явлений есть несколько плоскостей, на которых можно вести это изучение. Можно иметь в виду непрременную физико-химическую основу жизненных явлений и методами физики и химии анализировать элементарное жизненное явление. Дальше, считаясь, как с фактом, с эволюцией живого вещества, можно стараться свести деятельность сложных конструкций живого вещества на свойства элементарных его форм. Наконец, охватывая деятельность сложных конструкций во всем их действительном объеме, можно отыскивать строгие правила этой деятельности во всех ее моментах и вариациях“.

Исходя из этого указания И. П. Павлова, мы первоначально исследовали общие черты действия различных фармакологических средств

а следовательно и механизмы действия лекарств, мы поставили перед собой задачу выяснить, что имеется общего в действии прозерина, эзерина и дибазола на основные физиологические процессы, происходящие в нервной системе, в особенности на процесс торможения.

Беленький (1951) наложением артериального зажима Дифенбаха на участок нервно-мышечного препарата лягушки (механическое сдавливание) вызывал нарушение проводимости этого участка. Погружение поврежденного участка нерва в раствор дибазола 1:10 000 000 вызывало восстановление проводимости, обычно исчезающее при переносе нерва в изотонический раствор поваренной соли (рис. 1). В какой-то мере сходные результаты в опытах с эзеринем (на таком же объекте, но в других методических условиях) наблюдали Минут-Сорохтина и Сорохтин (1948).

Известно (Перельман, Раева и Ставицкая, 1949), что прозерин препятствует развитию у лягушек сеченовского торможения. Опыты Зубкова (1940), поставленные с другой целью и в особых методических условиях, дали основание думать, что и эзерин обладает таким же действием. Беленький (1951) показал, что дибазол также препятствует развитию сеченовского торможения (рис. 2).

Розин (1951) сопоставил силу лечебного действия прозерина, эзерина, дибазола, а также стрихнина при травматическом повреждении седалищного нерва у белых мышей в восстановительном периоде заболевания с действием тех же веществ и в таких же дозах на сеченовское торможение. Оказалось, что все исследованные вещества в той или иной степени проявляли лечебное действие, причем наиболее сильным в этом отношении оказался дибазол. В некоторых случаях выявилась определенная количественная зависимость между силой терапевтического действия этих веществ (в частности, между влиянием их на скорость восстановления дистальных мышц поврежденной конечности) и их влиянием на сеченовское торможение (рис. 3).

В опытах на лягушках Розин (1951) вызывал нарушение рефлекторной деятельности животных двухминутным пропусканием переменного электрического тока, при напряжении 60—70 вольт, через одну из задних

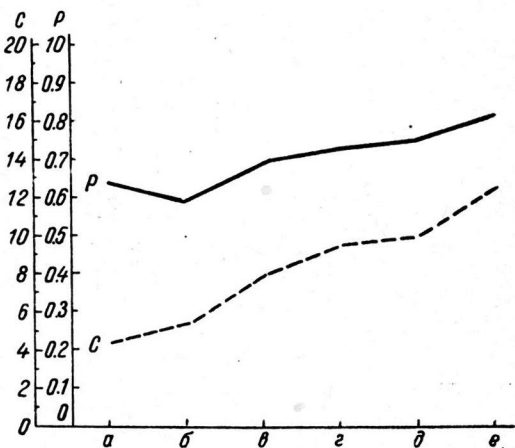


Рис. 3. Сопоставление лечебной активности дибазола, прозерина, эзерина и стрихнина при травматическом повреждении седалищного нерва у белых мышей с действием этих же веществ на сеченовское торможение у лягушек (по М. А. Розину). Повреждение седалищного нерва вызывалось наложением на 2 мин. зажима Дифенбаха на обнаженный седалищный нерв мыши, находившейся под эфирным наркозом.

По оси ординат: P — коэффициент лечебной активности [$K = \frac{L_3 - L_2}{L_1 - L_2}$, где L_1 — расстояние между пальцами задней конечности (в мм) до операции, L_2 — на следующий день после операции; L_3 — среднее расстояние на 17—20-й день после операции]; C — число лягушек (из 20), у которых не развилось сеченовское торможение через 30 мин. после введения раствора вещества. По оси абсцисс: а — изотонический раствор поваренной соли 0.1 мг/10 г, б — прозерин 0.025 мг/кг, в — стрихнин 0.05 мг/кг, г — прозерин 0.05 мг/кг, д — эзерин 0.05 мг/кг, е — дибазол 10 мг/кг. Сплошная линия — коэффициент лечебной активности; прерывистая линия — показатели действия веществ на сеченовское торможение.

конечностей. При этом наблюдалось угнетение рефлексов не только на поврежденной конечности, но и на симметричной, неповрежденной. Специальными опытами было показано, что в центрах рефлекторной деятельности у этих лягушек возникает стойкое торможение. Дибазол, вводившийся через 3 суток после повреждения, вызывал временное восстановление рефлекторной деятельности неповрежденной конечности, „снимая“ признаки торможения рефлекторных центров (исчезали уравнительные и парадоксальные реакции, удерживавшиеся в течение всего экспериментально вызванного заболевания). Сходные результаты были получены в опытах, в которых применялись прозерин и эзерин (Розин, 1952).

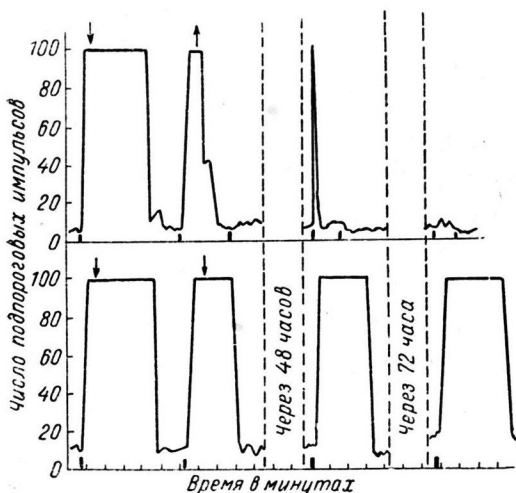


Рис. 4. Действие дибазола на кроликов, у которых нанесением сильного раздражения вызвано угнетение суммации подпороговых импульсов (по С. М. Вишнякову).

Вверху результаты опыта, в котором был применен дибазол; внизу — результаты контрольного опыта. По оси ординат — число подпороговых импульсов, необходимых для получения сгибательного рефлекса; по оси абсцисс — время в мин. Вертикальные черточки — моменты нанесения сильного болевого раздражения на симметричную конечность. Стрелки вниз — момент внутривенного введения изотонического раствора поваренной соли; стрелка вверх — момент внутривенного введения раствора дибазола в дозе 10 мг/кг.

оказалось влияние дибазола на тормозный процесс в наблюдениях Бельского, при изучении им влияния этого средства на условнорефлекторный пищевой лейкоцитоз у человека. Бромиды, практически не влияя на „нормальный“ условнорефлекторный лейкоцитоз, резко снимали условнорефлекторную лейкоцитарную реакцию, усилившуюся под влиянием дибазола.

Таким образом, весьма разнообразные опыты показывают, что дибазол, прозерин и эзерин имеют непосредственное отношение к тормозному процессу. Повидимому, при „органических“ заболеваниях нервной системы, наряду с необратимо погибшими нервными клетками и проводниками, существуют длительно „бездействующие“ нервные образования, находящиеся в состоянии стойкого, патологически инертного торможения. Это предположение, вытекающее из основных представлений И. П. Павлова и Н. Е. Введенского о тормозном процессе, в той или иной форме уже высказывалось в печати (Березина, 1947; Розин, 1951; Уфлянд, 1952). Вероятно, общим свойством для всех средств, применяемых для восстановительной терапии заболеваний нервной си-

стем, являются парадоксальные реакции, удерживавшиеся в течение всего экспериментально вызванного заболевания). Сходные результаты были получены в опытах, в которых применялись прозерин и эзерин (Розин, 1952).

Вишняков изучал влияние дибазола на центральное торможение, вызывавшееся у кроликов сильным болевым раздражением (электрическим током). Оно выражалось в резком и продолжительном ослаблении суммации импульсов при вызывании сгибательного рефлекса симметричной задней конечности подпороговыми электрическими раздражениями. Оказалось, что дибазол, вводившийся внутривенно на высоте этого торможения, „снимал“ его, уменьшая число импульсов, нужных для рефлекторных реакций, примерно до исходного уровня. Даже через 3 суток после введения дибазола у кроликов не удавалось получить отчетливого угнетения суммации импульсов (рис. 4).

Весьма демонстративным

стемы, является их способность „снимать“ это торможение и тем самым восстанавливать временно нарушенную функцию.

Такое представление о механизме лечебного действия средств восстановительной терапии не исключает сонную терапию и не противоречит ее принципам, а лишь дополняет ее как дальнейший, более поздний этап терапевтического вмешательства.

Это заключение имеет двоякое значение: во-первых, дибазол и действующие подобно ему вещества могут оказаться новыми ценными агентами в физиологических исследованиях; во-вторых, зная, что средства, действующие подобно дибазолу на тормозный процесс, оказываются пригодными для восстановительной терапии при повреждениях нервной системы, можно воспользоваться этим для изыскания новых лекарственных средств. Теперь это уже не только предположение: А. Е. Углов и С. М. Вишняков, испытывая влияние некоторой новой группы химических соединений на сеченовское и другие виды торможения, показали, что вещества, оказавшиеся в таких опытах активными, действительно обладают терапевтическим действием при экспериментально вызванных повреждениях периферического двигательного нерва.

ЛИТЕРАТУРА

- Березина М. П., 7-й Всесоюз. съезд физиолог., биохим. и фармаколог., Доклады, М., 24, 1947.
- Гращенко Н. И. Межнейронные аппараты связи — синапсы и их роль в физиологии и патологии. Минск, 1948.
- Зубков А. А., Усп. совр. биолог., 12, № 2, 350, 1940.
- Лазарев Н. В. и М. А. Розин, Сов. медиц., № 4, 24, 1951.
- Минут-Сорохтина О. П. и Г. Н. Сорохтин, Бюлл. exper. биол. и мед., 26, № 1, 30, 1948.
- Павлов И. П. (1927), Полн. собр. соч., № 4, 394, М.—Л., 1951; (1934) Павловские среды, 2, 600, М.—Л., 1949.
- Перельман Л. Б., Н. В. Раева и Р. А. Ставицкая, сб. „Неврология военного времени“, 2, 193, М., 1949.
- Розин М. А. Лекарственные средства для восстановительной терапии заболеваний нервной системы. Л., 1951.
- Сорохтин Г. и О. Минут-Сорохтина. Эзерин в лечении органических заболеваний нервной системы. Дальгиз, 1946.
- Уфлянд Ю. М., Научная сессия, посвящ. 100-летию со дня рожд. Н. Е. Введенского, Тезисы докладов, Л., 1952.

О РАЗЛИЧНЫХ СТЕПЕНЯХ ГИПНОТИЧЕСКОГО ТОРМОЖЕНИЯ И МЕТОДИКЕ ИХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ¹

А. Б. Горбачевич

Клиника нервных болезней Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова

Поступило 24 XII 1952

Начинающий врач при лечении целого ряда заболеваний методом гипнотического внушения сразу же сталкивается с отсутствием более или менее удовлетворительной классификации различных степеней гипнотического состояния, ввиду отсутствия объективной их оценки.

Экспериментальные работы по анализу переходных состояний от бодрствования ко сну у человека (Иванов-Смоленский, 1933; Красногорский, 1939; Майоров, 1948, 1950) показали значительные колебания экстенсивности и интенсивности тормозного процесса в условиях гипнотического состояния, зависевшие как от методов гипнотизации, так и от особенностей гипнотизируемых. Из большого числа работ, посвященных физиологическому анализу гипнотических состояний, особый интерес представляют исследования высшей нервной деятельности у больных в условиях гипнотического состояния с применением методики Иванова-Смоленского (Пэн и Джагорова, 1936, и др.).

Эта методика дала возможность авторам коснуться важного вопроса о взаимодействии различных словесных раздражителей, исходящих от гипнотизирующего, с таковыми от постороннего лица во время гипнотического сна. Так, было отмечено, что в условиях гипнотического состояния имеется такая стадия гипноза при которой раздражители, относящиеся к первой сигнальной системе действительности, во всех случаях приводят к появлению тех или иных рефлекторных ответов. В то же время словесные раздражители, если они исходят от постороннего лица, не вызывают у загипнотизированного рефлекторных реакций. Словесные же раздражители, исходящие от лица гипнотизирующего, находятся как бы в „особых условиях“ и при их применении условные рефлексы сохраняются.

Мы полагаем, что определить степень гипнотического торможения можно только путем изучения характера ответной реакции на словесный раздражитель, исходящий от постороннего, а не от гипнотизирующего лица (словесно-кинестетическая методика), так как раздражитель, идущий от постороннего лица, падает на заторможенные участки коры, в то время как раздражитель, исходящий от гипнотизирующего, действует на бодрствующий, так называемый „сторожевой пункт“ коры больших полушарий (И. П. Павлов). В ряде случаев нам удалось получить у загипнотизированного новый „сторожевой пункт“ на постороннее лицо. При этом реакции загипнотизированного в ответ на словесный раздражитель со стороны постороннего лица позволили нам обосновать следующую методику определения степеней гипнотического торможения.

Постороннее лицо (не проводившее до этого никогда гипнотических сеансов с больным) предлагает больному, находящемуся в гипнотическом сне, ответить на вопрос: „Как Вы себя чувствуете?“ и выпол-

¹ Доложено в 1952 г. на заседании Ленинградского Общества невропатологов и психиатров.

нить определенное задание, например поднять руку. При отсутствии положительной реакции больному предлагается негативный словесный раздражитель: „Не отвечайте, как Вы себя чувствуете.“, „Не поднимайте руку.“. Если и в этом случае не наблюдается положительной реакции, то делается попытка получить новый „сторожевой пункт“ с помощью словесно-кинестетической методики, т. е. с помощью подкрепления словесного приказа поднятием руки или другим пассивным движением больного. По своей физиологической сущности эта методика заключается в использовании положительных и отрицательных словесных раздражителей, направленных на заторможенные участки коры больших полушарий головного мозга.

Характер ответных реакций при этом, как будет показано ниже, зависит от глубины торможения (обусловленной числом проведенных сеансов гипноза, характером внушения, дачей снотворных и т. д.) в окружности „сторожевого пункта“ коры больших полушарий. Если описанный прием применяется к испытуемому во время первых сеансов, то, как правило, на положительный раздражитель, исходящий от постороннего лица, отсутствует словесный ответ испытуемого, но адекватная двигательная реакция появляется. Однако через 4—8 сеансов на этот же раздражитель наблюдается отсутствие двигательной реакции. Если при этом посторонним лицом делается попытка подкрепить свой словесный приказ поднятием руки загипнотизированного, то довольно часто встречается негативная реакция в форме мышечного сопротивления. С углублением гипнотического торможения эти явления негативизма исчезают. В этой стадии гипноза применением словесно-кинестетической методики удается получить новый „сторожевой пункт“.

Особый интерес для физиологического анализа представляют явления „двухфазного негативизма“, которые часто наблюдались во время первых сеансов гипноза. Проявление двухфазного негативизма заключалось в следующем. После применения словесных раздражителей в сочетании с кинестетическим подкреплением, у испытуемых Ш—вой, С—вой, Т—вой не удавалось получить адекватной двигательной реакции в ответ на посторонний словесный раздражитель. При этом у испытуемых устанавливалось активное мышечное сопротивление в каждом случае, когда посторонний словесный раздражитель подкреплялся соответствующим пассивным движением.

Этот характер мышечного сопротивления мы расценили как проявление негативизма в ответ на посторонний словесный раздражитель. При этом мы решили проверить, насколько могут быть выявлены в этом случае первая и вторая фазы негативизма, описанные И. П. Павловым.

В нашем случае первой или отрицательной фазой негативизма было отсутствие двигательной реакции на положительный словесный раздражитель („Поднимите руку“); положительной или второй фазой негативизма явилась двигательная реакция испытуемых (поднятие руки) в ответ на отрицательный словесный раздражитель („Не поднимайте руки“).

Каждый раз, когда постороннее лицо предлагало поднять руку или сделать какое-либо другое движение, со стороны загипнотизированного не обнаруживалось положительной реакции, а при попытке осуществить заданное движение пассивным поднятием руки ощущалось мышечное сопротивление. Когда же постороннее лицо своим предложением запрещало осуществление определенной двигательной реакции, через некоторое время загипнотизированный выполнял именно это движение.

Выяснив наличие отрицательной и положительной фаз негативизма в области двигательного анализатора, мы решили проследить, в какой мере эти явления негативизма наблюдаются и со стороны вегетативных

реакций. Из применяемых физиологических методов регистрации мы остановились на записи электрокардиограммы и дыхания.

С учетом физической работы, выполнявшейся когда-то нашими испытуемыми, им во время гипнотического сна делалось соответствующее внушение, например: „Стирайте!“ или „Плытите!“. Данные как электрокардиографии, так и пневмографии показали, что в ответ на подобное внушение гипнотизирующего врача у испытуемых наблюдалась обычная адекватная реакция, соответствующая физической нагрузке (углубление дыхания, учащение сердечного ритма). У этих же испытуемых внушение со стороны постороннего лица вызывало неадекватную негативную реакцию (ослабление дыхания и замедление сердечного ритма). Эти явления негативизма были аналогичны описанным выше реакциям негативизма, наблюдавшимся со стороны двигательного анализатора (первая, или отрицательная, фаза негативизма). Вторая, или положительная, фаза негативизма устанавливалась при отрицательном словесном раздражителе, исходившем от постороннего лица („Не стирайте!“, „Не плывите!“). Она проявлялась в учащении ритма сердечных сокращений и углублении дыхания. Здесь же следует подчеркнуть значительную сложность и динамичность фазовых явлений у человека, благодаря наличию у него второй сигнальной системы действительности. Эта сложность выражалась в том, что явления второй фазы негативизма наблюдались не только при отрицательных словесных раздражителях, но и при словесных раздражителях, сходных по смыслу с отрицательным словесным раздражителем.

Выяснив таким образом, что явления двухфазного негативизма распространяются не только на область двигательного анализатора, но и на вегетативные („непроизвольные“) реакции, мы поставили перед собой задачу исследовать, распространяются ли явления двухфазного негативизма и на взаимоотношения между словесным раздражителем, исходящим от постороннего лица, и ответной реакцией испытуемого.

На вопрос, заданный посторонним лицом („Как Вы себя чувствуете?“), испытуемый, находившийся в гипнотическом состоянии, не давал ответа. Если же предварительно применялся отрицательный словесный раздражитель, смысл которого заключался в запрещении (задерживании) словесного ответа: „Не отвечайте мне на мой вопрос «как Вы себя чувствуете!»“, — то наблюдался положительный ответ больного — „Хорошо“.

Важным явилось выяснение влияния словесных раздражителей, исходящих от постороннего лица, на внушение гипнотизирующего. Была обнаружена прямая возможность влияния этого лица на „сторожевой пункт“. Так, достаточно было постороннему лицу сказать испытуемому: „Слушайте голос врача, который Вас загипнотизировал, и выполняйте все его приказания“, чтобы на голос гипнотизирующего положительная реакция не появилась. Однако такое состояние продолжалось лишь в течение короткого промежутка времени.

Универсальность влияния негативных словесных раздражителей, исходящих от постороннего лица, в случаях „двухфазного негативизма“ была доказана и тем, что на его внушение: „Не просыпайтесь“, „Не можете проснуться“ и т. п., имело место пробуждение испытуемого. Проследив за действием отрицательных словесных раздражителей и выяснив их эффективное действие, которое можно было объяснить только как явление ультрапарадоксальной фазы, мы попытались внушением вызвать отсутствие этих отношений, ибо все же можно было предположить, что эти явления негативизма были следствием косвенного внушения. Однако наши попытки внушением снять явления двухфазного негативизма на словесный раздражитель, исходивший от постороннего лица, в этих случаях не увенчались успехом. Несмотря на многократное

как прямое, так и косвенное внушение (относительно выполнения или невыполнения каких-либо действий на приказание постороннего лица), описанные выше явления так называемого двухфазного негативизма у этих испытуемых сохранялись стойко.

Приводим протокол наблюдений.

Испытуемая Ш—ва, 40 лет. Диагноз — вегетоневроз. Жалобы на постоянные головные боли, повышенную раздражительность, частые приливы крови к лицу. При обследовании симптомов органического поражения нервной системы нет, обращает внимание оживление глубоких рефлексов, выраженный стойкий разлитой дермографизм, игра вазомоторов лица, неустойчивость пульса и кровяного давления, лабильность эмоциональной сферы. Систематически проводится гипнотерапия.

12 IV 1951, 16.00 час., 10-й гипнотический сеанс. Больная засыпает, покачивая согнутой правой рукой в такт с дыханием. Через 6 движений рука опускается и больная спит. Во время сеанса внушения гипнотизирующего реализуются быстро и точно (как словесные ответы, так и двигательная реакция адекватны). Проверка степени гипнотического торможения: постороннее лицо (врач К.) спрашивает больную, как она себя чувствует; ответа нет. Он же просит поднять руку и пытается подкрепить свою просьбу пассивным поднятием руки, но не может в связи с наличием выраженного мышечного сопротивления.

В ответ на негативный словесный раздражитель врача К.: „Не поднимайте руку“, больная поднимает руку. На предложение: „Не отвечайте мне, как вы себя чувствуете“, следует ответ больной: „Хорошо“. После фразы врача: „Не просыпайтесь“, больная просыпается. Полная амнезия. На вопросы окружающих: „Почему Вы делаете во время гипнотического сна все наоборот?“, больная отвечает, что ничего не помнит.

17 ч. 30 мин., повторный гипнотический сеанс. Несколько раз повторяется внушение гипнотизирующим: „Вы хорошо слышите голос врача К. и выполняете все его приказания“. Врач К. просит больную поднять правую руку; больная поднимает ее, но на приказание врача К. опустить руку не опускает, на негативный словесный раздражитель: „Не опускайте“ опускает, т. е. вновь развиваются явления двухфазного негативизма.

15 II 1952, 35-й гипнотический сеанс. Явления двухфазного негативизма во время гипнотического сна держатся. В 18.00 час. перед гипнотическим сеансом дан пентабарбитал 0.2. Во время гипнотического сна в 18 ч. 30 мин. на словесный раздражитель постороннего лица, как положительный, так и отрицательный, обнаруживаются явления мышечного сопротивления. Положительной реакции, т. е. второй фазы негативизма, не обнаруживается.

Таким образом, в течение первых сеансов у многих испытуемых наблюдались явления двухфазного негативизма, но они отличались нестойкостью и с учащением сеансов переходили в явления так называемого однофазного негативизма, а позднее — в „тормозную стадию“, стадию более глубокого торможения. Если в случаях двухфазного негативизма мы наблюдали негативную реакцию только на положительный словесный раздражитель, исходивший от постороннего лица („Поднимите руку“), а на негативный получали положительную реакцию, то в случаях „однофазного негативизма“ мышечная ригидность (активное сопротивление) появлялась как в ответ на положительный, так и в ответ на отрицательный словесный раздражитель. Характерно, что до применения словесного раздражителя наблюдалось понижение мышечного тонуса, и руку испытуемого легко было поднять и придать ей любое положение.

Выше отмечалось, что как двухфазный, так и однофазный негативизм переходил в более глубокую стадию торможения, когда при кинестетическом подкреплении мышечная реакция в ответ на применение постороннего словесного раздражителя не имела места.

Таким образом, уже из этих наблюдений можно было предположить, что различные мышечные и словесные реакции загипнотизированного в ответ на посторонние словесные раздражители зависят от глубины гипнотического торможения. Это наше предположение подтвердилось наблюдениями над больными, которым до гипнотического сеанса давались различные медикаментозные средства, усиливающие тормозные или

раздражительные процессы. Оказалось, что у больных с явлениями двухфазного негативизма после дачи бромидов наблюдались явления однофазного негативизма, а при значительной дозе снотворных — тормозная стадия. При этом, как правило, в ответ на словесный раздражитель гипнотизирующего сохранялись адекватные реакции.

У лиц с явлениями однофазного негативизма дача перед гипнотическим сеансом снотворных приводила к развитию тормозной стадии гипнотического сна, характеризовавшейся отсутствием какой-либо реакции как на положительный, так и на отрицательный посторонний словесный раздражитель. У больных с выраженной „тормозной“ стадией гипнотического сна предварительная дача кофеина или фенамина перед проведением гипнотического сеанса вела к развитию менее глубокого торможения с явлениями негативизма.

Полученные нами данные позволяют предложить для обсуждения рабочую классификацию различных стадий гипнотического состояния (см. таблицу).

Характеристика стадий гипнотического торможения. (Определение с помощью словесных раздражителей, исходящих от постороннего лица)

Стадии гипнотического торможения	Словесная ответная реакция	Двигательная реакция	Кинэстетическое подкрепление	Примечание
1-я стадия генерализации двигательных реакций.	--(+)	+	Отсутствие мышечного напряжения, положительная двигательная реакция.	Положительная словесная реакция наблюдается после ряда двигательных реакций в ответ на словесный раздражитель, исходящий от постороннего лица (растормаживание).
2-я стадия негативизма: а) двухфазный	-(+)	≡-(+)	Выраженное мышечное сопротивление на положительный словесный раздражитель и отсутствие мышечного сопротивления на негативный словесный раздражитель.	Положительная словесная и двигательная реакции наблюдаются в ответ на „негативный“ словесный раздражитель.
б) однофазный	-(+)	-(+)	Выраженное мышечное сопротивление как на положительный, так и негативный словесный раздражитель.	Положительная словесная и двигательная реакции только после внушения гипнотизирующего („передача рапорта“).
3-я стадия тормозная.	-(+)	-(+)	Гипотония. После ряда сочетаний словесного раздражителя с пассивным движением — положительная реакция.	Положительные реакции только после „вступления в контакт“ словесно-кинэстетическим методом или „передачей рапорта“.

Первая стадия (генерализация двигательных реакций) — отсутствие словесной ответной реакции на положительный раздражитель исходящий от постороннего лица („Как Вы себя чувствуете?“) и сохранение

адекватных двигательных реакций; легкое дремотное состояние без какой-либо амнезии и без каталептических явлений во время гипнотического сна.

Вторая стадия — стадия негативизма, причем здесь следует различать явления двухфазного негативизма и стадию более глубокого сна — однофазный негативизм.

Третья — более глубокая стадия, так называемая „тормозная“ — характеризуется отсутствием какой-либо реакции как на положительный, так и на отрицательный словесные раздражители, исходящие от постороннего лица.

В большинстве наших наблюдений, как правило, первые 3 стадии были короткими и наблюдались в первые сеансы. Затем с учащением сеансов, выработкой „сторожевого пункта“ и углублением тормозного состояния в коре больших полушарий гипнотические стадии переходили в тормозную фазу, оставаясь иногда на промежуточных, переходных стадиях. Характерно, что если происходило быстрое установление тормозной фазы, то довольно быстро, в течение одного сеанса (от 10 до 30 сочетаний), можно было образовать новый „сторожевой пункт“ в коре больших полушарий с помощью словесно-кинестетической методики. Наилучший терапевтический эффект наблюдался при тормозной фазе.

Различные степени гипнотического сна, определяемые с помощью постороннего словесного раздражителя, могут быть поняты только на основе физиологического учения И. П. Павлова. Анализируя две фазы негативизма, И. П. Павлов указывал, что положительный раздражитель, который падает на положительный пункт иннервации коры, находящейся в тормозном состоянии, оказывается запредельным и вместо возбуждения усиливает тормозный процесс в данном положительном иннервационном пункте. Соответственно усилению тормозного процесса в данном пункте растормаживается отрицательный пункт иннервации (противодействие), что приводит к первой отрицательной фазе негативизма. Когда же действует отрицательный раздражитель, то по такому же закону индукции он индуцирует положительный пункт иннервации, приводя к положительному эффекту.

В наших наблюдениях, касающихся „двухфазного негативизма“ во время гипнотического сна человека, эти отношения могут выявиться только в ответ на словесный раздражитель, исходящий от постороннего лица, так как эти раздражения падают на участки заторможенной коры. В результате воздействия гипнотизирующего на возбужденный очаг („сторожевой пункт“), у испытуемого соответственно наблюдаются словесные, двигательные и вегетативные реакции. Словесный же раздражитель, исходящий от постороннего лица, падает на заторможенную часть коры (главным образом, повидимому, на заторможенные связи второй сигнальной системы) и, оказываясь запредельным, усиливает торможение соответствующего „положительного пункта“ в коре, растормаживая те или иные словесные, двигательные и вегетативные (задерживающие) „отрицательные пункты“. Это соответствует отрицательной, или первой, фазе негативизма. Вторая фаза, или положительная, зависит от положительной индукции от отрицательного пункта коры, на который действует отрицательный словесный раздражитель. Углубление торможения ведет к тому, что вторая, или положительная, фаза негативизма не вызывается в силу того, что положительная индукция, исходящая от „отрицательного пункта“ иннервации, является недостаточной, чтобы растормозить „положительный пункт“.

Во время так называемой тормозной стадии, отсутствие какой-либо реакции на словесный раздражитель, исходящий от постороннего лица,

указывает на более глубокую степень процесса торможения. В этой стадии возможна выработка нового „сторожевого пункта“ с помощью словесно-кинэстетической методики. Кинэстетические импульсы, попадающие в кору в сочетании со словесным раздражителем, растормаживают определенный участок коры, который реагирует в дальнейшем уже только на словесный раздражитель.

ВЫВОДЫ

1. Методика словесных раздражителей, исходящих от постороннего лица, в сочетании с кинэстетическими подкреплениями позволяет определить степень гипнотического торможения в коре больших полушарий.

2. Анализ фазовых явлений с помощью словесных раздражителей, исходящих от постороннего лица, позволяет глубже представить физиологические и патофизиологические механизмы гипнотического сна человека.

3. Наибольшая степень торможения в коре больших полушарий во время гипнотического сна характеризуется отсутствием какой-либо реакции на словесный раздражитель, исходящий от постороннего лица, и возможностью образования нового „сторожевого“ пункта в коре с помощью словесно-кинэстетической методики.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов-Смоленский А. Г. Основные проблемы патофизиологии в. н. д. Медгиз, 1933.
- Красногорский Н. И. Развитие учения о физиологической деятельности мозга у детей. Медгиз, 1939.
- Майоров Ф. П., Физиолог. журн. СССР, 34, 421, 1948; 36, 649, 1950.
- Платонов К. И. Гипноз и внушение. Укриздат, 1925.
- Пэн Р. М. и М. А. Джагарова, Арх. биол. наук, 42, в. 1—2, 77, 1936.

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ УСЛОВНОГО КОЖНО-ГАЛЬВАНИЧЕСКОГО РЕФЛЕКСА У ЧЕЛОВЕКА

В. С. Мерлин

Казанский Государственный университет

Поступило 14 VI 1952

В настоящей статье представляются для обсуждения способы образования условной кожно-гальванической реакции и характеризуются ее некоторые особенности. Впервые эту реакцию широко использовал при изучении условнорефлекторной деятельности Мясищев (1929, 1939), который в одной из своих работ осветил довольно детально физические и физиологические условия ее возникновения.

Своеобразие безусловной кожно-гальванической реакции по сравнению со слюнной, отмечавшееся многими исследователями, заключается в том, что она менее специфична. Одинаковая или почти одинаковая интенсивность кожно-гальванической реакции может быть вызвана различными раздражителями. При этом исследователи в особенности подчеркивают роль ориентировочных реакций (работы из лаборатории Гершуни). Благодаря этому выработка кожно-гальванического условного рефлекса (в дальнейшем: к.-г. р.) затрудняется. Так, на образование условного рефлекса в данном случае оказывает влияние целый ряд других подкреплений, не находящихся под контролем экспериментатора.

Среди разнообразных раздражителей, на которые откликается кожно-гальваническая реакция, совершенно не исследована роль двигательноречевых раздражителей. Основные задачи данной работы и заключаются в том, чтобы выяснить: 1) как сказывается неспецифичность кожно-гальванической реакции на физиологическом исследовании основных закономерностей условнорефлекторной деятельности; 2) какую роль при этом играет двигательноречевое подкрепление?

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Для правильной оценки приводимых ниже фактических данных нужно иметь в виду следующее: 1) мы пользовались экзосоматическим током; 2) регистрация производилась визуально и в условных пространственных единицах (отклонение луча в мм); 3) наблюдения проводились при отсутствии звукоизоляции. Экспериментатор был отгорожен от испытуемого лишь фанерным щитом.

Электроды применялись жидкостные — насыщенный раствор $ZnSO_4$, в который погружались цинковые пластинки. Контакт электродов с телом устанавливался через животную перепонку и замшевую прокладку. Один электрод помещался на тыльной, а другой на ладонной стороне кисти.

Сначала приводятся данные, полученные по методике совпадающих раздражителей.

Условный раздражитель в данном случае давался за 1 сек. до безусловного раздражителя и прекращался одновременно с ним. Безусловным раздражителем служил электрический переменный ток из городской сети, пониженный трансформатором и реостатом. Величина электрокожного подкрепления была немного выше пороговой величины, необходимой для защитной двигательной реакции. До выработки условных рефлексов производилось угашение реакции, возникавшей в ответ на изолированное применение того или иного раздражителя.

Образование условного к.-г. р. при электрокожном подкреплении может происходить с различной скоростью.

По данным нашей лаборатории, скорость образования к.-г. р. колеблется от 6—7 до 60—70 сочетаний. Чаще всего положительный условный к.-г. р. образуется через 15—20 сочетаний. Как правило, условный к.-г. р. образуется раньше, чем условный защитный двигательный рефлекс. В более редких случаях они образуются одновременно. В исключительных случаях защитный двигательный условный рефлекс образуется раньше.

Таким образом, при выработке условного к.-г. р. возбуждение более подожно. Благодаря этому данная реакция представляет некоторые преимущества по сравнению с двигательной реакцией при изучении высшей нервной деятельности человека. Прочность условного к.-г. р. достигает 6—8 проявлений (при сплошном угашении). Прочность его всегда значительно больше, чем прочность защитного двигательного условного рефлекса.

В качестве отрицательных моментов нужно указать на крайнее непостоянство величины безусловной реакции. Так, довольно часто можно наблюдать непостоянство угашения.

Пользуясь кожно-гальванической методикой, мы смогли получить все виды внутреннего торможения. Так, был получен условный тормоз. Как обычно наблюдается при выработке всех видов внутреннего торможения, условный тормоз развивается постепенно и волнообразно, то увеличиваясь, то уменьшаясь. При этом имеют место резкие колебания величины условного тормоза, что указывает на его малую устойчивость.

Дифференцировка точно так же развивается волнообразно. Дифференцировочное торможение очень значительно, однако оно редко не достигает нуля. Иногда можно наблюдать, что дифференцируемый раздражитель дает большую реакцию, чем положительный. Если достигается ясно выраженная дифференцировка, то она часто оказывается неустойчивой. Дифференцировка при условном к.-г. р. образуется значительно быстрее, чем при защитном двигательном условном рефлексе.

Наконец, последний вид внутреннего торможения, который мы наблюдали, — это запаздывание. Приводим протокол исследования от 3 XI 1951.

Запаздывание выражено очень заметно, оно наблюдается только для к.-г. р., но не для двигательного защитного условного рефлекса.

Внешнее торможение по данной методике удается получить крайне редко. В большинстве случаев применение экстрараздражителя дает вначале не уменьшение, а увеличение реакции и лишь постепенно развивается торможение по типу условного.

К какому общему выводу можно прийти на основании приведенных фактов?

Методика получения условного к.-г. р. позволяет обнаружить почти все общие условнорефлекторные закономерности. Однако при этом проявляются некоторые своеобразные особенности, обычно не наблю-

Протокол 3 XI 1951
(Экспериментатор Л. К. Калитина)

Предварительно выработано запаздывание на 15 и 45 сек. Отставление в данном опыте 60 сек. Начало опыта 20 ч. 35 м., конец опыта 21 ч. 20 м. К.-г. р. после угашения равен +4—4 (плюс и минус при обозначении к.-г. р. указывают на движение луча в противоположные стороны)

№№ п/п	Время	Раздражитель	Подкрепление	Величина к.-г. р.		
				0—30 сек.	30—45 сек.	45—60 сек.
1	56 м. 15 с.	Звонок	+	+15 —15	+15 —15	+110 —90
2	58 м. 40 с.	Звонок	+	+10 — 5	+15 —10	+110 —60
3	00 м. 10 с.	Звонок	+	+ 5 — 5	+20 —15	+100 —80
4	02 м. 40 с.	Звонок	+	+4	+25 —15	+100 —70
5	05 м. 25 с.	Звонок	+	0	+30 —10	+ 90 —75
6	07 м. 30 с.	Звонок	+	0	+30 —15	+ 90 —80
7	10 м. 15 с.	Звонок	+	0	+30 —20	+ 90 —80
8	13 м. 00 с.	Звонок	+	0	+30 —20	+ 95 —80
9	14 м. 40 с.	Звонок	—	0	+30 —20	+ 90 —80
10	16 м. 10 с.	Звонок	—	0	+20 — 5	+ 60 —30

даемые в условиях методики пищевых слюнных рефлексов. Особенности эти следующие. Прежде всего, имеется нарушение закона силы, что связано с непостоянством величины безусловной реакции и с тем, что условная реакция оказывается больше безусловной. Затем дифференцируемый раздражитель часто вызывает большую реакцию, чем положительный. Кроме того, отчетливо выступает неустойчивость различных видов внутреннего торможения (угашения и дифференцировки) и с трудом получается внешнее торможение. Чем можно объяснить все эти явления?

Они могут быть объяснены при допущении наличия второго скрытого, не контролируемого экспериментатором подкрепления.

Нужно отметить, что если, пользуясь электрокожным подкреплением, мы могли демонстрировать основные явления в. н. д., то, видимо, потому, что электрокожное подкрепление значительно сильнее, чем это второе подкрепление.

Возникает вопрос: что это за второе подкрепление?

Обычно считают, что наиболее соответствующим кожно-гальванической реакции является ориентировочное подкрепление (Чистович, 1949; Гершуни, 1949; Алексева и Арапова, 1949; Князева, 1949; Мусьяшкова, 1951). Против этого в наших условиях говорит то, что перед опытом ориентировочный рефлекс мы угасали. К тому же мы производили опыты без всякой звукоизоляции. Получение условной реакции в такой обстановке само по себе говорит об угашении ориентировочной условной реакции. Поэтому допущенное нами второе подкрепление вероятнее всего представляет собой слабое кинестетическое речевое подкрепление, неслышимые „произносительные“ движения.

Чтобы проверить это предположение, мы усилили кинестетическое подкрепление, т. е. попросили испытуемого называть раздражители вслух.

Сравним реакцию на раздражители, сопровождаемые их названием, с реакцией на раздражители, не сопровождаемые их названием (см. про-

токолы от 13 IV 1952 и от 11 V 1952). При этом во всех случаях электрокожное подкрепление отсутствовало.

Протокол 13 IV 1952

Испытуемый Ш.

№ раздражителя	Время	Раздражитель	Величина к.-г. р.
----------------	-------	--------------	-------------------

Испытуемый называет каждый раздражитель

1	20 м. 45 с.	Свет ₁	+10
2	21 м. 45 с.	Свет ₂	+5 —5
3	22 м. 45 с.	Тон ₁	— 5
4	23 м. 45 с.	Тон ₅	—15
5	25 м. 00 с.	Свет ₁	—15
6	26 м. 00 с.	Свет ₂	— 8
7	27 м. 00 с.	Тон ₁	—15
8	28 м. 00 с.	Тон ₅	—25
9	29 м. 00 с.	Свет ₁	+5 —20
10	30 м. 00 с.	Свет ₂	—35
11	31 м. 00 с.	Тон ₁	—30
12	32 м. 00 с.	Тон ₅	—30

Испытуемый не называет раздражителей

13	33 м. 00 с.	Свет ₁	+3 —3
14	34 м. 00 с.	Свет ₂	—2 +5
15	35 м. 00 с.	Тон ₁	—8 +5
16	36 м. 00 с.	Тон ₅	+5 —5

Протокол 11 V 1952

Испытуемый Ш.

Начало 11 ч. 50 м.

№ раздражителя	Время	Раздражитель	Величина к.-г. р.	Примечание
----------------	-------	--------------	-------------------	------------

Испытуемый не называет раздражителей

21	51 м. 30 с.	Свет ₁	+25
22	52 м. 00 с.	Свет ₂	0
23	52 м. 30 с.	Тон ₁	+10
24	53 м. 00 с.	Тон ₇	+25

В предшествующем исследовании на эти раздражители был выработан стереотип.

$\Phi_{он} = +15 -20$

Испытуемый называет каждый раздражитель

25	54 м. 15 с.	Свет ₁	+50
26	55 м. 15 с.	Свет ₂	+90
27	56 м. 15 с.	Тон ₁	+110
28	57 м. 15 с.	Тон ₇	+145
29	58 м. 15 с.	Свет ₁	+95
30	59 м. 15 с.	Свет ₂	+80
31	00 м. 15 с.	Тон ₁	+105
32	01 м. 15 с.	Тон ₇	+135

Из приведенных протоколов видно, что к.-г. р. быстро угасает, когда раздражители не сопровождаются словесным подкреплением. Если же испытуемый называет раздражители, величина реакции резко повышается.

Другим подтверждением сделанного предположения являются наши исследования с применением в качестве условного раздражителя слова, произносимого испытуемым. В этих опытах испытуемый произносил слово, которое подкреплялось током. В результате воспитывался условный к.-г. р. на это слово. При этом условный рефлекс оказывался практически неугасимым даже тогда, когда испытуемого предупреждали заранее, что тока не будет (Мерлин, 1953). Все это свидетельствует о том, что при определенных условиях к.-г. р. на произнесенное испытуемым слово становится доминантным.

Таким образом мы приходим к выводу, что в образовании условного к.-г. р. на безусловном электрокожном подкреплении весьма заметную роль играет слабое кинестетическое речевое подкрепление. Отсюда вытекает, что адекватная методика условного к.-г. р. будет найдена тогда, когда мы найдем средство контроля кинестетических речевых раздражителей.

Чтобы это сделать, нужно соединить электрокожное раздражение со слабым кинестетическим подкреплением. Необходимо сделать так, чтобы кинестетическое речевое подкрепление было обусловлено электрокожным. По инструкции испытуемый, ощутив ток и услышав приказ „Пишите!“, должен отдернуть руку от электродов и записать, какой силы был ток — „сильный“ или „слабый“. Когда испытуемый собирается написать, какой ток он ощутил, он мысленно про себя его называет. Таким образом, практически одновременно и в органической связи друг с другом мы применяем три подкрепления — безусловное электрокожное, внешнее речевое (приказ экспериментатора) и речевое кинестетическое. Применение этого принципа возможно только при методике совпадающих раздражителей. При методике отставленных условных раздражителей испытуемый во время изолированного действия условного раздражителя может про себя произносить что-либо, не предусмотренное инструкцией, и тем самым подкреплять условный раздражитель.

Правда, и при методике совпадающих раздражителей мы не можем полностью исключить кинестетическое речевое подкрепление. Но в этом последнем случае кинестетическое речевое подкрепление будет значительно слабее, чем тогда, когда речевые реакции испытуемого регулируются поставленной перед ним задачей и совпадают во времени с безусловным подкреплением.

Какие результаты дает такая методика? Приводим протокол исследования от 24 IV 1952 с электрокожным и речевым подкреплением: „Пишите!“.

Как видно из протокола, в этом случае условный рефлекс на сильный раздражитель интенсивнее, чем на слабый. Дифференцировка вырабатывается быстро. При этом отсутствуют парадоксальные отношения между величиной реакции на дифференцируемый и положительный раздражители. Дифференцировка оказывается устойчивой и в пределах одного опыта и при повторной проверке. Пользуясь той же методикой, мы получили прочное и устойчивое угасание.

Особый интерес представляют опыты по этой методике с внешним торможением. При обычной методике, как упоминалось выше, экстрараздражитель вызывает не торможение, а усиление реакции. Такое же усиление реакции при первом применении экстрараздражителя наблюдали Короткин (1947) и Пэн в лаборатории Иванова-Смоленского.

Протокол 24 IV 1952
(Экспериментатор В. С. Мерлин)
Испытуемый С — ов

Величина электрокожного подкрепления 27 вольт. [К.-г. р. после гашения равна нулю.

№ раздражителя	Время	Раздражитель	Подкрепление	Величина к.-г. р.	Двигательная реакция
1	12 м. 00 с.	Свет сильный	+	- 5 + 8	+
2	13 м. 00 с.	Свет слабый	+	- 8 +14	+
3	14 м. 00 с.	Тон низкий	+	-12 +10	+
4	15 м. 00 с.	Тон высокий	-	- 6	-
5	16 м. 00 с.	Свет сильный	+	- 2 + 7	+
6	17 м. 00 с.	Свет слабый	+	- 6 + 6	+
7	18 м. 00 с.	Тон низкий	+	-10 + 5	+
8	19 м. 00 с.	Тон высокий	-	- 0.5	-
9	20 м. 00 с.	Свет сильный	+	-12	+
10	21 м. 00 с.	Свет слабый	+	- 3 + 7	+
11	22 м. 00 с.	Тон низкий	-	- 7	-
12	23 м. 00 с.	Тон высокий	-	- 0.5	-
13	24 м. 00 с.	Свет сильный	-	- 5	-
14	25 м. 00 с.	Свет слабый	-	- 2	-
15	26 м. 00 с.	Тон низкий	-	- 6	-
16	27 м. 00 с.	Тон высокий	-	0	-

Объясняется это явление вероятнее всего ориентировочной реакцией, которую вызывает новый экстренный раздражитель. Между тем, при описанной только что методике экстрараздражитель, как правило, вызывает торможение (см. протокол). Полагаем, что это объясняется тем, что сильный речевой раздражитель, вызванный приказом экспериментатора „Пишите!“, является доминантным. Благодаря инерции доминанты он тормозит последующую ориентировочную реакцию на экстрараздражитель.

Протокол 20 III 1952
(Экспериментатор В. М. Савиных)

Электрокожное плюс речевое подкрепление („Пишите!“). Величина электрокожного подкрепления 30 вольт

№	Время	Раздражитель	Подкрепление	Величина к.-г. р.	Двигательная реакция
1	9 ч. 55 м.	Звонок	+	+15	+
2	56 м. 30 с.	Звонок	+	-10 + 5	+
3	58 м. 30 с.	Звонок	+	+12 - 3	+
4	59 м. 30 с.	Звонок	+	+13 - 3	+
5	10 ч. 00 м.	Звонок	+	+15 - 5	+
6	2 м.	Звонок	+	+ 9 - 8	+
7	3 м. 30 с.	Звонок	+	+15 - 8	+
8	4 м. 30 с.	Звонок	-	+10 - 5	+
9	5 м. 30 с.	Звонок + стук	-	- 2	+
10	7 м. 30 с.	Звонок	+	+10 -15	+
11	8 м. 30 с.	Звонок	+	+15	+
12	11 м. 30 с.	Звонок	-	+13 - 5	-
13	13 м.	Звонок	-	+10 - 5	-
14	15 м. 30 с.	Звонок + стук	-	0	-
15	16 м. 40 с.	Звонок	+	+ 8 - 3	+
16	17 м. 50 с.	Звонок	+	+10 - 2	+
17	19 м. 30 с.	Звонок	+	-15 + 8	+
18	20 м. 30 с.	Звонок	-	-12 + 3	-
19	22 м.	Звонок + стук	-	0	-

Доминирующий характер речевого раздражителя — очень важное и существенное условие, позволяющее при данной методике ослабить или уничтожить действие других подкреплений.

Таким образом мы приходим к общему выводу, что наиболее адекватной методикой условного к.-г. р. при изучении высшей нервной деятельности человека является методика, основанная на применении комплексного подкрепления: безусловного и кинэстетически-речевого. Следует, однако, сказать, что и данная методика не устраняет одного существенного недостатка к.-г. р., а именно — наличия меняющегося фона. Нужно отметить, что переменный „фон“ не является специфическим только для кожно-гальванической реакции. Он имеется и в классической слюнной методике.

ВЫВОДЫ

1. Пользуясь методикой выработки условного к.-г. р. при электрокожном подкреплении, можно получить: а) положительные условные рефлексы на зрительные и слуховые раздражители, б) дифференцировку, в) условный тормоз, г) запаздывающий условный рефлекс.

2. Эти явления, как правило, раньше регистрируются методикой кожно-гальванической реакции, а уже затем двигательльно-оборонительной методикой. Это говорит о большой лабильности нервных процессов, участвующих в условной к.-г. р.

3. При пользовании только электрокожным подкреплением (совпадающим или отставленным) все виды внутреннего торможения неустойчивы, нарушается соответствие между силой реакции и силой раздражителя, а экстрараздражители вызывают усиление реакции.

4. Если к электрокожному подкреплению присоединить речевую реакцию испытуемого (произнесение названия раздражителя и письмо), то этих особенностей условного к.-г. р. не наблюдается. Условный рефлекс делается устойчивым и соответствующим основным закономерностям высшей нервной деятельности, как они установлены в классической методике пищевых слюнных рефлексов. Следует допустить, что при выработке условного к.-г. р. только на электрокожном подкреплении, в качестве скрытого, необнаруживаемого подкрепления, нарушающего внутреннее и внешнее торможение и искажающего „закон силы“ реакций, участвует нерегулируемый или слабо регулируемый кинэстетически-речевой раздражитель (речь про себя испытуемого).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев М. А. и А. А. Арапова, Тр. Физиолог. инст. им. И. П. Павлова, 4, 25, 1949.
 Быков К. М. Кора больших полушарий и внутренние органы. Медгиз, М., 1947.
 Гершуни Г. В., Физиолог. журн. СССР, 35, 541, 1949.
 Князева А. А., Тр. Физиолог. инст. им. И. П. Павлова, 4, 31, 1949.
 Короткин И. И., ДАН СССР, 57, 529, 1947.
 Мерлин В. С., Уч. зап. Казанск. Гос. унив., 113, в. 3, 1953.
 Мусьяшкова С. С., Физиолог. журн. СССР, 37, 718, 1951.
 Мясищев В. Н., сб. „Новое в рефлексологии“, 3, 233, Л., 1929; Тр. Инст. мозга им. В. М. Бехтерева, 9, 135; 11, 125, 1939.
 Чистович Л. А., Изв. АН СССР, сер. биолог., № 5, 570, 1949.

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОВЕЦ¹

Л. Г. Павлик

Кафедра физиологии Троицкого Государственного ветеринарного института

Поступило 16 VI 1953

Высшая нервная деятельность (в дальнейшем: в. н. д.) сельскохозяйственных животных до самого последнего времени систематически почти не изучалась, несмотря на то, что у большинства их была показана возможность выработки слюнных условных рефлексов.

Мы имеем в виду работы Тихомирова и Фомина (1935) на козах, Медякова (1936) на свиньях, Кудрявцева и Анурова на овцах и козах (цит. по: Попов и Кудрявцева, 1937), Ф. С. Павлова (1938) на телятах, Фомина (1941) на телятах. Нагаев, а затем Соколова (цит. по: Серебряков, 1949) провели опыты по изучению условных половых рефлексов у быков и баранов. Арский (1949), Г. В. Васильев (1949), Монаков и Волков (1951), Павленко (1952) изучали в. н. д. лошадей.

Учитывая важность изучения в. н. д. сельскохозяйственных животных, мы посвятили настоящее исследование изучению условнорефлекторной деятельности овец. Во время оформления нами этой работы в печати появилась статья Доманова (1952) с некоторыми данными по в. н. д. овец.

Опыты проводились нами с 1948 г.; у овец вырабатывались как положительные, так и отрицательные условные рефлексы на звуковые и световые раздражители, проводилось угашение и восстановление условных рефлексов, изучалась подвижность нервных процессов.

МЕТОДИКА

Опыты проводились в специальной изолированной камере. Под опытом находились: 2 барана, 1 валух, 2 овцы и 2 ярки. Порода овец — жирнохвостые и местные курдючные. Возраст — от 20 дней до 2 лет.

Безусловным раздражителем служил индукционный ток напряжением 6 вольт. Электроды укреплялись на выстриженном участке кожи с медиальной стороны пясти левой передней конечности животного. Условным раздражителем служил метроном (M_{60}), красный и зеленый экраны (свет к цветным экранам подавался от городской сети). Двигательная реакция регистрировалась на закопченной ленте кимографа. Для этого на ноге, раздражавшейся током, в области пясти прикреп-

¹ Предварительное сообщение о результатах работы сделано на научной конференции Троицкого ветеринарного института в 1950 г.

лялся ремешок, соединенный с регистрирующим рычагом через систему блоков.

Выработка условного оборонительного рефлекса проводилась следующим образом: изолированное действие метронома продолжалось 5—10 сек., после чего оно подкреплялось индукционным током на кожу левой передней конечности.

После образования прочного рефлекса на M_{60} , вырабатывалась дифференцировка на M_{120} (изолированное действие M_{120} не сопровождалось применением индукционного тока).

Аналогичным образом вырабатывались условные рефлексы и на цветные раздражители. Расстояние между катушками равнялось в среднем 5—6 см.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Условные рефлексы овец на звуковые раздражители. Опыты проводились на 6 овцах. В качестве условного раздражителя для валуха и ярки № 2 применялся M_{60} , а для других животных M_{120} .

Первые условнорефлекторные реакции у овец появились после 6—17 сочетаний (у валуха после 39—40 сочетаний). Условный рефлекс становился постоянным после 11—31 сочетаний (у валуха после 77 сочетаний).

Выработку дифференцировки у экспериментальных животных мы обычно начинали после 78—188 сочетаний условного раздражителя с безусловным, а у валуха после 396 сочетаний. При этом в ходе опытов были отмечены следующие особенности: 1) дифференцировка у всех животных образовалась, однако не у всех животных она была стойкой (это видно из данных табл. 1); 2) у валуха и барана № 2 в начале опытов по выработке дифференцировки исчезла положительная условнорефлекторная реакция на условный раздражитель (метроном); при этом у барана № 2 имело место сильное двигательное возбуждение (бил рогами по стойлу станка). Постепенно (к 6-му опытному дню) двигательное возбуждение у барана № 2 ослабло.

Таблица 1

Подопытные животные	Общее число применений дифференцировочного раздражителя	На каком сочетании отмечена первая дифференцировка	Общее число абсолютных дифференцировок
Баран № 1	107	На 29-м	17
Баран № 2	150	„ 13-м	26
Валух	161	„ 37-м	66
Овца № 1	93	„ 27-м	9
Ярка № 1	110	„ 64-м	3
Ярка № 2	75	„ 25-м	13

У других животных выработка дифференцировки шла без описанных выше особенностей.

Условные рефлексы овец на цветные раздражители. Опыты проводились на 5 овцах. В качестве условного раздражителя

применялся красный цвет, дифференцировка к нему вырабатывалась на зеленый цвет.

Опыты показали, что условные рефлексы на цветные раздражители образуются легко. Первые условнорефлекторные реакции у овец на красный цвет появились на 3—15-м сочетании. Условный рефлекс стал прочным после 20—78 сочетаний. Через 130—279 сочетаний после укрепления условного рефлекса мы приступили к выработке дифференцировки (табл. 2).

В ходе наших опытов по образованию дифференцировки мы отметили своеобразные особенности у некоторых подопытных животных. Так, например, у овцы № 2 в начале опытов выработанный условный рефлекс на красный цвет исчез, для его восстановления потребовалось 29 сочетаний, но и после этого условный рефлекс на красный цвет оставался непрочным. Интересно отметить, что при этом зеленый цвет вызывал положительную условнорефлекторную реакцию. У барана № 2 при выработке дифференцировки в начале опытов мы отмечали такое же двигательное возбуждение, как и при выработке дифференцировки на звуковой раздражитель. У ярки № 1 дифференцировка вырабатывалась, как обычно, и была четкой, однако в некоторых случаях имела место положительная реакция на зеленый цвет.

Таблица 2

Подопытные животные	Общее число применений дифференцировочного раздражителя	На каком сочетании отмечена первая отчетливая дифференцировка	Общее число абсолютных дифференцировок
Овца № 2	340	На 153-м	72
Баран № 2	374	„ 164-м	75
Ярка № 1	115	„ 88-м	6

Необходимо отметить, что у всех животных, находившихся под опытом, условные раздражители в начале их действия вызывали, в большинстве случаев, обобщенную двигательную реакцию — переступание задними конечностями, движение корпуса назад и вперед. Кроме того, перед появлением условнорефлекторной реакции, наблюдалось поднятие сначала правой, а затем левой передней конечности.

Переделка условных рефлексов. Опыты проводились на двух овцах. Цель опыта — выяснение подвижности нервных процессов в коре головного мозга. Эти опыты осуществлялись путем переделки сигнального значения условных раздражителей.

Проведенные опыты показали сравнительно быструю возможность переделки дифференцировочного раздражителя в положительный и наоборот.

У барана № 2 дифференцировочный раздражитель был переделан в положительный после 24-го сочетания M_{120} с током. Первые признаки переделки сигнального значения условного раздражителя появились уже после 37 применений изолированного действия M_{60} . При применении цветных раздражителей у барана № 2 дифференцировочный раздражитель (зеленый цвет) был переделан в положительный раздражитель

после 2 подкреплений. Однако переделка как в первом, так и во втором случае не была абсолютно прочной.

У овцы № 2 переделка сигнального значения условного раздражения проходила с трудом. Так, первые признаки переделки сигнального значения красного цвета мы отметили только после 59 применений его изолированного действия; при этом положительную реакцию на красный цвет без подкрепления мы наблюдали 85 раз. Легко шла переделка дифференцировочного раздражителя: уже после 3 сочетаний зеленого цвета с током мы наблюдали положительную реакцию на данный раздражитель. Из 240 применений зеленого цвета отрицательная реакция наблюдалась всего 1 раз.

Наши данные по переделке условных рефлексов показывают, что овцы обладают сравнительно хорошей подвижностью нервных процессов.

Опыты по угашению условных рефлексов и их восстановлению. Угашению подвергались условные рефлексы на цветные и звуковые раздражители. Опыты велись на 3 овцах. У 2 ярок проводили угашение условного рефлекса на метроном, у ярки № 1 и у овцы № 2 на цветной раздражитель.

В результате проведенных опытов были получены следующие данные: условный рефлекс на красный цвет у овцы № 2 угас после 80 применений этого раздражителя без подкрепления (восстановился рефлекс после 5 подкреплений). У ярки № 1 условный рефлекс на M_{80} угас после 43 применений (восстановился с 3-го подкрепления). На красный цвет рефлекс угас после 31-го применения (восстановился рефлекс после 13 подкреплений). У ярки № 2 условный рефлекс на M_{120} угас после 25 применений (восстановился рефлекс со 2-го сочетания).

Таким образом, экспериментальный материал убеждает нас в том, что угашение условных рефлексов у овец идет трудно, а восстановление легко.

Устойчивость условных рефлексов. После выработки и укрепления условных рефлексов мы делали перерывы в работе с овцами продолжительностью от 15 дней до $2\frac{1}{2}$ —11 мес. При этом условные рефлексы у всех овец сохранялись.

ВЫВОДЫ

1. Условные рефлексы у овец образуются легко и сохраняются длительное время.

2. Условнорефлекторная реакция проявляется чаще в смешанной форме, т. е. вначале условные раздражители вызывают обобщенную двигательную реакцию или сгибание противоположной передней конечности, затем уже проявляется специализированная условнорефлекторная реакция.

3. Условные рефлексы у валуха вырабатываются медленнее, чем у нормальных овец.

4. Условные рефлексы можно вырабатывать у овец раннего возраста (в наших опытах 20-дневного); при этом ход образования условных рефлексов не отличается у них от такового у взрослых овец.

5. Угашение условных рефлексов идет медленно, а восстановление быстро.

6. Овцы способны к дифференцированию цветов — зеленого и красного, но дифференцировка у них недостаточно прочна.

7. Переделка сигнального значения раздражителей у овец происходит легко.

8. У различных представителей этого вида животных процесс образования условных рефлексов и выработка дифференцировки проходят не одинаково, что позволяет предполагать наличие различных типов нервной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Арский Х. Т., Доклады VII Всесоюзн. съезд физиолог., биохим. и фармаколог., 1947; Тр. Харьковск. ветеринарн. инст., 20, 64, 1949.
- Васильев Г. В., Физиолог. журн. СССР, 35, № 5, 525, 1949.
- Доманов И. И., Тр. Ульяновск. с.-х. инст., 2, 63, 1952.
- Кудрявцев А. А. и С. Н. Ануров, цит. по: Н. А. Попов и А. А. Кудрявцев. Руководство по кормлению и обмену веществ с.-х. животных. Сельхозгиз, 1937.
- Медяков Ф. С., Сб. Троицкого ветеринарно-зоотехн. инст., в. 2, 105, 1936.
- Монаков И. Д. и Д. А. Волков, Коневодство, № 4, 26, 1951; № 6, 16, 1951.
- Нагаев В. Д. и Л. М. Соколова, цит. по: П. Н. Серебряков, Сов. зоотехн., № 6, 17, 1949.
- Павлов Ф. С., Физиолог. журн. СССР, 25, 495, 1938; 27, 86, 1939.
- Тихомиров Н. Г. и Д. А. Фомин, Тр. Новочеркасск. ветеринарно-зоотехн. инст. им. Первой конной армии, в. 3, 73, 1935.
- Д. А. Фомин, Физиолог. журн. СССР, 30, 524, 1941.

О РАЗВИТИИ ТОРМОЖЕНИЯ В СПИННОМ МОЗГУ ПОСЛЕ ЕГО ПОЛОВИННОЙ ПЕРЕРЕЗКИ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ РАЗНЫХ ОТДЕЛОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА

В. А. Черкес

Институт физиологии Академии Наук УССР, Киев

Поступило 2 V 1952

В предыдущей работе (Черкес, 1952) было показано, что тормозной процесс в спинном мозгу может развиваться при слабом раздражении разных отделов головного мозга. При этом торможение не охватывало всего спинного мозга, ибо угнетение одного двигательного рефлекса задних конечностей сопровождалось усилением другого или других двигательных рефлексов. Было установлено также, что развившееся в спинном мозгу торможение характеризуется в общем одинаковыми признаками, независимо от того, с какого раздражаемого отдела головного мозга оно было вызвано.

Тогда же возник вопрос о том, каким образом осуществляется развитие тормозного процесса в спинном мозгу в условиях слабого раздражения того или иного отдела головного мозга.

Передача процесса возбуждения с головного мозга на спинной представляется таким образом, что импульсы от того или иного раздражаемого отдела головного мозга направляются по нисходящим нервным путям вниз и через коллатерали вызывают возбуждение нейронов передних и боковых рогов спинного мозга. С развитием тормозного процесса при тех же условиях дело обстоит сложнее. Здесь могут быть разные представления. Мегоун и Рейнс (Magoun a. Rhines, 1946) высказали предположение о наличии нисходящих тормозящих путей, которые проходят по передним столбам спинного мозга. К подобному выводу авторы пришли на основании того факта, что после повреждения передних столбов характер центрального торможения, обусловленный раздражением ствола головного мозга, значительно нарушался.

Важно отметить, что еще в 1864 г. И. М. Сеченов на основании опытов с поперечной перерезкой спинного мозга у лягушек также пришел к выводу, что тормозящее влияние таламуса на спинной мозг осуществляется через прямые пути передних столбов. Далее Сеченов показал возможность осуществления тормозящего влияния с таламуса также через перекрещенные пути и отметил, что в последнем случае торможение проявлялось более слабо. Однако Сеченов не объяснил, чем отличается в этом отношении прямой путь от перекрестного.

Введенский (1897) высказал два предположения по поводу механизма развития торможения в спинном мозгу при раздражении двигательной зоны коры: 1) раздражаемая точка коры посылает к спинному

мозгу противоположные по эффекту импульсы; 2) раздражаемая точка коры одного полушария, посылая возбуждения в противоположный центр спинного мозга, „только через посредство этого последнего“ тормозит центры спинного мозга соименной стороны. Первое допущение Введенского остается открытым: чем отличаются по своей природе эти противоположные импульсы? Между тем, второе предположение заслуживает пристального внимания. В нем, по существу, впервые дан общий принцип взаимосочетанной иннервации, по которому возбуждение в одном центре „наводит“ торможение на функционально сопряженный центр; иными словами, Введенский открыл принцип, который впоследствии у Шеррингтона получил название „отрицательной индукции“.

Подробные исследования влияний раздражения двигательной зоны коры на спинной мозг были сделаны Ухтомским в 1911 г. Значение его работ состоит особенно в том, что он показал подвижность, непостоянство рефлекторных реакций в центральной нервной системе. Экспериментальные данные Ухтомского направлены против „фиксированных“ рамок межцентральных реципрокных отношений, которые так прочно утвердились в физиологии в связи с работами шеррингтоновской школы.

Представляло интерес выяснить более детально различия и сходства в механизме развития нервных процессов, в частности центрального торможения в спинном мозгу, обусловленного раздражением, с одной стороны, двигательной зоны коры, с другой стороны — подкорковых образований и мозгового ствола.

МЕТОДИКА

Опыты производились на кошках. Описание операции и методика даны в нашей предыдущей работе (Черкес, 1952).

Рефлекс сгибания вызывался раздражением малоберцового нерва серебряными электродами от электронного стимулятора. Сокращения полусухожильной мышцы записывались на барабане кимографа.

Раздражение головного мозга производилось от второго электронного стимулятора путем введения тонких платиновых биполярных электродов в мозговое вещество подкорковых образований на глубину 3—5 мм. В опытах с раздражением коры специальные биполярные электроды прикладывались к поверхности двигательной зоны, освобожденной от твердой мозговой оболочки. Всего произведено 37 опытов в осенне-зимний период.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Раздражение двигательной зоны коры и половинная перерезка спинного мозга

На рис. 1 представлены результаты двух опытов с раздражением двигательной зоны коры правого полушария на 2 кошках. На одном животном поперечная половинная перерезка спинного мозга на уровне первого поясничного позвонка была произведена справа, на другом животном — слева (перерезка мозга осуществлялась под наркозом).

Через 3 часа после операции был поставлен опыт с раздражением двигательной зоны коры правого полушария и записью рефлекса сгибания правой задней конечности.

Результаты опытов показали, что у кошки, у которой половина спинного мозга была перерезана на соименной стороне, т. е. справа, раздражение правой двигательной зоны коры вызывало выраженное торможение правого рефлекса сгибания (рис. 1, А). На кимограмме видно, что при раздражении двигательной зоны коры рефлекторный тетанус полусухожильной мышцы снижается; по прекращении корко-

вого раздражения рефлекс тотчас начинает возвращаться к норме при условии продолжающейся тетанизации малоберцового нерва. При усилении раздражения коры тормозный процесс оказывается более выраженным и более затяжным.

На другой кошке, у которой половинная поперечная перерезка спинного мозга была произведена на противоположной стороне, т. е. слева, раздражение правой двигательной зоны не оказывало никакого эффекта на правый рефлекс сгибания (рис. 1, Б). В данном опыте в течение 3 час. мы произвели 12 записей с выяснением влияния раздражения коры на спинномозговой рефлекс, причем частота импульсов и напряжение раздражающего кору тока варьировались в широких пределах, и ни разу мы не смогли обнаружить ни торможения, ни усиления спинномозгового рефлекса.

Следует, однако, заметить, что в двух опытах из 12 с контралатеральной перерезкой спинного мозга имел место очень слабый тормозный эффект со стороны коры. Он проявился в торможении не самого различного рефлекса, а его следовой реакции, которая оставалась еще некоторое время после выключения раздражения малоберцового нерва. При этом оказалось, что перерезка в переднебоковых столбах левой половины была не полная (в одном опыте).

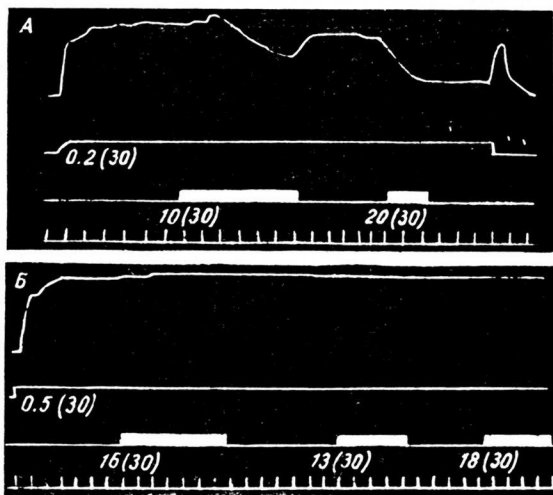


Рис. 1.

Сверху вниз: запись сокращения правой сухожильной мышцы, отметка раздражения правого малоберцового нерва, отметка раздражения правой двигательной зоны коры больших полушарий, отметка времени (в сек.). На всех рисунках: цифры в скобках — частота раздражения (в герцах); цифры перед скобками — напряжение (в вольтах). А — перерезка спинного мозга справа; Б — перерезка спинного мозга слева.

Раздражение стрио-паллидарной системы, а также мозгового ствола и половинная перерезка спинного мозга

На рис. 2 представлен опыт от 8 X 1951 с раздражением передней части полосатого тела (*corpi corpori striati*). На кимограмме видно, что до половинной перерезки спинного мозга (рис. 2, А) раздражение правого полосатого тела вызывает торможение правого рефлекса сгибания: рефлекторный тетанус полусухожильной мышцы исчезает в течение 3 сек.; по прекращении раздражения полосатого тела рефлекс начинает быстро возвращаться к норме под влиянием продолжающейся тетанизации малоберцового нерва. Подобная запись ослабления и восстановления рефлекса производилась 4 раза с перерывами в несколько минут. На рис. 1 представлена последняя запись.

В 2 ч. 30 м. введен пентотал (10 мг/кг) в бедренную вену и произведена половинная поперечная перерезка спинного мозга на соименной, по отношению к раздражаемой половине *corpori striati*, стороне.

Перерезка производилась на уровне последнего грудного или первого поясничного позвонка, т. е. выше того сегмента, где замыкается рефлекторная дуга рефлекса сгибания задней конечности. В 4 ч. 10 м., т. е. через 80 мин. после перерезки, раздражение полосатого тела вызвало

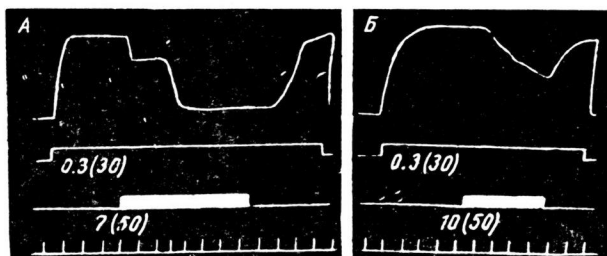


Рис. 2.

Сверху вниз: запись рефлекторной реакции правой полусухожильной мышцы, отметка раздражения правого малоберцового нерва, отметка раздражения правого полосатого тела, отметка времени (в сек.). А — до половинной перерезки спинного мозга; Б — после половинной поперечной перерезки спинного мозга справа, на уровне L_1 .

вызвать торможение со стороны полосатого тела.

На рис. 3 представлен опыт от 17 X 1951, в котором так же, как и в предыдущем опыте, записывалось торможение правого рефлекса от раздражения правого полосатого тела. Различие состояло в том, что половинная поперечная перерезка мозга произведена была нами на противоположной стороне спинного мозга, т. е. слева. Из кимограммы видно, что как до перерезки (рис. 3, А), так и после половинной перерезки спинного мозга слева (рис. 3, Б) раздражение полосатого тела вызывало торможение спинномозгового рефлекса, хотя после перерезки торможение было выражено несколько слабее.

Аналогичные результаты мы получали в опытах с раздражением среднего мозга (раздражению подвергались правое переднее двухолmie — tectum, а также более глубокие части — tegmentum). Возможность торможения спинномозгового рефлекса с указанных образований сохранялась как после половинной перерезки спинного мозга справа (5 опытов, один из которых представлен на рис. 4), так и после половинной перерезки его слева. После полной перерезки спинного мозга возможность торможения со стороны среднего мозга исчезала.

Во всех опытах с раздражением полосатого тела и среднего мозга после половинной перерезки спинного мозга торможение проявлялось не сразу, а по прошествии 1 или 2 час. Во многих случаях необходимо

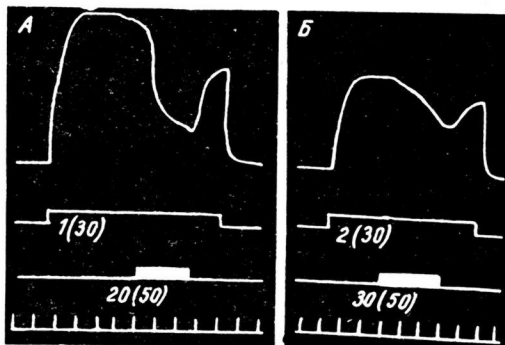


Рис. 3.

Большие полушария удалены. Раздражение правого полосатого тела (3-я линия сверху): А — до перерезки спинного мозга, Б — после половинной поперечной перерезки спинного мозга. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

было несколько усилить (на 0.5 или 1 вольт) раздражение полосатого тела или среднего мозга для обнаружения тормозного процесса. Характер кривой торможения, а также быстрота прохождения процесса торможения после перерезки несколько изменялись в сторону замедления. Особенно хорошо это видно на рис. 4.

Раздражение правого переднего бугра четверохолмия ведет к быстрому ослаблению спинномозгового рефлекса; после прекращения раздражения четверохолмный рефлекс возвращается к норме так же стремительно (в течение 1 или 1½ сек.) (рис. 4, А), тогда как после половинной поперечной перерезки спинного мозга от раздражения того же места четверохолмия торможение и восстановление спинномозгового рефлекса протекает много медленнее: только на 9-й секунде оно почти достигает нормы (рис. 4, Б).

Торможение не проявлялось в случаях значительного падения рефлекторной возбудимости спинного мозга, чаще всего обусловленного сильной травмой в связи с перерезкой при недостаточно глубоком наркозе. Чем больше проходило времени после перерезки, тем отчетливее проявлялся тормозный процесс.

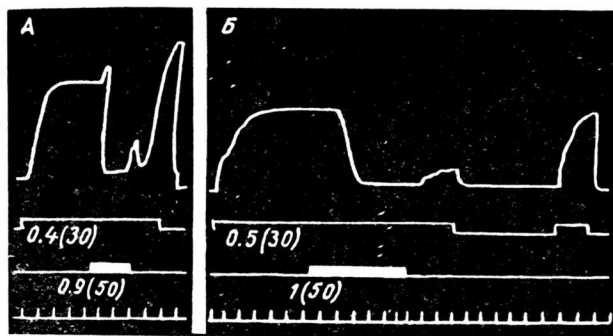


Рис. 4. Раздражение правого переднего бугра четверохолмия (3-я линия сверху): А — до перерезки спинного мозга, Б — после половинной поперечной перерезки спинного мозга. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты опытов с половинной поперечной перерезкой спинного мозга вносят некоторое дополнение в вопрос об участии нисходящих путей в развитии центрального торможения. Мы выяснили различие во влиянии пирамидных и экстрапирамидных путей на спинномозговые рефлексы у кошек.

Попытаемся объяснить эти факты следующим образом. Пирамидный путь от двигательной зоны коры несет импульсы возбуждения через соответствующий перекрест на противоположную сторону спинного мозга. Отсюда очаги возбуждения вызывают тормозный процесс на противоположной стороне. Иными словами, имеет место второй из двух принципов Введенского (см. начало статьи): раздражаемая точка коры одного полушария посылает возбуждение в противоположный центр спинного мозга и только через посредство этого последнего тормозит центр спинного мозга соименной стороны.

Таким образом, торможение в данном случае осуществляется через перекрещенные пути. Поэтому половинная перерезка спинного мозга на соименной стороне, т. е. пересечение возможных прямых путей, ничего не изменяет в этих отношениях. Когда же пересекались перекрещенные пути (перерезка мозга с противоположной стороны), то торможение не могло осуществляться, по видимому, потому, что прямой пирамидный путь у кошек и собак, по данным Бехтерева (1926), Дьяконова (1946) и других, выражен очень слабо, а может быть и совсем отсутствует. Естественно поэтому, что с перерезкой перекрещенных

путей мы тем самым лишали или почти лишали спинной мозг субстрата проведения импульсов от коры.

Данное нами объяснение было бы вполне правильно, если бы кортикальный возбуждательный эффект на спинной мозг осуществлялся исключительно через перекресты. Между тем физиология, вопреки анатомическим данным Бехтерева и Дьяконова, располагает целым рядом фактов, свидетельствующих о возможности ипсилатеральной, прямой, передачи возбуждения с коры на спинной мозг (Ухтомский, 1911).

Полученные нами данные на кошках приводят к следующему заключению: после половинной перерезки спинного мозга на противоположной стороне, т. е. после пересечения перекрещенных путей, торможение спинномозгового рефлекса не наблюдается.

Иначе обстоит дело с раздражением подкорковых частей головного мозга (стриапаллидарная система, мозговой ствол). Оказывается, что возможность торможения со стороны указанных образований сохраняется как после перерезки прямых путей, так и после пересечения перекрещенных путей, когда прямые сохранены. Объясняется этот факт, по видимому, тем обстоятельством, что экстрапирамидный путь несет импульсы от полосатого тела, паллидума и четверохолмия как по перекрещенным путям, так и по прямым. Поэтому достаточно оставить один из них, чтобы торможение в спинном мозгу осуществлялось одним из двух способов: а) либо по типу индукции, б) либо по типу прямого торможения, когда импульсы возбуждения непосредственно вызывают тормозный процесс. Заметим, что прямое торможение было обнаружено и изучено в моносинаптической дуге (Lloyd, 1941; Костюк, 1953); поэтому не исключена возможность, что по такому типу затормаживаются сухожильные рефлексы (например коленный).

Принимая косвенный и прямой механизмы развития торможения, мы не настаиваем на строго определенном соотношении антагонистических реакций. Напротив, необходимо подчеркнуть чрезвычайную изменчивость этих отношений. Это положение вполне совпадает с представлениями Ухтомского (1911).

Мы убедились в том, что характер центрального торможения, обусловленный слабым раздражением головного мозга, в спинном мозгу после половинной поперечной перерезки его может оставаться почти таким же, как и до перерезки, либо может определенным образом изменяться. Было показано, в чем именно проявляется изменение в течении тормозного процесса. В связи с этим мы должны выразить свое несогласие с мнением Мегоуна и Райнза (Magoun a. Rhines, 1946). По нашим данным, изменения тормозного процесса связаны с травмой от самой перерезки, а может быть и с тем обстоятельством, что происходит количественное перераспределение импульсов возбуждения, вследствие выпадения массы нисходящих нервных волокон после перерезки. Вообще представление указанных авторов о наличии особых „тормозящих“ путей должно отпасть постольку, поскольку отпадает представление о существовании обособленных локальных „тормозящих“ и „возбуждающих“ точек и областей в головном мозгу.

В понимании описанных нами фактов мы исходим из единства цереброспинальной системы в отношении развития нервных процессов. В условиях слабого раздражения того или иного отдела головного мозга тормозный процесс в спинном мозгу развивается из возбуждения, так сказать, „на местах“ (вышеописанным косвенным или прямым путем).

Нужно думать, что подобный принцип развития центрального торможения осуществляется при раздражении как двигательной зоны коры, так и других отделов головного мозга. Различие может проявляться

в интенсивности процесса и в распространении его по цереброспинальной системе.

ВЫВОДЫ

1. Раздражение двигательной зоны коры правого полушария вызывает торможение спинномозгового рефлекса сгибания правой задней конечности. После половинной поперечной перерезки спинного мозга на соименной стороне, т. е. справа, возможность торможения рефлекса с коры сохраняется. После половинной перерезки спинного мозга с противоположной стороны, т. е. слева (ипсилатеральная половина спинного мозга не повреждена), возможность торможения с коры исчезает.

2. Раздражение подкорковых образований (четверохолмие, полосатое тело) дает иной по сравнению с корой эффект на спинной мозг, а именно: возможность торможения спинномозгового рефлекса со стороны указанных образований сохраняется как после половинной перерезки спинного мозга с контралатеральной стороны, так и после половинной перерезки с ипсилатеральной стороны.

3. После полной поперечной перерезки спинного мозга возможность торможения спинномозговых двигательных рефлексов исчезает как со стороны двигательной зоны коры, так и с подкорковых образований.

4. После половинной перерезки спинного мозга характер развития тормозного процесса и быстрота прохождения его могут изменяться в сторону ослабления и замедления.

ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерев В. М. Проводящие пути спинного и головного мозга. Госиздат, М.—Л., 172, 178, 1926.
- Введенский Н. Е., Журн. Русск. общ. охр. народн. здоровья, № 1, 1, 1897.
- Дьяконов П. П. Проводящие пути спинного и головного мозга. Медгиз, М., 1946.
- Костюк П. Г., Физиолог. журн. СССР, 39, 32, 1953.
- Сеченов И. М. (1864). Еще о центрах, задерживающих отраженные движения. Физиология нервной системы. Избр. труды, в. 3, кн. 1, 67, 1953.
- Ухтомский А. А., Тр. СПб. общ. естествоисп., 47, в. 2, 184, 1911.
- Черкес В. А., Физиолог. журн. СССР, 38, 33, 1952.
- Lloyd D. P. C., J. Neurophysiol., 4, 115, 1941.
- Magoun H. a. P. Rhines, J. Neurophysiol., 9, 165, 1946.

ВЛИЯНИЕ АНТИДРОМНЫХ ИМПУЛЬСОВ НА РЕФЛЕКС РАСТЯЖЕНИЯ

П. Г. Костюк

Институт физиологии животных Киевского Государственного университета

Получило 4 III 1952

В предыдущей работе (1953) мы показали, что после прохождения одиночного нервного импульса по дуге рефлекса растяжения в центральной части этой дуги остаются довольно длительные изменения возбудимости, состоящие из нескольких фаз. Эти изменения возбудимости обнаруживаются, если следом за одним импульсом, через различные короткие промежутки времени, посылать по той же дуге другой нервный импульс. Сразу же после первого импульса рефлекс на второй импульс усиливается, затем это усиление сменяется торможением эффекта от второго раздражения.

Эти изменения могут быть связаны с различными фазами развития процесса возбуждения в мотонейронах или синапсах и отражать таким образом длительность и особенности течения процесса возбуждения в этих образованиях спинного мозга.

Для характеристики этих изменений можно также использовать импульс в двигательном нерве, связанном со спинным мозгом. Возбуждение, вызванное в этом нерве, будет распространяться в двух направлениях: к эффектору и антидромно к телам мотонейронов. Однако дальше такое „антидромное“ возбуждение распространиться не сможет в силу односторонней проводимости в области синапсов. И если теперь вслед за антидромным импульсом послать по этой же рефлекторной дуге ортодромный импульс, то рефлекторная реакция выявит нам состояние мотонейронов; при этом очевидно, что возможный тормозящий эффект афферентных волокон будет исключен.

Антидромные импульсы использовались и раньше некоторыми исследователями. Однако даже и у одного и того же автора можно встретить совершенно противоречивые данные о тех изменениях, которые эти импульсы вызывают в мотонейронах. Так, например, Икклз (Eccles, 1931) первоначально утверждал, что поступление в тело мотонейрона антидромного импульса вызывает в нем рефрактерность длительностью в 10 и более мсек. В более поздних работах тот же автор пришел к выводу, что в мотонейронах при этом развиваются значительно более сложные изменения, а длительность рефрактерности не превышает 4—6 мсек, т. е. не отличается от длительности рефрактерности нервных волокон (Brooks, Downman а. Eccles, 1950).

Ввиду невыясненности этого вопроса нами было проведено изучение изменений, которые возникают в мотонейронах дуги рефлекса растяжения при их антидромной активации. Знание этих изменений необходимо для выяснения в дальнейшем особенностей течения процесса возбуждения в центральных элементах этой дуги.

МЕТОДИКА

Опыты были проведены на децеребрированных и спинальных кошках по описанной нами в предыдущей работе (1953) методике. Раздражающие и отводящие электроды располагались так, как это указано на рис. 1. В большинстве опытов применялось расположение, указанное на левой схеме: раздражение, вызывающее ортодромный импульс (Б), прикладывалось к нерву икроножной мышцы, а вызывающее антидромный импульс (А) — к центральному концу перерезанного VII переднего поясничного корешка. Отводящие электроды располагались на этом же корешке ближе к мозгу. В некоторых случаях раздражение Б прикладывалось к перерезанному заднему VII поясничному корешку, а раздражение А — к нерву икроножной мышцы. В этом случае перерезались и другие соседние задние корешки, отводящие же электроды располагались либо на раздражаемой мышечной ветви, либо на ветви, идущей к другой головке икроножной мышцы (правая схема). При этом кроме проприоцептивных волокон, по которым осуществляется рефлекс растяжения, в заднем корешке раздражаются и другие волокна, через которые тоже может быть вызвано рефлекторное сокращение икроножной мышцы. Однако искомая рефлекторная реакция легко может быть отдифференцирована, так как соответствующие ей токи действия возникают в мышечном нерве столько более коротким скрытым периодом, чем токи действия прочих рефлекторных импульсов.

Интервалы между одиночными размыкательными индукционными ударами отмерялись при помощи хронаксиметра по Лапику или маятника Гельмгольца.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Антидромные импульсы не всегда вызывают отчетливые изменения рефлекторного ответа в результате раздражения Б. Влияние антидромных импульсов выступает лишь при хорошем функциональном состоянии спинного мозга животного. При повреждении же кровоснабжения мозга во время операции антидромные импульсы перестают действовать на рефлекс растяжения. То же наблюдается, если опыт производить сразу после операции: по мере того как последствия операции проходят, начинает проявляться и влияние антидромных импульсов. Все это говорит о том, что нервный импульс не всегда может переходить с аксона мотонейрона на его тело; для такого перехода необходимо хорошее функциональное состояние мотонейрона.

Что же происходит в том случае, если антидромные импульсы оказывают влияние на рефлекторный ответ?¹ Рассмотрим этот вопрос на примере одного из опытов.

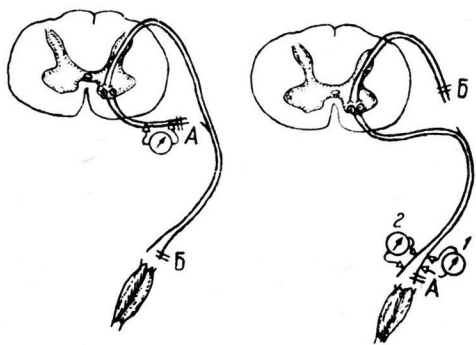


Рис. 1. Схема расположения электродов. Объяснение в тексте.

¹ При анализе результатов необходимо иметь в виду следующее. Раздражение Б нерва икроножной мышцы вызывает реакцию в VII переднем поясничном корешке в среднем через 3.4 мсек. Волна же возбуждения от раздражения А переднего корешка, если она распространяется с такой же скоростью, должна вступать в тела мотонейронов через 0.3—0.4 мсек. после момента раздражения. Поэтому столкновение антидромного и ортодромного импульсов в теле мотонейрона произойдет в том случае, если раздражение А нанести примерно на 2.7 мсек. позже раздражения Б. Если же раздражение А последует еще позднее, то антидромный импульс либо встретится с ортодромным уже не в теле мотонейрона, а в его нейрите, либо возникнет после прихода ортодромного импульса к отводящим электродам. Если раздражение А прикладывать после Б при интервале меньше чем 2.7 мсек. или раньше раздражения Б, то ортодромный импульс будет приходить в мотонейрон в различные фазы развития в нем процесса возбуждения, вызванного антидромным импульсом.

На рис. 2 приведены полученные в этом опыте токи действия VII переднего поясничного корешка при сочетании раздражений этого же корешка (А) и нерва икроножной мышцы (Б). Осциллограмма (осц.) 1 — рефлекс на раздражение Б; осц. 2 — рефлекс при раздражении А через 1.9 мсек. после раздражения Б. Отчетливо видны: петля тока от раздражения Б, затем сильный ток действия антидромного импульса (который вышел далеко за пределы поля зрения) и на нисходящем колене последнего — ток действия рефлекторной реакции от раздражения Б. Этот ток действия значительно уменьшен по сравнению с током действия без приложения раздражения А. Осц. 3 — раздражение А через 1.1 мсек. после раздражения Б; рефлекторная реакция стала больше, чем в предыдущем случае. Если раздражение А прикладывалось на 1.5 мсек. раньше раздражения Б, то реакция на раздражение Б не уменьшалась (осц. 5). Однако при дальнейшем увеличении интервала между раздражениями А и Б величина рефлекторного ответа вновь начала уменьшаться. Это вторичное уменьшение наиболее значительным было при интервале в 15 мсек. (осц. 8). При интервале в 30 мсек. (осц. 10) рефлекс на пробное раздражение Б снова достиг первоначальной величины, а при еще большем увеличении интервала между А и Б наблюдалось даже некоторое увеличение рефлекторного ответа по сравнению с первоначальной его величиной (интервал 52.5 мсек., осц. 11). Лишь при интервале около 75 мсек. влияющие раздражения А на рефлекс растяжения перестало сказываться (осц. 12). На том же рисунке внизу изменения в течении рефлекса изображены в виде кривой. По оси ординат вверх откладывалось усиление рефлекса, вниз — ослабление (в %), по оси абсцисс — время после прихода антидромного импульса. Кривая построена таким образом, что в начало системы координат положен момент столкновения антидромного и ортодромного импульсов в теле мотонейрона.

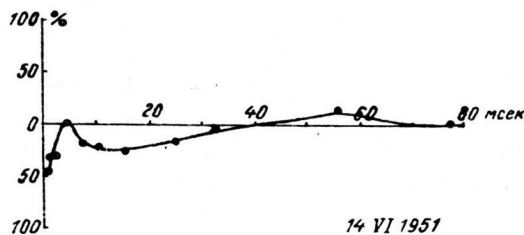
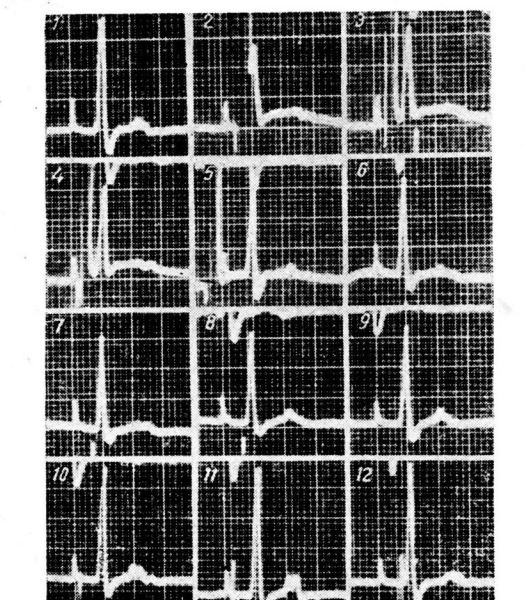


Рис. 2. Влияние раздражения переднего корешка (А) на сильный рефлекс с нерва икроножной мышцы (Б).

Объяснение в тексте. 1 — Б; 2 — А позже Б на 1.9 мсек.; 3 — А позже Б на 1.1 мсек., 4 — А позже Б на 0.75 мсек.; 5 — А раньше Б на 1.5 мсек.; 6 — А раньше Б на 4.5 мсек.; 7 — А раньше Б на 7.5 мсек.; 8 — А раньше Б на 15.0 мсек.; 9 — А раньше Б на 22.5 мсек.; 10 — А раньше Б на 30.0; 11 — А раньше Б на 52.5 мсек.; 12 — А раньше Б на 75.0 мсек.

давления рефлекса при помощи раздражения А, даже если применялось раздражение очень большой силы. Этот факт говорит о том, что даже при хорошем функциональном состоянии спинного мозга антидромные импульсы входят в тела не всех мотонейронов. Часть из них остается незатронутой, и через эти мотонейроны рефлекс может частично осуществляться. Только в том случае, если раздражение Б очень слабо и едва вызывает рефлекторную реакцию, удастся при помощи сильных раздражений корешка подавить ее почти полностью.

Подобного же рода изменения рефлекса в ответ на раздражение Б наблюдались нами и во всех других опытах, если только влияние антидромного импульса вообще имело место. Как правило, при этом не удавалось добиться полного подавления рефлекса.

Воздействие антидромных импульсов на такую слабую рефлекторную реакцию показано на осциллограммах, приведенных на рис. 3. Как и на предыдущем рисунке, на осц. 1 показан ток действия корешка в ответ на одно раздражение Б, на остальных — реакция при различных интервалах между раздражениями А и Б. Хорошо видны: первоначальное уменьшение рефлекторной реакции и восстановление ее (хотя и не полное) при одновременном нанесении раздражений (осц. 4), после чего вновь следовало очень значительное (в данном случае почти полное) подавление рефлекторной реакции. Особенно значительное уменьшение реакции было при интервалах между раздражениями А и Б около 5 мсек. (осц. 7). При дальнейшем увеличении интервала между раздражениями рефлекторная реакция начинала постепенно восстанавливаться и при интервале около 50 мсек. восстанавливалась полностью (осц. 12). Кривая под рисунком построена по тому же принципу, что и на рис. 2.

В ряде опытов наблюдались небольшие отклонения от тех изменений рефлекторной реакции, которые имели место в приведенном на рис. 2 опыте. Эти отклонения заключаются в следующем. Во-первых, при одновременном нанесении раздражений или при приложении раздражения Б на несколько мсек. (до 4) позже раздражения А довольно часто наблюдается не только восстановление рефлекторной реакции до первоначальной величины, но и значительное усиление реакции. При больших интервалах между раздражениями рефлекторная реакция вновь угнетается. Для примера на рис. 4 приведено несколько осциллограмм одного из опытов, во время которого наблюдалось такого рода усиление рефлекторной реакции. В этом опыте усиление было особенно значительным при одновременном нанесении раздражений (осц. 3); при раздражении Б через 1.5 мсек. после раздражения А (осц. 4) рефлекс восстановился до первоначальной величины, а при интервале в 4.5 мсек. был уже отчетливо заторможен (осц. 5). Во-вторых, длительность второй фазы угнетения рефлекса на различных препаратах может быть различной, также может варьировать и степень угнетения. Чаще всего

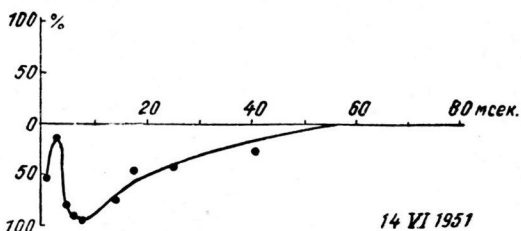
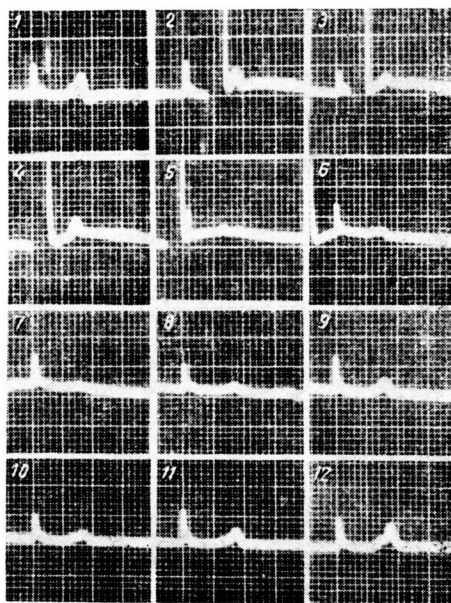


Рис. 3. Влияние раздражения переднего корешка (А) на слабый рефлекс с нерва икроножной мышцы (Б).

1 — Б; 2 — А позже Б на 2.3 мсек.; 3 — А позже Б на 1.5 мсек.; 4 — А + Б одновременно; 5 — А раньше Б на 1.5 мсек.; 6 — А раньше Б на 3.0 мсек.; 7 — А раньше Б на 4.5 мсек.; 8 — А раньше Б на 11.3 мсек.; 9 — А раньше Б на 15.0 мсек.; 10 — А раньше Б на 22.5 мсек.; 11 — А раньше Б на 37.5 мсек.; 12 — А раньше Б на 52.5 мсек.

14 VI 1951

эта фаза исчезала при интервалах между раздражениями около 20 мсек., но в отдельных случаях рефлекс восстанавливался до первоначальной величины уже при интервале в 12—15 мсек. С другой стороны, иногда рефлекторная реакция была еще несколько подавлена даже при интервалах между раздражениями в 30—40 мсек. (как в случае, приведенном на рис. 3). В-третьих, фаза вторичного усиления рефлекторной реакции бывает выражена лишь в некоторых случаях. Даже если такое усиление и имеет место, оно никогда не достигает значительной величины и длительности. В тех случаях, когда нам удавалось его обнаружить, оно длилось 10—20 мсек.

Точно такие же изменения рефлекторной реакции возникали и в тех случаях, когда раздражающие и отводящие электроды были расположены так, как это указано на правой схеме рис. 1 (положение 7).

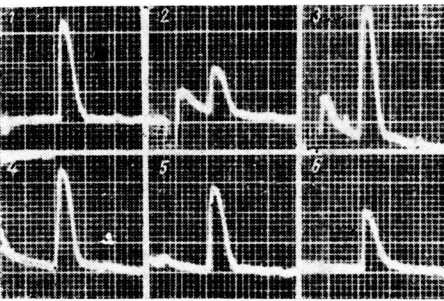


Рис. 4. Усиление рефлекса с нерва икроножной мышцы (Б) под влиянием раздражения переднего корешка (А). 1—Б; 2—Б раньше А на 0.6 мсек.; 3—А + Б одновременно; 4—А раньше Б на 1.5 мсек.; 5—А раньше Б на 4.5 мсек.; 6—А раньше Б на 9.0 мсек.

произойдет в том случае, если раздражение А последует примерно на 1 мсек. раньше раздражения Б. При одновременном же нанесении раздражений или когда раздражение Б прикладывается раньше раздражения А, обе волны возбуждения столкнутся где-то в двигательных волокнах и, при достаточной их силе, погасят друг друга.

При таком расположении электродов, в случае нанесения раздражения Б через небольшой интервал после раздражения А (в среднем до 3.5 мсек.), также наблюдается резкое снижение величины рефлекторного ответа, затем восстановление или даже усиление рефлекторной реакции (интервал 3.5—4.5 мсек.), после чего снова следует снижение ее величины.

Такое расположение раздражающих электродов дает вместе с тем возможность разрешить другой очень важный вопрос: не сказываются ли те изменения, которые вызваны в телах мотонейронов антидромными импульсами, на функции соседних мотонейронов? Данные о возможности такого влияния уже ранее приводились Рэншоу (Renshaw, 1941). Для выяснения этого достаточно отводящие электроды расположить не на раздражаемом мышечном нерве, а на каком-либо другом, что и показано на правой схеме рис. 1 (положение 2). В этом случае мы будем регистрировать как раз рефлекторную реакцию мотонейронов, соседних по отношению к возбуждаемому антидромно.

Наши данные показывают, что антидромный импульс, войдя в тело мотонейрона, может вызвать значительные изменения возбудимости

Необходимо только учесть, что при таком расположении электродов столкновение антидромного и ортодромного импульсов в теле мотонейрона будет происходить при других интервалах между раздражениями, чем в предыдущем случае. Ортодромный импульс раздражения Б приходит в мотонейроны через 1.1—1.2 мсек. Отведение же токов действия передних корешков показывает, что антидромный импульс приходит по двигательным волокнам в передний корешок через 1.7—1.8 мсек. после нанесения раздражения А и, следовательно, достигает тел мотонейронов через 2.0—2.4 мсек. после раздражения. Поэтому столкновение ортодромного и антидромного импульсов на теле мотонейрона

соседних мотонейронов, но только самых ближайших. Так, при приложении раздражения А к нерву одной головки икроножной мышцы возникают значительные изменения рефлекса на раздражение Б через мотонейроны, дающие волокна к другой головке той же мышцы. В мотонейронах же, иннервирующих другие, даже близко лежащие мышцы (остальные разгибатели голени), никаких изменений возбудимости обнаружить не удается.

Изменения рефлекторной реакции мотонейронов, соседних с антидромно возбуждаемыми, отличаются одной особенностью по сравнению с изменениями реакции в этих последних. В соседних мотонейронах никогда не удается обнаружить первой фазы угнетения рефлекса, наступающей при коротких интервалах между раздражениями. Взамен этого при следовании раздражения Б после раздражения А через интервал от 1 до 4 мсек. (считая от момента прихода антидромных импульсов в теле мотонейронов) наблюдается усиление рефлекторной реакции, в одних случаях более, в других менее выраженное. При интервалах свыше 4 мсек. наступает уменьшение величины рефлекторной реакции; длительность этого уменьшения такая же, как и для мотонейронов, непосредственно возбуждаемых антидромными импульсами.

Эти изменения рефлекса хорошо видны на осциллограммах и кривой рис. 5. Интервалы между раздражениями для отдельных осциллограмм указаны под рисунком, кривая изменения возбудимости мотонейронов построена по тому же принципу, что и предыдущие (в начало системы координат положен момент столкновения антидромного и ортодромного импульсов в теле мотонейрона). Эта кривая почти совпадает с кривой рис. 3 (изменения рефлекторной реакции непосредственно антидромно возбуждаемых мотонейронов), с той лишь разницей, что здесь вместо первой фазы угнетения рефлекса, которую мы видим на кривой рис. 3, мы наблюдаем стадию усиления рефлекса.

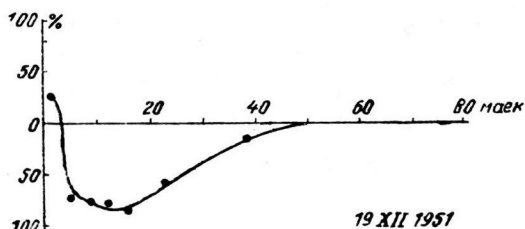
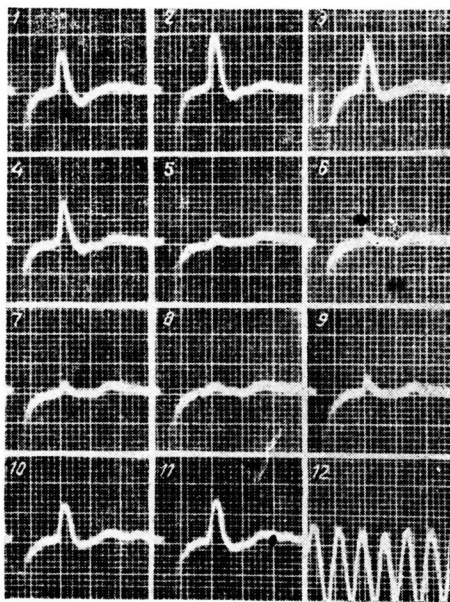


Рис. 5. Влияние антидромных импульсов от раздражения нерва, идущего к латеральной головке икроножной мышцы (А), на рефлекс в нерве к медиальной головке той же мышцы, вызванный раздражением заднего корешка (Б). 1—Б; 2—А раньше Б на 0.8 мсек.; 3—А раньше Б на 1.5 мсек.; 4—А раньше Б на 3.0 мсек.; 5—А раньше Б на 4.5 мсек.; 6—А раньше Б на 7.5 мсек.; 7—А раньше Б на 11.3 мсек.; 8—А раньше Б на 15.0 мсек.; 9—А раньше Б на 22.5 мсек.; 10—А раньше Б на 37.5 мсек.; 11—А раньше Б на 60.0 мсек.; 12—камертон 512 гц.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Что же представляют собой описанные изменения рефлекса растяжения после антидромной активации мотонейронов? Исследователи, ранее занимавшиеся этим вопросом, как Икклз, связывали с процессом возбуждения мотонейронов только первоначальную, очень короткую фазу уменьшения рефлекторной реакции. Согласно этой точке зрения, фаза эта является выражением сначала абсолютной, а затем относительной рефрактерности тел мотонейронов. Следующая затем фаза понижения возбудимости мотонейронов связывалась с последующим возникновением позитивности. В основе такой точки зрения лежит отождествление течения процесса возбуждения в нервных клетках с течением его в нервном волокне; в частности, нервные клетки наделяются рефрактерностью совершенно такой же по длительности, какая свойственна нервным волокнам. Между тем, не подлежит никакому сомнению, что течение нервных процессов в клетках спинного мозга отличается от течения этого процесса в периферических нервных волокнах. И. М. Сеченов на основании своих экспериментальных данных еще в 1868 г. пришел к выводу, что центральные части рефлекторно действующих аппаратов („локомоторные и отражательные центры“) значительно менее подвижны, чем периферические образования. Далее это же положение было высказано рядом наших крупнейших физиологов. Н. Е. Введенский, формулируя свой закон относительной функциональной подвижности, указывал, что „наиболее подвижным элементом нервной системы является нервное волокно, за ним следует концевая пластинка и ниже всего стоит нервная клетка“ (1901). Функциональная подвижность же, как известно, обуславливается скоростью тех элементарных реакций, которые вызываются в данной ткани одиночными раздражениями.

Учитывая все это, нет никаких оснований считать первую фазу угнетения рефлекса проявлением рефрактерности сомы и особенно дендритов мотонейронов. Будучи по своей длительности идентичной рефрактерности нервного волокна, эта фаза как раз и представляет собой рефрактерность аксонов мотонейронов после прохождения по ним антидромных импульсов. О резком отличии этой фазы угнетения рефлекса от последующих фаз говорит наличие ее даже тогда, когда никаких других изменений антидромный импульс не вызывает, т. е. когда он не входит в тело мотонейрона; об этом же свидетельствуют наблюдения изменений возбудимости соседних мотонейронов. Как было показано в наших опытах, изменения в протекании рефлекса в точности повторяются и в ближайших с антидромно возбуждаемыми мотонейронах, однако никаких следов первой фазы угнетения рефлекса в соседних мотонейронах обнаружить нельзя. Наоборот, в соседних мотонейронах в это время наблюдается усиление рефлекса.

Известно, что даже для нервного волокна понятие „абсолютная рефрактерность“ является весьма искусственным. Д. С. Воронцов в ряде работ (1947, 1948 и др.) показал, что путем воздействия катодом индукционного тока на так называемый период абсолютной рефрактерности нервного импульса в парабютическом участке можно вызвать резкое усиление импульса. Тем более понятие „абсолютная рефрактерность“ не применимо к процессу возбуждения в теле мотонейрона. Вряд ли при антидромной активации тела мотонейрона процесс возбуждения бывает в нем настолько интенсивным, что всякое последующее возбуждение окажется неэффективным. Значительно вероятнее предположение, что некоторая деполаризация тела мотонейрона антидромным импульсом только благоприятствует возбуждающему действию на этот мотонейрон ортодром-

ных импульсов в синапсах. Однако ортодромный импульс некоторое время после антидромного не может войти в аксон мотонейрона ввиду его рефрактерности; когда возбудимость аксона восстанавливается и ортодромный импульс получает возможность следовать дальше по рефлекторной дуге, он часто оказывается все еще значительно усиленным. В соседних мотонейронах, в аксонах которых рефрактерности нет, такое усиление проявляется значительно раньше. В дальнейшем этот период развития процесса возбуждения в мотонейроне сменяется вторым периодом, во время которого, как известно, катод приобретает тормозящее действие на волну возбуждения; в этот период проведение ортодромного импульса через мотонейрон уже не только не облегчается, но и значительно затрудняется, что проявляется в виде вторичного уменьшения рефлекторной реакции. Затем эта фаза может смениться некоторой экзальтацией, во время которой проведение импульса через мотонейрон снова несколько облегчается. Таким образом оказывается, что хотя нервный процесс в мотонейронах и претерпевает все те же фазы, что и локальный процесс в нервном волокне, но оба они по своей длительности резко различны.

Что же касается механизма распространения этих изменений возбудимости мотонейронов на соседние мотонейроны, то ответа на этот вопрос пока еще дать нельзя. Как показывают гистологические данные, в некоторых случаях от аксонов мотонейронов отходят ответвления, которые возвращаются обратно в спинной мозг и там заканчиваются либо на тех же, либо на соседних мотонейронах. Можно было бы связать воздействие на соседние мотонейроны с действием этих коллатералей. Однако такими коллатералами снабжены лишь некоторые аксоны; трудно думать, чтобы они могли вызвать такой сильный и постоянный эффект, как это наблюдается в опытах. Кроме того, при таком предположении остается совершенно непонятным удивительное совпадение в протекании изменений возбуждаемых и соседних с ними мотонейронов. Значительно вероятнее, что влияние оказывают непосредственно тела мотонейронов, очевидно благодаря развивающимся в них интенсивным электрическим потенциалам.

ВЫВОДЫ

1. Изучалось влияние импульсов, входящих в мотонейроны со стороны аксонов („антидромных импульсов“), на протекание рефлекса в двухнейронной рефлекторной дуге. Такие импульсы вызывают довольно сложные изменения рефлекса; сразу же после их прихода реакция оказывается резко подавленной, затем она восстанавливается или даже усиливается (через 3.5—4.5 мсек.), после чего снова наблюдается значительное ее уменьшение. Иногда после этого следует еще один период экзальтации.

2. Такого же рода изменения в протекании рефлекторной реакции наблюдаются и в соседних с антидромно возбуждаемыми мотонейронах, исключая первый период уменьшения рефлекторной реакции.

3. Высказано предположение, что первый период уменьшения рефлекторной реакции является следствием рефрактерности аксонов мотонейронов. Фазы усиления и последующего угнетения рефлекторной реакции представляют собой результаты развития процесса возбуждения в соме и дендритах мотонейронов, что торможение рефлекторной реакции, следовательно, может осуществляться и без воздействия специальных „тормозящих“ импульсов, за счет естественного развития процесса возбуждения в центральных, мало лабильных образованиях рефлекторной дуги.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. (1901). Возбуждение, торможение и наркоз. Избр. произв., ч. II, изд. АН СССР, Л., 509, 1951.
- Воронцов Д. С., Журн. exper. биол. и мед., 16, 101, 1927; Физиол. журн. СССР, 34, 573, 1948; 38, 179, 1952.
- Костюк П. Г., Физиол. журн. СССР, 39, 173, 1953.
- Сеченов И. М. (1868). Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинно-мозговых нервов лягушки. Избр. труды, изд. ВИЭМ, 123, 1935.
- Brooks C., C. Downman, J. Eccles, J. Neurophysiol., 13, 9, 1950.
- Eccles J., Proc. Roy. Soc., London, 107, 557, 1931.
- Renshaw B., J. Neurophysiol., 4, 167, 1941.

О РОЛИ АЦЕТИЛХОЛИНА В МЕХАНИЗМЕ ТОНУСОПОДОБНОГО СОКРАЩЕНИЯ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ

Л. Н. Зефирова и А. В. Кибяков

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Казань

Поступило 16 VI 1953

Тетанизация нерва (на нервно-мышечном препарате лягушки), при альтерации нервного ствола ниже области раздражения, сопровождается тонусоподобным сокращением мышцы. Эта форма сокращения мышцы наблюдается только в глубокой стадии парабьоза, когда одиночные раздражения уже не вызывают обычных вздрагиваний мышцы.

Впервые подобные сокращения наблюдал Введенский (1884). Однако, несмотря на то, что тонусоподобные сокращения известны уже давно и много раз описывались различными авторами, общепринятых взглядов на механизм происхождения данного сокращения пока еще не существует. Представления исследователей об иннервационном механизме тонусоподобных сокращений в основном определялись их отношением к закону „все или ничего“ и взглядами на процесс суммации возбуждения.

В настоящее время наиболее распространены два представления об иннервационном механизме тонусоподобных сокращений. Одно из них рассматривает тонусоподобные сокращения как деятельность особых морфологических элементов — „тонических“ нейромоторных единиц. Альтерация нерва, по этому представлению, обеспечивает лишь изолированную деятельность этих элементов, блокируя тетанические моторные единицы (Верещагин и Жуков, 1947, и др.). Авторы, стоящие на противоположной точке зрения, считают, что тонусоподобные сокращения развиваются в тех моторных единицах, которые в обычных условиях обеспечивают тетанические сокращения. Последнее представление, в свою очередь, следует подразделить на два взгляда.

Введенский (1901) и позднее Ухтомский (1933) считали, что в основе механизма тонусоподобных сокращений лежит изменение функционального состояния парабьотического участка нерва под влиянием приходящих к нему импульсов. Эти импульсы, снижая глубину парабьоза, улучшают проводимость в альтерированном участке нерва, а это в свою очередь вызывает появление и развитие тонусоподобных сокращений. Подобное влияние ритмического ряда возбуждений получило название „усвоение ритма“ (Ухтомский, 1928, 1933). Другие исследователи (Свердлов, 1933; Макаров, 1934, 1939; Болдырев и Квасов, 1934) считают, что причиной тонусоподобных сокращений является изменение импульсов в альтерированном участке нерва. Измененные импульсы, достигая мышцы, вызывают в ней вместо тетануса тонусоподобное сокращение.

Наряду с этим имеются данные, указывающие на участие ацетилхолина в сократительной деятельности мышц при их тонусоподобном сокращении. Так, Верещагин (1948) показал, что тонусоподобные сокращения наблюдаются лишь на мышцах, отвечающих на ацетилхолин контрактурой. Этот же автор установил, что тонусоподобные сокращения угнетаются атропином и длительней сохраняются при эзеринизации мышцы. На основании этого Верещагин сближает тонусоподобные сокращения с ацетилхолиновой контрактурой и делает заключение „о родстве периферических механизмов этих двух эффектов“.

В последние годы наша лаборатория изучала роль ацетилхолина в деятельности нервной системы. Для этой цели был использован метод нарушения синтеза данного химического агента путем удаления у животных большей массы поджелудочной железы. Такое оперативное вмешательство приводило к расстройству фосфо-липидного обмена, а отсюда и к нарушению синтеза ацетилхолина. Исследования нашей лаборатории (Кибяков и Узбеков, 1950; Кибяков, Пенькина и Порховников, 1952) показали, что в определенные сроки после операции значительно ослабляются, а зачастую и полностью исчезают парасимпатические эффекты, связанные с образованием ацетилхолина. Введение оперированному животному ацетилхолина вновь восстанавливало нарушенную функцию парасимпатических нервов. Изучая роль ацетилхолина в соматической иннервации скелетной мускулатуры, мы обнаружили существенное значение этого химического агента в формировании тонусоподобных сокращений у холоднокровных животных. Описание результатов этих исследований и является содержанием настоящей статьи.

МЕТОДИКА

Опыты ставились как на нормальных, так и на предварительно оперированных лягушках (*R. ridibunda*), у которых в стерильных условиях удалялась поджелудочная железа. Тонусоподобные сокращения исследовались в период со 2-го по 16-й день после операции. В ряде опытов животным, начиная с 3-го послеоперационного дня и до дня опыта, вводился в задний лимфатический мешок ацетилхолин в количестве 0.5 мл раствора 1:10 000.

В опытах обычно мы использовали нервно-мышечный препарат икроножной мышцы. Одна из серий опытов была проведена на препаратах портняжной мышцы. Препараты, соответственным образом приготовленные, помещались нами во влажную камеру. Сокращения регистрировались в условиях изотонического режима. Участок альтерации создавался действием на нерв постоянного тока через широко расставленные неполяризующиеся электроды $Zn-ZnSO_4$. Анод помещался на кусочке позвоночника, катод — дистальнее на 2.5—3 см. Нервные окончания альтерировались путем перфузии икроножной мышцы рингеровским раствором с примесью различных химических агентов. Одна пара раздражающих электродов помещалась в средней точке между неполяризующимися электродами, другая — между катодом и мышцей. Для раздражения употреблялся неоновый прерыватель с множителем частоты (Соловьев, 1948). Опыты проводились с сентября 1950 по март 1952 г. Всего было поставлено 400 опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Получаемые в процессе альтерации нервного ствола тонусоподобные сокращения имеют весьма характерную форму и течение и резко отличаются от предшествующих им тетанусов. Они начинаются после выраженного латентного периода, постепенно и плавно нарастают, имеют небольшую величину и напряжение и характеризуются большой слитностью, неустойчивостью и длительным последствием, благодаря которому мышца после прекращения тетанизации нерва лишь очень медленно и постепенно расслабляется (рис. 1).

Характерным свойством этих сокращений является резкое увеличение пластических свойств мышцы. Благодаря им можно механически (путем подбирания регистрирующего рычажка) изменять в известных пределах уровень укорочения мышцы. Пластичность обуславливается также неустойчивостью мышцы и длительное последствие, а также, возможно, и столь высокая слитность сокращений, которая позволяет получать это тонусоподобное сокращение уже при частоте раздражения 1—2 раза в 1 сек. В соответствии с данными Жукова, Верещагина и некоторых других мы также отметили, что указанная типичная форма этих сокращений наблюдается лишь на икроножной мышце. Портняжная

мышца в соответствующих условиях, как мы увидим ниже, дает иной характер сокращения.

Тонусоподобные сокращения, как отмечалось рядом авторов, наблюдаются не во всех опытах. В ряде случаев характерные тонусоподобные сокращения полностью отсутствуют, а при снижении глубины альтерации появляются неправильные, нерегулярные вздрагивания, переходящие при дальнейшем снижении альтерации в тетанические сокращения.

Так как данный вопрос имел для нас существенное значение, то мы исследовали зависимость получения тонусоподобных сокращений от времени года и установили, что процент получения тонусоподобных сокращений уменьшается с сентября по ноябрь, в декабре происходит некоторое его повышение с последующим снижением до 60—75% в январе—марте.¹

Наряду с уменьшением процента данных сокращений в зимне-весенние месяцы наблюдается увеличение числа неясных, атипичных форм сокращений, характеризую-

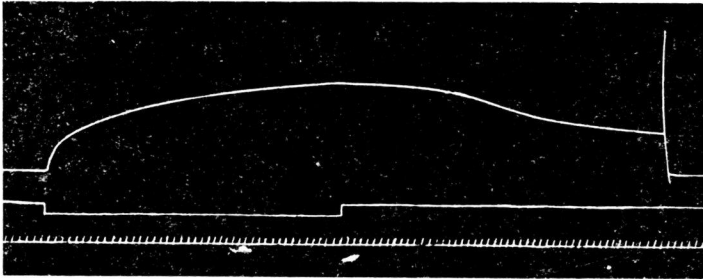


Рис. 1. Тонусоподобное сокращение (частота раздражения 7 раз в 1 сек., сила тока 5.0 шкалы неона-прерывателя). Последствие обрывается механическим толчком. *Сверху вниз:* кривая тонического сокращения, отметка раздражения, отметка времени через каждые 5 сек.

щихся или меньшей, чем обычно, величиной, или более быстрым нарастанием и укорочением пластического последствия. В ряде случаев сокращения осложняются неправильными вздрагиваниями. Очевидно, описанные выше сезонные изменения тонусоподобных сокращений связаны с изменением обмена веществ в процессе зимования животных. Общеизвестно, например, что вагальные эффекты на сердце весенних лягушек выражены плохо по сравнению с теми же эффектами у осенних лягушек и в ряде случаев совершенно отсутствуют. В связи с этим весьма интересен неоднократно наблюдаемый нами факт, заключающийся в том, что при отсутствии вагального эффекта на сердце имеет место также отсутствие и тонусоподобных сокращений у этой лягушки.

Для решения вопроса о роли ацетилхолина в возникновении тонусоподобных сокращений мы провели опыты на препаратах лягушек, у которых предварительно была удалена поджелудочная железа. Было установлено, что на 2—3-й день после операции (даже в зимние и весенние месяцы) имеет место увеличение числа полученных тонусоподобных сокращений до 90—100%. Начиная с 4—5-го послеоперационного дня, число случаев получения этих сокращений уменьшается, и на 6—9-й дни они наблюдаются лишь в 40—50% случаев. Наряду с этим возрастает число атипичных форм, так что ясно выраженные тонусоподобные сокращения на 6—9-й дни после операции обнаруживаются лишь в 15—25% всех опытов. Однако такие изменения носят временный характер. С 10—11-го послеоперационного дня способность к развитию

¹ Приведенные изменения являются относительными, полученными лишь при определенных условиях содержания животных (вивариум). При длительном содержании лягушек в комнатной температуре способность к развитию тонусоподобных сокращений понижается значительно быстрее.

тонусоподобных сокращений начинает восстанавливаться и на 12—16-й день процент получения их вновь достигает 80—100%. Описанные изменения являются специфически связанными с выключением поджелудочной железы, так как другие оперативные вмешательства (например удаление селезенки) не сопровождаются снижением числа случаев получения тонусоподобных сокращений в послеоперационные дни.

Выключение поджелудочной железы приводит к временному нарушению синтеза ацетилхолина в организме животных. Отсюда мы предполагали, что наблюдаемые нами изменения являются следствием значительного понижения содержания ацетилхолина в организме. Для



Рис. 2. Динамика изменений тонусоподобных сокращений скелетных мышц лягушки после удаления поджелудочной железы (1) и при компенсаторном введении оперированным животным ацетилхолина (2).

Сплошная кривая — типичные тонусоподобные сокращения; прерывистая кривая — плохо выраженные тонусоподобные сокращения и их атипичные формы. На оси абсцисс — дни после операции; на оси ординат — процентное выражение тонусоподобных сокращений в послеоперационные дни.

ацетилхолина оперированным животным (2).

Исследования фазных одиночных и тетанических сокращений, проведенные параллельно во всех описанных опытах, не показали существенных изменений. Нарушение образования ацетилхолина не отражалось на механизмах ни возникновения, ни распространения, ни передачи возбуждения с двигательного нерва на скелетную мускулатуру. Было лишь обнаружено, что наименьшая частота раздражения, достаточная для образования гладкого тетануса, снижалась в ряде случаев до 5—10 раздражений в 1 сек., что говорит об изменениях лабильности нервно-мышечного прибора в сторону ее понижения. В этих опытах также отмечалось изменение возбудимости мышцы и нерва и легкость появления контрактуры уже в результате нанесения на нервно-мышечный препарат пробных раздражений.

Таким образом, результаты проведенных исследований показали значительную зависимость тонусоподобных сокращений от наличия ацетилхолина, тогда как фазные сокращения продолжали сохраняться без существенных изменений и в условиях нарушения в организме синтеза ацетилхолина.

В чем же заключается зависимость тонусоподобных сокращений от наличия ацетилхолина? Исходя из широко распространенных представ-

дальнейшей проверки этого предположения были предприняты опыты с „компенсаторным“ введением оперированным животным фармакологического ацетилхолина. В данной серии наши исследования охватывали те дни, в которые наблюдалось наиболее значительное изменение тонусоподобных эффектов (6—10-й послеоперационные дни). Из 30 поставленных нами опытов с компенсаторным введением ацетилхолина тонусоподобные сокращения отсутствовали лишь в двух случаях. Наряду с этим необходимо отметить, что тонусоподобные сокращения носили во всех опытах весьма выраженный характер. Принимая во внимание, что эти опыты были поставлены в феврале—марте, когда на неоперированных животных тонусоподобные сокращения получаются с трудом и обычно плохо выражены, результаты этой серии следует считать весьма показательными. На рис. 2 представлены сравнительные кривые изменения тонусоподобных сокращений после удаления поджелудочной железы (1) и при „компенсаторном“ введе-

лений о медиаторной роли ацетилхолина в окончаниях двигательного нерва, можно предположить, что обязательным условием развития тонусоподобных сокращений является освобождение ацетилхолина в окончаниях „тонических“ нервных волокон. Однако целый ряд фактов, полученных нами, противоречит такому толкованию и не укладывается в рамки данной гипотезы.

Так, уже в опытах с удалением поджелудочной железы мы отметили следующие, весьма существенные детали: 1) нарушение синтеза ацетилхолина ведет не только к ослаблению тонусоподобных сокращений, но и сопровождается уменьшением устойчивости нерва к альтерации (последнее выражается в том, что полная непроводимость достигается быстрее и при меньших величинах альтерирующего тока); 2) отсутствие тонусоподобных сокращений сопровождается также извращением проведения в альтерированном участке нерва.

Известно, что в процессе альтерации нерва вначале исчезают ответы на одиночные, а затем уже на тетанические (Васильев, 1925) раздражения. При отсутствии же тонусоподобных сокращений ответ на одиночные и тетанические раздражения исчезает одновременно или же при сохранении ответов на одиночные стимулы тетаническое раздражение оказывается совершенно недействительным. Приведенные факты указывают на то, что причину исчезновения тонусоподобных сокращений следует искать в нарушении механизма взаимодействия парабютического возбуждения в альтерированном участке нерва с приходящими к нему импульсами. Все это заставило нас предпринять некоторые дополнительные опыты по выяснению механизма тонусоподобных сокращений.

В результате проведенных опытов было получено подтверждение тому, что наличие или отсутствие тонусоподобных сокращений мышцы непосредственно зависит от функционального состояния альтерированного участка нерва.

Так, эзеринизация мышцы никогда не восстанавливала тонусоподобных сокращений при их отсутствии и вызывала снижение уже имеющих эфферентов. Последнее было показано также Берецагиным (1948). Этот факт свидетельствует о том, что тонусоподобные сокращения ни в коем случае не являются ординарной ацетилхолиновой контрактурой, которая резко усиливается при эзеринизации. Кроме того, этот же факт указывает на прямую зависимость тонусоподобных сокращений от участка альтерации нерва. Об этом же говорят случаи отсутствия тонусоподобных сокращений при наличии весьма выраженного тонического компонента, на что было указано впервые Жуковым (1948). В этих последних опытах нами было отмечено, что прямая зависимость существует лишь между выраженностью пластического последствия тонусоподобных сокращений и тоническим компонентом. Этим, по нашему мнению, и ограничивается взаимоотношение между данными формами сократительной деятельности, которые рассматриваются Жуковым как полностью тождественные. Данные опыты свидетельствуют о том, что механизм тонусоподобных сокращений не идентичен тоническому компоненту и носит более сложный характер. Процессы, лежащие в основе тонусоподобных сокращений, оказываются более чувствительными к недостатку ацетилхолина, чем таковые, лежащие в основе тонического компонента сокращений.

Аналогичные данные мы получили и в опытах с альтерацией нервных окончаний.

Как известно, тонусоподобные сокращения могут быть получены не только при альтерации нервного ствола, но и при альтерации нервных окончаний (Юденич, 1937; Белицкий, 1941). Применяя альтерацию

нервных окончаний, мы могли в ряде случаев наблюдать тонусоподобные сокращения и при отсутствии их в условиях альтерации нервного ствола. Это говорит о том, что снижение синтеза ацетилхолина отражается в первую очередь на процессах, протекающих в альтерированном участке нерва. Таким образом, если ацетилхолин и играет роль в сократительном акте при тонусоподобном сокращении, особенно в изменениях вязко-пластических свойств мышцы, то причины исчезновения тонусоподобных сокращений при нарушении синтеза ацетилхолина следует искать в альтерированном участке нервного ствола.

В чем же заключаются процессы, протекающие в альтерированном участке нерва? По мнению Е. К. Жукова, они сводятся к избирательному блокированию „тетанических“ нервных волокон в случае наличия тонусоподобных сокращений или же к избирательному блокированию „тонических“ нервных волокон в случае отсутствия этих сокращений.

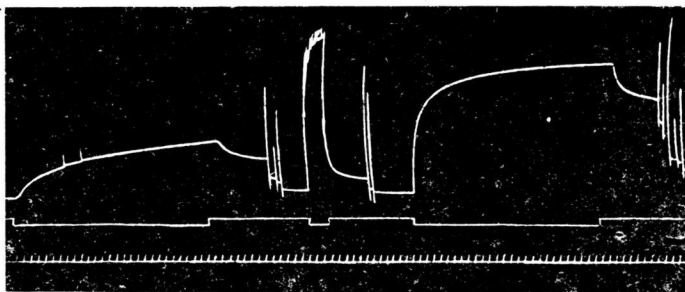


Рис. 3. Тетаническое и тонусоподобное сокращения мышцы при одной и той же глубине альтерации. Объяснение в тексте.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Такое толкование, допускающее выключение то одних, то других нервных волокон при полном отсутствии каких-либо изменений волокон не блокируемых, мало убедительно само по себе и встречает ряд возражений экспериментального порядка. Так, при применении совместной альтерации нервного ствола и нервных окончаний мы наблюдали, что присоединение альтерации нервных окончаний ведет к уничтожению имеющих тонусоподобных сокращений, полученных при альтерации нервного ствола. Однако их можно снова получить при уменьшении степени альтерации нервного ствола или нервных окончаний. Таким образом, альтерации нервного ствола и окончаний как бы взаимно подкрепляют друг друга. Такие результаты явно не укладываются в рамки гипотезы Е. К. Жукова, так как если рассматривать тонусоподобные сокращения как следствие изолированной деятельности „тонических“ элементов, то при двойной альтерации и в нервном стволе и в нервных окончаниях должны блокироваться одни и те же тетанические элементы и оставаться неизменными тонические. Влияние же двойной альтерации в этом случае совершенно не объяснимо.

Далее, при изучении влияния частоты раздражения на возникновение тонусоподобных сокращений мы обнаружили, что при одной и той же глубине альтерации можно получить как тетанические, так и тонусоподобные сокращения. Так, на рис. 3 частота 2 раза в 1 сек. вызывает типичный тонусоподобный эффект, а частота 10—20 раз в 1 сек. при тех же условиях вызывает отчетливое тетаническое сокращение. При небольшом углублении парабиоза в альтерированном участке нерва сократительный ответ и в последнем случае приобретает характер тонусоподобного сокращения (рис. 3).

Подобные же изменения в характере сократительного ответа можно получить и при одной и той же частоте, изменяя лишь глубину альтерации нерва. Отсюда следует, что в случае раздражения уменьшение глубины парабиоза происходит под влиянием импульсов, приходящих в альтерированный участок. Учитывая, что одиночные раздражения в данную фазу парабиоза не эффективны, что редкая стимуляция дает тонусоподобные сокращения, а более частая — тетанические эффекты, следует сделать заключение, что появление и развитие тонусоподобных сокращений связано с частичным деблокированием, повышением лабильности альтерированного участка рядом импульсов, приходящих к нему. Этот процесс еще более выражен при частотах, близких к оптимальным, и ведет к появлению обычного тетануса. Как известно, уменьшение глубины парабиоза, повышение лабильности субстрата под влиянием текущих волн возбуждения носит название „усвоение ритма“ (Ухтомский). Следовательно, допустимо утверждать, что тонусоподобные сокращения являются следствием повышения лабильности, усвоения ритма в альтерированном участке нерва. Появление тетануса при дальнейшем повышении лабильности говорит о том, что тонусоподобные сокращения являются лишь одной из форм деятельности „тонических“ элементов, что последние также способны реагировать в виде обычного тетанического сокращения.

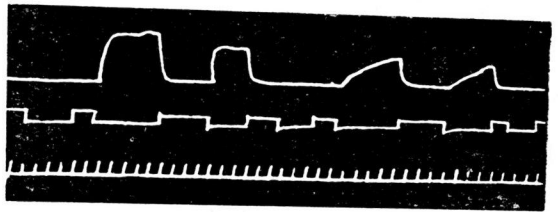


Рис. 4. Сокращения на нервно-мышечном препарате портняжной мышцы (частота раздражений 1 раз в 1 сек. недействительна). Частота 15 в 1 сек. вызывает низкие слитные сокращения, все более растягивающиеся при углублении альтерации.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Усвоение ритма является характерной чертой парабиотического участка и наблюдается как на „тонических“, так и на чисто „тетанических“ мышцах. На рис. 4 представлены сокращения портняжной мышцы, полученные в глубокой стадии альтерации нерва, после исчезновения ответа на одиночные раздражения.

Как видно из рис. 4, эти эффекты имеют некоторые сходные черты с типичными тонусоподобными сокращениями. Различия между ними скорее формальные, так как основой тех и других эффектов является процесс усвоения ритма в альтерированном участке нерва. Особенности же тонусоподобных сокращений обусловлены, кроме изменения функционального состояния парабиотического участка, изменением функционального состояния самих мышечных волокон (пластичность).

Все вышеизложенное позволяет сделать заключение, что зависимость тонусоподобных сокращений от ацетилхолина заключается в участии этого химического агента в процессе усвоения ритма, т. е. в повышении лабильности альтерированного участка текущим рядом импульсов. Этот процесс существенно нарушается при снижении образования ацетилхолина в организме. Тетанический ряд импульсов при отсутствии ацетилхолина вызывает преимущественно лишь углубление парабиоза на участке альтерации. Процесс же повышения лабильности, уменьшения парабиоза текущим рядом импульсов на участке альтерации страдает.

Выяснение роли ацетилхолина в механизме тонусоподобных сокращений дает, таким образом, существенные подтверждения тому, что в основе этого явления лежат процессы усвоения ритма в альтериро-

ванном участке нерва и позволяет сделать заключение, что тонусоподобные сокращения являются формой усвоения ритма (проторения), особенности которой связаны с функциональными свойствами определенных нейромоторных единиц.

Следует указать, что усвоение ритма не сводится в данном случае к появлению обычных импульсов возбуждения. Опыты с двойной альтерацией, а также своеобразие тонусоподобных эффектов указывают на то, что процесс деблокирования связан лишь с изменением степени деформации импульсов возбуждения в альтерированном участке нерва, что, повидимому, находит экспериментальное доказательство в работе Гриндель и Русинова (1949).

ВЫВОДЫ

1. Удаление у лягушек поджелудочной железы, вызывающее расстройство синтеза ацетилхолина, приводит в определенные сроки после операции (6—9-й дни) к изменению и исчезновению тонусоподобных сокращений.

2. Компенсаторное введение оперированным животным ацетилхолина предотвращает выпадение тонусоподобных эффектов.

3. При нарушении синтеза ацетилхолина изменяется устойчивость нерва к альтерации и затрудняется процесс повышения лабильности альтерированного участка нерва текущим рядом импульсов, что и ведет к исчезновению тонусоподобных сокращений.

4. Тонусоподобные сокращения являются формой усвоения ритма (повышения лабильности), особенности которой связаны с функциональными свойствами определенных нейромоторных единиц.

5. Возникновение, распространение и передача возбуждения с двигательного нерва на скелетную мышцу, обуславливающие фазные сокращения, существенно не страдают при нарушении синтеза ацетилхолина.

ЛИТЕРАТУРА

- Белицкий Г. Ю., Физиолог. журн. СССР, 30, 297, 1941.
 Болдырев В. Б. и Д. Г. Квасов, Тр. физиолог. инст. ЛГУ, 14, 112, 1934.
 Васильев Л. Л., сб. „Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы“, Л., 42, 1925.
 Введенский Н. Е. (1884), Избр. произв., 1, 3, 1950; (1901) Избр. произв., 2, 509, 1950.
 Верещагин С. М., Физиолог. журн. СССР, 34, 73 и 81, 1948.
 Верещагин С. М. и Е. К. Жуков, Физиолог. журн. СССР, 33, 335, 1947.
 Гриндель О. М. и В. С. Русинов, сб. Гагрские беседы, 1, 267, Тбилиси, 1949.
 Жуков Е. К., Физиолог. журн. СССР, 34, 217, 1948.
 Макаров П. О., Материалы к V Всесоюз. съезду физиолог., 40, Л. 1934; Тр. Лен. общ. естествоисп., 67, 3, 1939.
 (Свердлов С. М.) Swerdloff S. M., Pflüg. Arch., 232, 574, 1933; 235, 141, 1934.
 Соловьев А. В., Бюлл. эксп. биол. и мед., 28, 304, 1948.
 Ухтомский А. А. (1928), Собр. соч., 2, 33, 1951; Физиолог. журн. СССР, 15, 1, 1933.
 Юденич Н. А., Доклады VI Всесоюз. съезда физиолог., М., 262, 1937.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА РИТМИЧЕСКУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ В РАСТВОРЕ ХЛОРИСТОГО БАРИЯ

Н. В. Ермаков и Нат. Б. Медведева

Отдел физиологии Института экспериментальной биологии и патологии
им. акад. А. А. Богомольца, Киев

Поступило 27 VIII 1952

Одним из авторов настоящего исследования было показано, что растворы хлористого бария вызывают деятельность скелетной мышцы лягушки не в результате прямого воздействия на самую мышцу, как это утверждает Ж. Лёб, а через ее иннервационный механизм. В настоящей статье излагаются результаты влияния на ритмическую деятельность мышцы предварительной полной ее денервации и перерезки сухожилия. Кроме того, исследовано влияние различных других факторов на возбудимость и работу мышцы в растворе хлористого бария. Методика исследования изложена в предыдущей статье (Ермаков и Дядюша, 1953).

Влияние предварительной денервации мышцы на ее возбудимость в растворе хлористого бария

Денервация одной из икроножных мышц лягушки производилась путем перерезки ветви седалищного нерва, идущей к этой мышце, за различные сроки до изоляции обеих (подопытной и контрольной) мышц из животного. Как было сказано в предыдущей статье, подопытная мышца через 5—6 дней после ее денервации перестает реагировать на раздражение хлористым барием, несмотря на то, что она сохраняет свою сократительную способность в ответ на прямое раздражение током.

Реакция денервированных мышц, изъятых из лягушки раньше, чем через 5 дней после операции, оказалась диаметрально противоположной. Такие мышцы в растворе бариевой соли, за единичными исключениями, сокращались чаще, чем контрольные мышцы, давая приблизительно одну и ту же с ними высоту сокращений. Частота сокращений мышцы, взятой из оперированной конечности, во многих случаях превосходила частоту сокращений контрольной мышцы того же животного в десятки раз, так что сомневаться в резком влиянии полной денервации на работу мышцы в солевом растворе не приходится. Учащение сокращений денервированной мышцы начиналось в некоторых случаях уже через 1 час после операции, а через несколько часов проявлялось почти во всех опытах (рис. 1).

Полученные результаты ясно говорят о том, что дегенерация нервных окончаний в мышце в ближайшие часы и дни после полной ее

денервации сопровождается резким повышением их возбудимости. Это подтверждает правильность утверждения Н. Е. Введенского (1901), что умирающие ткани проходят предсмертную фазу возбуждения, за которой следует подавление и полное прекращение их функций. По данным Кафлера (1943), дегенерирующая двигательная пластинка мышечного волокна становится более чувствительной (в тысячи раз) к ацетилхолину и никотину, что со-

гласуется с результатами наших опытов.

Влияние предварительной перерезки сухожилия на возбудимость мышцы в хлористом барии

Предварительная перерезка ахиллова сухожилия одной из мышц производилась нами за 1—17 дней до постановки опытов.

Как уже сказано в предыдущем сообщении, через длительные сроки (8—17 дней) эта операция приводила к рефлекторному стойкому торможению одноименной нормальной мышцы другой конечности, переставшей реагировать на раздражение соевым раствором.

В ближайшие после операции дни (от 1 дня до 8 суток) оперированная мышца в большинстве случаев проявляла более энергичную, чем контрольная, деятельность в растворе бариевой соли, выражавшуюся или в большей силе сокращений, или в их более частом ритме, или в том и другом эфekte одновременно (рис. 2).

Благодаря тому, что в опытах с перерезкой сухожилия контрольная мышца другой конечности явно изменяет свою деятельность в соевом рас-

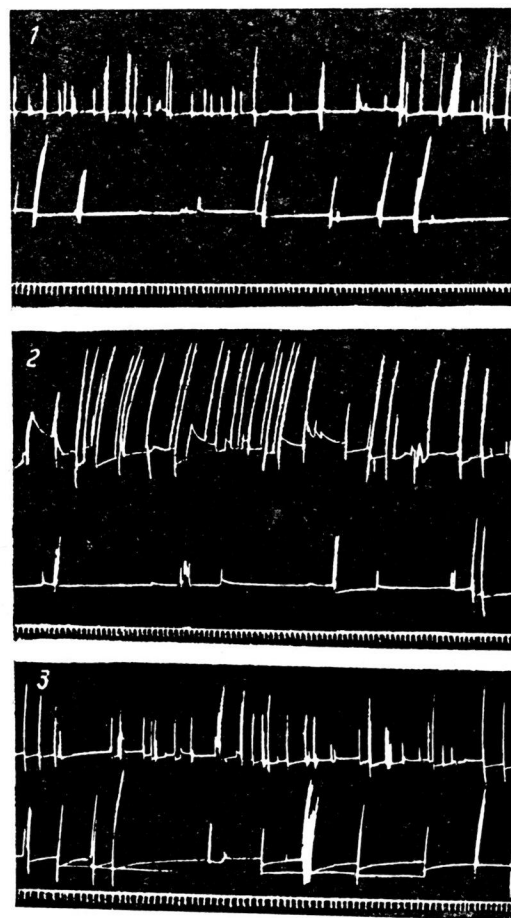


Рис. 1. Опыты с предварительной денервацией мышцы.

1 — деятельность мышцы через 1 час, 2 — через 1 сутки, 3 — через 2 суток после денервации. Верхняя запись в каждой кимограмме — подопытная мышца, нижняя — контроль.

творе обычно в сторону ее снижения, трудно сказать, какую долю разницы в работе обеих мышц следует отнести за счет усиления деятельности подопытной мышцы и какая возникает за счет угнетения контрольной мышцы. Несомненно, однако, что перерезка сухожилия, изменяя тонус мышцы и являясь длительным источником раздражения, должна влиять в ту или иную сторону не только на состояние одноименной мышцы другой конечности, но и на сокращения самой оперированной мышцы.

Влияние различных факторов на возбудимость и сократимость мышцы в растворе хлористого бария

Известно, что мышца лягушки, внесенная в солевой раствор, начинает сокращаться не сразу, но по прошествии некоторого периода скрытого возбуждения.¹ Рассматривая период скрытого возбуждения как одну из характеристик возбудимости мышцы, мы поставили перед собой задачу выявить причины его изменения в солевом растворе.

Опыты ставились в растворах $BaCl_2$ с икроножной мышцей лягушки при нагрузке ее гирькой в 5 г. Для точной регистрации момента первого сокращения мы пользовались прибором, сконструированным Б. И. Сошко по указаниям одного из авторов (Ермакова). Преимущество нашего прибора перед обычным способом механической кимографической записи состоит в его значительно большей чувствительности, позволяющей улавливать сокращения значительно меньшей силы, чем это возможно для механического писчика.

После определения периода скрытого возбуждения подопытной и контрольной мышцу бралась разница между полученными величинами в каждом отдельном эксперименте и затем вычислялась средняя разница для каждой серии опытов. Время отмечалось по секундомеру с точностью до 5 сек. Кроме периода скрытого возбуждения в ряде опытов просчитывалось число сокращений, которые мышца дает за 10 мин. работы, и определялись высота максимального сокращения за этот же период времени и состояние тонуса в конце опыта.

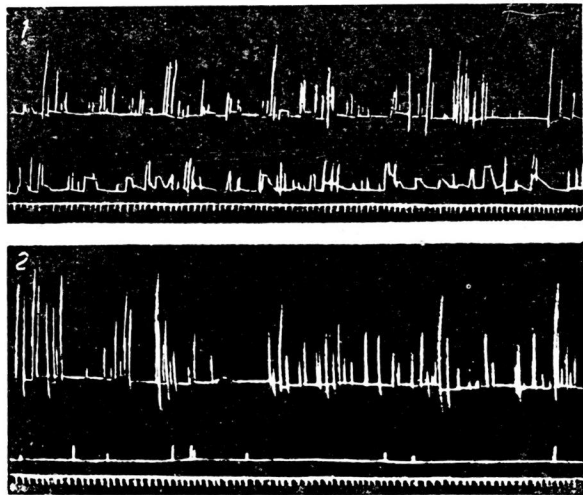


Рис. 2. Опыты с предварительной перерезкой сухожилия. 1 — деятельность мышцы через 1 сутки, 2 — через 5 суток после тендотомии. Верхняя запись в каждой кимограмме — подопытная мышца, нижняя — контроль.

Концентрация $BaCl_2$. С разными концентрациями чистого раствора $BaCl_2$ (от $m/8$ до $m/2048$) было проделано одиннадцать серий опытов.

Одновременно ставился контроль с парной мышцей в растворе $m/16 BaCl_2$. Оценка действия разных концентраций проводилась путем сравнения средних величин разницы между контролем и опытом каждой серии.

В табл. 1 приведены средние величины периода скрытого возбуждения в контроле и в испытуемой концентрации и разница между ними.

Из приведенных опытов следует сделать вывод, что один и тот же раздражитель действует не одинаково на различные стороны работы мышцы: степень возбудимости мышцы далеко не всегда соответствует интенсивности ее дальнейшей работы.

Осмотическое давление. С целью выяснения роли осмотического давления растворов были проведены опыты с добавлением глюкозы для создания осмотического фона.

¹ По поводу термина „скрытое возбуждение“ см.: Н. В. Ермаков (1952).

Таблица 1

Влияние концентрации хлористого бария на возбудимость и сократимость мышц

Даты опытов	t° BaCl ₂	Количество животных	Концентрация		Период скрытого возбуждения		Разница	Среднее число сокращений за 10 мин.		Максимальная высота сокращений		Состояние тонуса	
			контроль	опыт	контроль	опыт		кон-троль	опыт	кон-троль	опыт	кон-троль	опыт
24 V	20.5	5	п/16	п/8	8 м. 58 с.	11 м. 23 с.	+2 м. 25 с.	78	62	5.4	2.1	2.0	0.9
19 V	21.5	5	п/16	п/12	10 м. 33 с.	11 м. 16 с.	+0 м. 43 с.	83	62	5.5	4.3	1.1	0.3
24-26 V	22.5	5	п/16	п/16	10 м. 55 с.	10 м. 58 с.	+0 м. 03 с.	82	81	5.8	5.1	1.7	1.8
16 VIII	22.5-25.5	9	п/16	п/16	8 м. 16 с.	8 м. 00 с.	-0 м. 16 с.	112	123	5.6	5.9	1.5	1.5
28-29 VIII	23-24	10	п/16	п/32	8 м. 19 с.	7 м. 02 с.	-1 м. 17 с.	80	60	5.4	5.4	1.0	3.4
2-3 VIII	24.5-25.5	11	п/16	п/64	9 м. 34 с.	3 м. 02 с.	-6 м. 34 с.	127	18	5.3	4.8	1.3	3.0
4-5 VIII	25-26.5	4	п/16	п/128	11 м. 51 с.	5 м. 20 с.	-6 м. 31 с.	70	19	4.5	3.7	1.2	2.3
5-6 VIII	24-25	4	п/16	п/256	8 м. 30 с.	3 м. 52 с.	-4 м. 38 с.	126	20	4.9	3.1	0.8	2.0
6 VIII	24	3	п/16	п/512	9 м. 23 с.	4 м. 25 с.	-4 м. 58 с.	101	7	4.9	1.8	0.5	1.7

Таблица 2

Влияние осмотического давления на возбудимость и сократимость мышц в хлористом барии

Даты опытов	t° BaCl ₂	Количество животных	Концентрация		Период скрытого возбуждения		Разница	Среднее число сокращений за 10 мин.		Максимальная высота сокращений		Состояние тонуса	
			контроль	опыт	контроль	опыт		кон-троль	опыт	кон-троль	опыт	кон-троль	опыт
16 VIII	24.5-25.5	9	п/16	п/16	8 м. 16 с.	8 м. 00 с.	-0 м. 16 с.	116	123	5.6	5.9	1.5	1.5
2-3 VIII	24.5-25.5	11	п/16	п/64	9 м. 34 с.	3 м. 00 с.	-6 м. 34 с.	107	18	5.3	4.8	1.3	3.0
13-14 VIII	27.5-29	8	п/16	п/64+глюкоза	6 м. 31 с.	5 м. 58 с.	-0 м. 33 с.	191	76	5.8	5.3	1.6	1.9
24 V	20.5	5	п/16	п/8	8 м. 58 с.	11 м. 23 с.	+2 м. 25 с.	78	62	5.4	2.1	2.0	0.9
30 VII	24-25	11	п/16+глюкоза	п/8	11 м. 10 с.	11 м. 40 с.	+0 м. 30 с.	70	83	3.8	3.2	1.2	1.6
23-24 VII	25-28	10	п/16	п/16+глюкоза	7 м. 17 с.	9 м. 12 с.	+1 м. 55 с.	116	82	6.3	3.7	1.1	1.6

В табл. 2 показано, что повышение осмотического давления (в растворе $m/64 \text{ BaCl}_2$ путем добавления глюкозы до изоосмии с раствором $m/16 \text{ BaCl}_2$) действует на возбудимость мышц точно так же, как повышение концентрации самой соли.

Так, если в $m/64 \text{ BaCl}_2$ период скрытого возбуждения на 6 мин. 34 сек. меньше, чем в контроле ($m/16$), то прибавление глюкозы снова увеличивает его и сводит разницу с контролем до нескольких секунд. Высота максимального сокращения и степень тонуса также выравниваются с контролем. Что касается числа сокращений, то с прибавлением глюкозы оно значительно повышается, не достигая, однако, числа сокращений в контроле. Таким образом, в растворе $m/16$ чистого BaCl_2 такие показатели работоспособности мышцы, как возбудимость, максимальная высота сокращений и тонус, определяются в основном осмотическим давлением, тогда как количество сокращений зависит в основном, повидному, от специфического действия ионов бария.

Переживание мышц. В опытах с переживающими мышцами определялась разница между периодом скрытого возбуждения контрольных мышц сразу после препаровки и периодом скрытого возбуждения подопытных мышц после различных сроков их переживания в рингеровском растворе при 20°C . Все опыты ставились в растворе $m/16 \text{ BaCl}_2$.

Применяя рингеровский раствор как среду для переживания мышц, мы исходили из общепринятого мнения о нейтральном характере его в отношении возбуждения мышц. В опытах по влиянию работы и покоя на сократительную способность переживающей мышцы Купалов и Науменко (1936; см. также: Зилов, 1935; Инджикян, 1937; Некрасов, 1939) пользовались рингеровским раствором для создания условий покоя мышцу. В наших опытах мы столкнулись с тем фактом, что иногда мышцы, взятые у зимних лягушек, обнаруживают в рингеровском растворе фибрилляцию и даже довольно значительные общие сокращения. Используя данные, полученные Яуре (1927) в лаборатории П. П. Лазарева, мы полагаем, что реакция некоторых мышц на рингеровский раствор как на функциональный раздражитель обусловлена сильным обеднением этих мышц солями кальция и что для подавления их возбуждения следует повысить содержание кальция в растворе.

Относительно возможности влияния на возбудимость мышцы в хлористом барии некоторой работы, предварительно проделанной мышцей в рингеровском растворе, следует сослаться на цитированную выше работу Купалова и Науменко. Контролируя работоспособность мышцы раздражением ее электрическим током, авторы пришли к выводу, что способность давать сокращения в основном одинакова как у длительно работавшей, так и у неработавшей мышцы. Изолированная мышца, независимо от состояния покоя или деятельности, претерпевает сложные структурные изменения, которые ведут к постепенному уменьшению ее способности давать сокращения. В наших опытах также не было обнаружено изменений периода скрытого возбуждения мышц в хлористом барии в тех случаях, когда в рингеровском растворе наблюдалась некоторая активность их.

Опыты с мышцами, переживавшими в рингеровском растворе при 20°C , ставились при температуре 30°C . Сроки переживания были от 30 мин. до 22 час.

Как видно из табл. 3, переживающие мышцы во всех случаях начинали сокращаться в среднем позже, чем контрольные, т. е. помещенные в хлористый барий непосредственно после препаровки. Предельным сроком переживания, повидному, следует считать 5 час.; такие мышцы начинали сокращаться в среднем на 14 мин. позже контрольных.

Следует указать на то обстоятельство, что потеря возбудимости по отношению к хлористому барию не вызвана умиранием мышц, так как на другие раздражения, например механические и электрические, мышцы отвечают сокращением.

Адреналин. К мышцам, помещенным в раствор $m/16 \text{ BaCl}_2$ в подопытном сосудике, прибавлялся адреналин в концентрации 10^{-4} или 10^{-5} .

Таблица 3

Влияние переживания мышцы в рингеровском растворе (20° С) на ее возбудимость в хлористом бари

Даты опытов	t° BaCl ₂	Количество животных	Срок переживания (в час.)	Период скрытого возбуждения		Разница
				контроль	опыт	
19—26 I	30	6	1 2	5 м. 49 с.	7 м. 24 с.	+ 1 м. 35 с.
14—17 I	30	5	1	4 м. 31 с.	9 м. 08 с.	+ 4 м. 37 с.
27—29 I	30	8	2	6 м. 28 с.	12 м. 41 с.	+ 6 м. 13 с.
15—29 I	30	7	3	7 м. 09 с.	12 м. 55 с.	+ 5 м. 46 с.
15—23 I	30	5	4	5 м. 39 с.	16 м. 00 с.	+10 м. 21 с.
24 I	30	2	5	7 м. 10 с.	21 м. 13 с.	+14 м. 03 с.
24 I	30	1	6	9 м. 00 с.	—	—

Три серии опытов были поставлены с переживающими мышцами (предварительно продержанными в течение 2 час. в рингеровском растворе при 20° С), т. е. с мышцами с несколько ослабленной возбудимостью, и одна серия — со свежепрепарованными мышцами. Опыты производились в разных температурных условиях (при 20, 30 и 32° С). Как и в предыдущих опытах, определялась разница в периоде скрытого возбуждения между контролем и опытом.

Полученные результаты приведены в табл. 4.

Таблица 4

Влияние адреналина на возбудимость мышцы в хлористом бари

Даты опытов	t° BaCl ₂	Количество животных	Концентрация адреналина	Период скрытого возбуждения		Разница	Примечание
				контроль	опыт		
6—12 II	20	7	10 ⁻⁴	25 м. 31 с.	19 м. 11 с.	-6 м. 20 с.	} Мышцы были 2 ч. в растворе Рингера при 20° С. То же. Мышцы взяты непосредственно после изоляции.
13—16 II	30	11	10 ⁻⁴	12 м. 23 с.	10 м. 48 с.	-1 м. 35 с.	
30I—2 II	30	7	10 ⁻⁵	11 м. 06 с.	9 м. 59 с.	-1 м. 07 с.	
17—18 II	30	10	—	(л.) 8 м. 38 с.	(п.) 7 м. 34 с.	-1 м. 04 с.	
20—21 II	32	10	10 ⁻⁴	3 м. 43 с.	3 м. 42 с.	-0 м. 01 с.	

Прежде всего обращает на себя внимание влияние температуры на период скрытого возбуждения контрольных переживающих мышц. Так, при 20° С мышцы начинают сокращаться значительно позже (более чем в 2 раза), чем при 30° С. Таким образом, в первой серии опытов, поставленных при 20° С, действию адреналина в концентрации 10⁻⁴ подвергались мышцы с наименьшей возбудимостью. Как видно из табл. 4, в этих условиях адреналин значительно повышает возбудимость мышц, укорачивая период скрытого возбуждения на 6 мин. 40 сек., т. е. почти на 25%.

Во всех случаях, когда контрольная мышца имеет малую возбудимость, в парной ей подопытной мышце период скрытого возбуждения уменьшается, и, наоборот, когда контрольная мышца имеет короткий период скрытого возбуждения, адреналин вызывает противоположный эффект, т. е. удлиняет период скрытого возбуждения.

Односторонняя десимпатизация. Операция состояла в одностороннем удалении нижнего участка симпатического ствола,

иннервирующего задние конечности или в перерезке *rami communicantes VII—X* пар спинномозговых нервов. Противоположная сторона оставалась интактной, и мышца соответствующей конечности служила контролем. Опыты ставились при комнатной температуре 20—21° С.

Были исследованы лягушки, выжившие в течение месяца и оправившиеся после операции. Обнаружена существенная разница в реакции мышц десимпатизированной и интактной конечностей как в отношении периода скрытого возбуждения, так и в отношении числа сокращений. Десимпатизированные мышцы начинали сокращения раньше, чем контрольные, но давали меньшее число сокращений за 10 мин. работы. Результаты этих опытов приведены в табл. 5, где показаны для сравнения также результаты опытов с нормальными лягушками.

Таблица 5

Влияние десимпатизации на возбудимость и сократимость мышцы в хлористом барии

Даты опытов	t° BaCl ₂	Количество живых	Название серии	Период скрытого возбуждения		Разница	Среднее число сокращений за 10 мин.	
				контроль	опыт		контроль	опыт
7—8 VII	20—21	7	Десимпатизация	18 м. 30 с.	13 м. 09 с.	—5 м. 21 с.	67	50
8—10 VII	20—21	10	Контрольная	13 м. 00 с.	14 м. 08 с.	+1 м. 08 с.	44	52

В чем же состоит влияние односторонней десимпатизации? Средняя величина периода скрытого возбуждения десимпатизированных мышц (13 мин. 09 сек.), а также среднее количество сокращений за 10 мин. работы (50) остались почти такими же, как у нормальных лягушек (период скрытого возбуждения $\frac{13 \text{ мин. } 00 \text{ сек.} + 14 \text{ мин. } 08 \text{ сек.}}{2} = 13 \text{ мин.}$

34 сек., число сокращений $\frac{44 + 52}{2} = 48$). В то же время мышцы интактной стороны оперированных лягушек обнаружили пониженную возбудимость: период скрытого возбуждения увеличился до 18 мин. 30 сек.; одновременно повысилось число сокращений до 67. Таким образом, следует считать, что односторонняя десимпатизация оказала рефлекторное влияние на мышцу противоположной стороны.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. (1901). Возбуждение, торможение и наркоз. Собр. соч., 4, 1953.
 Ермаков Н. В., Усп. совр. биолог., 33, 2, 1952.
 Ермаков Н. В. и Г. Г. Дядюша, Физиолог. журн. СССР, 39, 89, 1953.
 Зилов Г. Н., Тр. I Моск. Гос. мед. инст., 3, 1935.
 Инджикян А. М., Тр. Физиолог. инст. ЛГУ, под ред. А. А. Ухтомского, № 18, 71, 1937.
 Купалов П. С. и А. И. Науменко, Физиолог. журн. СССР, 27, 817, 1936.
 Кафлер (1943), цит. по: Карасик В. М., Физиолог. журн. СССР, 33, 463, 1947.
 Лёб Ж. Динамика живого вещества, 1910.
 Некрасов П. А., сб. „Исследования по физиологии труда“. 1, Л., 1939.
 Ухтомский А. А., Физиолог. журн. СССР, 16, 1, 1933.
 Яуре Г. Г., Журн. экспер. биолог. и мед., 8, 9, 1927.

СООТНОШЕНИЕ ВОЗБУДИМОСТИ И РИТМИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПРИ ПАРАБИОЗЕ ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТОЙ МУСКУЛАТУРЫ

Т. А. Джамусова и В. В. Пономаренко

Лаборатория гистофизиологии Физиологического института им. А. А. Ухтомского ЛГУ и Лаборатория общей и клеточной физиологии Зоологического института АН СССР

Поступило 23 II 1953

Развивая мысль Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского о единстве местного и распространяющегося возбуждения, Д. Н. Насонов пришел к выводу, что характер деятельности проводящей ткани определяется уровнем ее возбудимости. В соответствии с этим снижение уровня возбудимости ткани превращает бездекрементно бегущее возбуждение в местное, распространяющееся с декрементом, а повышение уровня возбудимости ткани приводит ее в состояние ритмической активности (Насонов, 1948).

Это было показано рядом экспериментальных работ, сделанных на нерве позвоночных и беспозвоночных животных (Насонов и Авербах, 1950; Авербах и Насонов, 1951; Авербах, Насонов и Комарова, 1950; Насонов и Розенталь, 1952; Насонов и Суздальская, 1954).

Интересно было выяснить, в какой мере распространяется эта закономерность на другую проводящую ткань — соматическую мускулатуру животных. Настоящая работа, однако, не ставит целью изучение всех видов активности мышцы, а является лишь попыткой установить зависимость одной из форм ее деятельности — ритмической активности — от возбудимости.

Повышение возбудимости и ритмическую активность мышечной ткани наблюдали многие авторы при действии самых разнообразных агентов (Biedermann, 1883; Blumenthal, 1896; Феофилактос и Самойлов, 1907; Loeb, 1901; Инджикян, 1937; Яуре, 1927, и др.).

Однако систематического изучения связи повышенной возбудимости с ритмической активностью, впервые намеченной Н. Е. Введенским (1901), не проводилось. С этой точки зрения чрезвычайно интересна работа Квасова и Ушинской (1948), в которой авторы наблюдали появление ритмической активности скелетных мышц при действии слабых раздражителей в тех случаях, когда возбудимость мышц была предварительно повышена действием глицерина и подсушиванием.

МЕТОДИКА

В качестве объекта мы избрали портняжную мышцу травяной лягушки (Ленинградская область) и ретрактор *Priapulius caudatus* (Lam.) (Еаренцово море).¹ Исследование производилось путем изучения возбудимости этих мышц при изменении силы (концентрации и интенсивности) следующих веществ: глицерина, галактозы,

¹ Ретрактор *Priapulius caudatus*, согласно данным литературы (Appel, 1885) и сделанной нами гистологической проверки, относится к поперечно-полосатой мускулатуре.

соляной кислоты, сернокислого натрия, хлористого натрия, хлористого калия, цитрата натрия и рингеровского раствора, лишённого кальция (для портняжной мышцы) и цитрата натрия, хлористого калия, хлористого натрия, хлористого кальция, красителя «далия» фиолетового, сернокислого натрия и повышенной температуры (для ретрактора *Priapulius caudatus*). Растворы готовились путем добавления веществ к соответствующим физиологическим жидкостям; рингеровскому раствору в опытах с портняжными мышцами и морской воде в опытах с ретракторами.

Измерение возбудимости мышц производилось с помощью конденсаторных разрядов (30 мкф) неполяризуемыми электродами. На рис. 1 изображена схема установки для измерения порога возбудимости ретрактора. Возбудимость портняжной мышцы измерялась с помощью такой же установки, но раздражение производилось каломелевыми электродами, а не электродами Дюбуа-Реймона, при напряжении источника тока не 3, а 4 вольта. Кроме того, сопротивление к электроду (r_1), равное 10000 ом, в опытах с портняжной мышцей заменялось сопротивлением на 7000 ом, а сопротивление r_2 , равное 3000 ом, совсем не включалось.

Опыты проводились по следующей схеме: отпрепарованные мышцы помещались в соответствующие физиологические растворы. Спустя 40—60 мин. измерялась их возбудимость (исходный порог возбудимости), после чего мышцы погружались в чашки Петри с опытным раствором, во время действия которого производилось уже периодическое измерение их уровня возбудимости. Опыты с действием температуры на ретракторы ставились следующим образом: мышцы из морской воды при $t^{\circ} 14^{\circ} \text{C}$ переносились в морскую воду, нагретую до желаемой температуры, которая поддерживалась с точностью до 0.5°C . Наличие ритмической активности регистрировалось визуально и миографически. Для записи сокращений применялся облегченный рычажок Жюльена с соотношением плеч 1:5. Нагрузка на мышцу не превышала 50 мг.

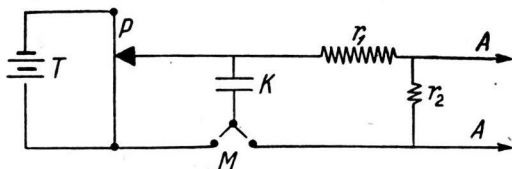


Рис. 1. Схема установки для измерения возбудимости ретрактора *Priapulius caudatus*. A — электроды Дюбуа-Реймона; T — источник постоянного тока в 3 вольта; K — конденсатор в 30 мкф; M — метромом (60 ударов в 1 мин.); P — реохорд; сопротивление $r_1 = 10000$ ом, сопротивление $r_2 = 3000$ ом.

Опыты с портняжной мышцей были поставлены осенью, зимой и весной 1949—1952 гг., а с ретрактором — летом 1950 г. Во время постановки опытов температура воздуха колебалась в пределах $17-19^{\circ} \text{C}$.

Контрольные серии опытов показали, что порог возбудимости ретрактора в морской воде и портняжной мышцы в растворе Рингера в начале испытывал лишь небольшие колебания около исходного уровня, не превышающие обычно $10-15\%$ реобазы. Постепенное понижение возбудимости у контрольных препаратов отмечается: для портняжной мышцы через 3—4 час. после препаровки, а для ретрактора через 15—20 час.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Основное внимание было нами обращено на начало парабактериального процесса, когда, согласно данным Введенского и его учеников, имеет место состояние ритмической активности.

Изложение экспериментального материала мы начнем с результатов, полученных на мускулатуре лягушки.

По ходу опытов все перечисленные выше агенты по их способности вызывать ритмическую деятельность портняжной мышцы разделились на две группы: при действии одних агентов — хлористого калия, сернокислого натрия, соляной кислоты, цитрата натрия и рингеровского раствора (лишённого кальция) — наблюдались ритмические сокращения мышцы; другие агенты — галактоза, глицерин и хлористый натрий — ритмической активности не вызывали. Однако при больших концентрациях глицерина (15% и выше) и хлористого натрия (выше 1.25%) можно было наблюдать ритмические подергивания мышцы на фоне развивающейся контрактуры. При дальнейшем изложении это явление будет разобрано подробнее.

Измерение возбудимости мышц при действии агентов первой группы дало однотипные результаты, поэтому мы ограничимся приведением

графиков изменения порога возбудимости только для растворов цитрата натрия, которые исследовались в концентрациях от 0.12 до 32%.

В 0.12%-м растворе цитрата натрия порог возбудимости мышц в первые 5 мин. уменьшался примерно вдвое, затем он постепенно увеличивался, но в течение часа еще не мог достигнуть исходной величины (рис. 2, а). Аналогичная картина наблюдалась и при действии 0.25%-го раствора цитрата натрия (рис. 2, б). В некоторых опытах, где возбудимость повышалась сильнее, можно было видеть ритмические сокращения мышцы, длившиеся 2—4 мин. (рис. 2, в). Наименьшие пороги возбудимости мышцы, которые удается промерить нашей методикой перед началом ритмической активности, составляли 8—9 см по шкале реохорда. Эта величина не зависела от исходного порога, так как ритмическая активность всегда возникала при падении порога до

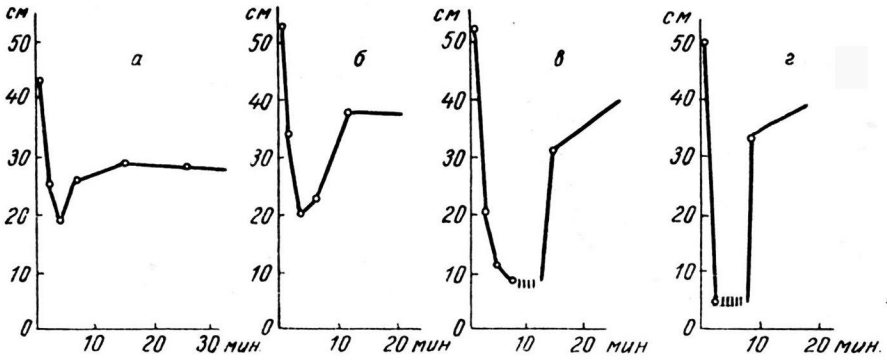


Рис. 2. Кривые изменения порога возбудимости портняжной мышцы в растворах цитрата натрия (а — 0.12%, б и в — 0.25%, г — 0.5%). По оси абсцисс — время действия вещества (в мин.); по оси ординат — пороговая сила тока (в см реохорда); штриховка — ритмические сокращения мышцы.

8—9 см как при исходном уровне возбудимости в 68 см, так и при таковом в 25 см. Окончание ритмической активности всегда совпадало с увеличением порога. В концентрациях 0.4—0.5% цитрата натрия также наблюдалось сильное уменьшение порога до величины 5—9 см, после чего наступала ритмическая активность, длившаяся в отдельных опытах до 30 мин. (рис. 2, г). В концентрациях от 1 до 32% цитрата натрия ритмическая деятельность мышцы наступала почти мгновенно, так что измерить возбудимость перед ее началом практически было невозможно. Длительность ритмической активности в этих концентрациях сокращалась до 1 мин., а окончание ее всегда сопровождалось резким падением возбудимости.

Полученные экспериментальные данные о характере изменения порога возбудимости в цитрате натрия сведены в табл. 1.

Такое же изменение порога наблюдалось и при действии других агентов, вызывавших ритмические сокращения портняжной мышцы. Полученные результаты приведены в той же таблице, из которой видно, что наиболее длительное состояние ритмической активности наблюдалось, как и в цитрате натрия при воздействиях относительно небольшими дозами, какими являются: 0.15—0.2%-й хлористый калий, 1—2%-й раствор сернокислого натрия, 0.007—0.008 н. соляная кислота. При увеличении концентрации зона ритмической активности сокращалась. Возникновение ритмической активности при действии указанных веществ наблюдалось также только после значительного повышения

возбудимости мышцы. Наименьшие промерявшиеся пороги при этом были того же порядка, что и в растворах цитрата натрия и колебались от опыта к опыту от 5 до 10 см шкалы. Эта величина не зависела ни от исходного уровня возбудимости мышцы, ни от характера действующего агента. Последующее понижение возбудимости хотя бы на 3—5 см всегда приводило к прекращению ритмической активности.

На основании проведенных опытов мы пришли к выводу, что ритмическая активность портняжной мышцы возможна только в результате повышения ее возбудимости до определенного уровня, не зависящего от исходной возбудимости и характера действующего агента. В нашей методике эта величина составляла 5—10 см по шкале реохорда. С точки зрения представлений Насонова величину 5—10 см можно назвать „порогом ритмической активности“ портняжной мышцы.

Как уже говорилось выше, ритмической активности не вызывали: галактоза во всех исследованных концентрациях, глицерин в концентрациях, не достигавших 15%, и хлористый натрий в концентрациях, не превышавших 1.25%. В соответствии с этим фактом в растворах галактозы повышения возбудимости никогда не наблюдалось. Что же касается глицерина, то в концентрациях от 5 до 10% в нем можно было зарегистрировать некоторое падение порога до величины 12—15 см. Такое же падение порога наблюдалось и при действии 0.36%-го раствора хлористого натрия. Однако ритмической активности в этих опытах не наблюдалось, так как повышение возбудимости здесь никогда не достигало установленной нами величины 5—10 см, т. е. „порога ритмической активности“. В растворах глицерина, концентрация которых была равна или больше 15%, и в растворах хлористого натрия, концентрация которых превышала 1.25%, можно было наблюдать резкие ритмические подергивания мышцы на фоне развивающейся контрактуры (рис. 3, Б), при этом регистрировалось не повышение, а понижение возбудимости.

Область концентраций, в которой отмечались такие подергивания, согласно данным Авербаха и Насонова (1951) сильно повышает возбудимость нервного волокна и приводит его в состояние ритмической активности (табл. 2). Эти факты позволили предположить, что подобного рода сокращения могут иметь место благодаря раздражению нервных веточек. Сделанное предположение было проверено при изучении действия хлористого натрия на денервированные мышцы.

Денервация производилась путем удаления кусочка нерва в том месте, где он входит в портняжную мышцу. Кровеносные сосуды при этом не повреждались. Опыты ставились на весенних лягушках через 34—38 дней после перерезки нерва.

На основании данных литературы можно считать, что этот срок является достаточным для полной потери не прямой возбудимости мышцы (Adrian a. Owen, 1921; Bethe, 1928; Леушина, 1948).

В результате поставленных опытов выяснилось, что ритмические подергивания отсутствовали у денервированных мышц, в то время как у неденервированных они были выражены так же четко (рис. 3, А и Б). В то же время способность денервированной мышцы реагировать ритмическими сокращениями при действии веществ первой группы, сильно повышающих возбудимость мышцы (рис. 4), показывает, что отсутствие подергиваний в растворах хлористого натрия (вещество второй группы) не может быть объяснено резкими изменениями функционального состояния мышцы при денервации. Таким образом, предположение о том, что ритмические подергивания в глицерине и хлористом натрии связаны с раздражением нервных веточек, полностью подтвердилось.

Изменения порога возбудимости портняжной мышцы

№ п/п	Вещество	Концентрация (в %) или интенсивность	Общее число опытов	В том числе:	
				с повышенной возбудимостью	с ритмической активностью
1	Рингеровский раствор, лишенный кальция		35	35	12
2	Цитрат натрия	0.12—0.25	22	22	12
		0.4—0.5	28	28	28
		1—2	23	Измерить не удалось	23
		4—8	23		23
		16—32	23		23
3	Na ₂ SO ₄	1	10	10	10
		2	14	14	14
		4	13	Измерить не удалось	13
		8	14		14
		16	10		10
4	HCl ¹	0.005 н.	4	Нет	Нет
		0.006 н.	5	Нет	Нет
		0.007 н.	6	6	5
		0.008 н.	12	12	7
		0.01 н.	3	3	3
5	KCl	0.05	15	Нет	Нет
		0.15	17	10	4
		0.2—0.25	26	8	7
		0.1	5	5	Нет
		0.3—1	15	Нет	Нет
6	NaCl	0.22—0.29	6	Нет	Нет
		0.36	16	10	Нет
		0.48—1.5	51	Нет	3
		1.87—10.0	46	Нет	30
7	Галактоза	1.25—15	46	Нет	Нет
8	Глицерин	3.75	5	Нет	Нет
		5—10	13	9	Нет
		15—30	10	Нет	6

Опыты с портняжной мышцей привели нас к выводу, что существуют две формы ритмической активности мышцы, которые отличаются по месту своего возникновения. Одна форма ритмической активности характеризует собой начало парабютического процесса самой мышцы и возникает в результате повышения возбудимости собственно мышечной ткани. Ввиду того, что фаза повышенной возбудимости и ритмической активности предшествует образованию местного стойкого возбуждения (контрактуры), оптимум такого рода ритмической активности должен находиться при силе раздражения ниже контрактурного порога. Другая форма ритмической активности выражает начало парабютического процесса периферического участка нервного волокна и, согласно данным Авербаха и Насонова (1951), является результатом повышения

¹ Концентрации HCl даны в нормальных растворах.

таблица 1

таблицы лягушки при исследовании веществ первой и второй групп

Исходный порог возбудимости (в см шкалы реохорда)		Наименьшие промеряемые пороги перед началом ритмической активности (в см шкалы реохорда)	Продолжительность ритмической активности (в мин.)	Контрактурный порог
крайние цифры	среднее арифметическое из всех опытов			
25—65	44	5—10	3—30	—
25—68	48	8—9	2—4	} 1—2%
21—72	47	5—9	4—30	
19—65	49	} Измерить не удается	4—5	
20—60	40		3—4	
19—60	38		1—2	
25—36	31	5—10	4—7	} 2%
25—45	36	7—8	3—5	
20—40	32	} Измерить не удается	2—2.5	
30—45	38		0.5	
30—48	35		Менее 0.5	
20—26	23	Нет	Нет	} —
17—25	22	Нет	Нет	
18—25	22	5—7	3—4	
18—23	23	5—7	2—3	
16—25	22	6—7	1—2	
20—48	33	Нет	Нет	} 0.25%
16—48	28	5—10	4—6	
14—53	28	6—10	4—5	
27—38	31	Понижение порога не доходит до 10 см	Нет	
23—48	31	Нет	Нет	
24—55	34	Нет	Нет	} 1.25%
22—46	35	Нет	Нет	
15—83	41	} Ритмические подергивания на фоне развивающейся контрактуры и понижающейся возбудимости		
23—73	45			
15—48	24	Нет	Нет	—
27—30	28	Нет	Нет	} 5—7.5%
27—61	37	Нет	Нет	
34—63	43	Ритмические подергивания на фоне развивающейся контрактуры		

возбудимости нервных волокон. Активность этого рода может наблюдаться при условии сохранения не прямой возбудимости мышцы, при силе раздражения как выше, так и ниже контрактурного порога, так как наличие подергиваний определяется функциональным состоянием не мышцы, а нерва. В наших опытах ритмические подергивания нервного происхождения наблюдались при наличии контрактуры, тогда как ритмическая активность самой мышцы появлялась до ее возникновения. Этот факт может указывать на то, что оптимум ритмической активности нерва находится в районе больших сил раздражения, нежели у мышцы.

В опытах, поставленных с ретрактором *Priapulus caudatus*, были получены в общем такие же результаты, что и с портняжной мышцей. В этом случае примененные нами вещества также разделились на две группы по способности вызывать ритмическую активность. Хлористый

Таблица 2

Область концентраций глицерина и хлористого натрия, повышающих возбудимость нервного волокна

Вещество	Концентрация, в которой наблюдались ритмические подергивания мышц	Концентрация, вызывающая ритмическую активность нервного волокна (по данным Авербаха и Насонова)	Контрактурный порог
Глицерин Хлористый натрий	15%—30% Свыше 1.25%	15% и 30% 3% и 6%	5—7.5% 1.25%

калий, цитрат натрия, краситель „далия“ фиолетовый и повышенная температура вызывали ритмическую активность, а при испытании в растворах хлористого натрия, сернокислого натрия и хлористого кальция никакой ритмической активности не наблюдалось.

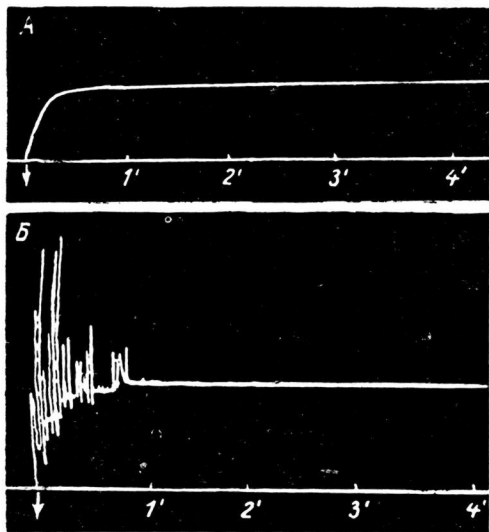


Рис. 3. Действие 5%-го раствора хлористого натрия на денервированную (А) и недеенервированную (В) портняжную мышцу. Время в мин.

повышение ее не достигало величины 1—3 см, то ритмической активности не наблюдалось.

Контрактурные пороги были определены нами только для хлористого калия и цитрата натрия.¹ Они оказались значительно выше, чем при концентрациях, вызывавших оптимум ритмической активности ретрактора. В оптимальных концентрациях фаза повышенной возбудимости и ритмической активности оказалась сильно растянутой во времени. Так, например, в 0.15%-м растворе хлористого калия она продолжалась

¹ При определении контрактурных порогов нужно учитывать, что как опытные, так и контрольные мышцы обладают способностью с течением времени растягиваться даже под влиянием собственного веса, поэтому минимальные контрактурные сокращения обнаружить трудно.

Изменение порога возбудимости ретрактора под влиянием веществ первой группы было одноподобным и поэтому иллюстрируется кривыми, изображающими действие только цитрата натрия (рис. 5). Как и для портняжной мышцы, все опытные данные сведены в таблицу (табл. 3). Как видно из кривых рис. 5 и табл. 3, ритмическая активность ретрактора возникала, как правило, в результате сильного повышения его возбудимости (до величины 1—3 см), которая тоже не зависела от исходного уровня возбудимости и особенностей действующего вещества. Если возбудимость не повышалась (в опытах с хлористым натрием, сернокислым натрием и хлористым кальцием) или

до 22 час., а в 4%-м цитрате натрия — до 26 час. Можно думать, что стадия повышенной возбудимости и ритмической активности на мышцах беспозвоночных животных выражена гораздо резче.

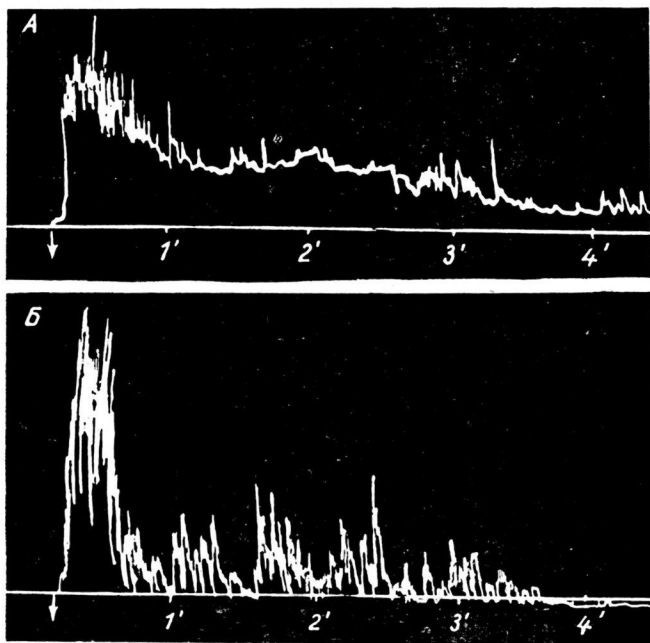


Рис. 4. Действие 1%-го раствора цитрата натрия на денервированную (А) и неденервированную (Б) портулячную мышцу.
Время в мин.

Является ли ритмическая деятельность ретрактора выражением активности только мышечной ткани, или она складывается из мышеч-

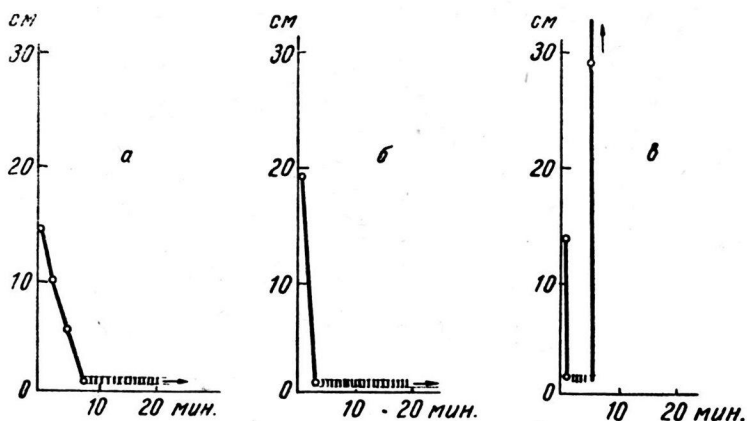


Рис. 5. Кривые изменения порога возбудимости ретрактора в растворах цитрата натрия (а — 2%, б — 4%, в — 6%).
Обозначения те же, что и на рис. 2.

ной активности и активности нервных веточек — сказать трудно. Однако в том, что мы обязательно наблюдали ритмическую активность собственно мышечной ткани, убеждает факт постоянного наступления ритми-

Таблица 3

Изменение порога возбудимости мышц ретрактора *Priarius caudatus* при исследовании веществ первой и второй группы

№	Вещество	Концентрация (%)	Опытное число	В том числе:		Исходный порог возбудимости (в см реохорда)		Наименьшие пороги перед началом ритмической активности (в см реохорда)	Продолжительность ритмической активности	Контрактурный порог
				с повышенной возбудимостью	с ритмической активностью	крайние цифры	среднее арифметическое из всех опытов			
1	Цитрат натрия	2 4 6 8	10	10	10	36-14	20	1-3	12-17 ч.	6%
			15	15	14-20	16	1-3	17-26 ч.		
			5	5	14-15	15	1	3-15 м.		
			5	5	17-30	26	Измерить не удается	2-3 м.		
2	KCl	0.075 0.15 0.3 0.45 0.6 1.2	6	6	1	19-27	22	2	30 м.	0.3%
			13	13	13	21-33	23	1-2	80 м.-22 ч.	
			11	11	11	28-33	30	1-2	1-3 ч.	
			6	6	6	10-20	15	1-2	1-3 м.	
			7	Нет	Нет	13-22	17	Возбудимость понижается	Нет	
			4	Нет	Нет	13-20	14		Нет	
			8	8	8	13-17	15			
3	Краситель "для" фиолетовый	0.001 0.002 0.01	8	8	8	13-17	15	2-3	20-30 м.	-
			8	8	19-34	28	1-3	5-15 м.		
			6	6	22-29	21	1	5-7 м.		
			3	Нет	13-20	17	Нет	Нет		
			6	6	12-15	13	1-2	5-7 м.		
			4	4	14-17	15	1-2	2-3 м.		
4	Температура	24° C 26° C 30° C 43° C	3	Нет	Нет	35-15	20	Резкое падение возбудимости	Нет	-
			6	6	12-15	13	1-2	5-7 м.		
			4	4	14-17	15	1-2	2-3 м.		
5	NaCl	0.34-5.36	20	Нет	Нет	13-26	23	Нет	Нет	-
			22	Нет	Нет	16-31	21	Нет	Нет	
			25	Нет	Нет	15-27	23	Нет	Нет	

ческой активности ретрактора в результате повышения возбудимости мышцы и при силе раздражителя ниже контрактурного порога.

Специальные микроскопические наблюдения и микрофотоснимки ритмической активности ретрактора обнаружили, что при действии цитрата натрия и красителя „далия“ фиолетового в отдельных волокнах на общем фоне ритмических подергиваний всей мышцы возникают еще особые „волны сокращения“. Они образуются в виде местных утолщений и распространяются вдоль по волокну со скоростью 5—70 μ в 1 сек. Интересно отметить, что вызванная этими веществами ритмическая активность характеризуется слабыми сокращениями с небольшой амплитудой. В растворах хлористого калия, где наблюдаются сильные с высокой амплитудой сокращения, описанных выше волн мы не обнаружили.

Таким образом фаза повышенной возбудимости и ритмической активности наблюдалась при развитии парабииоза как портняжной мышцы, так и ретрактора. Ритмическая активность портняжной мышцы и ретрактора возникла на уровне значительного понижения порога возбудимости мышц, что подтверждает развиваемые Д. Н. Насоновым взгляды, согласно которым ритмическая активность есть результат повышения возбудимости проводящей ткани.

ВЫВОДЫ

1. В соответствии с теорией парабииоза Н. Е. Введенского фаза повышенной возбудимости и ритмической активности портняжной мышцы травяной лягушки и ретрактора *Priapulus caudatus* Lam.) характеризует собой самое начало парабииотического процесса.

2. Ритмическая активность портняжной мышцы лягушки и ретрактора *Priapulus caudatus* возникает только в результате сильного повышения возбудимости мышц до определенного уровня. Этот уровень, не зависящий от исходного порога возбудимости и характера действующего агента, можно назвать „порогом ритмической активности“.

3. Методом денервации удалось дифференцировать два вида ритмической активности портняжной мышцы, отличающихся по месту своего возникновения. Одна форма ритмической активности является результатом повышения возбудимости мышечной ткани, другая выражает ритмическую активность периферического участка нервного волокна.

ЛИТЕРАТУРА

- Авербах М. С. и Д. Н. Насонов, Журн. общ. биол., 12, 266, 1951.
 Авербах М. С., Д. Н. Насонов и Г. А. Комарова, Докл. АН СССР, 73, 853, 1951.
 Введенский Н. Е. (1901). Возбуждение, торможение, наркоз. Собр. соч., 4, изд. ЛГУ, 193, 1953.
 Инджиян А. Т., Тр. Физиолог. Инст. ЛГУ, № 18, 71, 1937.
 Квасов Д. Г. и О. Ф. Ушинская, Бюлл. exper. биол. и мед., 26, 3, 1948.
 Леушина Л. И., Бюлл. exper. биол. и мед., 25, 263, 1948.
 Лаб Ж. Динамика живого вещества. Одесса, 1910.
 Насонов Д. Н., Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 381, 1948.
 Насонов Д. Н., М. С. Авербах, Физиолог. журн. СССР, 36, 46, 1950.
 Насонов Д. Н., Д. Л. Розенталь, Усп. совр. биол., 34, 161, 1952.
 Насонов Д. Н. и И. П. Суздальская, Уч. зап. ЛГУ, № 164, 288, 1954.
 (Феофилактов П. М. и А. Ф. Самойлов), Pheophilaktoff P. M. u. A. F. Samojloff, Arch. f. Anat. u. Physiol. Abt., 145, (1907).
 Яуре Г. Г., Журн. exper. биол. и мед., № 19, 43, 1927.
 Adrian E. D. a. D. K. Owen, J. Physiol., 55, 326, 1921.
 Appel W., Ztschr. f. wiss. Zool., 42, 459, 1885.
 Bethe A., Beth's Handb., 9, 289, 1928.
 Biedermann W., Sitzungsber. Akad. Wissensch., Abt. III, 82, 257, Wien, 1880.
 Blumenthal A., Arch. f. d. ges. Physiol. 62, 513, 1896.
 Loeb J., Amer. J. Physiol., 5, 362, 1901.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ТОКСИЧНОСТИ МОНОИОДАЦЕТАТА ДЛЯ МУСКУЛАТУРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Б. П. Ушаков и С. А. Кроленко

Лаборатория общей и клеточной физиологии Зоологического института
АН СССР и Лаборатория гистофизиологии Физиологического института
им. А. А. Ухтомского

Поступило 28 IV 1953

„Непороговая зависимость“ скорости развития невозбудимости от концентрации яда, описанная Насоновым (1949) на портняжной мышце лягушки, представляет собой частный случай парабиоза мускулатуры. Она соответствует такому типу реакции, при котором рост раздражения вызывает равномерное ускорение потери возбудимости, выражающееся уравнением параболы n -го порядка: $V = K \cdot C^n$, где V — скорость развития невозбудимости, C — сила парабиотического воздействия, а n и K — константы. Дальнейшие исследования Ушакова (1953а, 1953б; Ушаков и Джамусова, 1954) показали, что параболическая зависимость проявляется наиболее отчетливо тогда, когда потеря мышцей возбудимости является следствием прямого воздействия раздражителя на ее белковую структуру и когда это воздействие не может быть обезврежено мышцей (тиоловые и другие ферментативные яды и температура). Многочисленные данные литературы, указывающие на подчинение уравнению параболы зависимости инактивирующего действия ядов на ферментативные системы в модельных опытах, явились дополнительным доказательством того, что „непороговая зависимость“ представляет собой такой тип парабиоза, физиологический механизм которого сводится к одному, ничем не осложненному процессу взаимодействия раздражителя с белковым субстратом мышечного волокна. Последний вывод дает возможность использовать изучение скорости развития невозбудимости для характеристики реактивности белковых структур, реагирующих с данным ядом.

Большая группа тиоловых ядов специфически взаимодействует с сульфгидрильными радикалами белковой структуры различных клеток и тканей. Применение метода связывания SH-групп позволило Коштоянцу с сотрудниками (Коштоянц, 1951 и 1952) обнаружить важное значение тиоловых структур для сократительного акта мышечного волокна и для механизма передачи возбуждения с нерва на мышцу.

Становится ясным, что реактивность белковых структур, содержащих сульфгидрильные группы, является важным фактором, от которого зависит адекватная физиологическая возбудимость мышечных волокон.

Имея в виду большую значимость этих структур для нормальной деятельности мускулатуры, нам казалось интересным провести сравнительно-физиологический анализ зависимости скорости развития не-

возбудимости соматической мускулатуры от концентрации одного из тиоловых ядов — моноиодацетата (МИА). Как известно, этот яд в первую очередь реагирует с сульфгидрильными группами гликолитической ферментативной системы мышцы.

МЕТОДИКА

Методика наших опытов ничем не отличалась от методики экспериментов, поставленных с МИА, на портняжной мышце лягушки в работе Ушакова (1953) и сводилась к повторению этих экспериментов на большем количестве объектов. Опыты ставились на соматической мускулатуре 9 видов животных: ретракторе степной черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray), extensor carpi radialis brevis белой крысы (*Rattus norvegicus* Borkh.), мышцах мероподита ходяльных ног краба (*Hyas araneus*), ногоулитки (*Helix vulgaris* Rssm.), мышцах аристотелева фонаря морского ежа (*Strongylocentrotus droebachiensis* O. F. Müll.), ретракторах червей *Priapulul caudatus* (Lam.) и *Phascolosoma margaritaceum* (Sars) и кожно-мускульных мешках пиявки (*Hirudo medicinalis* L.) и пескожила (*Arenicola marina* L.).

МИА использовался в виде натриевой соли моноодуксусной кислоты, которая была нейтрализована двууглекислой содой до pH 4.0—6.0. Все растворы МИА готовились прибавлением его либо к раствору Рингера (опыты с мускулатурой позвоночных и моллюска), либо к морской воде (опыты с мускулатурой морских животных), либо к физиологическому раствору поваренной соли (опыты с мускулатурой пиявки). Эти же растворы использовались в контрольных сериях для установления срока переживания изолированных мышц без дополнительного экспериментального воздействия.

Время развития невозбудимости определялось по исчезновению ответа мышц на фарадическое раздражение индукционной катушки, в первичную цепь которой были включены три элемента СЛ-30 (4.5 вольта). Обычно с каждой концентрацией проводилось 5—10 опытов, после чего высчитывалось среднее время исчезновения фарадической возбудимости (в мин.), а из него, по формуле: $V = \frac{1}{t} \cdot 100000$, — относительная скорость развития невозбудимости (Насонов, 1948). Всего поставлено 695 опытов при температуре в лаборатории 17—22° С.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

В табл. 1 приведено среднее время потери возбудимости мышц в разных концентрациях МИА, а на рисунке (стр. 212) изображена графически зависимость скорости развития невозбудимости от концентрации ингибитора. По оси абсцисс этих графиков отложены логарифмы молярных концентраций моноиодацетата, а по оси ординат — логарифмы относительной скорости наступления невозбудимости. Преимущество такого изображения заключается, во-первых, в наиболее наглядной проверке приложимости к изучаемой зависимости формулы параболы, так как степенная функция ($V = K \cdot C^n$) на логарифмическом графике имеет вид наклонной прямой ($\lg V = \lg K + n \lg C$) и, во-вторых, в том, что в случае наличия параболической зависимости оно позволяет вычислить константы n и K , поскольку константа K представляет собой скорость развития невозбудимости при концентрации агента равной 1 молю, а n — тангенс угла наклона прямой степенной функции к оси абсцисс (Ostwald, 1907; Насонов, 1949; Ушаков, 1953).

На портняжной мышце лягушки было установлено, что логарифмический график имеет вид наклонной прямой в той зоне концентраций МИА, где время исчезновения возбудимости меньше 1000 м (верхние горизонтальные прерывистые линии на рисунке). Этот факт показывает приложимость формулы параболы к описываемой зоне концентраций МИА. То же самое было получено на мускулатуре всех подвергнутых испытанию видов животных. Причина искажения закономерности в области слабых концентраций вызвана, по нашему мнению, условиями работы с изолированными мышцами, которые со

Объект исследования	Количество опытов	Среднее время развития невозбудимости мышцы (в)							
		контроль	0.0000025	0.00001	0.00004	0.00008	0.00016	0.00032	0.00125
<i>Rattus norvegicus</i>	59	1278	820	748	765	398	—	348	—
<i>Rana temporaria</i>	—	3116	—	—	—	—	2160	—	1388
<i>Testudo horsfieldi</i>	32	1920	—	—	—	—	—	1850	—
<i>Hyas araneus</i>	106	1450	—	—	—	—	1325	—	1175
<i>Helix vulgaris</i>	50	1434	—	—	—	—	—	1488	—
<i>Strongylocentrotus droe-</i> <i>bachiensis</i>	133	3542	—	—	—	2840	2191	—	1529
<i>Priapulus caudatus</i>	85	2800	—	—	—	—	—	—	2470
<i>Phascolosoma margarita-</i> <i>ceum</i>	70	4570	—	—	—	—	3076	—	2884
<i>Hirudo medicinalis</i>	60	3040	—	—	—	—	—	—	—
<i>Arenicola marina</i>	95	5805	—	—	—	—	5306	—	4505

временем всегда теряют возбудимость и в контрольной серии опытов (без МИА).¹ Поэтому в зоне концентраций, где скорость развития невозбудимости лишь незначительно превышает скорость потери возбудимости в контрольной серии (нижние горизонтальные прерывистые линии на рисунке), факторы, ограничивающие жизнедеятельность изолированных мышц, значительно ускоряет наступление невозбудимости (Ушаков, 1953б; Ушаков и Гастева, 1953). Это искажение в области слабых концентраций выражено на мускулатуре безпозвоночных животных сильнее, чем на мускулатуре позвоночных. Объяснить этот факт у позвоночных можно наличием у них способности частично обезвреживать действие слабых дозровок МИА, которая, таким образом, может отчасти уменьшить искажение параболической зависимости, вызванное изоляцией мышцы из организма. Доказательства в пользу существования такого процесса при действии на мускулатуру других раздражителей даны в работах Ушакова (1951 и 1953), Ильинской и Ушакова (1952), Лопатиной, Ушакова и Шапиро (1953).

Чтобы закончить рассмотрение рисунка, следует отметить, что в нескольких сериях самая сильная концентрация (2.5—5.0%) МИА дает более быстрое исчезновение возбудимости, чем это следует из формулы параболы. Это явление мы объясняем недостаточной нейтрализацией исходного раствора МИА, кислотность которого варьировала в разных сериях опытов от 4.0 до 6.0, что и должно было сказаться в первую очередь на малых разведениях исходного раствора.

Изложенный материал показывает, что соотношение между скоростью развития невозбудимости, вызванной действием МИА, и концентрацией этого вещества для мускулатуры всех 10 исследованных нами видов животных подчиняется параболической зависимости. Отсутствие нарушения математической зависимости в большом интервале концен-

¹ Хотя исследование на изолированных мышцах усложнено описываемым артефактом, с которым приходится считаться при работе, постановка такого эксперимента на целом животном не представляется возможной, так как в условиях целостного организма нельзя создать стабильно поддерживающиеся концентрации МИА, отличающиеся друг от друга во много раз, и сохранять при этом неизменными прочие условия опыта (влияние нервной системы, кровообращения). В опытах же с мускулатурой крысы крайние из испробованных нами концентраций отличаются в 1 000 000 раз.

табл. 1

мгн.) при различных концентрациях моноацетата (в %)

0.0025	0.005	0.01	0.02	0.04	0.08	0.16	0.32	0.64	1.25	2.5	5.0
190	—	154.6	—	113	—	72.6	—	65.2	—	36.8	—
—	660	446	—	276	258	173	143	81	63.3	25.3	—
1232	—	551	—	382	—	193	—	108.5	—	47.5	—
—	1001	—	803	—	534	—	340	—	291	225	98.7
700	—	350	—	161	—	92	—	44	—	24.2	—
1616	1363	1195	1030	660	430	—	182	152	107	33	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	2146	—	1260	—	932	—	743	414	267	92.2	45
—	2636	—	2363	1714	1287	—	542	—	255	136	96.2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	4142	—	2405	—	1902	—	394	242	143	92.2	47
—	—	—	—	—	—	—	1024	734	422	217	128

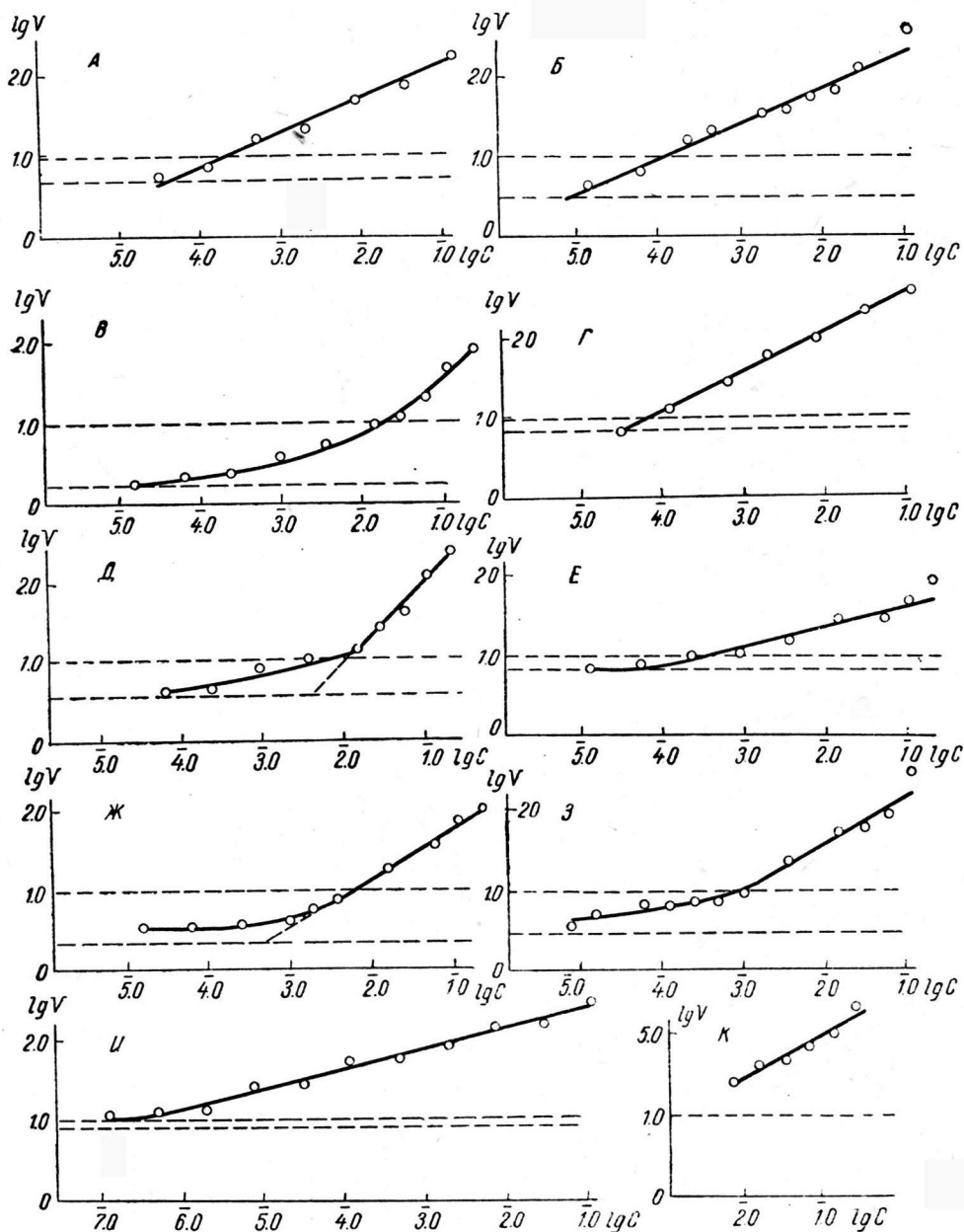
традий указывает на единую причину потери возбудимости, которая в случае применения МИА сводится к взаимодействию его с SH-группами белковой структуры мышечных волокон. Для количественной оценки реактивности мышечных волокон различных видов животных мы высчитали константы K и n , которые представлены в табл. 2.

Таблица 2

№ п/п	Объект	Тип животного	n	K при $C = 1.0 M$	Изотоксическая концентрация МИА, вызываю- щая невозбуди- мость мышцы че- рез 1000 мин. (в μM)	Изотоксическая концентрация МИА, вызываю- щая невозбуди- мость мышцы че- рез 1 мин. (в μM)
1	<i>Rattus norvegicus</i>	Хордовые . .	0.25	458	0.27	> 10000
2	<i>Rana temporaria</i>	"	0.42	500	97	1260
4	<i>Testudo horsfieldi</i>	"	0.44	458	170	1000
4	<i>Hyas araneus</i>	Членистоно- гие	0.26	79	317	> 10000
5	<i>Helix vulgaris</i>	Моллюски . .	0.50	1260	66	62.9
6	<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	Иглокожие .	0.62	631	1070	79.4
7	<i>Priapululus caudatus</i>	Черви	1.07	795	13200	10.8
8	<i>Phascolosoma mar- garitaceum</i>	"	0.64	224	6170	458
9	<i>Hirudo medicinalis</i>	"	0.58	355	1600	302
10	<i>Arenicola marina</i>	"	0.84	270	24500	72.5

Уже поверхностное ознакомление с табл. 2 показывает, что величины констант для разных объектов весьма различны. Однако непосредственное сравнение констант может быть сделано лишь в том случае, если различие в толщине мышц существенно не отражается на величинах K и n . Доказательством отсутствия такой связи является тот факт, что величина констант в наших опытах не находится в прямой зависимости от толщины мышцы, так как последние, по убывающей толщине использованных нами препаратов, располагались в следующий ряд:

черепаха > лягушка > *Phascolosoma* > улитка > крыса > пескожил, пиявка > морской еж > краб, *Priapulul*. Вторым доказательством отсутствия заметного



Скорость потери возбудимости соматической мускулатуры под действием моноацетата.

А — *Testudo horsfieldi* Gray, Б — *Rana temporaria* (L.), В — *Arenicola marina* L., Г — *Helix vulgaris* Rssm., Д — *Priapulul caudatus* (Lam.), Е — *Hyas araneus*, Ж — *Phascolosoma margaritaceum* (Sars.), З — *Strongylocentrotus droebachiensis* O. F. Müll., И — *Rattus norvegicus* Borkh., К — *Hirudo medicinalis* L.

влияния на параболическую зависимость скорости диффузии МИА внутрь мышцы, определяемой ее толщиной, можно видеть в отсутствии искажения ее в большом диапазоне концентраций, так как роль диффу-

зи в этом диапазоне очень неравноценна: она очень велика в больших концентрациях, где время развития невозбудимости мало, и ничтожна в малых дозировках яда, где это время измеряется часами.¹ Эти данные говорят о правомочности сравнения констант параболической функции у различных объектов.

Постоянная K на логарифмическом графике представляет собой одну точку, соответствующую скорости развития невозбудимости при концентрации яда, равной 1 молю. Поскольку концентрация 1 моля (18.6%) нами не изучалась, то константу K можно вычислить с помощью логарифмического графика, продолжая прямую степенной зависимости в область более высоких концентраций. Хотя вычисленная таким образом константа K для разных объектов сильно варьирует, обнаружить какую-либо определенную закономерность в ее изменении не удается. В этом отношении гораздо больший интерес представляет сопоставление концентраций (но не скоростей), вызывающих одинаковую скорость потери возбудимости в области слабого действия МИА, так как они позволяют оценить сравнительную чувствительность различных объектов к слабому раздражителю. Такой удобной величиной является изотоксическая концентрация МИА, вызывающая потерю возбудимости мышцы через 1000 мин., ввиду того, что она обладает очень малой токсичностью и поэтому дает представление о чувствительности к очень малым по своему эффекту дозам и, вместе с тем, еще не так мала, чтобы на ней значительно сказывалось искажение закономерности, связанное с факторами ограничения продолжительности жизни мышц в изолированном состоянии.

Оказалось что чувствительность мускулатуры позвоночных и ракообразных к малым дозам МИА значительно больше, чем чувствительность мускулатуры к этому веществу других беспозвоночных животных. В то время как мышцы высших животных теряют свою возбудимость в течение 1 тысячи мин. в концентрациях МИА 0.27—317 μM , мышцы низших беспозвоночных животных обладают такой же скоростью развития невозбудимости при концентрациях 1070—24 500 μM . Единственным исключением из этого правила является мускулатура улитки, но мы не придаем этому исключению принципиального значения, ибо при сравнении еще более низких изотоксических концентраций различие между мышцами позвоночных и беспозвоночных животных становится еще резче, и мышцы улитки уже не явятся исключением.²

Если в потере возбудимости волокон видеть только выражение их „повреждаемости“, то такая высокая чувствительность к моноиоацетату со стороны мускулатуры высших животных может оказаться только вредной для организма. Однако совсем иначе выглядит этот факт, если учесть, что действие МИА непосредственно связано с белковым субстратом мышцы и тем самым характеризует его реактивность.

В последнем случае высокая восприимчивость к минимальным дозировкам яда мускулатуры высших животных по сравнению с мускулатурой низших является показателем высокой реактивной способности белковой структуры, содержащей SH -группы и должна иметь важное значение как для реализации сократительного акта, так и для восприятия мышцей адекватного раздражения в естественных условиях.

¹ Дело в том, что в слабых концентрациях равновесное состояние химического вещества внутри и вне мышцы наступает уже через 1—2 часа, а развитие невозбудимости затягивается на многие часы. Поэтому потеря возбудимости зависит не только от скорости накопления вещества по закону диффузии, но и от того времени, которое данное вещество находилось в мышце.

² Последнее можно сделать, используя формулу параболы.

Ввиду того, что соотношение между скоростью потери возбудимости и концентрацией подчиняется степенному уравнению, содержащему две константы, для сравнительной характеристики чувствительности мышц к изучаемому яду необходимо использовать по крайней мере две изотоксические концентрации в разных зонах шкалы раздражений. Поэтому, наряду с сопоставлением реактивности мышц в области слабых раздражений, интересно произвести сравнение чувствительности мышц в области сильных раздражений.

Квасов (1949, 1952) использовал блокаду нервных и мышечных волокон током секундной длительности для оценки их способности переходить в тормозное состояние и назвал этот параметр функциональной устойчивостью. В опытах с МИА аналогичной характеристикой реактивности мускулатуры в области сильных раздражений могла бы быть изотоксическая концентрация, вызывающая потерю возбудимости через 1 мин. Совершенно очевидно, что в используемой нами методике, по сравнению с методикой Квасова, в качестве критерия наступления местного стойкого возбуждения была использована более глубокая стадия парализа, поэтому эту изотоксическую концентрацию нужно рассматривать как мерло сравнительной повреждаемости мускулатуры. Хотя из-за невозможности приготовить соответствующие растворы и относительно медленной диффузии МИА внутрь мышцы такую большую скорость развития невозбудимости практически изучать нельзя, все изотоксические концентрации легко вычислить по формуле параболы. Эти теоретически вычисленные величины показывают, какой должна была бы быть концентрация ингибитора, чтобы вызвать потерю возбудимости за 1 мин.

Сравнение изотоксических концентраций при сильных воздействиях обнаруживает как раз обратную закономерность по сравнению с той, которая описана нами для слабых доз раздражения: мускулатура позвоночных и ракообразных оказывается менее чувствительной к действию больших концентраций МИА по сравнению с мускулатурой других беспозвоночных животных. Этот парадоксальный факт противоположной чувствительности мускулатуры высших и низших животных при слабых и сильных раздражениях легко понять, сравнивая вторую константу формулы параболы — n — у различных видов животных.

Постоянная n , названная Ушаковым „градиент токсичности“, определяет наклон прямой на логарифмическом графике, и ее физиологический смысл заключается в том, что она показывает соотношение между ускорением развития невозбудимости и увеличением концентрации, являясь мерлом концентрационного градиента скорости потери возбудимости. Это обстоятельство делает ее важной физиологической характеристикой, которая говорит о концентрационном росте повреждаемости объекта. Поэтому особенно интересно, что в случае мускулатуры позвоночных и ракообразных n колеблется от 0.25 до 0.44, в то время как для других беспозвоночных ее значение всегда больше 0.50. В результате этого различия, несмотря на большую чувствительность мускулатуры высших животных в области слабых дозировок яда, с увеличением концентрации скорость развития невозбудимости у позвоночных нарастает медленнее и при высоких концентрациях отстает от скорости развития невозбудимости мускулатуры низших животных. Полученные данные имеют, по нашему мнению, большое значение для понимания эволюции реактивных свойств белкового субстрата мышц, ибо они устанавливают, что белковая структура мышечной ткани высокоорганизованных животных, на которую действует МИА, обладает высокой чувствительностью в зоне слабых раздражений. С увеличением концентрации скорость реакции ее с ядом медленно увеличивается, что при-

водит к гораздо меньшей повреждаемости мышц в зоне сильных концентраций ферментативного яда. В этом плане небезинтересно отметить, что в работе Лопатиной, Ушакова и Шапиро (1953) приведен ряд доказательств в пользу существования более глубоких изменений белкового субстрата при парабозе соматической мускулатуры беспозвоночных, по сравнению с тем, что наблюдается у позвоночных.

Как это видно на нашем материале, исчерпывающую сравнительно-физиологическую характеристику токсического действия веществ может дать только подробный экспериментальный анализ в широком диапазоне концентраций, позволяющий установить значение констант n и K в формуле параболы и выявить различные причины, искажающие степенную зависимость. Однако для более общей и грубой сравнительно-фармакологической оценки токсичности достаточно использовать чувствительность объекта к слабым и сильным дозам раздражений. Поэтому мы считаем нужным отличать реактивность объекта в области слабых раздражений от реактивности его в области сильных раздражений.

ВЫВОДЫ

1. Зависимость от концентрации МИА скорости развития невозбудимости соматической мускулатуры всех 10 видов животных, подвергнутых изучению, подчиняется уравнению параболы n -го порядка ($V=KC^n$), которое количественно характеризует реактивность белковой структуры мышц, реагирующей с МИА.

2. Полную сравнительную характеристику чувствительности к изучаемому веществу может дать лишь экспериментальный анализ в широком диапазоне концентраций. Однако для более грубой оценки чувствительности можно пользоваться двумя изотоксическими концентрациями: одной — в области слабых раздражений, другой — в области сильных раздражений.

3. Мускулатура позвоночных и ракообразных животных обладает, по сравнению с мускулатурой низших беспозвоночных животных, большей чувствительностью в области слабых концентраций МИА и гораздо меньшей чувствительностью в области больших концентраций. Эти данные указывают на изменение реактивности белковой структуры мышц в филогенезе в сторону увеличения реактивности SH-групп в зоне растворов очень низких концентраций и относительное уменьшение их реактивности в зоне крепких растворов. Учитывая важную роль тиоловых структур в жизнедеятельности мышц, такое изменение реактивности белков мускулатуры должно иметь приспособительное значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Ильинская Н. Б. и Б. П. Ушаков, ДАН СССР, 83, 961, 1952.
Квасов Д. Г., Тр. VII Всесоюз. съезда физиолог., биохим. и фармаколог., кн. 1, 393, 1949; Физиолог журн. СССР, 38, 226, 1952.
Костоянц Х. С. Белковые тела, обмен веществ и нервная регуляция. М., 1951; Тр. Инст. морфолог. животных им. А. Н. Северцова, в. 6, 7, 1952.
Лопатина Н. Г., Б. П. Ушаков и К. А. Шапиро, Вестн. ЛГУ, в. 1, 85, 1953.
Насонов Д. Н., ДАН СССР, 63, 597, 1948; 64, 595, 1949.
Ушаков Б. П., Научн. бюлл. ЛГУ, № 29, 34, 1951; Вестн. ЛГУ, № 4, 101, 1953а; ДАН СССР, 92, 193, 1953б.
Ушаков Б. П. и С. В. Гастева, ДАН СССР, 88, 1071, 1953.
Ostvald W., Pflüg. Arch., 120, 19, 1917.
Ушаков Б. П. и Т. Л. Джамусова, ДАН СССР, 64 593, 1954.

ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ПОЛЯ НИЗКОЙ ЧАСТОТЫ НА МЫШЕЧНУЮ ТКАНЬ

Ф. П. Петров

Лаборатория общей нервно-мышечной физиологии Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР

Поступило 18 IV 1953

Вопрос физиологического действия электромагнитных полей низкой частоты и электрических полей по мере развития электротехники становится все более и более актуальным.

Физиологическому действию электромагнитных и электрических полей много внимания уделил В. Я. Данилевский (1896, 1897, 1900, 1901). Он пересмотрел весь физиологический материал по действию полей, дал ему соответствующую критическую оценку и сам проделал очень большую работу в этом направлении, как экспериментально, так и теоретически.

Занимались этим же вопросом Тарханов (1897а, 1897б), Иванов (1937, 1939) и другие. Мичурин (1929) подвергал пыльцу растений в опытах с искусственным опылением воздействию различных агентов, в том числе и влиянию электрических полей, действию которых он придавал большое значение.

Нами уже давно ведутся работы по выяснению механизмов действия на изолированные органы и целые организмы электромагнитных полей низкой частоты и электрических полей (Ф. П. Петров, 1929, 1930, 1935, 1938, 1947, 1952; Петров и Зубер, 1939).

Еще в XVIII ст. было известно, что изолированный нерв раздражается при действии на него электромагнитного поля низкой частоты (Гальвани), относительно же раздражения мышечной ткани электромагнитным полем имелись предположения, а не прямые доказательства. Некоторые исследователи предполагали, что раздражение в электромагнитном поле осуществляется только через нерв. Тарханов (1897б), изучая действие поля (тихих разрядов), создаваемого рентгеновской установкой, приходит к следующему предположению: „Прикосновение пальцем до мышцы взвешенного в воздухе препарата, вместо нерва, обыкновенно не вызывает никакого тетануса; если же это имеет иногда место на очень чувствительных препаратах, то только в присутствии нерва; если отрезать его у самой голени нервно-мышечного препарата, то сокращение исчезнет. Факт этот доказывает только, что возбуждение нервно-мышечного препарата тихими разрядами идет с нерва и что в некоторых случаях оно усиливается от прикосновения пальцем к мышце потому, что при этом к мышце прикладывается еще хороший мокрый проводник электричества в виде человеческого тела, привлекающий петли, пронизывающие нервно-мышечный препарат“ (стр. 3 — отдельный оттиск).

Данилевский (1900) в этом вопросе идет немного дальше: „Если взять нервно-мышечный препарат от сильно кураризированной лягушки, — пишет он, — то в униполярном колебательном поле получаютя сокращения весьма слабые. При приближении к дистально расположенному мускулу руки или проволоки от земли наблюдаются фибриллярные, пучковые сокращения, соответственно месту проволоки; но общего сокращения всей мышцы, как это было без кураре, теперь не получается, даже при значительном приближении к электроду Румкорфа. Повидимому, «достаточное» электрокинетическое раздражение ограничивается более или менее поверхностными слоями возбуждимого вещества (Дарсонваль держался иного мнения, — Ф. П.). Главным же местом этого раздражения является нервный ствол; чем он длиннее, тем

сильнее возбуждение при тех же концевых массах. В нем густота «тока» гораздо больше, чем в мускуле» (стр. 274).

Нами были повторены опыты В. Я. Данилевского и получены мышечные сокращения как на препарате, взятом от кураризированной лягушки, так и на препарате с отрезанным и вновь приставленным седалищным нервом. Разница с опытами Данилевского была лишь в том, что в наших экспериментах удавалось получать не только отдельные фибриллярные сокращения, но и полноценные мышечные эффекты.

Получение мышечных эффектов в этих опытах дает возможность предполагать, что и сама мышечная ткань (с удаленными нервами) будет раздражаться в электромагнитном поле низкой частоты. Прямому доказательству этого положения посвящена данная работа.

МЕТОДИКА

Электромагнитное поле низкой частоты создавалось при помощи большой румкорфовой катушки. В первичную катушку включался переменный синусоидальный электрический ток в 120 вольт напряжения и 50 колебаний в 1 сек. от технической городской сети. В первичную же цепь вводились: реостат, амперметр и прерыватель Венельта (рис. 1). При помощи реостата ток в первичной цепи можно было регулировать от 0 до 16 ампер. Прерыватель давал около 200 перерывов в 1 сек. Один полюс вторичной румкорфовой катушки соединялся с вибратором (круг из оцинкованной жести 16 см в диаметре), расположенным в смежной комнате, а второй заземлялся. Напряжение на вибраторе достигало 30 000 вольт, а иногда и больше. Вибратор для данных опытов подвешивался над камерой в горизонтальном положении.

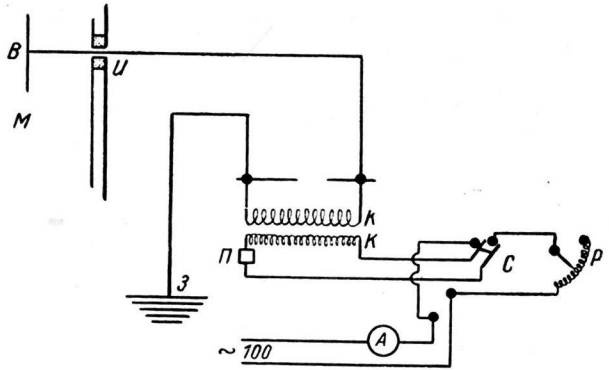


Рис. 1. Схема установки высокого напряжения. А — амперметр; P — реостат; П — прерыватель Венельта; K — румкорфова катушка; И — проходной изолятор; B — вибратор; M — смежная комната, З — земля.

Для экспериментов брались икроножная или портняжная мышцы травяной лягушки. Мышцы в вертикальном положении подвешивались в открытой (изготовленной из дерева, стекла и резины) камере. Нижние концы их при помощи нитки соединялись с миографом. Запись сокращений мышц производилась на вращающемся барабане кимографа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Незаземленная икроножная мышца не давала эффекта даже на расстоянии 4 см от вибратора (см. левую часть миограммы на рис. 2). После заземления препарата (заземленный металлический проводник соединялся с ахилловым сухожилием) мышечные сокращения появлялись при 5 см расстояния от вибратора и значительно более сильные — при 4 см шкалы (см. правую часть миограммы на рис. 2).

На рис. 3 приведен подробный опыт с заземленной портняжной мышцей. Здесь мышечные эффекты получены уже при значительно большем расстоянии препарата от вибратора, а именно при расстоянии в 8 см. Разницу в порогах, вероятно, нужно было отнести за счет большей толщины икроножной мышцы по сравнению с портняжной. Благодаря большему поперечному сечению икроножной мышцы густота индуктивного тока в ней должна быть меньше, а отсюда и более сла-

бое раздражающее его действие. Для проверки этого предположения были поставлены дополнительные опыты.

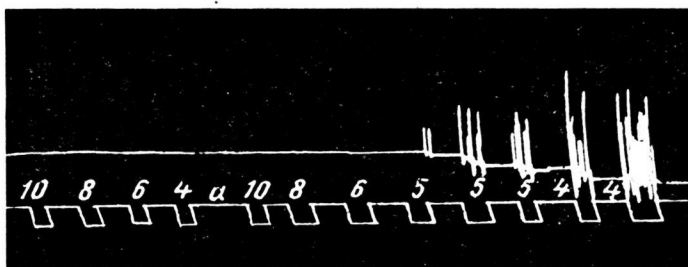


Рис. 2. Действие электромагнитного поля на икроножную мышцу.

Сверху вниз: запись мышечных сокращений; отметка включения электромагнитного поля (цифры — расстояние вибратора от мышечного препарата); α — заземление мышцы.

В экспериментах этой серии сначала определялся порог заземленной икроножной мышцы. Потом, начиная от ахиллова сухожилия, икроножная мышца разрезалась вдоль приблизительно пополам и одна поло-

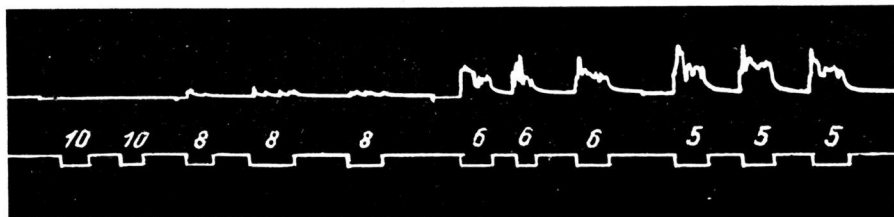


Рис. 3. Действие электромагнитного поля на портняжную мышцу. Обозначения те же, что и на рис. 2.

вина ее удалялась. Повторное воздействие электромагнитного поля обычно указывало на снижение порога оставшейся половины мышцы на 1, 2 и больше см шкалы. Возвращение удаленной половины мышцы

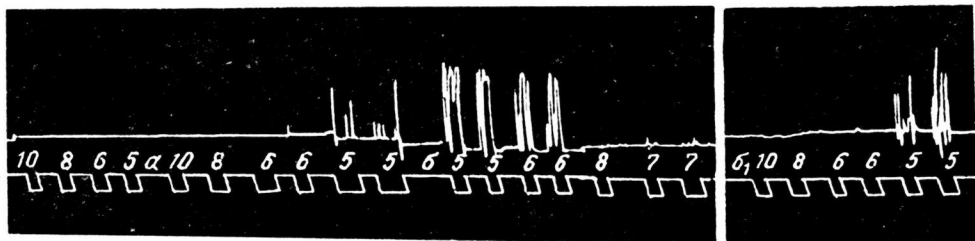


Рис. 4. Действие электромагнитного поля на целую и продольно рассеченную икроножную мышцу.

Обозначения те же, что и на рис. 2; δ — удаление части мышцы (продольный разрез); δ_1 — соединение вновь двух половинок мышцы.

на прежнее место вновь при воздействии электромагнитного поля давало повышение порога приблизительно до прежних величин (рис. 4).

На заземленной икроножной мышце порог в электромагнитном поле был равен 5 см, а после удаления части мышцы (рис. 4, б) он пони-

зился до 7 см. Последующее возвращение на прежнее место удаленной части мышцы снова повысило порог до 5 см шкалы (см. правую часть миограммы на рис. 4).

В некоторых экспериментах удалялась не половина мышцы, а три четверти или даже больше и соответственно этому достигалось снижение порога не на 2, а на 6—10 см.

Эксперименты, приведенные выше, еще не дают нам возможности положительно ответить на поставленный в начале работы вопрос. В мышце находится нервная ткань и, возможно, что при действии электромагнитного поля получают положительные эффекты за счет раздражения не мышечной, а нервной ткани. В свое время Н. Е. Введенский (1895) и другие указывали, что в зависимости от того, связана ли мышца с нервом или нет, она различно реагирует на раздражение электрическим током. Поэтому необходимо было и в наших условиях выключить нервную ткань, находящуюся в мышцах. Для выключения влияний нервной ткани на икроножную мышцу была применена кураризация.

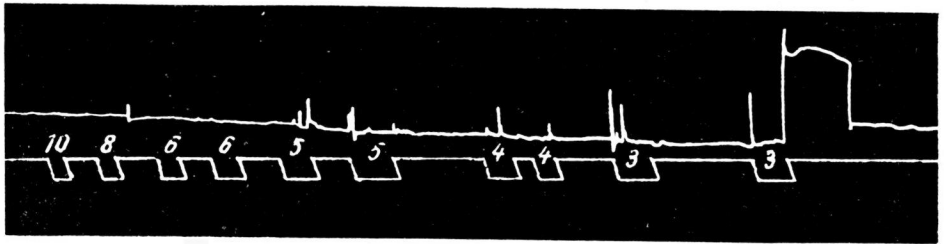


Рис. 5. Действие электромагнитного поля на кураризованную целую икроножную мышцу. Обозначения те же, что и на рис. 2.

Лягушке вводился в спинальный мешок от 1 до 2 мл 1%-й раствор кураре и после ее обездвиживания приготавлился обычный нервно-мышечный препарат. Производилось пробное раздражение индукционным током (контактно) седалищного нерва, и если не получалось мышечных эффектов, то нерв удалялся, а икроножная мышца подвергалась воздействию электромагнитного поля низкой частоты.

Оказалось, что такое выключение нервных волокон резко изменило реакцию мышцы на действие электромагнитного поля (рис. 5).

Кураризованная заземленная икроножная мышца начала реагировать тоже при 5 см шкалы, но эффекты были слабее, нежели на нормальном препарате. При увеличении силы раздражения электромагнитного поля (приближением вибратора к препарату) не получилось обычного увеличения амплитуды мышечных сокращений, а эффекты оставались такими же приблизительно слабыми, как и при раздражениях пороговой силы, или незначительно повышались. При 3 см расстояния мышцы от вибратора от последнего при повторном включении поля в препарат проскочила искра и вызвала сильное сокращение контрактурного характера (рис. 5).

Таким образом, последняя вариация опытов дает возможность сказать, что электромагнитное поле низкой частоты раздражает мышечную ткань.

ВЫВОДЫ

1. Заземленные икроножная и портняжная мышцы раздражаются при действии на них электромагнитного поля низкой частоты.
2. Чем тоньше мышца, тем ниже порог раздражения.

3. Двигательные нервные волокна, находящиеся в мышцах, оказывают влияние на мышечные эффекты при раздражении электромагнитным полем низкой частоты.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. (1895), Полн. собр. соч., т. 3, изд. АГУ, 110, 1952.
Данилевский В. Я., Вестн. мед., № 24, 457, 1896; Вест. мед., № 4, 69, 1897; Исследования над физиологическим действием электричества на расстоянии, 1, Харьков, 1900; 2, Харьков, 1901.
Иванов Г. Н., Физиолог. журн. СССР, 23, 295, 1937; 27, 577, 1939.
Мичурин И. В. (1929), Избр. соч., М., 185, 1948.
Петров Ф. П., сб. „Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы“, № 3, 76, 1929; Тезисы IV Всесоюзн. съезда физиолог., 179, 1930; сб. „Физико-химические основы нервной деятельности“, изд. Инст. мозга им. В. М. Бехтерева, Л., 97, 1935; Тезисы юбил. сессии, посвящ. двадцатилетию Инст. мозга им. В. М. Бехтерева, Л., 70, 1938; Тр. Инст. мозга им. В. М. Бехтерева, 78, 92, 1947; Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 1, 369, Л., 1952.
Петров Ф. П. и Б. А. Зубер, сб. „Физиологическое действие легких аэроионов“, 13 Л., 1939.
Тарханов И. Р., Больничн. газ. Боткина, № 13, 459, 1897а; № 27, 1009, 1897б.
-

О СКОРОСТИ ПОСМЕРТНОГО ОКОЧЕНЕНИЯ В РАЗЛИЧНЫХ СТАДИЯХ ПОСТНАТАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Л. И. Танк

Лаборатория общей фармакологии Института экспериментальной медицины АМН СССР

Поступило 3 II 1953

Ознакомление со скоростью развития посмертного окоченения имеет специальное практическое значение для судебно-медицинской экспертизы при установлении времени смерти. В связи с этим в судебно-медицинской литературе можно встретить исследования, в которых экспериментально изучается влияние тех или иных факторов на скорость наступления посмертного окоченения. К числу таких факторов Владимирский (1930) относит возраст животных. Из этих опытов следует, что у котят первых двух недель жизни окоченение наступает позднее, чем у взрослых кроликов и морских свинок. Экспериментальных же данных относительно возрастных различий в скорости посмертного окоченения одного и того же вида животных в доступной литературе нам обнаружить не удалось.

Наш материал получен в опытах на различных видах животных (белые мыши, белые крысы, кошки, кролики и морские свинки).

Первая серия опытов с нормальными животными служила контрольной для второй серии опытов с животными, отравленными динитрофенолом. Животные убивались обезглавливанием (только одна группа кошек умерщвлялась обескровливанием, путем вскрытия сонных артерий после усыпления эфиром).

У мышей и крыс (двухнедельного возраста и старше) окоченение определялось следующим приемом. После обезглавливания телу животного придавалось положение на животе с вытянутым хвостом. Через разные промежутки времени (5—10—15 мин.) животное поднималось за кожу крестцовой области и ставилось вертикально хвостом вверх перед бумажным экраном, на который наносился контур хвоста. В промежутках между пробами на окоченение животное укладывалось в прежнем положении (на живот с оттянутым хвостом). Сразу же после смерти хвост отвисал в вентральную сторону, а при полном окоченении занимал вертикальное положение. Конец хвоста за все время окоченения описывал дугу в $120-140^\circ$ (рис. 1).

У мышей и крыс более раннего возраста окоченение определялось по отведению передней лапы волоском. У кошек, кроликов и морских свинок окоченение определялось по отведению передней лапы пинцетом. Животные при этой пробе лежали на боку. Окоченение считалось полным, когда передняя лапа не отводилась, а давлением волоска или пинцета можно было повернуть животное на другой бок. Эту

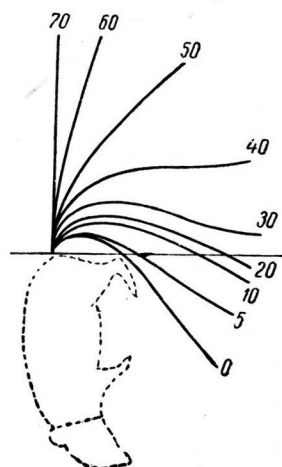


Рис. 1. Окоченение хвоста у половозрелой мыши после обезглавливания.

Линиями изображено положение хвоста. Цифры — время после обезглавливания (в мин.). Прерывистой линией обозначено положение мыши при нанесении контура хвоста на экран.

Объяснение в тексте.

пробу на окоченение мы повторяли не чаще одного раза в полчаса, так как более частые пробы могли препятствовать развитию окоченения.

В табл. 1 приводится время полного окоченения (в часах) у нормальных животных.

Таблица 1

	Возраст						взрослые
	новорожденные	5 дней	10 дней	15 дней	20 дней	30 дней	
	Время в часах						
Мыши (225 животных) . . .	$2\frac{1}{4}$ — $6\frac{3}{4}$	3—4	2—3	$1\frac{3}{4}$ — $2\frac{3}{4}$	1—2	—	$1\frac{1}{2}$ — $1\frac{3}{4}$
Крысы (45 животных) . . .	6—8	$5\frac{3}{4}$ —6	$3\frac{1}{2}$ —4	$2\frac{3}{4}$ — $3\frac{1}{2}$	—	—	$2\frac{3}{4}$ —3
Кошки (35 животных) . . .	7—10	—	6—7	$5\frac{1}{2}$ —6	—	4—5	2 — $3\frac{1}{2}$
Кролики (10 животных) . .	8—10	—	—	—	—	—	$2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$
Морские свинки (8 животных)	4—5	4—5	—	—	—	—	$(2$ — $5\frac{1}{2})$

Примечание. Время окоченения как обезглавленных, так и обескровленных при эфирном наркозе кошек колебалось в одинаковых пределах и данные этих опытов объединены. Время окоченения взрослых морских свинок приведено в скобках по данным В. Владимировского.

Из этих данных следует, что у новорожденных мышей, крыс, кошек, кроликов процесс посмертного окоченения происходит значительно медленнее, чем у половозрелых животных. У мышей 20-дневного и у крыс 15-дневного возраста время окоченения уже почти совпадает с таковым у половозрелых животных. Развитие кошек по сравнению с развитием мышей и крыс происходит медленнее, и процесс окоченения у первых еще в 30-дневном возрасте более длителен по сравнению с таковым у половозрелых животных.

Особое положение среди других видов животных занимают морские свинки. Последние рождаются значительно более зрелыми и по разнообразным реакциям стоят ближе к взрослым животным. Наши немногочисленные данные согласуются с этой общей характеристикой: окоченение у новорожденных морских свинок заканчивается в одинаковые сроки, что и у половозрелых животных.

Следует отметить, что начало окоченения может быть обнаружено уже в первые минуты после обезглавливания. Однако в этот момент не удается установить особой разницы между половозрелыми животными и животными ранних стадий постнатального развития: у половозрелых мышей и крыс начало окоченения хвоста обнаруживается через 5 мин. после обезглавливания, у двухнедельных — через 10 мин. (более ранние приборы не производились).

В последние годы установлено значение распада аденозинтрифосфорной кислоты в возникновении посмертного окоченения (Сент-Джорджи, 1947; Bate-Smith а. Bendall, 1949). В связи с этим в особой группе опытов исследовалось, как влияет на скорость посмертного окоченения динитрофенол—яд, подавляющий процессы сопряженного фосфорилирования.

Динитрофенол вводился под кожу за 30 мин. до обезглавливания в дозе 20γ на 1 г веса тела (не вызывающей при жизни никаких нарушений в состоянии и поведении животных).

Таблица 2

	Возраст				
	новорожденные	5 дней	10 дней	15 дней	взрослые
Мыши (110 животных) . . .	30—65	6—15	—	5—15	5—15
Крысы (40 животных) . . .	15—75	25—40	10—40	10—25	10—20

В табл. 2 приводится время (в минутах) полного окоченения животных, отравленных динитрофенолом.

Данные, полученные на мышях, использованы для построения кривых (рис. 2). Эти данные показывают, что динитрофенол резко ускоряет посмертное окоченение у всех возрастных групп, однако при этом окоченение у новорожденных происходит все же несколько позднее, чем у половозрелых. Разница в скорости окоченения у мышей исчезает уже с 5-дневного возраста.

Наступление и развитие посмертного окоченения зависит от прекращения новообразования и распада имеющих макроэргических соединений, обеспечивающих функцию мышцы как органа. Резкое ускорение процесса посмертного окоченения при введении даже сублетальных доз динитрофенола, нарушающего дыхательное фосфорирование, является хорошей иллюстрацией только что высказанного положения. Вместе с тем эти опыты дают основание использовать ускорение посмертного окоченения в качестве теста, свидетельствующего о более или менее резком нарушении баланса макроэргических соединений мышц к моменту смерти животного. Пригодность этого теста подтверждается данными Е. В. Моревой (1952), обнаружившей (вслед за нашими опытами с динитрофенолом) ускорение посмертного окоченения мышей при отравлении их сублетальными дозами азида натрия, также подавляющего дыхательное фосфорирование.

Допустимо, что более медленное развитие посмертного окоченения характеризует функциональные особенности мышечного белка у животных ранних стадий постнатального развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимирский В. О трупном окоченении в судебно-медицинском отношении. М., 1930.
 Сент-Джорджи А. О мышечной деятельности. М., 114, 1947.
 Bate-Smith E. C. a. J. R. Bendall, J. Physiol., 110, № 1—2, 47, 1949.

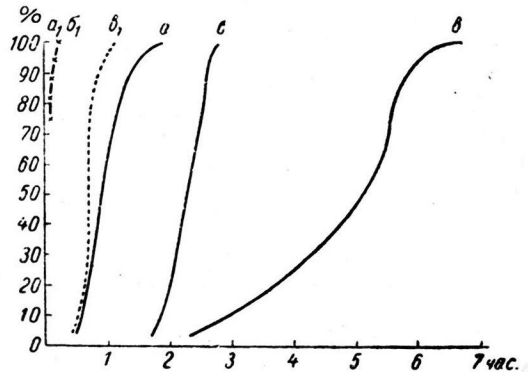


Рис. 2. Время полного окоченения хвоста у мышей различных возрастных групп после обезглавливания.

На оси абсцисс — время (в час.); на оси ординат — процент окочевших мышечных тканей. Контрольные животные: а — половозрелые, б — двухнедельные, в — новорожденные. Животные, отравленные динитрофенолом (20 γ на 1 г веса за 30 мин. до обезглавливания): а₁ — половозрелые, б₁ — двухнедельные; в₁ — новорожденные.

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

МЕТОДИКА РЕГИСТРАЦИИ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОГО
СЛЮНООТДЕЛЕНИЯ У СОБАК

В. В. Линдаур и В. А. Лукач

Чехословакия

Поступило 14 VI 1953

Одной из трудностей, с которой встречаются начинающие исследователи высшей нервной деятельности, является методика условных рефлексов и, в частности, методика точной и объективной регистрации слюноотделения.

В литературе имеется подробное описание „воздушно-водяной системы“, регистрирующей слюноотделение из фистулы слюнной железы у собак (Н. А. Подкопаев). Данная система впервые была изобретена Е. А. Ганике и в дальнейшем усовершенствована П. С. Купаловым.

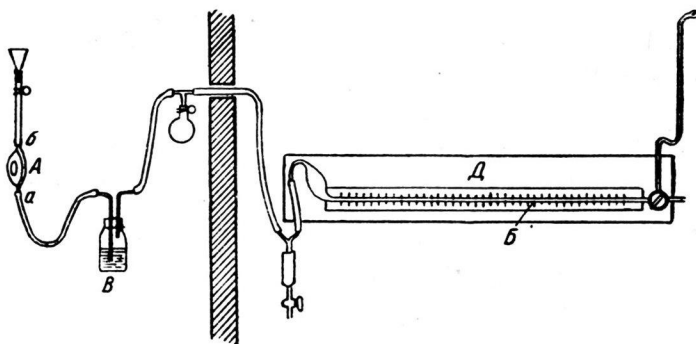


Рис. 1. Схематическое изображение прибора Ганике—Купалова для регистрации слюноотделения.
Объяснения в тексте.

Как известно, основной принцип „воздушно-водяной системы“ Ганике—Купалова заключается в следующем (рис. 1): слюнный баллончик (А) и трубки (а, б) наполнены водой так, что вода, при слюноотделении, вытесняется из слюнного баллона в воздухонепроницаемую банку (В); последняя посредством воздушной трубки соединена с горизонтальной градуированной трубкой (Б), наполненной окрашенной жидкостью; трубка (Б) укреплена в строго горизонтальном положении на деревянной доске (А), находящейся перед глазами экспериментатора; на доске (А) наклеена широкая бумажная лента с делениями. Так как весь прибор замкнут герметически, то столбик жидкости в трубке (Б) стоит неподвижно у той или иной черты шкалы, будучи уравновешен столбом воздуха, находящимся в том отрезке системы, который идет от уровня воды в склянке (В) до столбика жидкости в трубке (Б). При регистрации слюноотделения в этом случае суть дела заключается в том, что выделяющаяся слюна из отверстия слюнной фистулы тотчас же вытесняет соответствующий объем воды в склянке (В). Уровень воды в последней подымается на соответствующую высоту, в результате чего происходит изменение уровня столбика жидкости

в трубке (Б). Таким образом удается с большой точностью регистрировать реакцию слюноотделения.

Однако, по нашему мнению, эта система нуждается в дальнейшем усовершенствовании ввиду следующих недостатков: 1) жидкость в слюнном баллоне находится под определенным давлением, что способствует частому отклеиванию слюнного баллона; 2) воздухопроницаемая банка должна находиться под станком, благодаря чему резиновая трубка, соединяющая банку (Б) со стеклянной трубкой (В), идет по направлению снизу вверх, что при экспериментировании с подвижными собаками легко приводит к повреждению системы; 3) система не дает возможности получить чистую слюну, что затрудняет представление о настоящем количестве слюны и препятствует ее анализу; 4) при заполнении системы экспериментатор должен находиться в звукопроницаемой камере.

Учитывая изложенные выше недостатки, мы видоизменяем систему регистрации слюноотделения Ганике—Купалова.

Наша система (рис. 2) состоит из слюнного баллона (А), сборной пробирки (Б), прикрепляющейся к специальному ошейнику собаки, пипетки (С) с отрицательным давлением, запасной банки с жидкостью (D), отводной трубки (E), платинового контакта (F), мерного цилиндра (G), телеграфного ключа (H), источника переменного

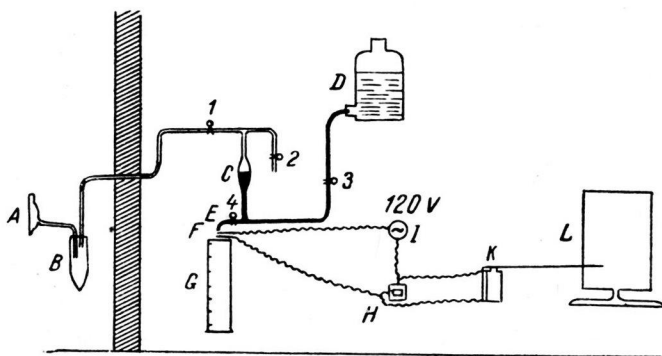


Рис. 2. Схема видоизмененной нами системы Ганике—Купалова.

Объяснения в тексте.

тока (I) 120 вольт, реле с писчиком (K), кимографа (L); для связи служат резиновые трубки и четыре зажима.

Основной принцип нашей системы заключается в том, что слюна из слюнного баллона не выдавливается, а отсасывается небольшим отрицательным давлением (около 10 см H_2O) в сборную пробирку (Б). В последней слюна накапливается, вследствие чего отрицательное давление в пипетке (С) понижается. При этом объем электролита, равный объему слюны, находящейся в пипетке, вытекает из отводной трубки (E) по каплям, попадая на электроды, что и регистрируется на кимографе.

Электролит (5%-й раствор NaCl) может быть окрашен в любой цвет.

Наставление к применению нашей системы в опытах: закроем зажимы 1 и 2 и откроем зажим 3, затем откроем зажим 2, что приведет к повышению жидкости в пипетке. Когда уровень жидкости в пипетке достигнет желаемой высоты, закроем зажимы 3 и 2 и откроем зажим 4, после чего лишнее количество жидкости будет свободно выходить через трубку (E) до тех пор, пока не выровняется отрицательное давление в этой части системы. Если в системе имеется где-либо порча, то жидкость будет капать непрерывно.

По окончании опыта закроем зажим 1, снимем слюнный баллон, возьмем сборную пробирку (Б) и сравним количество слюны в ней с количеством жидкости в мерном цилиндре и с количеством капель, зарегистрированных на кимографе. Таким образом наша система обеспечивает точное количественное определение слюноотделения.

Преимущества нашей системы: 1) автоматическая регистрация слюноотделения наряду с одновременным получением слюны в чистом виде; 2) минимальная инерция данной системы (максимально 1/4—1/2 сек.); 3) вместо приклеивания слюнного баллона — его присасывание; 4) при заполнении системы экспериментатор может находиться и вне камеры; 5) система компактна и минимально подвержена порче.

Недостатком нашей системы является шум, возникающий в результате регистрации слюноотделения на кимографе. Однако это легко может быть устранено, например оптической регистрацией слюноотделения на фотобумаге. Вполне очевидно, что при наличии звукопроницаемой камеры этот недостаток легко устраняется. Еще

одним недостатком ее можно было бы считать отрицательное давление, которое само по себе может действовать снотогонно. Однако опыт нашей работы в течение года показал, что сколько бы ни стояло животное в станке, слюноотделение появляется только при действии положительного раздражителя.

Видоизмененная нами система Ганике — Купалова, обеспечивая точную регистрацию слюноотделения, разрешает одну из важнейших проблем в изучении условных рефлексов.

ПРИБОРЫ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ КОЖНО-ГАЛЬВАНИЧЕСКИХ РЕФЛЕКСОВ В ЛАБОРАТОРИИ И КЛИНИКЕ

В. А. Кожевников

Лаборатория физиологии слухового анализатора Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР

Поступило 30 VI 1953

Исследование кожно-гальванических рефлексов за последние годы получило большое распространение как в физиологических лабораториях, так и в клинической практике. Насущным вопросом является разработка методов их наблюдения и записи, которые, отличаясь простотой и удобством в работе, давали бы возможность точно оценивать характеристики рефлексов.

Высокочувствительные зеркальные гальванометры, применяющиеся для изучения кожно-гальванических рефлексов, благодаря инерционности искажают как амплитуду, так и скрытый период реакции (Gildemeister, 1926). Кроме того гальванометр требует стационарной установки, чувствителен к сотрясениям, легко может быть поврежден. Необходимость регистрации рефлексов требует дорогой фотозаписи, при этом результаты исследований не могут быть оценены в течение производства опыта, так как требуется дополнительная обработка фотолент.

Указанные неудобства установок с зеркальными гальванометрами особенно ощутимы в условиях клинической работы. Однако современная усилительная техника позволяет устранить вышеуказанные недостатки.

В настоящей статье описываются два прибора, разработанные для исследования кожно-гальванических рефлексов в лаборатории и в условиях клиники: 1) портативный переносный прибор для наблюдения рефлексов на стрелочном гальванометре и 2) прибор, дающий непосредственную чернильную запись кожно-гальванических реакций. Оба прибора питаются от осветительной сети переменного тока. В приборах кожно-гальванические рефлексы наблюдаются путем измерения кожного сопротивления. Специальное исследование (Кожевников, 1952) показало, что этот метод обладает рядом преимуществ по сравнению с измерением кожных потенциалов, так как дает возможность измерять исходный уровень кожного сопротивления и наблюдать динамику его изменений в течение опыта и от одного опытного дня к другому. При этом способе исходный уровень записи оказывается более стабильным, чем при измерении кожных потенциалов, требуется меньшая чувствительность измерительного прибора и пр. Однако для точной регистрации кожно-гальванических рефлексов этим методом требуется соблюдение ряда условий. Так, измерение следует производить при постоянном значении тока, протекающего через электроды и кожу, сила тока должна лежать в пределах 15—40 мка (при площади электродов порядка 8 см²), на ладонную поверхность должен подключаться положительный полюс внешнего источника тока. Разработанные приборы удовлетворяют этим требованиям.

Для регистрации кожно-гальванического рефлекса в обоих приборах применена специальная мостовая схема, обеспечивающая почти полное постоянство тока, протекающего через электроды и кожу. Это достигается благодаря тому, что сопротивления трех плеч моста остаются неизменными, а балансировка моста производится изменением сопротивления, включенного последовательно с электродами в четвертое плечо. Так как значения сопротивлений двух верхних плеч моста равны ($R_{19} = R_{20}$, рис. 2), то уравнивание моста достигается в том случае, если сумма сопротивления объекта и сопротивления, включенного с помощью переключателей P_1 и P_2 , равняется сопротивлению соседнего плеча (R_{21}). Величина последнего 100 000 ом. Измеряемое сопротивление объекта представляет, таким образом, разность между 100 000 ом и значением сопротивления, включенного с помощью переключателей P_1 и P_2 . В приборе с чернильной записью, в мост, последовательно с объектом, включается курбельный магазин сопротивлений на 100 000 ом.

В данной мостовой схеме при напряжении батарей 4,5 вольт через объект протекает ток, равный 22,5 мка (в положении баланса). При возникновении кожно-гальванического рефлекса изменяется сопротивление объекта и нарушается баланс моста. Ток при этом изменяется, но лишь на небольшую величину. Так, например,

если исходное значение сопротивления объекта было равно 50 000 ом и затем наблюдался рефлекс в виде уменьшения сопротивления до 45 000 ом (т. е. на 10%), то ток, проходящий через объект, изменился от 22.5 мка до 23 мка.

В подавляющем большинстве случаев, исходное сопротивление объекта лежит в пределах от 10 до 50—80 тыс. ом. Лишь иногда сопротивление может превышать 100 тыс. ом. В этом случае баланс моста достигается введением в соседнее плечо добавочных сопротивлений (R_{22-23} рис. 2 и R_4 рис. 5). Сила тока, протекающего через объект, при этом уменьшается.

Портативный переносный прибор. Общий вид портативного прибора для исследования кожно-гальванических рефлексов показан на рис. 1. Рефлекторные изменения сопротивления наблюдаются по шкале стрелочного микроамперметра (при-

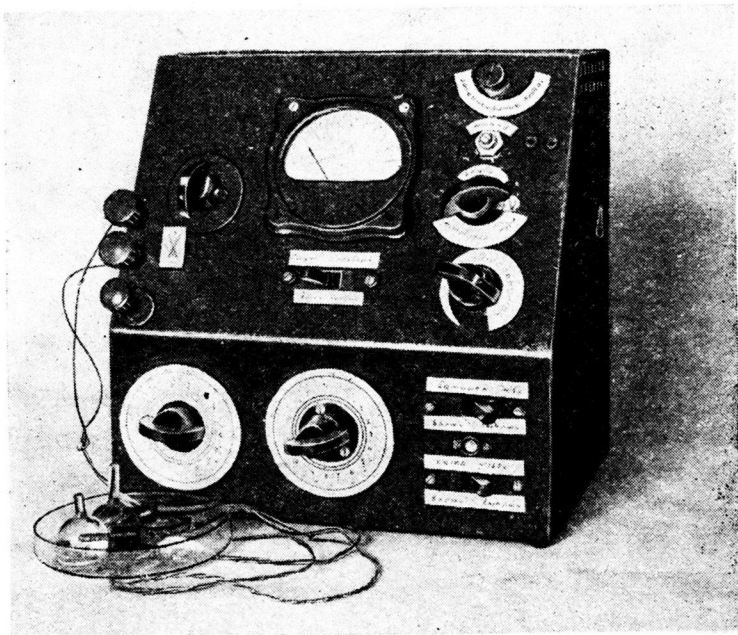


Рис. 1. Общий вид портативного прибора для регистрации кожно-гальванических рефлексов на стрелочном гальванометре.

бор на 100 мка). При максимальной чувствительности изменение сопротивления на 1000 ом вызывает отклонение стрелки на 60 делений шкалы.

Схема прибора приведена на рис. 2. Сигнал, возникающий при кожно-гальваническом рефлексе в измерительной диагонали моста, усиливается двухкаскадным усилителем. После опробования целого ряда схем усилителей постоянного тока была выбрана схема так называемого „последовательного баланса“. Подобные схемы при усилении постоянных токов обладают значительными преимуществами: малой чувствительностью к изменениям анодного напряжения и внутреннего сопротивления ламп, вызывающим, как известно, нестабильность нуля в иных схемах (сб. „Современный катодный осциллограф“, 1951). Помимо этого схема при большом коэффициенте усиления имеет очень небольшое число деталей и проста в наладке. Стабильность усилителя увеличивается еще более благодаря примененной стабиловольта (C_m) в цепи анодного питания. Силовой трансформатор (T_p) и емкость C_2 представляют простейший ферро-резонансный стабилизатор, обеспечивающий значительное постоянство тока накала ламп. Расчет подобных стабилизированных трансформаторов приводится в статье Юрьева (1951).

Прибор для непосредственной чернильной записи состоит из чернильного электрического пера с лентопротяжным механизмом и усилителя. Кожно-гальванические рефлексы регистрируются с помощью мостовой схемы, описанной выше. Запись производится на бумажной ленте шириной 40 мм. Размах движения пера 20 мм. Второе перо на этой же ленте регистрирует отметку раздражений и время в секундах.

Общий вид пера с лентопротяжным механизмом показан на рис. 3. Бумажная лента сматывается с катушки большим алюминиевым колесом (1), к которому она прижимается роликом (2). Ось колеса связана через муфту с синхронным моторчи-

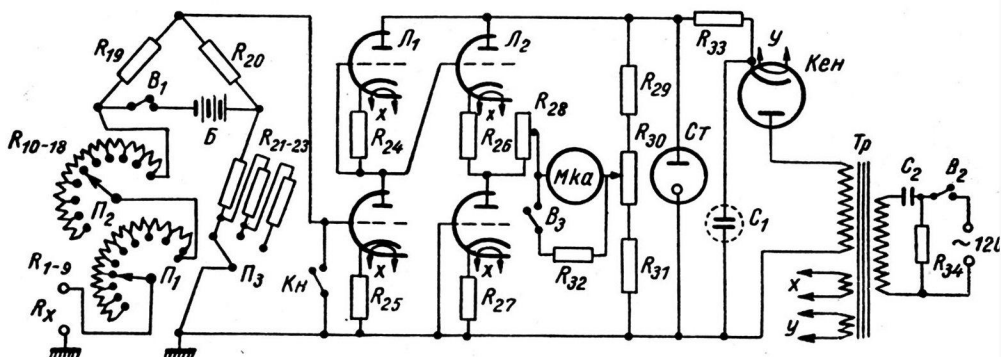


Рис. 2. Принципиальная схема портативного прибора для регистрации кожно-гальванических рефлексов.

Сопротивления: R_{1-9} — по 1000 ом, R_{10-18} — по 10 ком, R_{19-20} — по 50 ком, R_{21-23} — по 100 ком, R_{24-27} — по 650 ом, R_{28} — 100 ком перем., R_{29} — 4 ком, R_{30} — 5 ком перем., R_{31} — 4 ком, R_{32} — 12 ом, R_{33} — 3 ком, R_{34} — 500 ком. Конденсаторы: C_1 — 10 мкФ, C_2 — подбирается. B_1, B_2, B_3 — выключатели; $П_1, П_2, П_3$ — ползунковые переключатели; $Кн$ — кнопка; B — батарея на 4,5 в (типа КБС-Л-0.50); $Тр$ — силовой трансформатор, Mka — микроамперметр на 100 мка. Электронные лампы: $Л_1$ — 6Н9С, $Л_2$ — 6Н8С. $Кен$ — кенотрон 6Ц5С; $Ст$ — стабилевольт СГ-4С.

ком, вращающим ее со скоростью 2 об./мин. Скорость движения ленты равняется 1 см в 1 сек. Лента с записью попадает на козырек (3), находящийся над катушкой, и выходит из прибора налево.

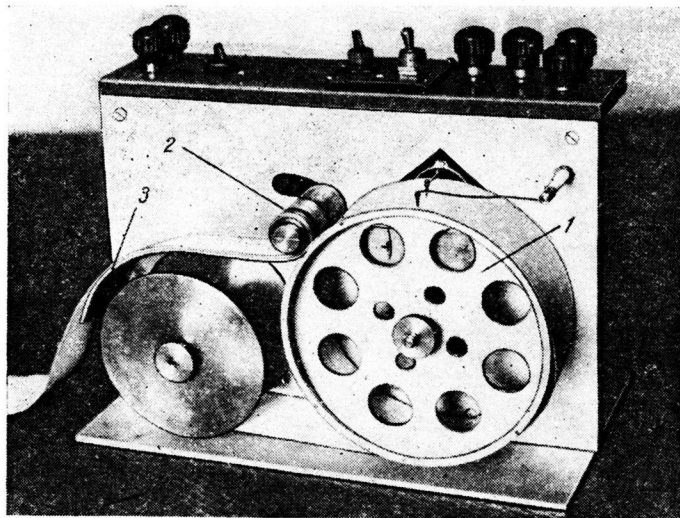


Рис. 3. Общий вид электрического пера с лентопротяжным механизмом для чернильной записи кожно-гальванического рефлекса.

Описание в тексте.

Основную трудность представило конструирование электрического пера, дающего запись в прямоугольных координатах, а не по дуге окружности, как в большинстве регистрирующих приборов. Схематический чертеж пера представлен на рис. 4. Сильные постоянные магниты (6), пластины (5) и (7) и центральный kern (9) образуют магнитную систему, в кольцевом воздушном зазоре которой расположена

легкая подвижная катушка (10). На этой тонкой алюминиевой катушке намотан в два слоя провод, по которому протекает ток, взаимодействующий с магнитным полем. Катушка скользит по двум бронзовым струнам (4), натянутым с помощью плоских пружинок (8) параллельно оси центрального керна. Струны и пружина удерживаются при помощи угольника (3). Струны эти пропущены через специальные подшпильники, запрессованные в 4 ушка, имеющиеся на катушке. С катушкой при помощи узкой пружинящей пластинки связано чернильное перо (1) — никелевая воронка, оттянутый носок которой чертит линию на бумажной ленте.

При пропускании тока через обмотку катушки последняя втягивается в магнитный зазор, растягивая пружину (2), создающую возвращающую силу. Перемещение катушки и связанного с нею пера пропорционально силе протекающего тока. Для полного отклонения пера требуется ток 120 ма.

В приборе применен усилитель постоянного тока с механической модуляцией входного сигнала. Известно, что основным недостатком усилителей постоянного тока с гальванической связью между каскадами является их нестабильность во времени, „дрейф“, т. е. постепенное изменение выходного тока при неизменном значении сигнала на входе. Механические модуляторы входных сигналов дают возможность конструировать усилители, практически лишенные дрейфа (Бонч-Бруевич, 1950; Лопатин, 1952).

Принципиальная схема разработанного усилителя приведена на рис. 5. В качестве механического модулятора работает поляризованное реле (ПР) типа РП-4. Реле возбуждается сетевым переменным током. Колеблющийся якорек его 50 раз в 1 сек.

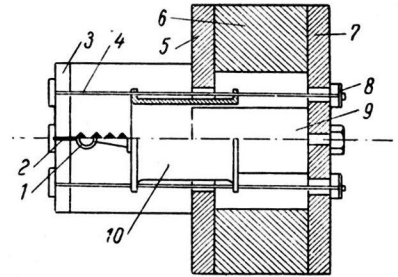


Рис. 4. Схематический чертеж чернильного электрического пера (разрез в плоскости, проходящей через центр катушки, вид сверху). 1 — чернильное перо; 2 — возвращающая пружинка; 3 — уголок для крепления струн; 4 — струны, по которым скользит катушка; 5 и 7 — металлические пластины, замыкающие магнитную цепь; 6 — постоянный магнит; 8 — пружины, натягивающие струны; 9 — сердечник магнита; 10 — подвижная катушка.

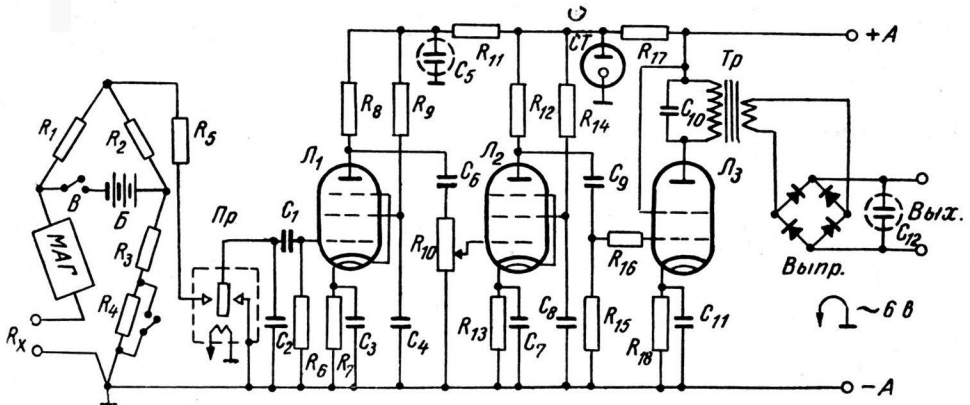


Рис. 5. Принципиальная схема усилителя для чернильной записи кожно-гальванических рефлексов.

Сопротивления: R_{1-2} — по 50 ком, R_{3-4} — по 100 ком, R_5 — 10 ком, R_6 — 600 ком, R_7 — 2 ком, R_8 — 200 ком, R_9 — 800 ком, R_{10} — 600 ком, R_{11} — 20 ком, R_{12} — 150 ком, R_{13} — 1.5 ком, R_{14} — 800 ком, R_{15} — 600 ком, R_{16} — 10 ком, R_{17} — 4 ком, R_{18} — 200 ом. Конденсаторы: C_1 — 0.25 мкф, C_2 — 0.01 мкф, C_3 — 50 мкф, C_4 — 1 мкф, C_5 — 20 мкф, C_6 — 0.1 мкф, C_7 — 50 мкф, C_8 — 1 мкф, C_9 — 0.1 мкф, C_{10} — подбирается, C_{11} — 100 мкф, C_{12} — 1000 мкф. Электронные лампы: L_{1-2} — 6Ж8, L_3 — 6ПЗС. Ст — стабилизатор СГ-4С; Маг — магазин сопротивлений типа КМС-6; ПР — поляризованное реле типа РП-4; В — выключатель; Тр — выходной трансформатор; Выпр — купроксный выпрямитель; Б — батарея на 4.5 в (типа КБС-Л-0.50).

подключает конденсатор C_1 к измерительной диагонали моста и 50 раз разряжает его на землю. В случае возникновения сигнала в измерительной диагонали моста (при его „разбалансе“) на сетку первой лампы L_1 попадают импульсы на-

пряжения, следующие с частотой 50 гц и имеющие амплитуду, пропорциональную величине входного сигнала.

Этот переменный сигнал усиливается трехкаскадным усилителем с емкостными переходами между каскадами. Анодной нагрузкой выходной лампы L_3 является первичная обмотка понижающего трансформатора Tr . Благодаря подключенной параллельно ей емкости C_{10} колебания анодного тока L_3 по форме приближаются к синусоидальным. Ток, возникающий во вторичной обмотке Tr , выпрямляется купоросным выпрямителем (*Выпр*) и поступает в электрическое перо.

Применение механической модуляции на входе дало возможность сравнительно простым способом получить весьма стабильный усилитель при большом значении выходного тока (до 150 ма при сопротивлении нагрузки 40 ом).

Описанные приборы используются в Клинике болезней уха, горла и носа 1-го Ленинградского медицинского института. Как показал опыт, оказалось возможным вместо неполяризующихся электродов применять простые серебряные пластинки диаметром 2.5—3 см. Пластинки обертываются 3—4 слоями марли, смоченной 5% раствором хлористого натрия, и располагаются на тыльной и ладонной поверхностях кисти, укрепляясь в этом положении резиновой лентой. Исходное сопротивление достигает стабильного уровня через 5—10 мин. после включения тока.

Возможность отказаться от применения неполяризующихся электродов, требующих специального изготовления и ухода, также важна для работы в клинике.

ЛИТЕРАТУРА

- Бонч-Бруевич А. М. Применение электронных ламп в экспериментальной физике. Гостехтеоретиздат, М.—Л., 207, 1950.
 Лопатин Б. А. Ламповые гальванометры постоянного тока. Госэнергоиздат, М.—Л., 156, 1952.
 Сб. статей „Современный катодный осциллограф“, ч. 1, Изд. иностранной литературы, М., 139, 1951.
 Юрьев А., Радио, № 10, 46, 1951.
 Gildemeister M., Pflüg. Arch., 200, 254, 1926.

К МЕТОДИКЕ УДАЛЕНИЯ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ (НЕОКОРТЕКСА) У КОШЕК

Н. Ю. Беленков

Физиологический отдел им. И. П. Павлова Института экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

Поступило 23 VI 1953

Удаление коры больших полушарий головного мозга у собак и кошек с длительным сохранением животных после такой операции — нелегкая задача.

Удаление больших полушарий головного мозга у собак успешно производили Гольц (Goltz, 1892), Зеленый с сотрудниками (1911—1912, 1930), Ротман (Rothmann, 1908) Лебединская и Розенталя (1935, 1936), Меттлер с сотрудниками (Mettler, Mettlera, Culler, 1935), Асратян (1938), Шутова (1940, 1946), Линдберг (1941), Попов (1950).

Удаление коры больших полушарий у кошек успешно применяли Дюссер де Баренн (Dusser de Barenne, 1919), Шальтенбранд и Кобб (Schaltenbrand a. Cobb, 1931), Тен-Кате (Ten-Caté, 1934), Бард (Bard, 1938), Гирндт и Лемпке (Girndt u. Lempke, 1937), Панкратов (1938), Рафики (1939).

Для успеха операции, как известно, необходимо производить ее в два приема, удаляя каждый раз лишь кору одного полушария с интервалом между операциями не менее одного месяца.

В процессе методической разработки удаления коры правого полушария мы произвели у 78 кошек, из которых выжило только 25. Затем у этих, поправившихся после операции животных была удалена также и кора левого полушария. После второй операции из 25 кошек осталось в живых 5, которые прожили в лаборатории от 7 месяцев до 3¹/₂ лет.

Опыт подготовки лишенных коры больших полушарий животных для хронических исследований убедил нас в том, что успешный исход операций по удалению коры больших полушарий зависит от целого ряда условий.¹

Для успеха экстирпации коры большое значение имеет выбор наркотика, применяемого при операции. Эфирный наркоз обычно давал плохие результаты, поэтому

¹ За помощь в работе выражаем благодарность д-ру Г. Н. Булыгинскому.

мы стали пользоваться гексеналом. При внутримышечном введении 10%-й раствор гексенала в количестве 1.2—1.4 мл на 1 кг веса обеспечивал непрерывный сон животного не только во время операции, продолжавшейся обычно около 2 часов, но и в последующие 24—48 час. Послеоперационное возбуждение животных при этом было невелико. Кроме того, при указанной выше дозировке гексенал, в противоположность эфиру, снижает кровяное давление, что также являлось благоприятным моментом при выполнении операции.

В первый период после введения гексенала обычно развивался сравнительно неглубокий сон и при операции животные проявляли некоторые признаки возбуждения. При этом, как правило, потеря крови животным во время экстирпации коры была меньшей, чем при удалении коры на фоне глубокого сна.¹

Под влиянием экстирпации коры больших полушарий наркотический сон обычно становился все более глубоким, так что операция завершалась уже при глубоком сне животного.

Случаи больших кровопотерь, нередко имеющие место при удалении коры полушарий, вынуждают хирурга обращать особое внимание на борьбу с кровотечением. Мы убедились в том, что на время операции целесообразно пережимать обе сонные артерии. Эта мера снижала интенсивность кровотечения из поврежденных при операции сосудов мозга, а позвоночные артерии снабжали мозг достаточным количеством крови. При остановке кровотечения из кости оказалось эффективным применение расплавленного воска, смоченных нагретым физиологическим раствором марлевых тампонов и кровоостанавливающей губки.

Операция начиналась с наложения временных лигатур на сонные артерии, после чего животное укладывалось животом вниз. Затем производился разрез кожи черепа по средней линии от корня носа до уровня 1—2-го острых отростков шейных позвонков. Далее следовал продольный разрез сухожильного шлема и отслаивание его вместе с кожей от костей крыши черепа. Сухожилия височной и жевательной мышц рассекались по всей длине височно-затылочного гребня, непосредственно у места прикрепления их к кости. Мышцы вместе с перистоном отделялись от костей черепа распатором до уровня нижнего края скуловой дуги. Над теменной и лобной областями черепа надкостница соскабливалась распатором и отодвигалась за среднюю линию, на противоположную сторону.

После освобождения костной поверхности крыши черепа от мягких тканей в височной кости делалось трепанационное отверстие диам. 10—12 мм; в это отверстие вводился тонкий и узкий шпатель, с помощью которого вокруг отверстия твердая мозговая оболочка отделялась от кости. Это мероприятие оказалось необходимым для сохранения твердой мозговой оболочки, которая, в противном случае, при скальпировании кости может быть повреждена. (По мере удаления кости твердую мозговую оболочку нужно постепенно отслаивать от внутренней поверхности кости).

Трепанационное отверстие постепенно расширялось с помощью костных щипцов. Для полного удаления неокортекса необходимо открыть широкий доступ к мозгу, так как без визуального контроля за ходом экстирпации коры трудно удалить ее полностью и избежать значительных повреждений подкюрки. Поэтому костное отверстие в крыше черепа обычно расширялось с одной стороны до верхнего края скуловой дуги, сзади — до тенториума, спереди — вплоть до широкого открытия лобной назухи и распространялось на 2—4 мм за среднюю линию черепа. Предварительная отсойка твердой мозговой оболочки от крыши черепа предохраняла продольный синус от повреждения.

Твердая мозговая оболочка рассекалась полукружным разрезом, верхний край которого лежал в середине теменной области на 2—3 мм в сторону от продольного синуса, а концы его опускались за нижний край костного отверстия. Затем производились два дополнительных разреза оболочки, направленные к верхним углам костного отверстия.

Перед началом удаления мозговой ткани в пространство между медиальной поверхностью полушария и *falx cerebri* вводилась лопатка тонкого шпателя, которая осторожно продвигалась по всей длине полушария и обрывала соединительнотканые перемычки и мелкие сосуды, связывающие оболочки мозга друг с другом.

Первый разрез мозговой ткани делался малым скальпелем на медиальной поверхности полушария, непосредственно над *corpus callosum*. При этом ассистент, пользуясь специальным пинцетом с широкими лопастями, не рвущими мозговую ткань, осторожно оттягивал кору полушария и давал возможность производить экстирпацию под контролем глаза. Далее мы увеличивали разрез мозговой ткани в продольном и в поперечном направлениях и вскрывали при этом боковой желудочек. После вскрытия желудочка сразу обнажалась дорзальная часть аммонова рога, которая и служила нам ориентиром.

В боковой желудочек вводилась тупоконечная бранша малых ножниц и затем, осторожными движениями, кора рассекалась вплоть до *gyrus puriformis*. Аммонов

¹ При операциях на собаках другие авторы рекомендуют все же глубокий наркоз. (Прим. ред.).

рог при этом не повреждался. Слегка оттягивая освобождающуюся кору мозга, мы возвращались вновь к дорзальной области амmonoна рога, от которой начинали последующее ослабление коркового вещества. Рассекая ножницами ткань мозга во фронтальном и латеральном направлениях, мы опускались к основанию черепа. Удаление коры мозга производилось по границе между серым и белым веществом полушарий мозгового плаща. Нам удавалось экстирпировать кору, не вскрывая переднего рога бокового желудочка, и таким путем избегать значительной травмы подкорковых образований.

После удаления большей части коры полушарий одним пластом глубоко расположенные участки височной доли коры, а также полоска лобной доли удалялись острыми экстирпационными ложечками. С их помощью удалялись и другие, видимые глазом, остатки коры.

Перед зашиванием раны производилась тщательная остановка кровотечения до полного его прекращения. Наиболее сильное кровотечение происходит обычно при повреждении арт. cerebri media. На остановку его и были, главным образом, обращены наши усилия. Для этого мы брали плотный плоский ватный тампон и закладывали его на основание мозга, где он сжимал указанную артерию. Через 3—5 мин. тампон осторожно удаляли. Если кровотечение продолжалось, сразу закладывался новый такой же тампон. Остановке кровотечения способствовала тампонада кровотокового участка кусочком мышцы или кровеостанавливающей губкой.

После полной остановки кровотечения в первый период работы мы накладывали швы на твердую мозговую оболочку; в дальнейшем же отказались от этих швов, так как убедились, что вполне достаточно наложить лоскуты разрезанной оболочки друг на друга и таким путем закрыть оставшийся мозг. Затем следовало послойное зашивание раны, по завершении которого животное переворачивалось на спину, и снимались наложенные ранее на сонные артерии лигатуры. По нашим наблюдениям, желательнее, чтобы эти лигатуры снимались не ранее чем через 30 мин. после остановки кровотечения из сосудов мозга.

Спустя 1—1½ месяца после первой операции кора второго полушария удалялась таким же образом.

Для успешного исхода операции чрезвычайно важен тщательный послеоперационный уход. При значительных потерях крови во время операции, после наложения последних швов мы вводили подкожно 70—80 мл физиологического раствора. Если состояние животного не улучшалось, вливание раствора повторялось. Практиковалось и внутримышечное введение 5% раствора глюкозы.

При резком снижении сердечной деятельности и дыхания вводилось камфорное масло, а иногда лобелин.

Сразу после операции у животного нарушается терморегуляция, и температура его тела значительно падает. Поэтому весьма важно в течение первых 2—3 суток после операции держать животное в особо теплом помещении или согреть его.

Тщательный уход за животным необходим не только в ближайшем послеоперационном периоде, но и в последующем.

В отличие от декортицированных собак, у декортицированных кошек мы никогда не отмечали развития судорожных явлений. Это обстоятельство позволяет вести длительные наблюдения за декортицированными кошками без заметных влияний рубцевания на оставшуюся мозговую ткань.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А., Физиолог. журн. СССР, 24, 38, 1938.
 Зеленый Г. П., Тр. Общ. русск. врач., 79, 50 и 147, 1911—1912; Медико-биолог. журн., в. 1—2, 3, 1930.
 Лебединская С. И. и И. С. Розенталь, Brain, 58, 412, 1935; Кён. Akad. Wet. Verhand. (tweede sectie), 35, No. 1, 1936.
 Линдберг А. А., 9-е совещ. по физиолог. пробл., Тезисы докл. 54, 1941.
 Панкратов М. А., Изв. инст. им. Лесгафта, 21, 251, 1938.
 Рафия М. И., Тр. Физиолог. инст. АГУ, 17, 17, 1938.
 Шутова Н. Т. Влияние частичной и полной децеребрации на холестериновый обмен организма. Изд. „Сов. наука“, М., 1940.
 Bard Ph., Psychol. review, 41, 429, 1938.
 Dusser de Barenne I., Arch. neerl. de physiol., 4, 31, 1919.
 Girndt, O. u. N. Lempke, Pflüg. Arch., 239, 549, 1937.
 Goltz F., Pflüg. Arch., 51, 570, 1892.
 Rothmann M., Arch. Anat. Physiol. (Physiol. Abt.), 103, 1908.
 Mettler F., C. Mettler a. E. Culler, Arch. of Neurol. a. Psych., 34, 1238, 1935.
 Ten-Caté J., Arch. neerl. de physiol., 19, 191, 1934.
 Schaltenbrand G. a. S. Cobb, Brain, 53, 449, 1931.

ПРИМЕНЕНИЕ КАНЮЛИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В ХРОНИЧЕСКИХ ОПЫТАХ

Г. Б. Тверской

Научно-опытная станция по изучению физиологии сельскохозяйственных животных
Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР

Поступило 12 II 1953

При изучении работы молочной железы нередко возникает необходимость в раз-
работке фистулы для этого органа. Ранее фистула молочной железы козы была
предложена Грачевым (1949), который накладывал ее оперативным путем. Для

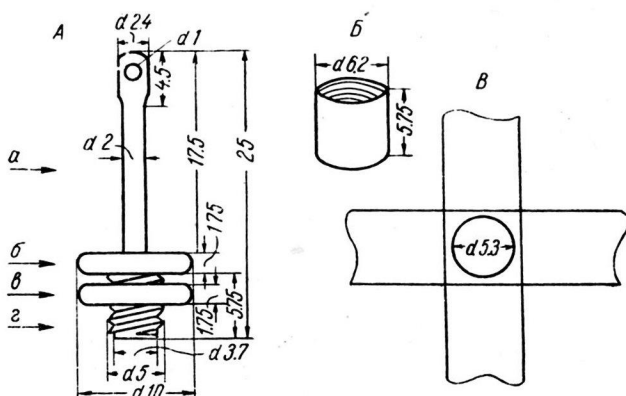


Рис. 1. Канюля (А), с колпачком (Б) и фиксирующей повязкой (В).
Описание в тексте.

этого он делал разрез в стенке соска и затем вставлял туда металлическую трубку с завинчивающимся колпачком.

В настоящей статье описывается способ бескровного наложения „фистулы“ молочной железы в виде канюли. Канюля вводится без операции в сосковый канал через естественное отверстие в соске и удерживается в нем с помощью фиксирующей повязки (рис. 1).

Канюльная трубка (А) изготовляется из дюралюминия и вводится гонкой частью (а) в сосок. Диаметр внутреннего канала трубки 1.4 мм. На наружную часть трубки (z) навинчивается колпачок с резиновой прокладкой (Б); трубка удерживается в соске с помощью фиксирующей повязки (В), которая закрепляется между диском (б) и круглой гайкой (в). Повязка приклеивается к заранее выбритым соскам клеолом. Во избежание мастита канюльные трубки вставляются в асептических условиях.

Коза ставится в станок. Стерильная трубка с завинченным колпачком и надетой на нее сухой стерильной фиксирующей повязкой смазывается стерильным вазелином и вводится в предварительно обработанный спиртом сосок, который до этого несколько раз отдаивается. Вставляя трубки, а также снимая их, мы вводим козам профилактически в течение 4 дней, дважды в сутки, 150—200 тыс. ед. пенициллина подкожно.

После того как вставлены обе канюльные трубки, колпачки отвинчиваются и собирается молоко, вытекающее из цистерны и крупных протоков (цистернальная



Рис. 2. Выпускание молока из вымени через канюльные трубки.

порция) (рис. 2). Молоко, заполняющее альвеолы и мелкие протоки (альвеолярная порция), изгоняется из вымени только в результате активного сокращения миоэпителия альвеол и других сократимых структур молочной железы. При обычном доении сокращение миоэпителия альвеол наступает в результате рефлекса молокоотдачи. Одним из компонентов этой рефлекторной реакции является освобождение неврогипофизом окситоцина, который с током крови приносится к вымени, где и вызывает сокращение альвеол. Поскольку мы не доили фистульных коз, так как это могло привести к повреждению слизистой соска и возникновению маститов, мы удаляли альвеолярную порцию, вводя извне питуитрин — суммарную вытяжку из неврогипофиза, содержащую окситоцин. После того как вытекала цистернальная порция молока, в мышцы бедра вводился 1 мл ампульного раствора питуитрина¹

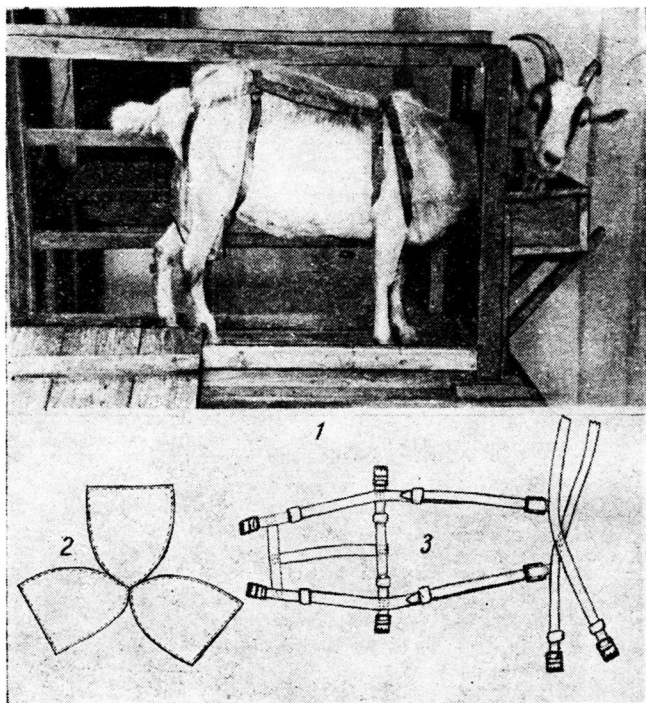


Рис. 3.
1 — коза с навымником в станке; 2 — выкройка мешка; 3 — шлея.

и собиралась вытекающая после укола альвеолярная порция. Затем наружные концы канюльных трубок вытирали спиртовыми тампонами, после чего на них навинчивали стерильные колпачки.

Чтобы предупредить выдергивание трубок козой и их загрязнение навозом, на вымя надеваются сшитые из медицинской клеенки навымники (рис. 3), которые фиксируются на коже с помощью шлеи. Шлея и навымник совершенно не беспокоят козу, что можно видеть как по ее поведению, так и по удою, который не изменяется после надевания навымника. После того как навымник надет, коза отводится в стойло.

У большинства коз канюльные трубки не вызывают снижения удою. Только у части животных введение трубок сопровождалось падением удою на 7—12%.

В наших опытах канюльные трубки находились в сосках у коз непрерывно до 2¹/₂ месяцев, не вызывая воспалительных явлений. Они свободно вынимались из сосков по окончании опыта, и козы затем нормально доились. Описываемая канюльная трубка (после соответствующего увеличения ее размеров) может найти применение и в опытах на коровах, где наложение фистул оперативным путем

¹ Мы пользовались питуитрином, изготовленным на Заводе эндокринных препаратов Московского мясокомбината им. А. И. Микояна.

связано не только с определенными техническими трудностями, но лимитируется также большой ценностью животных.

ЛИТЕРАТУРА

Грачев Н. И., Журн. общ. биол., 10, № 5, 401; 1949.

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У СВИНЕЙ

Б. П. Утехин и Е. Н. Бакеева

Научно-исследовательский институт свиноводства, Полтава

Поступило 2 II 1953

Исследованиями Квасницкого (1951), Синещекова (1946, 1951), Кудрявцева (1953), Бакеевой и других установлены закономерности желудочной секреции, характер эвакуации пищи из желудка, возрастные изменения пищеварительных функций желудка у свиней и т. д.

Однако процессы пищеварения в тонком кишечнике у этих животных до последнего времени изучены недостаточно.

Для исследования кишечного пищеварения у животных (всасывание, гидролиз, выделительные функции) наибольшим распространением пользуется метод изолированной кишечной петли по Тири-Велла, предложенный еще в 1864—1882 гг.

Опыт работы с изолированной петлей тонкого кишечника по Тири-Велла показывает, что этот метод не всегда дает удовлетворительные результаты.

В связи с этим нами была разработана операция наложения на тонкий кишечник двух анастомозов на расстоянии 1.5—5 м друг от друга, начиная с дуоденальной части тонкого кишечника.

Выживаемость оперированных животных при этой операции во многом зависит от качества анастомозных трубок. Плексигласс является идеальным материалом для изготовления анастомозных трубок. Канюли из плексигласса прозрачны, легко обрабатываются и почти в 3 раза легче анастомозных трубок, изготовленных из нержавеющей стали.

Операция наложения двойного анастомоза кишечника проводилась следующим образом. Брюшная полость вскрывалась по белой линии. После фиксации брюшины из брюшной полости извлекалась часть кишечника, на котором предполагалось наложение первого (начального) анастомоза. Вслед за перевязкой сосудов брыжейки (обычно не более 3) на перерезываемый участок кишечника накладывались два поперечных кистетных шва на расстоянии 5—7 мм один от другого. Затем кистетные швы стягивались и между ними производилась резекция кишечника. Оба отрезка наглухо зашивались путем образования „культы“ с заправкой внутрь слизистой оболочки перерезанной части кишечника. Затем на каждый отрезок кишки, на расстоянии 10—12 мм от культуры, накладывались продольные кистетные швы такой длины, чтобы разрез стенки кишки внутри кишечного шва был на 2—3 мм меньше диаметра диска анастомозной трубки. При затягивании кистетного шва следует обратить внимание на точное взаимное расположение изогнутых анастомозных трубок. Наложение второй пары анастомозных трубок производится точно таким же способом на любом расстоянии от первого анастомоза (у нас на 1.2—2.0 м).

Выведение анастомозных трубок наружу производится путем специального троакара (рис. 1, А). Он состоит из следующих частей: полой трубки (1), выточенной из нержавеющей стали, которая оканчивается внутренним конусом (2). В верхней части трубка имеет винтовую нарезку (3), в которую ввинчивается металлический стержень (4) с небольшим конусовидным сужением в нижней части (5). Для удобства ввинчивания стержня, в верхней части его укреплен неподвижно небольшой диск с насечкой (6).

В нижней части полой трубки троакара имеется четыре продольных разреза (8 на рис. 1, Б). При ввинчивании стержня (4) нижний конец трубки расширяется и прочно фиксирует прокальватель (7) или же трубку анастомоза при выведении ее на наружную брюшную стенку.

Одна пара анастомозных трубок выводится на правую сторону живота, а вторая — на левую (рис. 1, Б). Взаимное расположение анастомозных трубок рассчитывается таким образом, чтобы короткой резиновой трубкой (5—6 см) можно было соединить любую пару. После выведения всех трубок разрез раны зашивается обычным способом, а трубки попарно соединяются резиновыми трубочками.

Как показывает практика, свиньи в 2¹/₂—3 месячном возрасте хорошо переносят эту операцию и обычно на 8—10-й день окончательно выздоравливают. Продолжительность операции не превышает 1¹/₂—2 час.

Таким образом, если последовательно соединить первую и вторую пару анастомозных трубок, перевариваемая пища нормально проходит через весь тонкий кишечник, включая и его изолированную часть.

При проведении опытов оба анастомоза размыкаются, после чего первая трубка начального анастомоза (рис. 2, 1) соединяется со второй трубкой второго анасто-

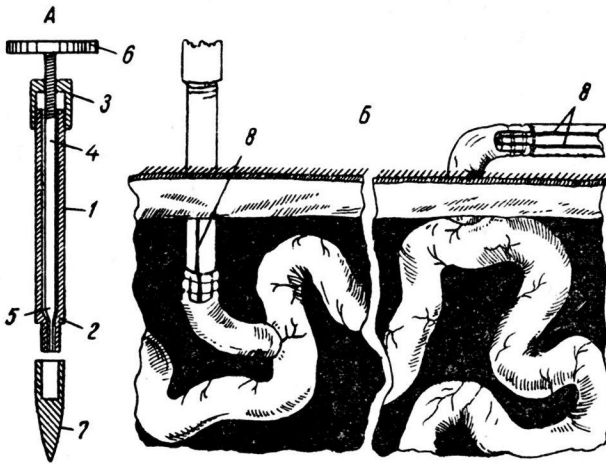


Рис. 1. Троакар (А) и схема выведения анастомозных трубок (В).
Описание в тексте.

моза (4), в результате чего содержимое свободно проходит через основную часть тонкого кишечника. В изолированный отрезок, через вторую трубку первого анастомоза (2), вводится исследуемое вещество, которое после прохождения через всю длину отрезка кишечника вытекает через первую трубку второго анастомоза (3).

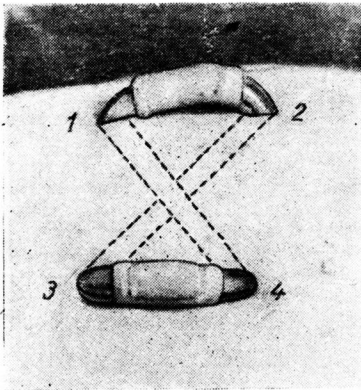


Рис. 2. Схема переключения двойного кишечного анастомоза.
Описание в тексте.

Если концы изолированного таким образом участка кишечника после введения химуса соединить резиновой трубкой (т. е. замкнуть петлю), то введенный раствор, вследствие перистальтических движений кишечника, находится в постоянном круговом движении. Это хорошо удается наблюдать через прозрачные трубки анастомоза, если к массе химуса (исследуемого вещества) добавить разноцветные целлулоидные шарики.

Получая дуоденальный химус из первой анастомозной трубки и вводя его в изолированный отрезок кишки, удается с большой точностью проследить изменения питательных веществ корма, происходящих в процессе кишечного пищеварения.

Для удаления, после опыта, остатков введенного вещества из изолированного участка кишечника последний промывается нагретым (38°С) физиологическим раствором или водой.

По окончании опыта анастомозные трубки переводятся в прежнее положение и изолированная часть кишечника снова соединяется со всем тонким кишечником.

ЛИТЕРАТУРА

- Квасницкий А. В. Физиология пищеварения у свиней. Сельхозгиз, М., 1951.
Кудрявцев А. А., Труды ВИЭВ, 10, 45, Сельхозгиз, М., 1935.
Павлов И. П. Лекции по физиологии. Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.
Синецких А. Л., Докл. ТСХА, в. 4, 209, 1946; Сов. зоотехн., № 7, 53, 1951.

УПРОЩЕННЫЙ ВАРИАНТ АКТОГРАФА

В. Н. Семашин

Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности Института физиологии АН СССР и Клиническая лаборатория 72-го Военно-морского госпиталя

Поступило 6 IV 1953

Для объективной регистрации состояний сна и бодрствования у людей Б. В. Андреевым (1951) был предложен актограф, который записывал движения испытуемого пневматическим способом (запись производилась на законченной бумажной ленте).

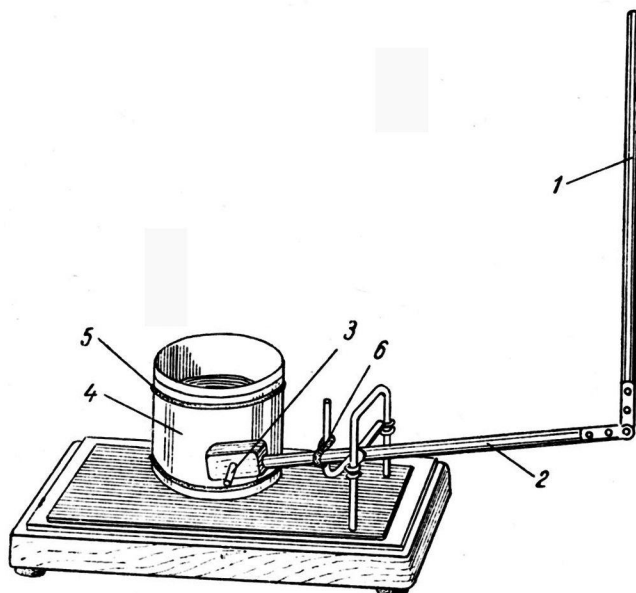


Рис. 1. Общий вид упрощенного варианта актографа без футляра.
Описание в тексте

В некоторых случаях может быть использован более простой вариант актографа с механической передачей движений непосредственно на вращающийся барабан часового механизма без применения резиновых капсул. Передающая система такого актографа состоит из вертикального штока (1), прикрепляемого свободным концом



Рис. 2. Актограмма.
Цифры внизу — часы суток.

к сетке кровати в центре (на пересечении диагоналей), и горизонтального рычага 1-го рода (2), точка опоры которого находится у стойки прибора. В короткое плечо рычага вставлен карандаш (3), который и записывает актограмму на ленте бумаги (4), укрепленной резиновыми кольцами на барабане часового механизма (5). Короткое плечо рычага вместе с карандашом прижимается к барабану также резиновым кольцом (6). Весь записывающий прибор помещается в ящик размером $34 \times 24 \times 16$ см. В стенке ящика сделано отверстие для выхода длинного плеча рычага с прикрепленным к нему штоком.

Ежедневно по истечении суток шток открепляется от сетки, прибор уносится из экспериментальной комнаты или палаты, записанная лента заменяется чистой, и прибор вновь может быть использован для записи актограмм.

К преимуществам описываемого варианта актографа относятся: 1) возможность пользоваться любой бумагой, 2) отсутствие надобности в копчении и фиксации лент, 3) отсутствие надобности в мареевских капсулах и резиновых трубках, 4) большая четкость актограмм, 5) несколько большая чувствительность прибора и 6) меньшая стоимость всей установки.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Б. В., Клин. мед., 6, 80, 1951.

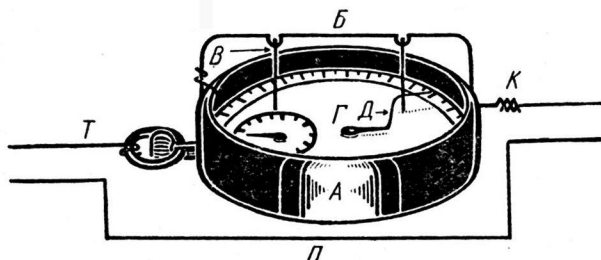
ОТМЕТЧИК ВРЕМЕНИ

А. Ф. Сеньюшкин

Кафедра фармакологии Литовской ветеринарной академии

Поступило 19 VI 1953

Изучение физиологических функций в эксперименте всегда связано с регистрацией времени. Для этой цели существуют различные типы прерывателей и отметчиков (Жаке и др.), которые рассчитаны на время от 1 сек. и меньше. Однако для исследования органов медленно сокращающихся (кишечник, матка и др.) эти отметчики не пригодны.



Приспособление секундомера в качестве электромагнитного отметчика. Объяснение в тексте.

отметчиком. Он приспособляется для этой цели следующим образом (см. рисунок).

На корпус секундомера надевается резиновый футляр (А) из велосипедной камеры, резиновой трубки или любой другой резины, с целью изоляции его от электрического тока. Сверху над циферблатом диаметрально над резиновым футляром укрепляется мостик (Б) из медной проволоки с одним или двумя гнездами (углублениями) по периферии. В гнездо помещается рычажок (В), спускающийся вниз к циферблату. При одном рычажке отметка будет производиться один раз. Если повесить два рычажка, отметка будет производиться 2 раза. При соответствующем количестве укрепленных на футляре мостиков и рычажков можно этот круг циферблата разделить на 4—8 и т. д. равных частей, тогда каждое деление на кимографе будет отсчитывать 30, 15 или 7.5 сек.

Для предохранения секундной стрелки (Г) секундомера от перегорания при замыкании и размыкании электрической цепи ее следует обмотать медной проволокой или напаять на нее проволочку (Д).

От трансформатора отходят два провода: один из них (П) соединяется непосредственно с электромагнитным отметчиком, другой (Т) — с корпусом секундомера.

Цепь электрического тока прерывается резиновым футляром, надетым на корпус секундомера. Провод (К), идущий от электромагнитного отметчика, соединяется с мостиком, укрепленным над циферблатом. Секундная стрелка (Г), пройдя круг по циферблату, прикасается к рычажку, замыкает цепь проводов Т и К, и на кимографе производится отметка с помощью электромагнитного отметчика.

Смонтированный таким образом прибор для фиксации времени на кимографе прост по устройству, доступен каждой лаборатории и точен. Данный прибор широко используется в лабораториях Литовской ветеринарной академии, Омского ветеринарного института и в других лабораториях и имеет положительные отзывы.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

КРИТИКА ГИПОТЕЗЫ ИККЛЗА

А. И. Ройтбак

Тбилиси

Поступило 1 VI 1953

В настоящей статье подвергается критическому рассмотрению гипотеза, выдвинутая Икклзом¹ для объяснения связи сознания с мозгом.

Хотя естествознание всегда являлось ареной идеологической борьбы, эта борьба, несомненно, становится особенно ожесточенной с того момента, когда „мозг, который в высшей его формации — человеческого мозга — создавал и создает естествознание, сам становится объектом этого естествознания“ (Павлов, 1923).² Ибо здесь естествознание сейчас же сталкивается с основным философским вопросом, с вопросом об отношении сознания и материи, мозга и мышления.

С точки зрения марксистского философского материализма мышление есть продукт деятельности мозга, т. е. материи, достигшей в своем развитии высокой степени совершенства: материя первична, а сознание вторично.³ Между материей и сознанием существует различие, но оно не абсолютно, и противопоставление материи и сознания имеет абсолютное значение только „в пределах основного гносеологического вопроса, что признать первичным и что вторичным?“⁴ За этими пределами противопоставление материи и сознания становится неверным, ибо сознание есть свойство самой материи. Абсолютное противопоставление материи и сознания за пределами основного вопроса гносеологии неизбежно ведет к признанию существования двух самостоятельных субстанций, т. е. к дуализму.⁵

Согласно установкам Шеррингтона, имеется, с одной стороны, мозг, с другой — сознание; деятельность мозга не имеет отношения к сознанию, мышлению, последнее находится вне пределов естественных наук; оно не подчиняется материалистической концепции; учение об условных рефлексах неприемлемо для решения вопроса об отношении сознания к мозгу, ибо оно материалистично.

И. П. Павлов, на основании книги Шеррингтона „Мозг и его механизмы“, а также на основании некоторых других фактов, пришел в 1934—1935 гг. к выводу, что философские взгляды Шеррингтона

¹ I. C. Eccles, Nature, v. 168, 1951, стр. 53.

² И. П. Павлов, Полн. собр. трудов, т. III, М.—Л., 1949, стр. 287.

³ И. В. Сталин. О диалектическом и историческом материализме. Госполитиздат, М., 1952.

⁴ В. И. Ленин. Материализм и эмпириокритицизм. ОГИЗ, 1948, стр. 130.

⁵ И. В. Сталин. Анархизм или социализм? Госполитиздат, М., 1950, стр. 26.

являются неприкрытым дуализмом и анимизмом, что это — фактически точка зрения Декарта: разделение своего существа на тело и неумирающий дух.¹ После Павлова взгляды Шеррингтона были подвергнуты критике и другими советскими физиологами.^{2,3}

В монографии Эдриана,⁴ содержащей главу, в которой автор трактует о фактах, относящихся к памяти, образованию навыков и пр., совершенно игнорируется учение об условных рефлексах. Путь для решения этой проблемы формулируется Эдрианом в общих чертах следующим образом: выяснить, „когда и где вмешивается сознание в ход нервных процессов“, или иначе, „в каких пунктах сознание вступает в процесс нейрональной передачи“. Мы увидим ниже, каким образом это указание Эдриана было использовано Икклзом, который „решил“ вопрос о том, как сознание устанавливает связь с мозгом.

Икклз считает, что научная гипотеза для объяснения взаимоотношения сознания и мозга должна явиться распространением естественной науки в область внечувственных предствлений и даже в область, находящуюся „вне системы материя—энергия“ (об этом же говорил Шеррингтон).

Он отмечает, что Шеррингтон, Эдриан и другие лишь описывают определенные явления в мозгу, которые связаны с определенными состояниями сознания, но ничего не говорят о том, как происходит эта связь. Например, связь мозга с сознанием возможна только тогда, когда имеется некоторый высокий уровень активности коры (на основании электроэнцефалограммы); как только активность снижается (аноксия, анестезия, сон, сотрясение), связь сознания с мозгом нарушается. Но почему, задает вопрос Икклз, связь с сознанием происходит только при определенных состояниях „материально-энергетической системы“ коры?

Икклз выдвигает гипотезу, согласно которой кора мозга человека обладает специальным свойством, выделяющим ее в особую категорию из всего остального естественного мира: при определенном функциональном состоянии она является „детектором“, чувствительным к особому рода влияниям, которые не могут быть уловлены какими-либо физическими инструментами, и благодаря этому свойству мозг вступает в связь с сознанием.

Для обоснования своей гипотезы Икклз привлекает сведения из современной морфологии коры больших полушарий, из физиологии и, как главный аргумент, данные электрофизиологии, а именно результаты опытов с прямым электрическим раздражением коры и регистрацией возникающих при этом биоэлектрических потенциалов.

Кора представляется Икклзу как сеть нейронов, на каждом нейроне имеется около 100 синаптических окончаний, на каждом нейроне сходятся многие пути и каждый нейрон связывается со многими другими. Уровень возбуждения каждого нейрона зависит в каждый данный момент от импульсации, которую он испытывает; скрытый период разряда зависит от уровня, которого достигло местное состояние возбуждения данного нейрона; например, нейрон может разрядиться мгновенно, под действием одного импульса, если местное состояние возбуждения достигло в нем критической величины. Эти последние рассуждения не могут вызывать особых возражений. Они касаются вопроса о роли местного возбуждения нейрона и условий возникновения распростра-

¹ Павловские среды, т. II, М.—Л., 1949, стр. 444; т. III, М.—Л., 1949, стр. 73.

² П. С. Купалов, Бюлл. экпер. биол. и мед., т. 26, 1948, стр. 401.

³ Х. С. Коштоянц, Научн. сессия, посвящ. пробл. физиологич. учения И. П. Павлова, М., 1950.

⁴ E. D. Adrian. The physical background of perception. Oxford, 1947.

няющегося по аксону возбуждения. Сходных взглядов на механизм этих явлений придерживался Ухтомский, придерживаются их Беритов и многие другие советские физиологи.

При прямом одиночном электрическом раздражении какого-либо пункта коры активность, на основании данных Эдриана¹ и Чанга,² распространяется радиально на расстояние 8 мм вокруг раздражаемого пункта. За 20 мсек., по расчетам Икклза, вовлекается в реакцию $4 \cdot 10^6$ нейронов. Отсюда Икклз заключает, что разряд одного нейрона приводит за 20 мсек. (время, близкое к продолжительности скрытого периода психических явлений) в возбужденное состояние многие тысячи нейронов, ибо, как мы видели, однократного возбуждения одного пункта коры достаточно, чтобы привести в деятельность относительно большую область коры. Более того, на ненаркотизированных животных удалось показать, что один удар электрического раздражения, приложенный к какой-либо точке поверхности коры, может привести к возникновению биоэлектрических потенциалов в любом другом пункте коры; это значит, что в активное состояние приходит несравненно большее количество нейронов, чем при наркотизированном состоянии коры.³ Эти факты являются хорошей иллюстрацией известного положения, что возбуждение способно широко иррадиировать по ц. н. с. и, особенно, по коре больших полушарий. Икклз же, как мы увидим, использует этот факт совершенно в других целях.

Деятельность коры больших полушарий обуславливается, по Икклзу: а) ее прирожденной и приобретенной структурой, б) афферентными влияниями и в) действием постулируемого им „поля внешнего влияния“.

Детекторная функция коры основана на том, что „поле внешнего влияния“ способно оказывать действие на нейроны, находящиеся на критическом уровне местного возбуждения. Постулируется, что сознание, „дух“, может определять поведение материи в пределах, устанавливаемых соотношением неопределенностей Гейзенберга. Синаптическую пуговку Икклз рассматривает как ключевую структуру, на которую может воздействовать сознание. Он приходит к заключению, что под влиянием сознания синапс может изменять свое положение в пределах 1.5 мμ в 1 сек.; от изменения положения синапса даже на такую ничтожную величину должно значительно изменяться возбуждающее его действие на клетку (от которой он отстоит на 100 мμ). При уменьшении этого расстояния становится возможным немедленное возбуждение клетки (т. е. импульс, недостаточный для возбуждения нервной клетки, сможет вызвать ее возбуждение, если „дух“ переместит соответствующий синапс на некоторую ультрамикроскопическую величину). Возбуждение же одной клетки может передаваться на тысячи нейронов. Таким образом, по Икклзу, в коре имеется механизм, способный в тысячи раз усилить то влияние, которое сознание оказывает на отдельные синапсы.

В подкрепление того, что сознание, „дух“, может влиять на физические предметы, Икклзом приводятся совершенно серьезно ссылки на новейшие „монографии“, содержащие „факты“, якобы свидетельствующие о возможности передвижения „духом“, например, игральные кости. Такова гипотеза Икклза. Нужно думать, что приобретенные нервные связи (временные связи) служат для лучшей „детекции“ духа.

Является ли произведение Икклза научной гипотезой? Гипотезой является „предположение, способное объяснить известные в настоящее

¹ E. D. Adrian, J. Physiol., 83, 1936, стр. 127.

² H. T. Chang, J. Neurophysiol., v. 14, 1951, стр. 1.

³ А. И. Райтбак, Тр. Инст. физиолог. АН Груз. ССР, т. 9, 97, 1954.

время важнейшие явления той или иной области в соответствии с данными науки и основами научного мировоззрения".¹

Явление, которое Икклз пытается объяснить, — это связь сознания с материей. Он объясняет это явление не в соответствии с основами научного мировоззрения, ибо научным мировоззрением является диалектический материализм, а не дуализм или идеализм. Он объясняет это явление и не в соответствии с данными науки, как будет показано ниже.

Как мы указывали, Икклз рассматривает кору как сеть, составленную из 10^{10} нейронов, свойства которых подобны свойствам хорошо изученных мотонейронов спинного мозга; кора рисуется как бесконечный комплекс нервных кругов.² Схема устройства коры и распространения по ней активности, которую дает Икклз, является ненаучной абстракцией, так как он отвлекается не только от несущественных свойств коры, но и от существенных, основных ее сторон. Не учитывается тот кардинальный факт, что в коре при возникновении и распространении возбуждения возникает и торможение, которое участвует в работе коры больших полушарий так же „беспреданно, сложно и тонко“, как и процесс возбуждения.³ Игнорируются известные данные о разнообразии нейронов коры в отношении их величины, формы, связей, химизма и, следовательно, их физиологических свойств. Для Икклза, увлеченного идеалистической концепцией, эта сторона не представляет интереса: материя его мало интересует, интересуется лишь постольку, поскольку все же необходим определенный уровень возбудимости этой материи, чтобы сознание могло с ней связаться. Представления И. П. Павлова о коре и чертежи Бёрнса и Икклза — два полюса в отношении взглядов на кору больших полушарий.

Мысль о возможности передвижения дендритных и аксонных окончаний не только в условиях эмбриогенеза, но и у взрослых животных, высказывалась Бехтеревым,⁴ Введенским,⁵ Капперсом,⁶ Минковским.⁷ Павлов (1923) считал, что местом замыкания временных связей являются пункты сцепления нейронов.⁸ Беритов предполагает, что в результате одновременного возбуждения нейронов при выработке условного рефлекса происходят определенные физико-химические и морфологические изменения в области соответствующих синапсов, что приводит к уменьшению расстояния между синапсами и клетками, на которых они оканчиваются.⁹ По Икклзу же, передвижение синапсов происходит под влиянием нематериальных сил сознания и таким образом устанавливается связь сознания с мозгом.

Является ли идея Икклза оригинальной? Если отбросить псевдонаучную мишуру, остается следующее принципиальное положение: „дух“ механически передвигает синапс, т. е. часть нервной системы, и таким образом „дух“ действует на мозг.

¹ БСЭ, т. II, 1952, стр. 408.

² См.: I. C. Eccles, Nature, v. 168, 1951, стр. 53; B. D. Burns, J. Physiol., v. 112, 1951, стр. 156.

³ И. П. Павлов (1934), Полн. собр. трудов, т. III, 1949, стр. 557.

⁴ В. М. Бехтерев. Проводящие пути спинного и головного мозга, т. II. СПб., 1898.

⁵ Курс физиологии животных и человека по лекциям Н. Е. Введенского, ч. I, в. 2. СПб., 1913.

⁶ A. Kappers. Die vergleichende Anatomie d. Nervensystems, Bd. 1., 1921.

⁷ М. А. Минковский, Сб., посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова, Л., 1924, стр. 261.

⁸ И. П. Павлов (1923), Полн. собр. трудов, т. III, 1949, стр. 287.

⁹ И. С. Беритов. Общая физиология мышечной и нервной систем, т. II. М.—Л., 1948.

Декарт создал понятия рефлекса, этого краеугольного камня в учении о деятельности нервной системы.¹ Но, как известно, он не распространил свою рефлекторную теорию на область поведения человека, которое, по Декарту, обязано своим происхождением высшему разуму, душе, помещающейся в мозгу. Декарт считал, что душа связана не со всем мозгом, а с „маленькой железой“, находящейся в середине мозга (*glandula pinealis*). „Всякое действие души заключается в том, что она, желая чего-нибудь, заставляет двигаться железу, с которой она связана“. При различных движениях этой железы, вызванных душой, она действует на „животные духи“² и направляет их через поры мозга по нервам в мускулы (Декарт, 1645, §§ 34 и 41).

Таким образом, положение Икклза „дух механически передвигает синапс“ есть повторение положения Декарта „дух механически передвигает маленькую железу“.

Энгельс писал, что положения, установленные в философии уже сотни лет тому назад, положения, с которыми в философии давно уже покончили, часто выступают у теоретизирующих естествоиспытателей в качестве самоновейших истин.³

Для некоторых англо-американских читателей Икклза действительно решен вопрос о том, как сознание связывается с мозгом, ибо если „дух“ способен во время спиритических опытов передвигать такие предметы, как кости, то, вне всяких сомнений, дух может передвинуть синапс.

Икклз, строя свою „гипотезу“, использует факты физиологии, неврогистологии, физики и... спиритизма; каждое „фактическое“ положение подкрепляется многочисленными ссылками на литературу. Энгельс 75 лет назад писал следующее: „... эмпирическое презрение к диалектике наказывается тем, что некоторые из самых трезвых эмпириков становятся жертвой самого дикого из всех суеверий — современного спиритизма“.⁴

Итак, концепция Икклза является идеалистической, т. е. антинаучной, искажающей действительность; она не имеет корней в естествознании. Спиритизм, к которому пришел Икклз, — логическое следствие его философской установки.

Мы видим, как современная буржуазная наука снабжает фидеизм новой аргументацией. Икклз „опровергает“ марксистский философский материализм, ибо основной вопрос философии легко „решается“ им с точки зрения дуализма и религии: стоит только признать, что сознание способно вызвать передвижение одного из миллиардов синапсов нашей коры на 1.5 м μ в 1 сек. Мы видим на примере физиологии, как научные открытия истолковываются в пользу тех теорий, которые в конечном счете отражают экономические отношения общества и цели определенных классов.

А. А. Водолазский. Техника клинической электрографии. Медгиз. М., 1952, 204 стр.

Регистрация биоэлектрической активности мозга, сердца, мышц находит все более широкое применение в физиологических лабораториях и лечебных учреждениях. Однако следует признать, что возможности электрографической методики

¹ Р. Декарт (1644) Начала философии; (1645). Страсти души. Избр. произв. М.—Л., 1950.

² „Животные духи“, по Декарту, — материальные тела, содержащиеся в мозгу и в нервах; они очень малы и движутся с большой быстротой. По одним нервам „животные духи“ (возбуждение — на современном физиологическом языке) идут в мозг, по другим — из мозга к мышцам.

³ Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, 1950, стр. 23.

⁴ Там же, стр. 36.

в настоящее время используются далеко не полностью. Одной из причин этого является отсутствие в нашей литературе специального руководства, которое достаточно полно и глубоко освещало бы теоретические и практические вопросы электрографии и отражало бы бурный рост электроизмерительной и электронной техники в последние годы. Поэтом появление рецензируемой книги, рассмотренной, по словам автора, на электрофизиологов, занимающихся исследованием биоэлектрических процессов у человека в норме и патологии, было встречено специалистами с большим интересом.

Книга содержит десять глав, список литературы, таблицу электрических единиц и таблицы с характеристиками некоторых электронных ламп.

В первой главе дается описание биоэлектрической активности органов и тканей человека. Определяются понятия — амплитуда и частота колебаний, электрическое сопротивление живой ткани. Автор отмечает значение электрофизиологической методики для изучения тонких процессов корковой регуляции функционального состояния органов и тканей и подчеркивает ведущую роль отечественных ученых в развитии электрофизиологии.

Во второй и третьей главах излагается история развития электрофизиологической техники и формулируются технические требования к современной установке, предназначенной для регистрации биоэлектрических потенциалов в мышечных и нервных тканях человека. Автор предлагает называть подобные установки электрографическими. Это предложение каких-либо возражений не вызывает, однако претензии автора на оригинальность тут не оправданы, ибо термин «электрографический» (способ исследования) употребляется в физиологической литературе широко.¹

В четвертой главе дается описание различных регистрирующих устройств — зеркальных и шлейфных гальванометров, электроннолучевой трубки, чернильно-пишущего прибора. Приводятся выдержки из инструкций к промышленным катодным и шлейфным осциллографам.

Особое внимание автор уделит главе пятой «Усиление бионапряжений», которая по объему составляет почти половину руководства. Здесь рассматриваются физические процессы в электронной лампе, работа усилительного каскада, методы построения и расчета схем ламповых усилителей, способы выпрямления, фильтрации и стабилизации питающего напряжения. Подробно поясняются свойства усилителей переменного тока с переходными конденсаторами между каскадами, приводятся простые формулы для расчета частотных и фазовых характеристик этих усилителей. Рассказывается о колебаниях нулевой линии, происходящих в данных усилителях при подаче на вход импульса постоянного напряжения (переходная характеристика). К сожалению, автор только упоминает, но не раскрывает зависимости между частотно-фазовой и переходной характеристиками, не показывает, как с помощью прямоугольных импульсов напряжения можно просто и наглядно проверить основные параметры усилителя и всей установки. Этот способ особенно удобен в электрокардиографии, где запись контрольного импульса (милливольта) прямоугольной формы производится перед каждым опытом.

В последнем разделе этой главы подробно разбираются специальные требования к усилителям бионапряжения в целом и к их отдельным каскадам (входным, промежуточным и оконечным). Тут же автор справедливо указывает на имеющую место среди электрофизиологов путаницу в наименовании отводящих электродов («активный», «пассивный» и т. д.) и отмечает: «... такое разделение по сути дела неправильно». Однако в чем эта суть, так и остается невыясненным. Более того, из рис. 103а видно, что автор называет «пассивным» заземленный электрод, тогда как многие электрофизиологи понимают под «пассивным» электрод с большей поверхностью, а иногда и электрод, удаленный из изучаемой области². Нужно было показать, что эти термины различны и что каждый из них имеет свое узкое значение.

В шестой главе даются некоторые сведения об отводящих электродах, но весьма краткие и малоценные.

В седьмой главе рассматриваются различные вспомогательные приборы: отметчики времени и раздражения, калибраторы напряжения, генераторы электрических колебаний и другие приспособления, имеющие немаловажное значение в подготовке и проведении электрофизиологического опыта. Эта глава могла бы быть очень полезной, так как многие из упомянутых схем экспериментатору приходится собирать своими силами. К сожалению, слишком краткое и даже поверхностное изложение практически обесценивает предложение автора. Так, например, звуковым раздражителям и стимуляторам посвящено несколько фраз без каких-либо конкретных данных. В этом разделе вызывает интерес, пожалуй, лишь схема генератора низких частот и устройство для защиты шлейфных гальванометров от перегрузки.

¹ Учебник физиологии. Под ред. акад. К. М. Быкова, Медгиз, Л., 1945.

² А. Б. Коган. Электрофизиологическое исследование центральных механизмов некоторых сложных рефлексов. М., 1949, стр. 45, 46.

В главах восьмой и девятой читатель знакомится с помехами и искажениями в электрографии. Здесь рассказывается об электромагнитных полях, о собственных шумах усилителей и плохих контактах под электродами. Рассматриваются также искажения электрограмм вследствие взаимосвязи между входами усилителей, при неумелом пользовании электрографической установкой.

В последней, десятой, главе обсуждаются основные технические требования к электрокардиографам и приводятся схемы некоторых промышленных образцов. Автор правильно поставил вопрос об ограничении излишне большой постоянной времени в этих приборах, которая ухудшает устойчивость нулевой линии и увеличивает время переходных процессов в усилителе. Также справедливо отмечаются недостатки электрокардиографа типа ЭКП-4 и, в частности, грубая ошибка в схеме — питание трехкаскадного усилителя без развязывающего фильтра от одной батареи. Этот прибор, кстати сказать, давно следовало бы снять с производства или же в значительной степени реконструировать.

В конце книги прилагается список литературы по электрофизиологическим исследованиям, электроизмерительным приборам и усилительной технике. Теперь этот список можно было бы дополнить весьма ценными отечественными работами последних лет.

Основной материал руководства изложен простым и ясным языком, доступно для лиц, знакомых с физикой и математикой в объеме средней школы. Однако в тексте встречаются неточности, а в некоторых специальных вопросах допущены ошибки принципиального характера. Примером могут служить пояснения к схеме на рис. 100 (стр. 137 и 138). Этой схеме неправильно приписывается свойство увеличения постоянной времени элементов связи между каскадами.

Прежде всего следует отметить, что приведенные в этих пояснениях рассуждения об уменьшении частотных искажений при отрицательной обратной связи не имеют в данном случае никакого значения, так как переходный конденсатор в каскаде с катодной нагрузкой не охватывается обратной связью. Поэтому утверждение автора, что с изменением усиления в этой схеме постоянная времени может увеличиться в десять и более раз, не верно. Заметим, не вдаваясь в подробности, что такое явление могло бы иметь место лишь в том случае, если бы сопротивление утечки сетки было подключено к катодному концу или к части сопротивления в цепи катода. Таким образом, совет автора: подключить специальное сопротивление (показанное на его рисунке пунктиром) для стабилизации величины постоянной времени, — оказывается неосновательным. Кстати, это сопротивление является ненужным еще и потому, что оно подключено просто параллельно сопротивлениям утечки сеток ламп и принципиально ничего в работе схемы не меняет. На стр. 144 формулировка: „Переменное напряжение между анодами ламп A_1 и A_2 снимается с точек AB “, — не точна. Она не дает возможности понять, что переменное напряжение на аноде A_2 настолько мало, что им можно пренебречь (ввиду влияния конденсатора C_2), и поэтому данная схема дает усиление вдвое меньше предыдущей.

Можно было бы привести примеры и других мелких погрешностей, однако самым существенным недостатком книги является, по нашему мнению, методически неудачный подбор материала. В самом деле, для инженеров, работающих в области электрофизиологии, руководство не дает почти ничего нового, а для врачей и физиологов некоторые вопросы вполне можно было бы опустить. Зато следовало бы глубже рассмотреть физико-физиологические процессы при образовании и отведении биоэлектрических потенциалов, искажения формы исследуемых импульсов напряжения в электрографической установке, показать методы первичного анализа (обработки) электрограмм. Полезно было бы дополнить книгу разделом „Электрические измерения неэлектрических величин“, имея в виду запись дыхания, пульса, кровяного давления, температуры, и дать больше новых схем усилителей и вспомогательных приборов. Большой интерес для начинающих электрофизиологов имели бы примеры использования рассмотренных схем в конкретных условиях опыта, с практическими советами, как это дано, например, в книге П. И. Гуляева и Е. К. Жукова „Методы электрофизиологических исследований“ (Л., 1948). Здесь же уместно заметить, что руководство по технике электрографии должно содержать не только основы электро-техники и описание промышленных приборов (имеющихся в справочниках и заводских инструкциях), оно должно охватывать всю совокупность приемов и способов решения различных задач электрографической методики.

Книга Л. А. Водолазского может быть полезной для физиологов и врачей, желающих углубить свои знания в области осциллографических и усилительных устройств. Вместе с тем следует признать, что задача создания полноценного руководства по технике электрофизиологических исследований еще не решена.

ИЗ ИСТОРИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

МАТЕРИАЛЫ К БИОГРАФИИ А. А. УХТОМСКОГО

П. Г. Терехов

Ленинград

Поступило 30 IX 1952

На путь физиологических исследований А. А. Ухтомский стал в 1902 г., будучи студентом 2-го курса Физико-математического факультета С.-Петербургского университета. К этому привели его занятия психологией и философией. Первый печатный труд А. А. Ухтомского по физиологии вышел в свет в 1903 г.

По окончании университета с дипломом первой степени в 1906 г. А. А. Ухтомский был утвержден лаборантом Физиологической лаборатории университета. В то же время он стал готовиться к магистерским экзаменам и продолжал свои исследования в области ц. н. с., начатые еще в студенческие годы.

2 X 1907 А. А. Ухтомский подал на имя декана Физико-математического факультета следующее заявление:

„Покорнейше прошу Ваше Превосходительство о допущении меня в текущем полугодии к держанию экзаменов на степень магистранта Зоологии и Физиологии“.¹

Просьба была удовлетворена.

Первым был экзамен по физиологии животных, состоявшийся 26 X 1907. Н. Е. Введенским, проводившим испытания, предложены были следующие вопросы: 1) отношения между эластичностью и сократительностью мышц, 2) о свойствах и структуре белков, 3) о функциях печени, 4) о диоптрических свойствах глаза. Ответы на все вопросы признаны удовлетворительными. Протокол испытания подписали Н. Е. Введенский, В. М. Шимкевич и И. Л. Пташицкий.

Второй экзамен, по зоологии позвоночных, состоялся 8 XII 1907. На поставленные экзаменуемыми вопросы ответы признаны удовлетворительными. Протокол испытания подписали В. М. Шимкевич, А. С. Догель и Х. Я. Гоби.

Третий экзамен, по зоологии беспозвоночных, состоялся 28 III 1908. Ответы А. А. Ухтомского на все поставленные ему вопросы признаны удовлетворительными. Протокол испытания подписали В. Т. Шевяков, В. М. Шимкевич и Н. Е. Введенский.

Четвертый экзамен, по химии, состоялся 12 XII 1908. Ответы на все поставленные вопросы признаны удовлетворительными. Протокол испытания подписали А. А. Иностранцев, П. А. Замятченский и Л. А. Чугаев.

Пятый экзамен, по палеонтологии, состоялся 24 XII 1909. Ответы А. А. Ухтомского на поставленные вопросы признаны удовлетворительными. Протокол подписали А. А. Иностранцев и П. А. Замятченский.

Выдержав все экзамены на степень магистра зоологии, А. А. Ухтомский сосредоточил все свое внимание на подготовке магистерской

¹ Государственный Исторический архив Ленинградской области (ГИАЛО), ф. 14, св. 1061, л. 15080, л. 13, 1907 (автограф А. А. Ухтомского).

диссертации. В 1910 г. диссертация была закончена и представлена Н. Е. Введенским к публикации в „Трудах С.-Петербургского общества естествоиспытателей“.

Впервые диссертация А. А. Ухтомского „О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний“ была опубликована в „Трудах имп. С.-Петербургского общества естествоиспытателей, Отделение зоологии и физиологии“, т. XLI, в. 2, под редакцией Д. Д. Педашенко (Travaux de la Société impériale des Naturalistes de St. Pétersbourg, vol. XLI. Fasciculus 2. Section de Zoologie et Physiologie. Red. par D. Pedauchenko). Юрьев. Типография К. Маттисена, 1911, стр. 177—415. См. также: Работы Физиологической лаборатории С.-Петербургского университета. Под редакцией проф. Н. Е. Введенского. IV—V. Годы 1909—1910. (Оттиск из „Трудов имп. С.-Петербургского общества естествоиспытателей“, т. XLI, в. 2, стр. 1—239).

В 1952 г. диссертация А. А. Ухтомского переиздана в т. I Собрания сочинений А. А. Ухтомского (стр. 31—162).

1 IV 1911 А. А. Ухтомский подал в Физико-математический факультет С.-Петербургского университета заявление, в котором писал: „Прилагаю при сем четыре экземпляра моей работы: «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний», покорнейше прошу о допущении меня к защите этой работы в качестве диссертации на степень магистра Зоологии и Физиологии. Алексей Ухтомский. 1. IV. 1911 С.-Петербург. Вас. О., 16 лин. 29“.¹

Просьба была удовлетворена. Диссертация была дана на отзыв официальным оппонентам Н. Е. Введенскому и А. С. Догелю,² которые дали высокую оценку этому капитальному труду. Защита диссертации А. А. Ухтомским состоялась 8 V 1911. При этом был составлен следующий протокол заседания Физико-математического факультета:

„Журнал публичного собрания физико-математического факультета С.-Петербургского Университета 8-го мая 1911 года.

„В сем собрании лаборант Физиологического Кабинета С.-Петербургского Университета Алексей Алексеевич Ухтомский публично защищал диссертацию под заглавием: «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний», представленную им для получения степени магистра зоологии. Официальными оппонентами на сем диспуте были г. г. профессора Н. Е. Введенский и А. С. Догель и приват-доцент Ф. Е. Тур. Защита признана удовлетворительным и определено удостоить А. А. Ухтомского степени магистра Зоологии и представить об этом Совету Университета. Декан В. Шимкевич. Н. Введенский. Прив.-доц. Ф. Тур. Н. Тищенко. А. Догель“.³

Вскоре после защиты А. А. Ухтомским диссертации декан Физико-математического факультета подал ректору С.-Петербургского университета следующее представление:

¹ ГИАЛО, ф. 14, св. 1063, д. 15121, л. 10, 1911 (автограф А. А. Ухтомского).

² А. С. Догель (1852—1922) — выдающийся русский гистолог. По окончании Медицинского факультета Казанского университета в 1879 г. работал практическим врачом. В 1883 г. защитил диссертацию на степень доктора медицины под заглавием „Строение ретины у гангоид“. С 1885 по 1888 г. состоял прозектором и преподавателем по Кафедре гистологии в Казанском университете. В 1888 г. получил Кафедру гистологии в Томском университете. В 1895 г. А. С. Догель избран на Кафедру гистологии Петербургского университета, которую и занимал до своей смерти (1922). В продолжение почти 30 лет А. С. Догель состоял председателем Отделения зоологии и физиологии Петербургского-Петроградского общества естествоиспытателей. А. С. Догелем был основан журнал „Русский архив анатомии, гистологии и эмбриологии“. Литература: Д. Дейнека, Русск. арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, т. III, в. 2, 1924, стр. 117—124).

³ ГИАЛО, ф. 14, св. 1063, д. 15126, л. 10, 1911.

„В публичном собрании Физико-математического факультета 8-го мая сего 1911 года лаборант Физиологического кабинета С.-Петербургского Университета А. А. Ухтомский публично защищал диссертацию под заглавием: «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний», представленную им для соискания степени магистра Зоологии.

„Физико-математический факультет, удостоив А. А. Ухтомского степени магистра Зоологии, имеет честь представить об этом Вашему Превосходительству. Декан В. Шимкевич“.¹

Рассмотрев представление Физико-математического факультета, Совет С.-Петербургского университета в своем протоколе от 16 мая 1911 г. записал:

„Совет постановил утвердить А. А. Ухтомского в ученой степени магистра Зоологии“.²

В отчете С.-Петербургского университета за 1911 г. о деятельности А. А. Ухтомского указано следующее:

„Ассистент А. А. Ухтомский закончил свое исследование и представил его как магистерскую диссертацию: «Об изменениях кортикальных двигательных реакций под влиянием рефлекторных возбуждений»“.³

Анализируя свой творческий путь и вспоминая свои расхождения с Н. Е. Введенским при защите диссертации, А. А. Ухтомский писал:

„Нам, ученикам Н. Е. Введенского, могло иногда показаться, что он подходил к центральным торможениям догматически, заранее предполагая, что во всех случаях последних мы имеем дело с парабризом. Нам казалось это отступлением от того здравого принципа, которого Введенский держался в своих великолепных работах 1885—1903 гг., над периферическими торможениями: почерпать закономерности у самого живого опыта, освободившись от всякой предвзятой схемы. Затаенный догматизм при подходе к центральным торможениям, который мы подозревали, мог сильно раздражать некоторых из нас, и понятны наши попытки возражать. В частности, на диспуте при защите моей диссертации в 1911 г. Введенский говорил: «Читая Вашу книгу, я все время чувствовал, что она имеет в виду какого-то врага: и я понял, что враг этот — я». У некоторых, в ответ на подозреваемый догматизм, рождалась противоположная крайность — негативизм. Однако, с течением времени, преобладающее большинство из нас оценило плодотворность вопросов, которые ставятся учением о парабриозе, для постижения центральных торможений. И мы стали понимать, что в самом Введенском говорил не дух догматизма, — он искал в парабриозе только проводника в необыкновенно запутанном лесу центральных процессов.

„В последнее время, после работы над «торможением вслед за возбуждением» (А. А. Ухтомский и И. А. Ветюков, — П. Т.) мы напали и на прямые признаки того, что координирующие торможения при реципрокных иннервациях скрывают в себе, в самом деле, механизм парабриоза“.⁴

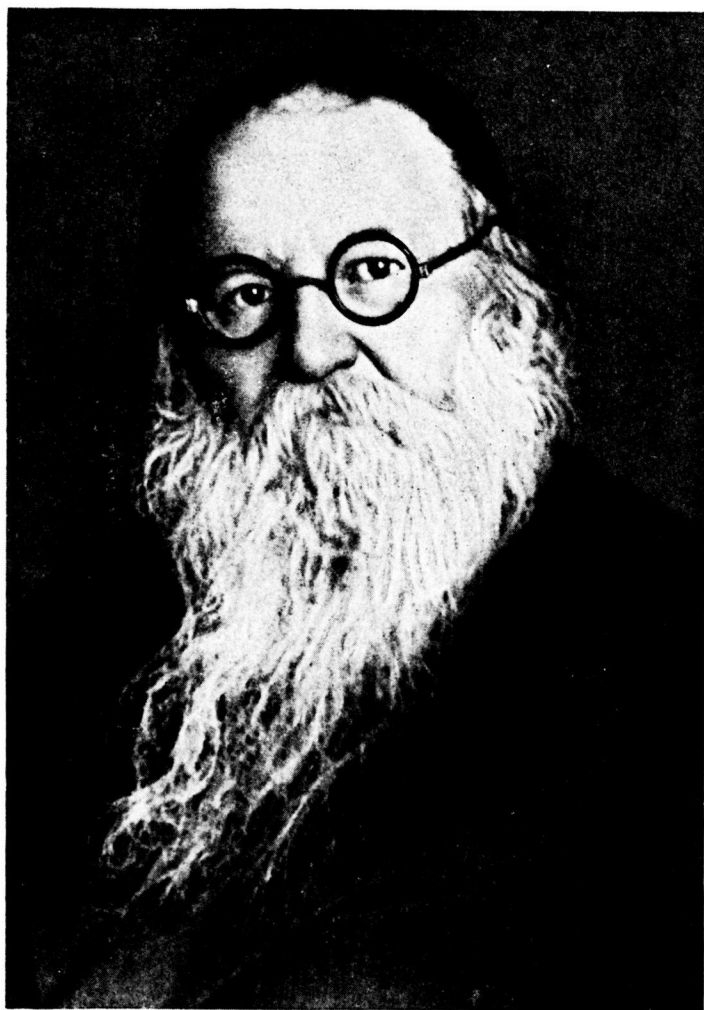
В труде А. А. Ухтомского „О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний“ в общих чертах

¹ Архив ЛГУ, св. 52, д. 1890, л. 23, 1906—1942 гг.

² Протоколы заседаний Совета имп. С.-Петербургского университета за 1911 г., № 67, СПб., 1913, стр. 103.

³ Отчет о состоянии и деятельности имп. С.-Петербургского университета за 1911 год. СПб., 1912, стр. 19.

⁴ А. А. Ухтомский, Собр. соч., т. I, 1950, стр. 278.



Алексей Алексеевич Ухтомский
1875—1942

Отзывы и магистерской диссертации
кн. А. А. Ухтомского, "О закономерности
~~кортекса~~ ^{михалы} деятельности зрительного
отв. надпочечных желез, четырехклеточных, высшей."

Диссертация посвящена вопросам и
отв. ~~физич.~~ ^{физиол.} высшей нервной деятельности человека
нового и существенного как в мето-
дику исследования, так и в анализе
материала и сведений о нем.

Сюда принадлежат опыты на хомы
и за точку отсчета берется ~~длина~~
длина коры больших полушарий при
электрической раздражении на ~~высшей~~
нов. В отличие от ~~приведенной~~
приведенной она наблюдается при
этом сокращаясь не только ~~какой-~~
либо ~~части~~, а ~~затем~~ сразу
показывая ~~глубину~~ ~~сдвига~~. Это
создает для автора ~~значительную~~
трудности, хотя ~~как~~ ~~человек~~ ~~устраивает~~
одновременно регистрацию ~~глубины~~
сдвига. Видно ~~только~~ ~~идет~~
но ~~также~~ о ~~содержании~~ ~~типа~~ ~~сдвига~~
от ~~глубины~~ ~~затем~~ ~~высшей~~ ~~реша-~~
тели, но ~~также~~ и о ~~роли~~, ~~такой~~ ~~роли~~
сдвига не только ~~механической~~ ~~каждый~~
важно в ~~показании~~ ~~друг~~ ~~друга~~ и в

Рис. 1. Первая страница отзыва Н. Е. Введенского и А. С. Догеля о магистерской диссертации А. А. Ухтомского.

были изложены основы учения о доминанте. Развернутое изложение учения о доминанте было дано А. А. Ухтомским только в 1923 г. В VI томе „Русского физиологического журнала им. И. М. Сеченова“, посвященном памяти Н. Е. Введенского, появилась в свет статья А. А. Ухтомского „Доминанта как рабочий принцип нервных центров“. Эта статья сразу же обратила на себя внимание научной общественности. Ознакомившись с учением о доминанте и историей его возникновения, И. П. Павлов дал высокую оценку этому учению и всей научной и педагогической деятельности А. А. Ухтомского как достойного преемника и продолжателя дела Н. Е. Введенского:

„Проф. Алексей Алексеевич Ухтомский, — говорится в отзыве И. П. Павлова, — является крупнейшим представителем выдающейся русской Физиологической школы, школы покойного Н. Е. Введенского, обогатившего нервную физиологию многими капитальными фактами и понятиями. А. А. Ухтомский, проникнутый идеями школы, не остановился на достигнутой позиции, а расширивши фактический материал и видоизменяя несколько представления учителя, ведет в настоящее время в высшей степени интересное исследование в области центральной нервной системы, чем обеспечил себе бесспорное право на самостоятельное положение научного работника и учителя в стенах высшего учебного заведения. В новой генерации профессоров физиологов в России, идущей на смену старого поколения, Алексей Алексеевич по справедливости занимает одно из видных мест. Акад. Ив. Павлов. Петроград, 27 октября 1923-го года“.¹

С первых дней со дня смерти Н. Е. Введенского за А. А. Ухтомским закрепилось право продолжателя физиологической школы Сеченова—Введенского.

С 1923 по 1931 г. А. А. Ухтомский опубликовал серию статей, посвященных развитию принципа доминанты. В этих статьях он с разных сторон освещает учение о доминанте, излагает историю его возникновения и устанавливает связи принципа доминанты с учением об условных рефлексах И. П. Павлова.

В 1928 г. А. А. Ухтомский выступил с учением об усвоении ритма, которое является развитием учения Н. Е. Введенского о лабильности. С этого времени параметру лабильности А. А. Ухтомский уделяет чрезвычайное внимание.

А. А. Ухтомский был не только выдающимся ученым, но он был и талантливым педагогом. В 1912 г. ему было присвоено звание приват-доцента и поручено чтение курса „Методы нервной и мышечной физиологии“. В 1914 г. А. А. Ухтомскому поручено было чтение лекций по части основного курса физиологии животных в С.-Петербургском университете. В 1918 г. по представлению Н. Е. Введенского А. А. Ухтомский был утвержден штатным доцентом университета и в том же году ему было присвоено звание профессора. Педагогическую деятельность А. А. Ухтомский ценил не менее научно-исследовательской деятельности.

Обобщение своего педагогического опыта А. А. Ухтомский дал в программах по физиологии и в специальных статьях, изучение которых преподавателями физиологии может им безусловно помочь в их педагогическом деле. Это — лишь незначительная доля того научно-педагогического наследия, которое оставил А. А. Ухтомский. Он был выдающимся организатором науки и педагогического процесса в университете. А. А. Ухтомский удачно совмещал обязанности заведующего

¹ Труды Архива АН СССР, в. 8, 1919, стр. 101.

Алексей Алексеевич Ухтомский, родился 13 июня 1875 года в семье Василия Александровича Ухтомского, бывшего уезда, Ярославский губернии в семье землевладельца Алексея Ивановича Голубицкого и жены его Антонины Федоровны, урожденной Андреевны. В сентябре 1896 г. поступил на Волынский гимназии (сестрин отца) в г. Луцк. Николай Иванович Ухтомский, который и был родителем отца, умер в 1898 году. Среднее образование получил в Киевском Новороссийском университете в Киеве, который окончил в 1894 году. После окончания университета вступил в члены общества студентов и с ораторией превосходно произнесил на студенческом собрании в честь профессора Николая Павловича Дордига, в посвященном ему востановлении курса Юрьеве. Учился в 1894 г. в Московском университете. Кандидатская диссертация по физиологии была посвящена вопросу о влиянии гормонов на процессы физиологии поведения. В 1899 г. поступил в Ленинградский университет на кафедру физиологии профессора Фридриха Фридриховича Шульце. В 1900 г. переехал в Петербург к профессору Н. Е. Введенскому. В 1901 г. защитил диссертацию по физиологии поведения. В 1902 г. начал преподавание при кафедре физиологии Н. Е. Введенского. В 1903 г. первая научная работа по физиологии (Мирин И. Миринский о смысле поведения). В 1904 г. первая научная работа по физиологии (Клеймис И. Клеймис о влиянии на деятельность нервной системы аппарата (Pflüger'sches) No. 100. В 1909 г. совместно с профессорами Н. Е. Введенским и профессором А. А. Ухтомским (позже) опубликована работа "Смысл поведения". С 1906 г. занимался в лаборатории физиологии профессора Н. Е. Введенского в Петербурге. В 1907 г. первая научная работа по физиологии (Смысл поведения). В 1910 г. первая научная работа по физиологии (Смысл поведения). В 1911 г. первая научная работа по физиологии (Смысл поведения).

Рис. 2. Первая страница автобиографии А. А. Ухтомского.

Кафедрой физиологии и директора Физиологического научно-исследовательского института.

Огромное значение придавал А. А. Ухтомский наглядности преподавания. Весь свой курс лекций он иллюстрировал превосходными рисунками и таблицами, изготовленными им самим. Эти таблицы представляют важное педагогическое наследие А. А. Ухтомского.

В 1919 г. А. А. Ухтомский был избран членом Петроградского Совета. Он всегда живо откликался на общественные и политические события нашей страны. Он был одним из организаторов рабочего факультета ЛГУ и с увлечением преподавал в течение шести лет анатомию и физиологию своим слушателям из рабочей молодежи. Ему принадлежит большая роль в создании Кафедры Физиологии труда и Физиологического научно-исследовательского института в ЛГУ.

На XV Международном конгрессе физиологов в 1935 г. А. А. Ухтомский выступил с докладом, в котором призывал всех ученых мира объединиться против сил империалистической реакции, подготовлявшей вторую мировую войну.

В 1936 г. в дни всенародного обсуждения проекта Советской Конституции А. А. Ухтомский изложил свой взгляд на этот важный документ в небольшой статье, озаглавленной „Перед лицом большого исторического дела“.

В дни Великой Отечественной войны А. А. Ухтомский всю свою научную деятельность направил на оборону нашей страны. Вера в наше правое дело, вера в силу русского народа не покидала А. А. Ухтомского до конца его жизни.

Беспредельная любовь к Родине, к трудовому народу, к труду и бескорыстная любовь к науке — вот двигатели всей научной, педагогической и общественной деятельности А. А. Ухтомского, ученого и гражданина нашей страны.

Ниже публикуются документы, имеющие значение для биографии А. А. Ухтомского:

1) Отзыв Н. Е. Введенского и А. С. Догеля о магистерской диссертации А. А. Ухтомского „О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний“, написанный рукой Н. Е. Введенского.

2) Автобиография А. А. Ухтомского, датированная 23 января 1938 г.

ОТЗЫВ О МАГИСТЕРСКОЙ ДИССЕРТАЦИИ КН. А. А. УХТОМСКОГО „О ЗАВИСИМОСТИ КОРТИКАЛЬНЫХ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ЭФФЕКТОВ ОТ ПОБОЧНЫХ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ВЛИЯНИЙ“¹

Диссертация посвящена вопросу и очень сложному, и очень трудному. Автор вносит своим трудом немало нового и существенного как в методику исследования явлений центральной иннервации, так и в опытный материал и связанные с ним обобщения.

Он производит опыты на кошке и за точку отправления берет действие коры больших полушарий при электрическом раздражении на мышцы ног. В отличие от прежних исследователей он наблюдает сразу показания четырех мышц. Это создает для опыта значительные трудности, так как нелегко устроить одновременную регистрацию четырех отдельных мышц. Здесь дело идет не только о соединении этих мышц с четырьмя записывающими рычагами, но

¹ Государственный Исторический Архив Ленинградской области, Петербургский университет, ф. 14, св. 1063, д. 15121, лл. 92—95, 1911 г. (автограф Н. Е. Введенского).

также и о том, чтобы эти мышцы не могли механически вмешиваться в показание друг друга и в то же время были бы обеспечены от влияния посторонних движений других органов. В этих видах надо было экспериментатору предварительно очень основательно изучить анатомию и механику действия не только исследуемых мышц, но и всех побочных движений, а в каждом опыте начинать дело с глубокой перерезки целого ряда нервов и с исключения всех тех мышц, которые могли бы явиться помехой для точного показания мышц изучаемых. Все эти подготовительные манипуляции, присоединяя сюда вскрытие черепа, обнажение обоих полушарий головного мозга, борьбу с начинающимися кровотечениями и т. п., требовали в общем при всем навыке около 3 часов непрерывного труда и внимания как со стороны самого экспериментатора, так и двух его постоянных помощников. При этом требовалось еще все время зорко следить за хлороформным наркозом, так как наркоз должен был быть полным и вместе с тем не очень сильным, опасным для жизни животного. Смысл опытов ставил кроме того требование, чтобы по окончании всех препаратов животное могло скоро вернуться к состоянию почти полного бодрствования. Понятно поэтому, что когда вся эта предварительная работа была выполнена и начинался настоящий опыт, то этот последний длился так долго, как только то допускала живучесть животного, ибо надо было утилизировать вполне и принесенное в жертву животное и весь предшествующий труд подготовительных операций. Таким образом опыты на некоторых кошках продолжались до 15 часов и более непрерывно (это — глава I).

Благодаря усовершенствованной методике, автор получил возможность составить более полное и всестороннее, чем было до сих пор, представление о действии электрического раздражения на двигательные или так назыв. „психо-моторные“ точки головного мозга. Раздражение здесь вызывает не простое сокращение той или иной мышцы, а сложный координированный комплекс явлений, где известным образом сочетаны сокращения одних мышц в ногах рядом с торможением других мышц, им антагонистических. Далее автор подробно изучает, как эффекты раздражения изменяются в зависимости от длительности опыта или, как говорят обычно, от утомления животного (глава II).

В следующей главе автор подвергает подробному анализу и обсуждению с точки зрения существующих в физиологии воззрений явления интрацентрального проведения и взаимного соотношения иннервационных процессов. В конце главы пытается вывести некоторые общие положения, напр. по вопросу, что признавать за „строго локальные реакции и что относить на долю разлитого распространения возбуждения (иррадиации)“. Однако этим положениям недостает полной законченности (глава III).

Главное внимание автора однако посвящено двум последним (IV и V) главам.

В IV главе он изучает явления, наблюдающиеся при комбинации электрического раздражения коры с электрическим раздражением чувствующих нервов. Примененная автором сложная регистрация мышечных реакций позволяет ему войти глубже в вопрос, чем это делалось кем-либо из прежних авторов. Тут он исследует очень разнообразные комбинации: напр., в одних опытах он комбинирует корковые влияния и рефлекторные одного и того же знака, в других опытах, наоборот, сочетает корковые и рефлекторные влияния, противоположные по своему значению в отдельности. Эти опыты

представляют высокий интерес и обнаруживают большую наблюдательность экспериментатора. Здесь он устанавливает между прочим довольно неожиданное положение, что кора способна гораздо более затормозить эффект рефлекторный, чем обратное, т. е. корковая реакция не может так глубоко угнетаться действием чувствующего нерва. Так по крайней мере дело сказывается при электрическом раздражении чувствующих нервов.

Это обстоятельство побуждает автора обратиться в последней (V) главе к влиянию на кору рефлекторных раздражений другого, так сказать, более естественного типа. В таковой роли он изучает рефлекторные возбуждения, связанные с актом глотания и с актом дефекации. Эти наблюдения проведены также весьма разносторонне. Автор констатирует тормозящее влияние этих актов на корковое раздражение и исследует детально, при каких условиях влияние сказывается всего сильнее, именно при каком раздражении коры полшарий и при каком состоянии возбуждаемого рефлекторного аппарата. С другой стороны, он изучает и обратное влияние, т. е. с коры на эти рефлекторные акты. Все эти наблюдения представляют большой интерес для учения о центральной иннервации. В частности, можно отметить оригинальный факт: в течение длительного опыта, при так называемом утомлении взаимно — действия коры и рефлекторного аппарата слабеют и прекращаются, — другими словами, наступает как бы функциональная диссоциация кортикальных и рефлекторных центров.

Следует сказать вообще, что диссертация кн. Ухтомского представляет очень богатый и разнообразный, тщательно установленный и продуманный материал, внося таким образом новый и существенный вклад в литературу по физиологии так называемых психо-моторных центров и для анализа функциональных взаимоотношений между частями центральной нервной системы. Помимо этого оригинального значения диссертация представляет очень ценную монографию по трактуемым в ней вопросам. В самом деле, автор не только изучил предшествовавшую литературу, но он ее подверг серьезной критике и систематической обработке, доходя при этом даже до экскурсий в область психо-физиологических проблем, как напр. по вопросу о физиологической основе акта внимания.

К недостаткам диссертации надо отнести ненужные повторения в описании явлений и иногда несколько тяжелый язык изложения, пристрастие к иностранным терминам, когда в них нет даже никакой надобности.

Бесспорно диссертация кн. А. А. Ухтомского вполне заслуживает искомой степени.

Профессор Н. Введенский
А. Догель

[АВТОБИОГРАФИЯ А. А. УХТОМСКОГО¹]

Алексей Алексеевич Ухтомский родился 13 июня 1875 года в селце Вослома Арефинской волости, Рыбинского уезда, Ярославской губернии в семье землевладельца Алексея Николаевича Ухтомского и жены его Антонины Федоровны урожденной Анфимовой. В сентябре 1876 г. взят на воспитание теткою (сестрою отца) Анною Николаевною Ухтомскою, которая и была главною воспитатель-

¹ Архив Академии Наук СССР, ф. 749, опись 3, № 31 (автограф А. А. Ухтомского).

ницею и спутницею вплоть до ее кончины в 1898 году. Среднее образование окончил в Нижнем-Новгороде, в кадетском корпусе, который закончил в 1894 году. Очень глубокое воспитывающее влияние испытал здесь со стороны превосходного преподавателя и даровитого математика Ивана Петровича Долбни, впоследствии известного профессора Горного Института. В 1894 г. поступил в Московскую дух. Академию, в которой занимался теорией познания и историческими дисциплинами. Кандидатская диссертация поставила настоятельно на очередь ближайшее изучение физиологии головного мозга, нервной деятельности вообще, а также физиологии поведения. В 1899 г. поступил в Ленинградский Университет на Физико-Математический факультет для изучения физиологии и подготовительных к ней дисциплин. Ленинград избрал потому, что в это время туда переехал И. П. Долбня, избранный в профессора. В течение года не удавалось зачислиться нормальным студентом, был вольнослушателем, затем с 1900 г. вошел в число студентов. В 1902 г. начало специализации при профессоре Н. Е. Введенском. В 1903 г. первая печатная работа по физиологии (Труды IX Пироговского съезда врачей). В том же году напечатал по-немецки: «Ueber den Einfluss der Anämie auf den Nerven-Muskelapparat» (Pflüger's Archiv, Bd. 100). В 1909 г. совместная работа с проф. Н. Е. Введенским над рефлексами антагонистов (Работы Физиол. лаборатории университета. III. 1909). С 1906 г. зачислен на службу в Физиологической лаборатории Ленинградского Университета в качестве сверхштатного лаборанта, потом ассистента при кафедре физиологии. В 1910 г. главная работа «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных реакций» (Диссертация 1911 года). Изучались кортикальные реакции в четырех мышцах одновременно, в двух парах антагонистических мышц (сгибателях и разгибателях) коленных сочленений. Затем те же кортикальные реакции при наличии рефлекторных возбуждений в действующих мышечных парах. Наконец те же кортикальные реакции при условии возникновения вегетативных возбуждений в организме. В этой работе изучалось явление, остановившее на себе внимание автора еще в 1904 году, а именно торможение кортикальных эффектов локомоции в моменты подготовки и развертывания вегетативных актов, напр. дефекации. Плодом изучения этих явлений в свете учения Sherrington'a об общем пути и теории торможения по Н. Е. Введенскому были первые зачатки учения о доминанте, развитого потом в 1921 г. и в последующие годы. Эту концепцию стал излагать на лекциях и в практических занятиях приблизительно с 1920—21 года, выступил с официальным докладом о доминанте впервые в Ленинградском Обществе Естествоиспытателей весной 1923 года по поводу работ, выполненных со студентами летом 1922 года. На переломе 1923—24 года доклад на II Всесоюзном Съезде Психо-Неврологов и Физиологов Нервной Системы, поддержанный В. М. Бехтеревым и его учениками, выдвинул принцип доминанты, как один из основных факторов центральной иннервации. В 1927 г. написана монография «Парабиоз и доминанта» (издание Комакадемии). Все более стала выясняться органическая связь доминанты с основными установками Н. Е. Введенского в его учении о парабиозе. С 1922 г. стал Заведующим Физиологической Лабораторией Ленинградского Университета, приняв ее по кончине Введенского. В последующие годы разработка механизма доминанты привела к пониманию того, какую роль играет в ней фактор переменной лабильности физиологического субстрата. Это привело к тому порядку понима-

ния, который вылился в докладе 1934 года: «Возбуждение, торможение, утомление» (Физиол. журнал СССР, т. XVII, 1934). С тех пор и до сих пор выяснение фактора лабильности и значения физиологического интервала составляет главный предмет работы. С 1933 г. избран Членом-Корреспондентом, с 1935 г. действительным Членом Академии Наук СССР. Был заведующим Биологическим Отделением Ленинградского Гос. Университета. Состою Президентом Ленинградского Общества Естествоиспытателей. Кроме Университета преподавал физиологию в Институте Лесгафта, в Психо-Неврологическом Институте и на Рабфаке Лен. Университета. В свое время состоял Членом Петросовета VI созыва от рабочих и служащих Ленинградского Университета.

Профессор А. Ухтомский

23 января 1938 г.

К ВОПРОСУ ОБ ИСТОРИИ ОТКРЫТИЯ ЦЕНТРОСТРЕМИТЕЛЬНОГО ПУТИ РЕФЛЕКСА ГОЛЬЦА

Х. С. Коштяну

Москва

Поступило 23 IX 1953

В 1863 г. Гольц описал явление остановки сердца в диастоле при поколачивании живота лягушки, т. е. при механическом раздражении ее внутренностей. Это был ясный пример рефлекторного возбуждения угнетающих деятельность сердца блуждающих нервов. Однако Гольц не касался вопроса о центростремительном пути этого рефлекса.

Принято считать, что капитальный факт участия чувствительных волокон симпатического нерва в осуществлении центростремительного пути в гольцовском рефлексе был открыт в 1864 г. берлинским физиологом Бернштейном.

В действительности же Бернштейн свои экспериментальные данные на лягушках, доказывающие участие симпатического нерва в центростремительной части гольцовского рефлекса, приводит в 5-й тетради „Archiv für Anatomie, Physiologie und Wiessenschaftliche Medicin за 1864 г., выпущенной, однако, в свет в январе 1865 г.¹ в статье под названием „Untersuchungen über den Mechanismus des regulatorischen Herznervensystems“.

Помещенное в 6-й тетради того же журнала продолжение работы Бернштейна, в котором излагаются результаты опытов (на кроликах), подтвердивших тот же вывод, увидело свет в феврале 1865 г. (что также отмечено на обложке журнала).

В связи с этими фактами считаем важным подчеркнуть, что честь открытия в 1864 г. роли симпатических нервов в осуществлении центростремительного пути гольцовского рефлекса принадлежит замечательному русскому врачу-физиологу — воспитаннику Медико-хирургической академии В. М. Шумовскому (1828—1870).

В октябре 1865 г. увидела свет статья Шумовского под названием „Исследование двигательных механизмов пищеварительного тракта“ (Военно-мед. журн., ч. ХСІ, 1864, стр. 166—193), в которой впервые было экспериментально показано, что афферентным путем для гольцовского рефлекса является симпатический нерв и что чувствующие элементы этого нерва заложены в желудочно-кишечном тракте.

Ввиду важности затрагиваемого вопроса истории физиологии и приоритета отечественного физиолога считаем необходимым привести текст раздела названной работы Шумовского, где излагается его открытие.

Шумовский писал (стр. 191—193):

¹ Это явствует из надписи на обложке этой тетради журнала: „Ausgegeben im Januar 1865“.

„3) Участие чувствующих нервов кишек в рефлексах. Намуже известно, что возбуждение спланхических нервов, как чувствующих элементов, отражается на кишках, но до сих пор нет доказательств, указывающих, что оно распространяется на другие сократительные органы. Производя с этою целью опыты, я заметил, что при раздражении центрального конца спланхических нервов, деятельность сердца изменяется совершенно таким же образом как под влиянием блуждающих нервов. Будем ли мы, посредством механических или химических средств, возбуждать самый ствол или его периферические окончания, движения сердца всегда уменьшаются или на некоторое время совершенно прекращаются, причем сердце останавливается in diastole. Заметивши этот любопытный факт, я вспомнил недавние опыты Гольца (Centrbl. 1863) с ударом лягушке по животу; этим приемом он заставлял сердце останавливаться in diastole, если только была сохранена целостность продолговатого мозга и блуждающих нервов, в противном случае опыт не удавался; ясно, что в этом случае задержание движения сердца происходило вследствие отраженного движения от чувствующих нервов брюшных органов через продолговатый мозг и блуждающие нервы на сердце. Гольц, не зная вполне отправления спланхических нервов, не мог указать чувствующих элементов, принимающих участие в этом любопытном рефлексе. После опытов, произведенных мною, не может быть сомнения, что этими элементами будут спланхические нервы. Вот некоторые из этих опытов:

- 1) 12 ч. 0 м. Отпрепарованы на лягушке спланхические нервы и кишки.

3 „ Сердце сокращается	в 15 сек.	15 раз.
ущемлены тонкие кишки между двумя пинцетами „	15 „	8 „
10 „ Сердце сокращается	15 „	12 „
Четыре укола в тонкие кишки	15 „	4 „
15 „ Сердце сокращается	15 „	12 „
Перерезаны 4 спланхические нерва.		
Четыре укола в тонкие кишки	15 „	12 „
- 2) 2 ч. 30 м. Лягушка приготовлена как в первом опыте.

35 „ Сердце делает	—	в 15 сек.	16 удар.
разд. ц. к. пп. spl-m прер. током	5 „	0 „	„
40 „ Сердце делает	—	15 „	15 „
Нервное возбуждение как выше	10 „	2 „	„
45 „ Перерезаны оба блуждающ. нерва	15 „	13 „	„
Нервное возбуждение как выше	15 „	15 „	„
- 3) 11 ч. 20 м. Лягушка приготовлена как в предыдущем опыте.

25 „ Желудочек сердца сокращается	в 15 сек.	15 раз.
Пять капель развед. SHO_2 на различные места тонких кишек	15 „	9 „
30 „ Сердце сокращается	15 „	15 „
Разрушен продолговатый мозг	15 „	16 „
Два щипка тонким кишкам	15 „	15 „
- 4) 12 ч. 20 м. Обнажено у лягушки сердце без разрыва околосоердечной сумки.

23 „ Сердце сокращается	в 15 сек.	17 раз.
Вскрыт живот	15 сек.	16 „
24 „ В двух местах ущемлены кишки плоскими, широкими скальпелями	5 „	1 „

Итак, чувствующие нервы кишек могут рефлекторным образом останавливать движение сердца“.

Особенно важно отметить, что этот небольшой раздел, с исключительной ясностью излагающий вопрос о роли симпатического нерва в осуществлении рефлекса с кишечника на сердце, представляет часть обширного экспериментального исследования В. М. Шумовского о роли блуждающего и симпатического нервов в регуляции двигательной деятельности желудочно-кишечного тракта, о чувствительности желудочно-кишечного тракта и его роли в целом ряде рефлексов с кишечника на другие органы и, наконец, о возможности подведения так называемой автоматической деятельности в разряд отраженных им рефлекторных процессов. Иными словами, открытие Шумовского было не случайной находкой, а следствием глубокой и разносторонней исследовательской работы „одного из даровитейших деятелей“ русской медицины, по определению известного историка отечественной медицины Я. Чистовича.

Подробный анализ выдающихся научных достижений В. М. Шумовского будет дан в специальной работе автора настоящей заметки.

НАУЧНЫЕ КОНФЕРЕНЦИИ И СЪЕЗДЫ

НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ФИЗИОЛОГИИ ТРУДА

С 30 XI по 2 XII 1953 г. в Москве, по инициативе Института гигиены труда и профзаболеваний при АМН СССР, проходила Научная конференция по вопросам физиологии труда. В ней приняли участие ученые-физиологи, врачи-гигиенисты, инженерно-технические работники, прибывшие из ряда промышленных центров страны (Ленинграда, Киева, Свердловска, Магнитогорска, Сталино и др.).

После краткого вступительного слова директора Института гигиены труда и профзаболеваний АМН СССР проф. А. А. Летавет конференция открылась докладом проф. М. И. Виноградова (ЛГУ им. А. А. Жданова) о современном состоянии и ближайших задачах физиологии труда в СССР. Докладчик указал, что одна из важнейших задач советской науки в переходный период от социализма к коммунизму заключается в том, чтобы обеспечить сохранение здоровья и высокую работоспособность трудящихся и тем содействовать превращению труда в первую жизненную необходимость всех членов общества. Физиология труда и есть та отрасль науки, где скрещиваются задачи повышения производительности труда и сохранения жизненных сил работающих. На этот путь звал нас великий физиолог И. П. Павлов. Однако масштабы ведущейся в настоящее время работы в этом направлении не отвечают огромной теоретической и практической значимости ее. 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.

Как отметил докладчик, исследования в области физиологии труда должны опираться, как на прочный фундамент, прежде всего на учение И. П. Павлова о динамическом стереотипе. В этом плане должны найти свое теоретическое разрешение конкретные вопросы возникновения, упрочения и переделки рабочих действий. Докладчиком были намечены очередные практические задачи физиологии труда и в заключение предложен ряд организационных мероприятий, которые должны содействовать успешному развитию этой отрасли науки.

В последующих докладах (свыше 20) был поднят ряд животрепещущих вопросов. Проф. А. Д. Слоним (Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР) привел материалы по рефлекторной теории утомления. Эта проблема до сих пор не находила полноценного решения вследствие игнорирования павловских принципов в физиологии. Работоспособность организма регулируется рефлекторно — такова была основная мысль докладчика. Он иллюстрировал ее рядом фактов из жизни животных и человека. Проблема динамического стереотипа при мышечной работе в производственной, трудовой деятельности была освещена в докладе С. А. Косилова (Институт гигиены и профзаболеваний АМН СССР) и затронута в ряде других докладов (М. Г. Тихая, К. С. Точиллов). Эта проблема имеет большое значение для физиологического обоснования как процесса производственного обучения (становление стереотипа), так и переобучения при освоении новых методов труда (переделка стереотипа).

Видное место в работе конференции заняло обсуждение вопроса о физиологическом обосновании режима труда и отдыха при поточной системе производства. Эта проблема была освещена в докладах Э. М. Золиной, инженера П. Д. Александрова, С. И. Крапивенцевой и др. Социалистический конвейер по формам организации труда качественно отличается от капиталистического, превращающего человека в придаток к машине. В докладах был выдвинут принцип переменной скорости движения конвейера в зависимости от изменения работоспособности человека в течение рабочего дня. Существующая практика конвейерной работы игнорирует этот факт, устанавливая постоянную скорость конвейера на протяжении всего времени работы. Опыты, проведенные на некоторых московских предприятиях по внедрению нового принципа работы конвейера, дали положительные результаты.

В порядок дня был поставлен также вопрос о чередовании, смене функционеров на конвейере. Эта мера направлена как на борьбу с монотонностью, так и на повышение квалификации рабочих. В физиологическом плане она связана с воспитанием подвижности нервных процессов и сменной стереотипов.

В ряде докладов были затронуты вопросы, также связанные с физиологическим обоснованием рационального режима труда и отдыха, но в иных, чем поточная система, условиях производства. Так, исследовался труд работников механизированного учета (Т. Н. Павлова), труд корректоров типографии (В. П. Соловьева), труд работников железнодорожного транспорта (А. М. Волков, М. Г. Бабаджанян,

Е. И. Костина), труд учеников ремесленных училищ (*И. Б. Крамаренко*) и учащиеся горнопромышленных училищ при работе в шахте (*А. О. Навакатикян* и др.).

В рациональном режиме труда огромную роль играет своевременность, длительность и качество отдыха. Зависимости мышечной работоспособности от так называемых стадий отдыха был посвящен доклад проф. *М. В. Лейник*, в котором он сделал попытку выдвинуть типы измененной мышечной работоспособности в качестве критерия физиологической оценки режима труда и отдыха на производстве.

В других докладах (*С. И. Крапивенцева*, проф. *А. Д. Слоним*, проф. *Н. К. Верещанин*) получил освещение „сеченовский эффект“, являющийся основой активного отдыха в рациональном режиме труда.

Условнорефлекторные сдвиги при статической и динамической работе человека были затронуты в докладах проф. *Н. К. Верещанина*, *Е. В. Подоба* и *Е. А. Лобановой*. На значении электромиографического анализа двигательных функций человека остановился в своем докладе проф. *Ю. М. Уфлянд*.

Участником конференции в Институте гигиены и профзаболеваний АМН СССР была продемонстрирована оригинальная аппаратура для физиологической оценки динамики работоспособности человека в производственных условиях.

Подводя итог представленным на конференции докладам, следует подчеркнуть, что значительная часть их являлась результатом исследований, проведенных непосредственно в производственных условиях. Эти работы выполнялись в творческом содружестве с работниками производства. Другая часть докладов являлась результатом лабораторных исследований, в которых решались отдельные экспериментальные задачи, выдвигаемые в результате обобщения производственного опыта.

Таким образом, лабораторный эксперимент сочетался с наблюдениями и экспериментом на производстве, позволяя дальше развивать теоретическую основу физиологии труда, исходя из павловских принципов при прочной опоре на практику.

Прошедшая конференция несомненно является значительным событием на одном из решающих участков физиологической науки. Она критически рассмотрела пройденный физиологией труда путь и наметила ближайшие задачи ее дальнейшего развития и организационные меры, необходимые для расширения и углубления этой работы.

В специальном решении, принятом конференцией отмечается: „Директивы XIX съезда КПСС призывают деятелей науки сосредоточить особое внимание на вопросах профилактики, следовательно, и на вопросах, связанных с разработкой физиологических основ оздоровления условий труда. Построение коммунизма требует не только создания необходимой материально-технической базы, но и перестройки, в соответствии с требованиями науки, всех сторон жизни человека на основе высокой культуры труда и быта“.

Конференция наметила ближайшие задачи физиологии труда. Центральной проблемой в этой области является проблема динамического стереотипа — его образование, поддержание на устойчивом уровне, переделка. Необходимо углубленное изучение рефлекторных механизмов, включая исследование взаимоотношений коры и подкорки. Чрезвычайно важна разработка новых и усовершенствование существующих методов исследования по физиологии труда. В практическом плане необходимо обратить внимание на вопросы режима труда и отдыха, на борьбу с монотонностью при поточной системе, производственное обучение, новые методы производства и т. д.

Разработка теоретических основ физиологии труда должна планомерно вестись учреждениями Академии Наук СССР, АМН СССР, университетами и медицинскими институтами.

Решение конференции акцентирует внимание на вопросе подготовки кадров путем учреждения кафедр физиологии труда в Московском и Ленинградском университетах и в крупнейших медицинских вузах страны и расширения подготовки кадров через аспирантуру. Необходимо ввести обязательный курс по основам физиологии труда в университетах и в медицинских вузах. Санитарно-гигиенические институты обязаны готовить для производства врачей, глубоко ориентированных в вопросах физиологии труда.

Первоочередной задачей является составление руководств по физиологии труда как для широких кругов физиологов и врачей-гигиенистов, так и для инженеров-производственников.

Назрела потребность в организации специального института по физиологии труда, намеченного еще VII съездом физиологов в 1947 г. Вместе с тем необходимо усилить существующие лаборатории физиологии труда. Столь же необходимым является издание „Журнала физиологии труда“.

Все эти меры, выдвинутые и одобренные конференцией, имеют целью обеспечить развитие важнейшего участка физиологической науки, имеющего непосредственное отношение к созданию научной основы организации и культуры труда в коммунистическом обществе.

К. С. Точилев

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
И. А. Барышников. Современные задачи физиологии сельскохозяйственных животных	137
Н. В. Лазарев и М. А. Розин. Вопросы лекарственного воздействия на поврежденную нервную систему	142
А. Б. Горбачевич. О различных степенях гипнотического торможения и методике их определения	148
В. С. Мерлин. К характеристике условного кожно-гальванического рефлекса у человека	155
Л. Г. Павлик. К характеристике высшей нервной деятельности овец	162
В. А. Черкес. О развитии торможения в спинном мозгу после его половинной перерезки при раздражении разных отделов головного мозга	167
П. Г. Костюк. Влияние антидромных импульсов на рефлекс растяжения	174
Л. Н. Зефирова и А. В. Кибяков. О роли ацетилхолина в механизме тонусоподобного сокращения скелетных мышц	183
Н. В. Ермаков и Нат. Б. Медведева. Влияние различных факторов на ритмическую деятельность скелетной мышцы в растворе хлористого бария	191
Т. А. Джамусова и В. В. Пономаренко. Соотношение возбудимости и ритмической активности при парабозе поперечнополосатой мускулатуры	198
Б. П. Ушаков и С. А. Кроленко. Сравнительное изучение токсичности моноиодацетата для мускулатуры позвоночных и беспозвоночных животных	208
Ф. П. Петров. Действие электромагнитного поля низкой частоты на мышечную ткань	216
Л. И. Тапк. О скорости посмертного окоченения в различных стадиях постнатального развития	221

Методика физиологических исследований

В. В. Линдаур и В. А. Лукач. Методика регистрации условнорефлекторного слюноотделения у собак	224
В. А. Кожевников. Приборы для исследования кожно-гальванических рефлексов в лаборатории и клинике	226
Н. Ю. Беленков. К методике удаления коры больших полушарий (неокортекса) у кошек	230
Г. Б. Тверской. Применение канюли для изучения деятельности молочной железы в хронических опытах	233
Б. П. Утехин и Е. Н. Бакеева. К методике изучения кишечного пищеварения у свиней	235
В. Н. Семагин. Упрощенный вариант актографа	237
А. Ф. Сениюшкин. Отметчик времени	238

Критика и библиография

А. И. Ройтбак. Критика гипотезы Икклза	239
Д. Н. Меницкий, Л. А. Водолазский. Техника клинической электрографии	243

Из истории физиологической науки

П. Г. Терехов. Материалы к биографии А. А. Ухтомского	246
Х. С. Коштоянц. К вопросу об истории открытия центростремительного пути рефлекса Гольца	257

Научные конференции и съезды

Научная конференция по физиологии труда. — К. С. Точнов	259
---	-----

