

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 XLI, №1
Январь-Февраль.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1955

ЛЕНИНГРАД

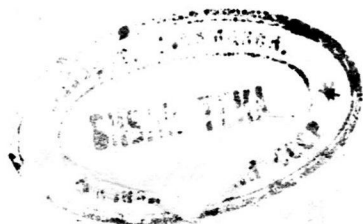
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

имени И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Том XLI

№ 342.



ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ
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)

1-я ТИПОГРАФИЯ
ИЗДАТЕЛЬСТВА АКАДЕМИИ НАУК СССР
Ленинград, 34. В. О., 9-я линия, 12

КОНТРОЛЕР № 1

При обнаружении недостатков в книге
просим возвратить книгу вместе с этим
ярлычком для обмена.

РАБОТЫ В. А. ЭНГЕЛЬГАРДТА В ОБЛАСТИ ХИМИЧЕСКОЙ
ДИНАМИКИ КЛЕТКИ

(К 60-летию со дня рождения)

С. А. Нейфак

Институт экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

60 лет со дня рождения и 35 лет научной деятельности академика Владимира Александровича Энгельгардта — это радостная и вместе с тем знаменательная дата для советской биохимии. Истекшие три десятилетия явились важнейшим этапом в развитии биохимии. За этот период биохимия обрела свои самостоятельные пути, свою методологию и из вспомогательной отрасли физиологии, какой она была раньше, превратилась в самостоятельную научную дисциплину, распространяющую все более свое влияние на ряд биологических и медицинских дисциплин. Личная роль при этом В. А. как крупнейшего ученого, прокладывающего новые пути, как воспитателя научных кадров и организатора научной деятельности широко известна в нашей стране.

Не задаваясь целью подробно осветить научные проблемы, развитию которых столь активно содействовал В. А. Энгельгардт (для этого потребовалось бы несколько статей), я позволю себе дать краткий очерк важнейших итогов его исследований по химической динамике клетки, развивающих одну линию и отражающих единый строй мыслей автора.

Основные задачи биохимии — изучение химического состава живых организмов и изучение химических процессов, лежащих в основе их жизнедеятельности, — решались в 20-х годах этого столетия метафизически, независимо и обособленно одна от другой. С одной стороны, многие исследователи переоценивали постоянство химического состава организмов. Уровень содержания в тканях химических составных частей рассматривался как статическое явление и не ставился в связь с обменными процессами. С другой стороны, при изучении тканевого обмена постоянство состава упускалось из виду. Изучались лишь распад и разрушение веществ, такие процессы, как автолиз, протеолиз, гликолиз и т. д. Ресинтез же веществ, построение и обновление протоплазмы оставались незатронутыми. Никакой химической связи, никакого единства между процессами диссимиляции и ассимиляции в клетке усмотреть было невозможно.

В это время появились известные работы Мейергофа с его теорией обращения гликолиза и ресинтеза углевода за счет энергии клеточного дыхания. Вскоре вслед за ними, в казанский период своей деятельности (1928—1932 гг.), Владимир Александрович опубликовал ряд работ по круговым процессам фосфорного обмена в клетке, и эти работы определили последующий путь его научных изысканий. Тогда им была выдвинута идея о том, что максимальное использование свободной энергии метаболических процессов, а также наибольшая материальная экономия в клетке воз-

можны лишь при условии, что процессы метаболизма протекают обратимо. Постоянство состава клетки лишь кажущееся, в действительности оно является результатом уравнивания одновременно протекающих процессов распада и ресинтеза. Возвращение веществ в исходное состояние происходит не самопроизвольно, но совершается при участии внешних, сопряженных с круговым процессом реакций окислительного обмена (дыхание и гликолиз), которые, с одной стороны, создают предварительные химические условия для ресинтеза, т. е. подают необходимый строительный материал, а с другой — служат источником необходимой химической энергии. Фактическим обоснованием этой теории послужили опыты В. А. на красных кровяных клетках, значимость которых, как потом оказалось, далеко превосходила пределы первоначально начертанного плана. Было установлено, что при выключении гликолиза в безъядерных, лишенных дыхательного обмена эритроцитах млекопитающего или при выключении дыхания в ядерных эритроцитах птиц, обладающих интенсивным дыханием, наступает снижение уровня аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и увеличение содержания минерального фосфата (дефосфорилирование). И наоборот: активно протекающие гликолиз и дыхание эритроцитов сопровождаются связыванием минерального фосфата и построением АТФ (рефосфорилирование), причем следует отметить, что в энергично дышащих эритроцитах весь связываемый фосфат обнаруживался в лабильных фосфатных группах АТФ. Сопряженность процессов фосфорилирования и окислительного обмена с особенной ясностью была представлена в тех опытах, где на одних и тех же клетках распад и ресинтез АТФ достигались одним лишь переключением интенсивно дышащих ядерных эритроцитов сначала на анаэробные, а затем снова на аэробные условия. Таким образом, было показано, что в дышащих клетках в аэробных условиях одновременно протекают два процесса, перекрывающие друг друга, — распад и ресинтез АТФ — и что постоянство уровня АТФ есть лишь результат единства противоположно направленных процессов. Оба процесса в совокупности и составляют круговой процесс.

Этими работами В. А. Энгельгардта был установлен новый тип круговых процессов — ф о с ф а т н ы й ц и к л, открытие которого последовало почти одновременно с известными работами Лундгарда по круговороту фосфагена в мышце, и была дана новая трактовка круговых процессов по сравнению с первоначальной теорией Мейергофа.

Другая сторона этих же исследований представляет самостоятельный и еще более значительный интерес — открытие явления с о п р я ж е н н о г о о к и с л и т е л ь н о г о ф о с ф о р и л и р о в а н и я как важнейшего механизма использования энергии окислительных процессов в клетке. Хотя общепринятый теперь термин «окислительное фосфорилирование» и не был тогда дан Владимиром Александровичем, но самый факт ассимиляции минерального фосфата и образования АТФ, богатого энергией соединения, в результате дыхания и в сопряжении с дыханием был установлен им с полной определенностью еще в то время, почти четверть века тому назад.¹ Им же тогда указывалось, что энергия окисления используется клеткой не непосредственно, а лишь косвенно, именно через образование богатых энергией соединений,² которые и являются непосредственными источниками энергии для клетки.³

В 1935 г. В. А. показал, что с помощью энзиматического яда (метиленовой сини) можно достигнуть такого изменения обмена, когда дыхание,

¹ В. А. Энгельгардт, *Biochem. Ztr.* 227, 16, 1930; 251, 343, 1932.

² В 1942 г. В. А. назвал такие соединения «макроэргическими».

³ В. А. Энгельгардт, *Казанск. мед. журн.*, № 4—5, 496, 1931.



В. А. ЭНГЕЛЬГАРТ.

протекающее даже на повышенном уровне, не сопровождается образованием АТФ и наступает «аэробное удушье» клетки.¹ Отсюда с очевидностью следовало, что критерием функциональной эффективности дыхания клетки должна служить не интенсивность поглощения кислорода, а интенсивность образования богатых энергией соединений. Под влиянием этих работ уточнение и конкретизация понятия о сопряженном окислительном фосфорилировании на языке химических уравнений и термодинамических расчетов были сделаны впоследствии В. А. Белицером и многими другими авторами. В настоящее время не остается сомнения относительно существования в каждой живой клетке материальных носителей химической энергии, макроэргических фосфорных соединений, стехиометрически участвующих в разнообразных реакциях пластического и функционального обмена. Изучение сопряженного окислительного фосфорилирования стало развиваться, особенно в послевоенные годы, чрезвычайно широко и составляет одно из главных направлений современной биохимии. Именно это направление и позволило овладеть биохимическими синтезами целого ряда важнейших составных частей клетки: поли- и дисахаридов, пептидов, фосфолипидов, нуклеотидов и др. Это же направление, как будет видно из дальнейшего, позволило наметить и химическую теорию функций клетки.

В тех же работах В. А. Энгельгардт обнаружил еще одно чрезвычайно интересное явление, обычно называемое теперь *а к ц е п т о р н ы м д ы х а н и е м*. Было установлено, что в ядерных эритроцитах, инкубированных в атмосфере азота и вследствие этого утративших, путем дефосфорилирования, часть своей АТФ, а затем снова насыщенных кислородом, дыхание протекает значительно более интенсивно, чем в эритроцитах, не подвергавшихся анаэробнозису.² Это было истолковано таким образом, что продукты анаэробного распада (акцептор фосфата — адениловая кислота) сами стимулируют дыхание, т. е. приводят в движение рычаг, возмещающий понесенные клеткой траты макроэргических соединений. Это наблюдение было многократно подтверждено, и теперь применение акцепторов фосфата для стимуляции сопряженного дыхательного фосфорилирования является общепринятым экспериментальным приемом. С другой стороны, необходимо подчеркнуть, что в акцепторном дыхании мы видим один из механизмов *р е г у л я ц и и о б м е н а н а у р о в н е к л е т к и*.

Вслед за открытием механизмов ресинтеза АТФ в клетке Владимир Александрович приступил к изучению дальнейшей судьбы и функций этого универсально распространенного вещества. В первую очередь он обратился к изучению начальных этапов превращения углеводов, их фосфорилирования, осуществляемого через посредство АТФ. В 1938 г. им был установлен новый химический путь распада углевода при неполном фосфорилировании его. Оказалось, что в этом случае шестиуглеродная цепь сахара не подвергается «располовиниванию», как при гликолизе, а вступает на путь последовательного укорочения *п у т е м о к с и д а т и в н о г о « у с е к н о в е н и я »* ее.³ Именно этот путь и приводит к образованию в клетке пентозы, составной части нуклеиновых кислот и нуклеотидов.

Отправляясь от этого факта, В. А. в 1943 г. возвращается к вопросу о регуляции аэробного и анаэробного обмена в клетке, к вопросу о механизме пастеровского эффекта (т. е. подавления малоэффективного в энер-

¹ В. А. Энгельгардт и В. С. Шапот. Доклад на XV Международном конгрессе физиологов. 1935.

² В. А. Энгельгардт, Казанск. мед. журн., № 1, 7, 1932.

³ В. А. Энгельгардт и А. П. Бархаш, Биохимия, 3, 500, 1938; В. А. Энгельгардт, Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 182, 1945.

гетическом отношении брожения высокоэффективным дыханием).¹ Дальнейшего успеха в изучении пастеровского эффекта он достиг позднее, когда сопоставил с этим феноменом свои прежние данные по ресинтезу АТФ. Если, с одной стороны, ресинтез АТФ может развиваться двойственным путем: на основе дыхания и на основе брожения, то, с другой стороны, и координация дыхания и брожения должна осуществляться в зависимости от синтеза АТФ. И действительно, Владимир Александрович установил важный для этой проблемы факт существования тесной связи между пастеровским эффектом и сопряженным дыхательным фосфорилированием.²

Все приведенные выше исследования В. А. Энгельгардта посвящены химическим процессам, составляющим глубокую основу жизнедеятельности почти каждой клетки, вне зависимости от ее эволюционного прошлого, степени дифференцировки и т. д. Наряду с этим В. А. выполнил ряд выдающихся исследований в области специализированных химических процессов, составляющих основу функционального обмена высокодифференцированных клеток.

Более 15 лет тому назад Владимир Александрович начал публиковать работы по химической динамике мышечного сокращения. Своими идейными корнями эти работы также связаны с теорией богатых энергией фосфорных соединений. Согласно этой теории, в клетке энергия окисления аккумулируется в подвижной форме в макроэргических фосфатных связях. Как показывает опыт, при выключенном полностью дыхании и гликолизе функция мышечной клетки тем не менее еще сохраняется до тех пор, пока не исчерпываются полностью запасы макроэргов. Поэтому были все основания полагать, что в основе первичного сократительного акта лежит взаимодействие аппарата, выполняющего сократительную функцию, с носителем макроэргических фосфатных связей, АТФ. В точном соответствии с теорией, в работах, выполненных В. А. Энгельгардтом и М. Н. Любимовой, было установлено непосредственное химическое взаимодействие сократительного белка мышцы миозина, составляющего основу мышечной фибриллы, и АТФ. При этом, с одной стороны, под действием миозина наступала каталитическая реакция расщепления фосфатных связей АТФ с освобождением заключенной в них энергии. С другой же стороны, под действием АТФ происходило изменение упругих свойств миозина,³ вплоть до истинного сокращения сжатых в нити мономолекулярных слоев миозина.⁴ Хотя эти опыты не раскрывают еще полного механизма взаимодействия АТФ и миозина, но они доказывают существование этого взаимодействия как первичной основы акта сокращения. Эти опыты были повторены затем в большом числе лабораторий ряда стран. Было показано, что АТФ дает выраженный эффект не только на белковом препарате, но и на изолированном мышечном волокне, были уточнены молекулярно-физические изменения, наступающие в миозине, и т. д. Таким образом, В. А. впервые была дана если не детальная, то во всяком случае принципиальная расшифровка путей превращения в живой клетке химической энергии в энергию механическую и были заложены основы нового направления в биохимии — механохимии мышц.

¹ В. А. Энгельгардт и Н. А. Саков, Биохимия, 1943.

² И. Ф. Сейц и В. А. Энгельгардт, Биохимия, 14, 487, 1949.

³ М. Н. Любимова и В. А. Энгельгардт, Биохимия, 4, 716, 1939; 144, 668, 1939; В. А. Энгельгардт и М. Н. Любимова, Биохимия, 7, 205, 1942.

⁴ К. А. Кафиани и В. А. Энгельгардт, Докл. АН СССР, 92, 385, 1953.

В дальнейшем Владимир Александрович применил новые химические представления для толкования также и других физиологических функций и сформулировал принцип «актора-катализатора».¹ Эта теория трактует о специализированных химических процессах, составляющих непосредственную и глубокую основу функционального акта на уровне клетки.

До этого времени не существовало теории, которая бы удовлетворительным образом объясняла связь обмена и функции. Понятия ограничивались лишь тем бесспорным положением, что функциональный акт, работа клетки, требующая затраты энергии, осуществляется в организме за счет энергии окислительных или анаэробных окислительных реакций обмена. Например, сокращение мышечной фибриллы осуществляется за счет энергии дыхания и гликолиза. При этом принималось, что между ферментами, вызывающими окислительные реакции (катализаторами), и биологическими структурами, осуществляющими функцию («акторами»), непосредственной связи не существует. Процесс, сопровождающийся освобождением энергии, и процесс использования энергии и претворения ее в функцию протекают обособленно один от другого. Никак иначе нельзя было в то время и представить себе эти два процесса, так как ни тождество их, ни специфическое химическое взаимодействие между ними не могли быть признаны ввиду огромного разнообразия и постоянной смены окислительных реакций в клетке с одной определенной функцией. Вместе с тем такое представление об обособленности обменных процессов и функции актора сразу же приходило в противоречие с энергетическими представлениями. Если окислительные реакции протекают обособленно от функции актора, то освобождающаяся энергия окисления неизбежно должна рассеиваться в виде тепла. Эта энергия ни в коем случае не может быть использована для функции, так как, согласно термодинамике, в организме превращение химической энергии в энергию тепловую происходит необратимо. Поэтому вслед за химической обособленностью с неизбежностью должно быть признано и отсутствие энергетической связи между обменом и функцией. Таким образом, существовавшие ранее представления о связи химизма и функции при попытке их конкретизации утрачивали свой первоначальный смысл и не разъясняли существа дела. Необходимо было решительным образом пересмотреть вопрос и найти непосредственный химический механизм осуществления функции.

Как видно из изложенного, В. А. Энгельгардт всегда рассматривал энергетические превращения не в отрыве, а в непосредственной связи с химическими реакциями обмена. Им было обнаружено образование богатых энергией фосфорных соединений в ходе аэробного и анаэробного окислительного обмена. В дальнейшем многими авторами с полной очевидностью было доказано существование химических веществ, носителей энергии окислительного обмена. В своих теоретических построениях В. А. исходил из мысли, что непосредственным источником энергии для функции, независимо от того, будет ли это пластическая функция (образование и обновление структур протоплазмы) или специализированная функция (работа дифференцированной клетки), непосредственным источником энергии служат не окислительные реакции обмена, а вещества, в химических связях которых сосредоточена в легко мобилизуемой форме энергия окислительного обмена. Таким образом, вместо сложного и многообразного процесса метаболизма в поле зрения было взято лишь завершающее звено метаболизма — опре-

¹ В. А. Энгельгардт, Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 182, 1945.

деленные макроэргические вещества и в особенности АТФ. Это явилось первым существенным шагом вперед.

Далее возникал вопрос о том, каким же образом функционирующая биологическая структура, актор, воспринимает энергию макроэргических веществ? Разумеется, передача энергии должна осуществляться через химическое взаимодействие, и при том специфическое взаимодействие, а так как решительно все химические реакции в клетке являются ферментативными реакциями, то и в этом случае было постулировано взаимодействие между самим актором — ферментом и макроэргическим веществом — субстратом. Катализирующий реакцию актор из нее же черпает и энергию для осуществляемой им функции («физиологически функционирующий фермент»). Таким образом, вместо представлений об обособленности актора и катализатора создается учение о непрерывной цепи химических превращений, начиная от окислительных реакций обмена и кончая функциональным актом.

В этой теории многое еще не уточнено, и с морфологической и физико-химической стороны, все построения пока относятся к функции клетки, но здесь впервые теоретически обоснован и строго сформулирован фундаментальный физиологический принцип единства химизма, структуры и функции.

Теория «актора-катализатора» была построена главным образом на основании опытов с мышцей, где проявление этого принципа выступало с полной очевидностью. Большое число исследований, предпринятых под влиянием работ В. А. Энгельгардта биохимиками, фармакологами и физиологами Советского Союза и других стран, принесло ряд пока косвенных подтверждений новой теории на разнообразных объектах: на рецепторном и концвом нервных аппаратах, на симпатическом ганглии и головном мозге, на сетчатке глаза, на спермиях, на железистом экзокринном аппарате поджелудочной железы и др. Исследования в этом направлении интенсивно развиваются. Без преувеличения можно сказать, что это направление, в полной мере отвечающее задачам функциональной биохимии, должно содействовать уяснению химических основ жизни, т. е. той высокой цели, которая, как определил И. П. Павлов, составляет одну из конечных задач физиологии.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КИСЛОРОДНОГО ГОЛОДАНИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ КЛИНИКИ

И. Р. Петров

Кафедра патологической физиологии Военно-медицинской ордена Ленина академии
им. С. М. Кирова

Поступило 15 X 1954

Кислородное голодание головного мозга обычно играет решающую роль в развитии и исходах тяжелых форм кислородной недостаточности различного происхождения. Такая роль кислородного голодания головного мозга в патологии связана с тем, что головной мозг, и в первую очередь кора больших полушарий, с одной стороны, согласно классическим исследованиям И. П. Павлова, является «главным распределителем и распорядителем» всей деятельности организма, а с другой стороны, сильнее всего страдает от недостаточного снабжения кислородом.

Меры борьбы с кислородной недостаточностью головного мозга и в частности мероприятия, основанные на использовании принципа усиления охранительного торможения, впервые предложенного И. П. Павловым, разработаны еще недостаточно и не нашли пока широкого применения в клинике.

Важное значение исследований по проблеме кислородного голодания головного мозга и борьбе с его последствиями в настоящее время подчеркивается также задачами, которые стоят перед новой областью хирургии, а именно — хирургией сердца, а также хирургией головного мозга. Старые принципы профилактики операционных осложнений хотя и не утратили своего значения, но они недостаточны для предупреждения осложнений при оперативных вмешательствах, например, на сердце, когда хирургу приходится временно выключать его из кровообращения.

Исходя из приведенных соображений, я кратко остановлюсь на тех результатах исследований нашей лаборатории, которые преследовали решение следующих задач: 1) изучение функциональных и некоторых биохимических и морфологических изменений в головном мозгу при анемии его; 2) разработку комплексной терапии при тяжелых формах кислородной недостаточности; 3) разработку мероприятий, предупреждающих тяжелые осложнения при оперативных вмешательствах, сопровождающихся гипоксией головного мозга.

В этих исследованиях кроме автора настоящей статьи участвовали Е. В. Гублер, Т. Е. Кудрицкая, Н. И. Кочетыгов, П. В. Васильев и А. А. Зорькин. Часть исследований проводилась в комплексе с К. Г. Громовой и В. С. Шапотом, — сотрудниками Биохимического отдела Института экспериментальной медицины, и с нейростологами — В. П. Курковским и Г. А. Акимовым, сотрудниками ВМА им. С. М. Кирова. В настоящее время работы по этой проблеме продолжаются нами совместно с Кафедрой биохимии, руководимой проф. Г. Е. Владимировым.

Уже давно установлено, что большая чувствительность головного мозга к недостатку кислорода связана с высоким энергетическим обменом и некоторыми особенностями его, которые выявлялись исследованиями по функциональной биохимии мозга, успешно развиваемыми А. В. Палладиным (1954), Г. Е. Владимировым (1953) и другими.

Известно, что чувствительность различных отделов головного мозга к недостатку кислорода не одинакова. Наиболее чувствительны высшие отделы и значительно устойчивее отделы подкорковой области, например, продолговатый мозг, т. е. филогенетически более древние образования.

Как показали исследования ряда авторов (Андреев, 1937; Лившиц, 1949; Клещев, 1949; Сахиулина, 1951; Айрапетьянц и Газенко; Звонкин; Колчинская, 1952), при различных формах кислородного голодания сначала возникают изменения высшей нервной деятельности, при этом в первую очередь страдает внутреннее торможение, благодаря чему ослабевает дифференцировка и усиливаются положительные условные рефлексы. Затем в коре больших полушарий возникает запредельное торможение, характеризующееся фазовыми изменениями условных рефлексов. При нарастании кислородной недостаточности запредельное торможение довольно быстро распространяется на подкорковые отделы вплоть до бульбарных центров.

Кудрицкая (1954) и Зорькин отметили фазовые изменения депрессорных и прессорных сосудистых рефлексов при большой кровопотере и асфиксии, что служит несомненным доказательством возникновения запредельного торможения в сосудистых центрах при кислородном голодании.

Итак наиболее устойчивы филогенетически более древние отделы головного мозга, однако в этой закономерности, как указали в своих работах Неговский (1954), Петров (1953), имеются исключения. Действительно, некоторые древние образования, например аммонов рог, очень чувствительны, что Кюсовский (1951) ставит в связь с их рудиментарным состоянием.

Существенное влияние на чувствительность центральной нервной системы к кислородной недостаточности оказывает функциональное состояние головного мозга и его отделов. В состоянии возбуждения чувствительность мозга повышается, а в состоянии торможения снижается. Этот факт находит объяснение в современных биохимических исследованиях головного мозга, проведенных под руководством Владимирова, Палладина, а также в результате наших исследований, проведенных совместно с Шапотом, Громовой и Кудрицкой (1953).

Очаговый характер морфологических изменений головного мозга, т. е. наличие фокусов повреждения и нормальных участков в одном и том же отделе мозга при гипоксии, возможно объяснить их различным функциональным состоянием. Можно думать, что клетки мозга, находящиеся в момент гипоксии в состоянии возбуждения, более чувствительны и оказываются в результате гипоксии резко поврежденными, а образования заторможенные, наоборот, менее поврежденными или даже не пострадавшими.

Уже в предыдущих работах обращалось внимание на значительные колебания индивидуальной чувствительности различных животных к неполной анемии мозга. В опытах Курковского (1938) и Васильева с неполной анемией головного мозга, вызванной перевязкой обеих сонных артерий, особенно четко выявились два типа реакции у белых крыс. Характерной особенностью первого типа реакции явились периодически наступающие приступы общего двигательного возбуждения и судорожные припадки, сменяющиеся явлениями резкого торможения. У этой

группы крыс наблюдалось быстро нарастающее снижение температуры. Один из повторных приступов двигательного возбуждения у таких животных обычно заканчивался смертельным исходом. Подобный тип реакции имел место у 75—80% всех подопытных крыс, при этом смерть наступала или через несколько минут после перевязки сонных артерий, или через 1—6 час., или даже несколько позднее, но, как правило, на протяжении первых суток. У меньшей группы животных (20—25%) после кратковременного периода общего возбуждения можно было наблюдать прогрессирующее развитие торможения центральной нервной системы. Эти животные были угнетенными, малоподвижными, сонливыми; температура тела у них, как правило, существенно не изменялась, но через 1—2 суток и позднее появлялись трофические расстройства (выпадение шерсти, блефароконъюнктивит и др.). Сроки гибели этих животных колебались в пределах 2—4 суток. Подобные типы реакции, но менее четко выраженные, были отмечены Васильевым у морских свинок и кроликов.

Согласно исследованиям Громовой, а также Громовой, Кудрицкой, Шапот (1952), проведенным совместно со мной, в ткани головного мозга крыс, у которых периодически отмечалось общее двигательное возбуждение и судороги в течение первых 6—8 час. после перевязки общих сонных артерий, наблюдалось резкое падение содержания аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), фосфокреатина (ФК), появление аденозиндифосфорной кислоты (АДФ) и очень значительное нарастание неорганического фосфора (НФ). Отмеченные изменения обмена связаны с периодически наступающим резким возбуждением центральной нервной системы. Расход богатых энергией фосфорных соединений у этих животных преобладал над их ресинтезом, ограниченным в условиях недостаточного снабжения центральной нервной системы кислородом. Биохимический анализ мозговой ткани, взятой непосредственно после повторного приступа двигательного возбуждения и судорог, обнаружил полное отсутствие АТФ. Напротив, у крыс с прогрессирующим торможением центральной нервной системы через 6—8 час. после перевязки сонных артерий обнаружены очень небольшие отклонения в содержании АТФ, ФК и НФ, причем они заметно выявлялись лишь через 24 часа после перевязки сонных артерий.

Проведенный П. В. Васильевым методикой рентгенографии шейномозговых артерий анализ развития коллатеральных путей не обнаружил существенных различий в кровоснабжении мозга после перевязки сонных артерий у крыс с резко выраженным возбуждением центральной нервной системы и у крыс с прогрессирующим торможением. Повидимому, существование двух типов реакции связано в первую очередь с типологическими особенностями центральной нервной системы. Такое заключение находится в соответствии с результатами опытов Лившица (1949) и Зворыкина, которые обнаружили, что изменения высшей нервной деятельности у собак во время пребывания в разреженной атмосфере и в последующие дни после пребывания в ней находились в зависимости от типа высшей нервной деятельности животных.

Указанные два типа реакции белых крыс на анемию мозга можно изменять, переводя один тип реакции в другой. Так, в опытах Васильева под влиянием дополнительного воздействия разреженной атмосферы резко увеличивалось число животных с судорожной формой реакции, после которой они погибали. То же обнаруживалось в нашей лаборатории при помещении крыс в среду с пониженной и повышенной температурой. В противоположность этому, помещение животных с анемией мозга в среду с высоким содержанием кислорода приводит к увеличению числа тормозных реакций. Под влиянием снотворных доз наркотиков,

как правило, у животных с анемией мозга наблюдалось выраженное торможение.

Таким образом, течение анемии головного мозга находится в зависимости от функционального состояния его. Торможение создает более благоприятные условия для течения процесса. Между функциональным состоянием центральной нервной системы и обменом макроэргических фосфорных соединений в головном мозгу имеется вполне определенная зависимость. Возбуждение центральной нервной системы сопровождается усилением распада макроэргических фосфорных соединений, а торможение приводит к сбережению их.

При разработке комплексной терапии тяжелых форм кислородного голодания головного мозга мы руководствовались следующими соображениями. Во-первых, исходя из охранительной роли запредельного торможения при кислородном голодании, нами был использован предложенный И. П. Павловым принцип «всемерного поощрения и усиления» охранительного торможения. Во-вторых, для обеспечения лучшей утилизации кислорода тканями головного мозга и для регуляции нарушенного углеводного обмена при анемии его применены витамины С, В₁. В-третьих, для дыхания животных использовался воздух с высокой концентрацией кислорода, чем достигалось повышение насыщения кислородом гемоглобина крови у крыс с нарушениями дыхания во время приступов двигательного возбуждения. В-четвертых, в качестве энергетического материала для обеспечения обменных процессов в головном мозге вводилась глюкоза. Наконец, с целью предупреждения явлений авитаминоза крысам давался рыбий жир.

Выбирая средства для искусственного усиления охранительного торможения при кислородном голодании, мы остановились на наркотиках и общем охлаждении. Как известно, И. П. Павлов впервые предложил использовать наркотики для усиления охранительного торможения.

В результатах разнообразных исследований, проведенных в нашей лаборатории, был отмечен хороший терапевтический эффект от применения различных наркотиков при кислородной недостаточности головного мозга.

В исследованиях, проведенных Гублером (1950), после применения мексала, хлоралгидрата и уретана в опытах на белых крысах с анемией мозга было отмечено значительное облегчение течения процесса, удлинение жизни животных на несколько суток, а в небольшом проценте случаев и сохранение жизни при 100% смертности в контрольных опытах. При однократном применении наркотика во всех опытах наблюдалось изменение характера течения анемии мозга у крыс в сторону преобладания торможения.

В работах, проведенных Громовой, Кудрицкой, Шапотом и мною (1952), было обнаружено, что под влиянием снотворных доз уретана одновременно с более легким течением анемии мозга у крыс в значительной мере сглаживались сдвиги в содержании макроэргических фосфорных соединений в головном мозгу — содержание АТФ было близким к норме, АДФ, как и в норме, большей частью не определялся, уровень неорганического фосфора повышался незначительно. Положительное влияние на течение анемии головного мозга было обнаружено также при применении общего охлаждения.

Итак, усиление охранительного торможения, вызванное применением наркотиков и общего охлаждения, ведет у крыс с анемией мозга к повышению их устойчивости и нормализации обмена в центральной нервной системе, т. е. приспособлению обмена к условиям недостаточной доставки кислорода. Как выяснилось из опытов, одновременно с этим наблюдается снижение потребления кислорода животными.

Приведенные результаты исследований вполне соответствуют точке зрения И. П. Павлова (1949), смотревшего на охранительное торможение как на «торможение, регулирующее правильный обмен во всем организме и в нервной системе в особенности». Итак, целесообразно применение павловского принципа искусственного усиления запредельного торможения как торможения охранительного для лечения и предупреждения последствий кислородного голодания головного мозга.

Однако использование этого принципа для профилактики и лечения кислородного голодания встречает и известные трудности. Наряду с положительным влиянием наркотиков при кислородном голодании в наших исследованиях иногда обнаруживалось и выраженное отрицательное их действие. Кудрицкая (1950) обнаружила, что гексеналовый наркоз значительно повышает чувствительность собак к кровопотере. В опытах Гублера (1950) с применением мединала около $1/3$ подопытных животных с анемией головного мозга погибли в первые минуты после перевязки сонных артерий, в то время как в контрольных опытах такая ранняя смерть встречалась редко.

Возможность отрицательного действия наркотиков особенно важно учитывать в случаях применения их при тяжелых формах кислородного голодания, когда под влиянием недостатка кислорода возникает запредельное торможение не только в коре больших полушарий, но и в подкорковых отделах. Значительное усиление под влиянием наркотиков и запредельного торможения бульбарных центров, в частности дыхательного центра, может привести к резкому нарушению вентиляции легких, к усилению гипоксемии и гипоксии головного мозга.

Сопоставляя результаты опытов нашей лаборатории, можно прийти к заключению, что при разных формах кислородного голодания применение снотворных доз наркотических средств всегда дает положительный эффект, наркотические же дозы, наоборот, часто, хотя и не всегда, приводят к отрицательному результату. Исследования показали, что только подбором оптимальных дозировок нельзя решить вопрос о предупреждении отрицательного действия наркотиков, так как отмечаются большие индивидуальные колебания чувствительности людей к действию их, в особенности в условиях патологии. Поэтому одновременно с наркотиками мы использовали комплекс указанных выше средств. Наилучший эффект мы получили от лечебного комплекса: а) подкожного введения 0.5 мл на 100 г веса животных наркотической смеси (15% уретана и 75% веронала), б) введения 20—40 мг аскорбиновой кислоты, в) глюкозы, витаминов В₁ и А и г) вдыхания воздуха с 50%-м содержанием кислорода. Аскорбиновая кислота и витамин А вводились в течение 5—6 дней до тех пор, пока вес животных не начинал увеличиваться.

После применения этого комплекса у всех крыс наблюдались явления выраженного торможения и сон, у большинства животных изменение температуры тела отсутствовало, трофические расстройства, встречавшиеся у крыс в контрольных опытах, не появлялись. Число выживших крыс при применении этого комплекса достигало 80% при 100%-й смертности в контрольных опытах.

Биохимический анализ головного мозга (Громова, Кудрицкая, Петров и Шапот, 1952) обнаружил отсутствие выраженных изменений в содержании АТФ, ФК и НФ у леченных крыс, в то время как в контрольных опытах отмечались резкие изменения обмена макроэргических фосфорных соединений.

Предварительное изучение оборонительных условных рефлексов у леченных животных показало, что через 24 часа после перевязки сонных артерий условные рефлексы на сильные раздражители оказывались ослаб-

ленными, а на слабые отсутствовали. Через 48 час. после применения лечебного комплекса ранее выработанные оборонительные условные рефлексы восстанавливались полностью.

При сравнительном гистологическом исследовании головного мозга контрольных животных (с перевязкой сонных артерий) и животных, подвергавшихся лечению указанным выше лечебным комплексом, обнаружены у контрольных животных резкие морфологические изменения мозга, у леченных они совершенно отсутствовали (Акимов и Кудряк).

В исследованиях нашей лаборатории было обнаружено, что при помощи бромистого натрия и кофеина также удается облегчить течение анемии головного мозга (опыты слушателя Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова — Амелина). Предварительные результаты проверки комплексной терапии показали, что у больных с сердечно-сосудистой недостаточностью применение наряду с обычным лечением лечебного комплекса (бромистого натрия 0.5, кофеина 0.05 — 3 раза в день, ноктала 0.15 — 2 раза в день в сочетании с получасовой ингаляцией кислорода) приводило к значительному удлинению сна и отчетливому терапевтическому эффекту в тех случаях, когда обычные методы лечения не давали результата (Алексеев).

У больных обнаружено увеличение минутного и ударного объема сердца и увеличение скорости кровотока, что свидетельствует об улучшении кровообращения.

С целью профилактики шока и тяжелых осложнений при операциях на сердце в последнее время начинают применять общее охлаждение организма, приводящее к гипотермии. Повышение устойчивости к тяжелым видам кислородной недостаточности под влиянием общего охлаждения с гипотермией было обнаружено Кравковым (1903), Вайлем (1943), Кулик (1946), Шиком (1948), Константиновым (1949), Архангельской (1951), Майстрахом (1952) и другими авторами.

В последнее время появился ряд работ, главным образом французских, итальянских и американских авторов, о применении этого метода в хирургической клинике. В французских исследованиях действие холода, применяемого главным образом для профилактики операционного шока, сочетается с использованием большого количества средств, действующих, по мнению авторов, на периферические отделы нервной системы и вызывающих, по образному выражению авторов, «наркоз без наркотиков», или «искусственную зимнюю спячку». Комплексы этих средств авторы называют «литическими коктейлями». Эти комплексы включают вещества, вызывающие местную анестезию, а также общее понижение чувствительности, вещества, нарушающие передачу возбуждения в ганглиях, а также обладающие курареподобным, атропиноподобным и антигистаминным действием. Однако эти вещества действуют не только на периферическую, но и на центральную нервную систему, вызывая ее торможение.

В самое последнее время появились указания, что массивные и продолжительные введения больших количеств лекарственных веществ, содержащихся в смеси, рекомендуемой Лабори и Хюгенаром, (Laborit и Huguenard, 1951), вызывают в целом отрицательное действие, плохо поддающееся контролю (Dogliotti, 1954). Добавление к этому комплексу охлаждения значительно усиливает его эффективность и повышает устойчивость больных к операционной травме. Охлаждение доводится до температуры тела 33—34°, иногда 29°.

В американской литературе описывается более простой способ охлаждения путем обкладывания льдом людей, погруженных в наркоз, либо погружением их в ванну с охлажденной водой или обертыиванием специаль-

ным охлаждающим одеялом с трубками, по которым циркулирует охлаждающая смесь. Обычно используется глубокий наркоз, который сопровождается применением курареподобных препаратов и искусственного дыхания. Американские авторы снижали температуру тела у больных до 26—28°, а иногда и до 21—23°. В экспериментальных исследованиях, а в самое последнее время и в клинике этот метод применялся для внутрисердечных операций, в ходе которых сердце искусственно «выключалось» из кровообращения путем зажатия всех приводящих сосудов. Однако после таких операций смертность остается довольно высокой. Так, по наблюдениям Свена и соавторов (Swan и др., 1953), при сравнительно небольших сроках выключения сердца из кровообращения (на 2—8.5 мин.) погиб 1 больной из 13 оперированных, а по данным Бейли и др. (Bailey и др., 1954), из 13 оперированных больных погибло 9.

Итальянский хирург Долиотти (Dogliotti, 1954), применяя комбинированное действие веществ, блокирующих узлы вегетативной нервной системы на уровне ганглионарных синапсов, использовал преимущества гипотермии. Сочетая вещества, блокирующие узлы вегетативной нервной системы, и общее охлаждение, он в экспериментах на животных выключал сердце из кровообращения на 15—20 мин. без выраженных последствий.

В последнее время общее охлаждение начинают использовать и советские хирурги. В ВМА им. С. М. Кирова первые попытки применения этого способа сделаны в клинике В. Н. Шамова. Изучение этой проблемы в эксперименте проводится в настоящее время клиникой П. А. Куприянова совместно с нашей кафедрой.

Использование наркотиков в системе профилактических мероприятий не утратило значения и в настоящее время.

Исходя из учения Павлова об охранительном торможении, можно было думать, что общее охлаждение, вызывающее дремоту и сон, будет оказывать благоприятное действие на течение кислородного голодания головного мозга.

Результаты опытов слушателя Академии Кочетыгова с анемией головного мозга подтвердили справедливость отмеченного предположения. В этих опытах общие сонные артерии перевязывались у предварительно охлажденных крыс в тот момент, когда ректальная температура у них устанавливалась на уровне 30—27°, что имело место через 2—3 часа после начала охлаждения. После наложения лигатур на сонные артерии у животных температура тела поддерживалась на уровне 30—27° на протяжении примерно 3—4 час.

Продолжительность жизни охлажденных крыс с перевязанными сонными артериями увеличивалась, составляя у $\frac{2}{3}$ подопытных животных 4—7 суток, а у остальных — 2 суток. В течение первых суток в контрольных опытах гибло 80% животных, в опытах же с охлаждением крыс в первые сутки не было отмечено ни одного смертельного исхода. Подобное же благотворное влияние общего охлаждения было отмечено и в других наших исследованиях.

Таким образом, как выяснилось в опытах, общее охлаждение в значительной степени предохраняет головной мозг от повреждения при недостаточном кровоснабжении и, следовательно, недостаточной доставке кислорода.

Механизм благотворного действия холода на устойчивость организма при оперативных вмешательствах, сопровождающихся резкими расстройствами кровообращения, американские и французские авторы объясняют главным образом прямым действием низкой температуры на скорость обменных реакций, что ведет к снижению потребности в кислороде.

Долиотти (Dogliotti, 1954), как и многие другие авторы, предполагает, что основное действие гипотермии сводится к максимальному сохранению энергии в организме.

Таким образом, зарубежные исследователи игнорируют роль центральной нервной системы и, в частности, роль охранительного торможения, которое неизбежно возникает под влиянием применяемых ими средств и охлаждения (Петров и Гублер).

Как показали результаты наших исследований (Громова, Кудрицкая, Петров, Шапот, 1952), усиление торможения с помощью общего охлаждения сглаживает сдвиги в обмене макроэргических фосфорных соединений в ткани головного мозга, резко выраженные при недостаточном снабжении мозга кислородом. Одновременно с этим под влиянием торможения центральной нервной системы понижается потребление кислорода организмом. Все это и приводит к повышению устойчивости головного мозга к недостаточному снабжению кислородом.

Не следует думать, что охлаждение всегда бывает полезным при кислородном голодании. Общее охлаждение, как и наркотики, иногда не только не повышает, но даже снижает устойчивость организма при кислородной недостаточности. В некоторых наших опытах с анемией мозга у крыс при слабом охлаждении было обнаружено уменьшение продолжительности жизни животных. Еще более отчетливый отрицательный результат при действии холода был получен Карташевским (1908) при длительном воздействии недостатка кислорода на собак и Кудрицкой (1950) при охлаждении собак перед кровопотерей.

Ключ к пониманию различных эффектов от действия холода при кислородном голодании дает изучение газообмена, проведенное впервые Карташевским в 1908 г. Этот автор обнаружил, что при действии холода одновременно со снижением устойчивости к недостатку кислорода выявляется повышение его потребления несмотря на развитие значительной гипотермии.

Потребление кислорода было повышено на 8—10% в тех наших опытах с анемией мозга у крыс, где под влиянием слабого охлаждения устойчивость животных понизилась. Такая реакция на действие холода возможна только при условии сохранения функции теплорегулирующих приборов, отвечающих на действие холода рефлекторным повышением обмена.

При тяжелой кислородной недостаточности, при которой обнаруживается благотворное действие холода, теплорегулирующие приборы оказываются заторможенными и холод вызывает не повышение, а понижение потребления кислорода (Кулик, 1946; Шик, 1948; Майстрах, 1952; Гублер, 1952).

Сравнительное изучение влияния одного общего охлаждения и охлаждения с одновременным применением наркотиков, а также литературные данные показали, что для предупреждения отмеченного отрицательного влияния общего охлаждения и для усиления устойчивости центральной нервной системы к недостаточному снабжению кислородом целесообразно применение общего охлаждения под наркозом, который усиливает торможение центральной нервной системы.

Экспериментальные исследования, выполняемые в настоящее время В. И. Бураковским — сотрудником клиники П. А. Куприянова и Е. В. Гублером — сотрудниками нашей кафедры, показывают, что у собак при условии применения эфиро-кислородного наркоза и глубокого общего охлаждения тела до 26—24° возможно «выключение» сердца из кровообращения посредством зажатия верхней и нижней полой вены на срок, значительно превышающий 5—6 мин., т. е. срок, который многие

считают пределом возможного полного восстановления функций центральной нервной системы.

Результаты этих опытов убеждают в том, что посредством указанных мероприятий удастся предупредить возникновение нарушений функций центральной нервной системы даже при условии выключения сердца из кровообращения на 15—19 мин. Уже на вторые сутки после опыта животные по своему поведению заметно не отличаются от нормальных. Наблюдение за этими животными дает основание думать, что у них нет нарушений высшей нервной деятельности, однако это положение нуждается в проверке методикой условных рефлексов.

Таким образом, торможение центральной нервной системы, вызванное применением наркотиков и общим охлаждением, повышает устойчивость головного мозга к кислородной недостаточности. Поэтому дальнейшие клинические испытания указанной комплексной терапии целесообразны.

Приведенные экспериментальные материалы убеждают в том, что на основе принципов учения И. П. Павлова удалось разработать эффективную терапию и профилактику и при тяжелых формах кислородной недостаточности головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Л. А., К. В. Киселев, И. И. Пахомов, Сб. докл. VI Всесоюзного съезда физиологов 1937 г., Тбилиси.
- Архангельская Н. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 33, 6, 413, 1951.
- Вайль В. С., Педиатрия, в. 5, 13, 1943.
- Владимиров Г. Е., Физиол. журн. СССР, 39, 3, 1953.
- Громова К. Г. и В. С. Шапот, Докл. АН СССР, 78, 541, 1953.
- Громова К. Г., Т. Е. Кудрицкая, И. Р. Петров, В. С. Шапот, Биохимия, 17, 13, 1952.
- Гублер Е. В., Тезисы докладов Всесоюзной Конференции патофизиологов в Казани, 1950; Сб. «Проблемы реактивности и шока», 142, 1952; Бюлл. exper. биол. и мед., 34, 4, 36, 1952; 34, 6, 32, 1952.
- Карташевский Е. В., Известия Военно-медицинской Академии, 16, 3, 259, 1908.
- Клещев С. В. и Е. А. Яковлева, Тр. научной сессии, посвященной памяти И. П. Павлова, Л., 1949.
- Клещев С. В., Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, XV, 361, 1949.
- Клосовский Б. Н. Циркуляция крови в мозгу. Медгиз, 1951.
- Колчинская А. З., Сб. «Кислородная терапия», Киев, 21, 1952.
- Колюцкая О. Д., Хирургия, 8, 38, 1954.
- Константинов В. А., Сб. «Механизмы патологических реакций», Военно-морская медицинская академия, в. 16—20, 1949.
- Кравков Н. П., Русский врач, 708, 1903.
- Кудрицкая Т. Е., Тр. 1-й Всесоюзной конференции патофизиологов, 168, 1950; О функциональных расстройствах при шоке и кровопотере и их лечение. Л., 1954.
- Кулик А. М., Рефераты научно-исследовательских работ за 1946 г. Медико-биологические науки. АМН СССР, 63, 1947 г.
- Курковский В. П., Психоневрология, в. 6, 107, 1938.
- Курковский В. П. и И. Р. Петров, Тр. ВМА им. С. М. Кирова, 21, 3, 1950.
- Лившиц А. В., Физиол. журн. СССР, 35, 1, 3, 1949.
- Майстрах Е. В., Тр. 4-й Всесоюзной конференции патофизиологов 1952.
- Неговский В. А. Патофизиология и терапия агонии и клинической смерти. Медгиз, 1954.
- Павлов И. П., Полн. собр. соч., 3, 225, 1949.
- Палладин А. В. Биохимия нервной системы. Киев, 7, 1954.
- Петров И. Р. Кислородное голодание головного мозга. Медгиз, 1949; О роли нервной системы при кислородном голодании. Медгиз, 1952; Арх. патол., 9, 3, 1953.



- Петров И. Р. и Е. В. Гублер., Вестник хирургии, 74, 4, 34, 1954; Тезисы докладов конференции, посвященной проблеме патофизиологии и терапии терминальных состояний в клинике и практике неотложной помощи, 1952.
- Сахиулина Г. Т., Журн. высш. нерв. деят., 1, 2, 187, 1951.
- Шапот В. С., Усп. совр. биол., № 5, 1952
- Шапот В. С., И. Р. Петров, К. Г. Громова и Т. Е. Кудрицкая, Физиолог. журн. СССР, 39, 614, 1953.
- Шик Л. Л., Сб. «К регуляции дыхания, кровообращения и газообмена», Медгиз, 125, 1948.
- Bailey C. P., B. A. Cookson, D. F. Downing, W. M. Neptune, Journ. thor., surg. 27, 1, 73, 1954.
- Dogliotti A. M., Minerva chirurgica, 9, 11, 1954.
- Laborit H., P. Huguenard. L'hibernation artificielle par moyens pharmacodynamiques et physiques en chirurgie. Journ. de chirurgie, 67, 8/9, 631, 1951.
- Swan H., J. Zeavin, S. Blount, R. Virtue, Journ. Amer. med. assoc., 153, 12, 1081, 1953.
-

ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ РАЗНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА ПРИ ОБРАЗОВАНИИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Н. И. Николаева

Кафедра физиологии человека и животных Ростовского и/Д. Государственного университета им. В. М. Молотова

Поступило 25 I 1954

Одним из мало исследованных вопросов физиологии высшей нервной деятельности является вопрос о механизме замыкания временной связи.

Еще в 1908 г. И. П. Павлов определял «временное замыкание связи как основное свойство деятельности высших отделов центральной нервной системы» и относил его к числу «наиболее общих пунктов механики» этих отделов.

Этой проблеме посвящена немалая литература, в которой трактуются вопросы о месте замыкания связи, о самом механизме ее образования, о наиболее благоприятных условиях выработки условных рефлексов и т. д.

Особенно подробно вопросами замыкания условных слюноотделительных рефлексов занимались Купалов (1939, 1947, 1951), Подкопаев (1948) и др., а в последнее время, пользуясь электроэнцефалографической методикой, Ливанов с сотрудниками (1947, 1951) и Коган (1949, 1951, 1952) исследовали замыкательную деятельность двигательного анализатора.

Некоторый материал в этом направлении был получен нами с помощью методики прямого раздражения области двигательного анализатора у кошек при образовании у них соответствующих условных рефлексов. Методика наших опытов заключалась в том, что кошкам производилась операция вживления электродов в области двигательного и зрительного анализаторов.

Электроды представляли собою сравнительно тонкий многожильный провод, на один конец которого напайвалась серебряная проволочка или капля чистого «пищевого» олова. Многожильный провод пропускался через отверстие плоской эбонитовой пробки, снабженной винтовой нарезкой, а серебряная проволочка П-образно загибалась, и свободный конец ее погружался в слепое отверстие на внутренней поверхности пробки; если это была напайка из олова, то она слегка расплющивалась на пробке, и таким образом достигалась плотная фиксация электродов в пробке.

Пробки снабжались двумя или четырьмя сквозными отверстиями, что позволяло изготовлять двух- или четырехконтактное электродное устройство (пробки с электродами составляли одно целое). После предварительной стерилизации в кипящем парафине пробки ввинчивались в трепанационное отверстие в кости черепа, а электроды оказывались расположенными на поверхности твердой мозговой оболочки в области зрительного или двигательного анализаторов. Свободные концы многожильных проводов выводились в кожную рану, и края ее сшивались. По заживлении раны кожные швы снимались. Животные брались для опыта на 5—7-й день после операции. Раздражение производилось электрическим током от сети, напряжение которого снижалось до 12 в; постоянство подаваемого на трансформатор напряжения контролировалось вольтметром переменного тока и регулировалось реостатом; сила раздражающего тока дозировалась с помощью потенциометра и выражалась в миллиметрах шкалы потенциометра (мм пик. п.).

Опыты проведены на трех кошках.

Кошка Искра — самка, вес 2,5 кг. Оперирована 4 VII 1950. Вживлено 2 пары двухконтактных электродов: одна — в область двигательного, другая — в область зрительного анализатора. Убита 17 XI 1950. Передняя пара электродов располага-

лась в области передней сигмовидной извилины слева, задняя — в задней надсильвиевой извилине.

Кот Калмык — самец, вес 3.5 кг. Оперирован 26 II 1953. Вживлены четырехконтактные электроды, фиксированные на одной пробке, в области двигательного анализатора слева. Убит 14 IV 1953. Электроды располагались в области задней сигмовидной извилины слева.

Кот Флегма — самец, вес 3.2 кг. Оперирован 27 I 1953. Вживлены четырехконтактные электроды в области двигательного анализатора слева. Убит 10 IV 1953. Электроды располагались в области венечной извилины слева.

У кошки Искры вырабатывался условный рефлекс на сочетание звука электрического звонка с раздражением области двигательного анализатора, вызывавшим поднятие задней правой лапы. Рефлекс вырабатывался с трудом. Первые признаки его появления обнаруживались на 61-м сочетании (рис. 1).

В дальнейшем он не отличался большим постоянством, но при продлении времени изолированного действия сигнального раз-

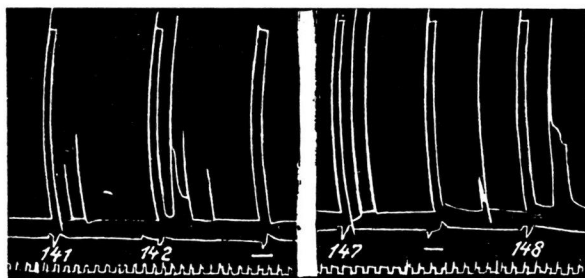
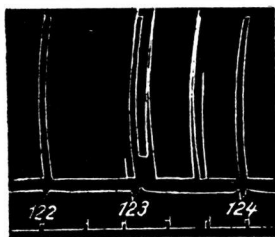
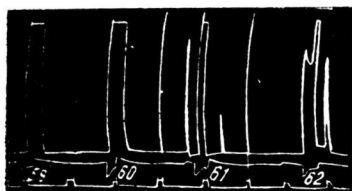


Рис. 1. Кинографическая запись движений лапы кошки Искры.

Сверху вниз: движения лапы; отметка раздражения (сверху — условное раздражение, снизу — электрическое раздражение мозга); отметка времени 5 сек.

Рис. 2. Кинографическая запись движения лапы кошки Искры.

Обозначения те же. Отметка времени 1 сек.

дражителя нередко обнаруживался (123-е сочетание, — рис. 1).

Наиболее частым выражением существования временной связи было усиление ответной реакции на раздражение коры при предшествовании сигнального раздражения по сравнению с изолированными применениями подкрепления; действие сигнального раздражения было специфичным (рис. 2).

Здесь и кратковременное (141-е сочетание) и длительное (142-е сочетание) изолированное действие условного раздражителя в соединении с электрическим раздражением коры мозга влечет за собой повторные движения лапы, а изолированное электрическое раздражение коры вызывает лишь однократное поднятие лапы.

На 147-м и 148-м сочетаниях двигательные ответы на сочетанное действие звонка и электрического раздражения мозга много энергичнее двигательной реакции на изолированное электрическое раздражение коры мозга (применено между 147-м и 148-м сочетаниями).

Однако, несмотря на непостоянство проявления условного двигательного рефлекса, мы могли отметить следующее существенное обстоятельство.

До образования условного рефлекса соответствующий пункт двигательного анализатора коры обнаруживал постепенное прогрессирующее повышение порогов прямого раздражения; с началом образования условного рефлекса величины порогов стали снижаться, и если исходная величина порога составляла 45 мм шк. п., а перед началом образования услов-

ного рефлекса 50 мм, то в конце работы, к 275-му сочетанию, величина порога равнялась 35—40 мм шк. п.

Следовательно, в результате образования и длительной практики условного рефлекса возбудимость соответствующей области в двигательном анализаторе мозговой коры оказалась стойко повышенной.

Что касается участка в зрительном анализаторе, то порог для него с самого начала был достаточно низким и в начале исследования соответствовал 20 мм шк. п. В течение первой недели работы с кошкой величины порогов нарастали, затем они длительное время не измерялись, а когда вновь были определены, после выработки двигательного условного рефлекса, то оказались гораздо более высокими (50 мм шк. п.).

В данном случае на одном и том же животном мы могли убедиться в том, что под влиянием выработки условного рефлекса повышается возбудимость именно того пункта мозга, который участвует в образовании данного условного рефлекса, а пункты, территориально удаленные, таких изменений возбудимости не обнаруживают.

В связи с этим естественно возникал вопрос о том, как далеко распространяются изменения возбудимости из того участка мозга, раздражение которого применяется в качестве подкрепления при образовании условного рефлекса.

Чтобы иметь возможность ответить на этот вопрос, мы воспользовались методическим приемом раздражения нескольких, расположенных по соседству пунктов в корковом отделе двигательного анализатора.

Как уже описывалось выше, у котов Калмыка и Флегмы были вживлены четырехконтактные электроды в область двигательного анализатора, позволявшие раздражать различные пункты этой области, расположенные на расстоянии 2—3 мм друг от друга.

После того как были обследованы послеоперационные колебания величин порогов для каждого из этих пунктов, установлены абсолютные величины порогов и характер взаимных влияний раздражений соседних пунктов, мы перешли к выработке условного рефлекса.

Для этого раздражению одного из пунктов предшествовал звук зумера за 3—5 сек., затем включался ток на время, необходимое для получения двигательной реакции (поднятие задней правой лапы у Калмыка и отведение головы назад у Флегмы), и оба раздражения продолжались вместе до конца осуществления реакции (при пороговых силах тока это было однократное движение).

Начиная со дня выработки условного рефлекса, ежедневно в самом начале опыта тщательно определялся порог прямого раздражения для пункта, участвующего в образовании условного рефлекса; разумеется, это определение производилось без присоединения условного раздражителя. Такие определения позволили затем построить соответствующие графики изменений возбудимости для данного участка в связи с выработкой условного рефлекса. Такие же определения, но менее часто, производились для всех соседних пунктов. Оказалось, что еще до появления двигательных признаков условных рефлексов пороги для пунктов мозга, раздражение которых применялось в качестве подкрепления, стали заметно снижаться. Так, у Флегмы с началом образования условного рефлекса наблюдавшееся до того нарастание величин порогов замедлилось. Со второго дня выработки условного рефлекса дальнейший рост величин порогов прекратился, а спустя неделю (начиная с 32-го сочетания) пороги стали отчетливо снижаться и конечная цифра оказалась равной 19 мм вместо исходной 25 мм.

Впервые на 20-м сочетании было обнаружено, что порог пункта № 1 (раздражение подкрепляющее) в связи с каждым применением сигнального раздражителя снижается на 0.5 мм; на 25-м сочетании это снижение

порога выражалось цифрой в 1 мм, а на 28-м сочетании появились первые признаки условного двигательного рефлекса. Начиная с 60-го и по 100-е сочетание (на этом практика условного рефлекса была прекращена) пятисекундное действие условного сигнала влекло за собой снижение порога прямого раздражения в пункте № 1 на 4 мм. Продолжительность этих изменений возбудимости составляла 15—30 сек.

Что касается изменений возбудимости в соседних пунктах, то впервые на 32-м сочетании удалось отметить в них через 15 сек. после дачи сигнального раздражителя снижение порогов на 1 мм; это снижение можно было констатировать вплоть до 57-го сочетания; с 57-го по 80-е сочетание нельзя было уловить никаких изменений возбудимости в этих пунктах под влиянием сигнального раздражителя. Начиная с 80-го сочетания действие сигнального раздражителя вызывало в соседних пунктах все более и более выраженное снижение возбудимости (нарастание величин порогов), достигавшее у Флегмы 1.5—2 мм.

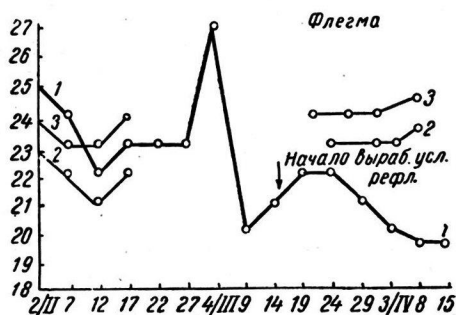


Рис. 3. График изменения возбудимости для пунктов № 1, 2 и 3 двигательного анализатора под влиянием выработки условного рефлекса у кошки Флегмы. По оси абсцисс — даты опытов; по оси ординат — сила тока в миллиметрах шкалы потенциометра.

ного раздражителя, в пункте № 1 (подкрепляющее раздражение) наблюдалось снижение порога на 0.5 мм, на 18-м сочетании порог понизился на 1 мм, а на 23-м сочетании появились первые признаки двигательного условного рефлекса.

Попутно следует отметить, что применение у Калмыка в качестве условного раздражителя зуммера, а не звонка, как то было в случае с Искрой, способствовало более легкой выработке у него условного рефлекса, так что к 75-му сочетанию можно было наблюдать почти 100% проявление условных реакций (рис. 4).

Рисунок 4 показывает, что все 5 сочетаний в опыте сопровождаются наличием условного двигательного ответа.

Итак, мы нашли, что еще до появления условной двигательной реакции сигнальный раздражитель вызывает повышение возбудимости в очаге подкрепляющего раздражения.

По мере упрочения условного рефлекса это «острое» действие сигнального раздражителя оказывается все более и более ярко выраженным.

На 60-м сочетании порог, измеренный через 5 сек. после начала действия сигнального раздражителя, был снижен на 3 мм, а к 100-му сочетанию — на 5 мм.

В пунктах, соседних с пунктом подкрепляющего раздражения (пункты № 2 и № 3), впервые на 18-м сочетании тоже можно было отметить слабое повышение возбудимости. С 32-го по 50-е сочетание пороги пунктов № 2 и № 3 уже не обнаруживали никаких видимых изменений возбудимости.

Абсолютные величины порогов в кондерботы с животным для пунктов №№ 1, 2 и 3 резко расходились (рис. 3): для пункта № 1 порог выражался цифрой 19 мм (исходная величина 25 мм), для пункта № 2 — 24 мм (исходная величина 23 мм) и для пункта № 3 — 25 мм (исходная величина — 24 мм). Двигательная реакция у Калмыка в ответ на непосредственное раздражение коры мозга выражалась поднятием задней правой лапы.

В процессе выработки условного рефлекса это движение кимографически регистрировалось.

Впервые на 15-м сочетании, в связи с каждым применением сигналь-

Начиная с 50-го по 100-е сочетание пороги в соседних пунктах под «острым» влиянием сигнального раздражителя стали все более и более резко увеличиваться; к 64-му сочетанию величины порогов пунктов № 2 и № 3 возрастали уже на 2 мм, сравнительно с определениями, произведенными вне действия сигнального раздражителя.

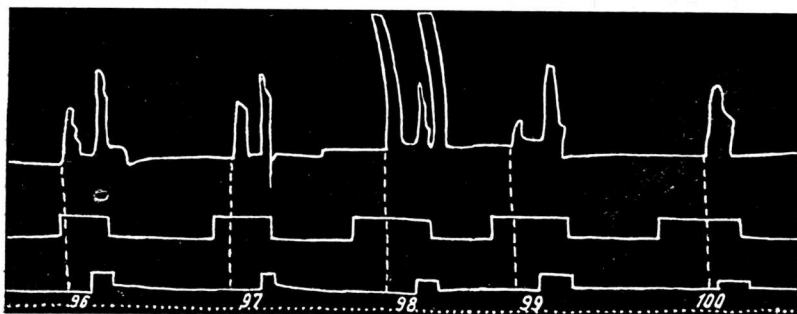


Рис. 4. Кимографическая запись движения лапы кота Калмыка. *Сверху вниз:* кимографическая запись движения лапы, отметка условного раздражения, отметка подкрепляющего раздражителя (электрическое раздражение мозга); отметка времени 1 сек.

Если до начала образования условного рефлекса порог пункта № 1 был равен 16 мм (исходная величина 12 мм), то после упрочения условного рефлекса он не превышал 14 мм. Что касается соседних пунктов (№ 2 и № 3), то конечная величина порога составляла 16 мм при начальных цифрах 13 и 14 мм и не обнаруживала никакой тенденции к снижению (рис. 5).

Полученный материал достаточно ясно говорит о том, что повышение возбудимости коры мозга в пункте подкрепляющего раздражения под влиянием сигнального раздражителя наступает до появления видимых признаков условного рефлекса и что ранее всего оно обнаруживается именно в этом пункте и не может быть констатировано в соседних, отстоящих от него на 2—3 мм.

Повышение возбудимости коры в пункте подкрепляющего раздражителя неуклонно растет по мере упрочения условного рефлекса и достигает максимальной выраженности при 100%-м проявлении условных ответов.

Наряду с этим аналогичные изменения возбудимости начинают обнаруживаться и на соседних пунктах, но выражены они слабее и исчезают довольно рано — задолго до окончательного упрочения условного рефлекса. Эти изменения возбудимости отражают стадию генерализации условного рефлекса, так как здесь ясно видна иррадиация возбуждения из пункта подкрепляющего раздражения.

Затем наступает стадия, характеризующаяся ясно выраженным повышением возбудимости в пункте сигнального раздражения и отсутствием

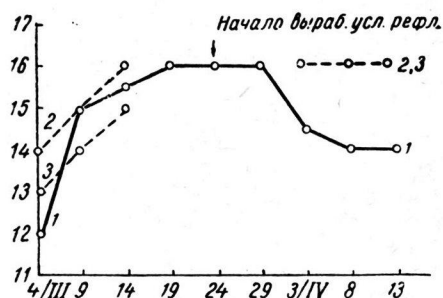


Рис. 5. График изменений возбудимости для пунктов №№ 1, 2 и 3 двигательного анализатора под влиянием выработки условного рефлекса у кота Калмыка. По оси абсцисс — даты опытов; по оси ординат — сила тока в мм шкалы потенциометра.

каких бы то ни было изменений возбудимости в соседних пунктах; здесь несомненно участие ограничивающего иррадиацию торможения; в дальнейшем оно усиливается, что позволяет обнаружить третью стадию — стадию специализации рефлекса. Эта стадия особенно интересна и знаменует четкостью своих проявлений: так, сигнальный раздражитель вызывает теперь резкое повышение возбудимости в пункте подкрепляющего раздражения (пороги снижаются на 4—5 мм), а в соседних пунктах вполне заметное понижение возбудимости, — здесь порог увеличивается на 1.5—2 мм. Следовательно, эта стадия отличается диаметрально противоположными изменениями значений порогов под влиянием сигнального раздражителя для пункта подкрепляющего раздражения и соседних с ним пунктов.

И, наконец, сама практика условного рефлекса обуславливает изменения возбудимости (повышение ее) в пункте подкрепляющего раздражения, имеющие хронический характер; возбудимость этого пункта остается повышенной в течение всего времени существования условного рефлекса; соседние пункты таких изменений возбудимости не обнаруживают.

Все вышеизложенное позволяет высказать соображение о топографической определенности пунктов коры, участвующих в образовании временной связи.

ЛИТЕРАТУРА

- К о г а н А. Б., Тезисы докл. и сообщ. IX конференц. филиала Общества физиологов Юго-Востока РСФСР, посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, Ростов-на-Дону, 1949; 14-е совещ. по проблемам в. н. д., посвящ. 15-летию со дня смерти И. П. Павлова, 1951; Методика хронического вживления электродов для отведения потенциалов и раздражения мозга. М., 1952.
- К у п а л о в П. С., Арх. биол. наук, 4, в. 1, 1939; Физиол. журн. СССР, 33, № 6, 1947; Журн. высш. нервн. деят., 1, в. 6, 1951.
- Л и в а н о в М. Н. и А. М. Р я б и н о в с к а я, Физиол. журн. СССР, 33, в. 5, 1947.
- Л и в а н о в М. Н. и Т. А. К о р о л ь к о в а, Журн. высш. нервн. деят., 1, в. 2, 1951.
- Л и в а н о в М. Н., Т. А. К о р о л ь к о в а и Г. М. Ф р е н к е л ь, Журн. высш. нервн. деят., 1, в. 4, 1951.
- П о д к о п а е в Н. А., Объединен. сессия, посвящ. 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, 1948.

ЖАЖДА КАК СЛОЖНЫЙ БЕЗУСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС И ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ МОЗГОВЫХ ЦЕНТРОВ

П. О. Макаров

Лаборатория физиологии анализаторов Физиологического института им. А. А. Ухтомского Ленинградского Государственного университета им. А. А. Жданова

Поступило 5 VII 1953

Наряду с быстротекущими нервными процессами, измеряемыми миллисекундами, мы наблюдаем процессы длительные, развертывающиеся в течение минут, часов, суток и даже более. Примером длительной реакции нервной системы является жажда. Вопрос о природе этих жизненно важных реакций организма далек от разрешения. И. П. Павлов называл такие реакции нервной системы высших животных «сложнейшими безусловными рефлексам». Жажда — реакция длительная и разлитая, обусловленная множественным раздражением рецепторов внутренних органов, включая и рецепторы слизистой оболочки (Журавлев, 1949).

Согласно так называемой местной теории жажды (Cannon, 1918; Siebeck, 1926; Adolph, 1947 и др.), жажда возникает, как следствие потока импульсов от рецепторов, раздражаемых высыханием слизистой оболочки рта и глотки. Кокаинизация полости рта и глотки уменьшает жажду, так как уменьшается раздражение рецепторов. Напротив, атропин, уменьшающий секрецию железистого аппарата и приводящий почти к полному прекращению слюноотделения, вызывает проявления жажды. Пилокарпин, повышающий секрецию слюнных желез, ослабляет жажду. Каннон (Cannon, 1918) установил, что с уменьшением количества воды в организме секреция слюнных желез уменьшается. Между тем, уменьшение слюноотделения на 20% уже приводит к возникновению жажды, а уменьшение секреции слюны на 50% создает сильную сухость во рту и интенсивную жажду.

Правильное, объективное понимание явлений жажды можно составить на основе учения И. П. Павлова о пищевом центре. Пищевой центр, по Павлову, не есть какая-то изолированная область в мозгу; он представляет собой комплексно действующее объединение клеточных групп, расположенных на различных уровнях ц. н. с., вплоть до коры. Импульсы, вызываемые видом, запахом, вкусом, консистенцией пищи, приходят в мозг по центростремительным нервным путям, анализируются в клетках центра, откуда направляются эффекторные импульсы к секреторным и двигательным аппаратам. Перистальтика пустого желудка — не причина (как думал Каннон), а по всей вероятности следствие голода, как определенного уровня пищевой возбудимости. Аналогичным образом сухость слизистых рта и глотки не может всецело обуславливать жажду, ибо нервные аппараты рта и глотки составляют только часть нервного механизма, обслуживающего «сложнейший безусловный рефлекс».

К. М. Быкову (1947) принадлежит мысль, что осмотический состав крови раздражает специальные рецепторы, которые он назвал осморецепторами. Точка зрения Быкова сводится к тому, что осморецепторы являются определенным подвидом интероцепторов. Осморецепторы, согласно Быкову, своими сигналами и создают в центрах то состояние, которое Сеченов обозначил, как «общее чувство», «темное чувство».

В связи с вопросом о жажде представляет интерес работа сотрудницы К. М. Быкова Е. А. Борщевской (1945). Она показала, что при пропускании солевого раствора через изолированный отрезок кишки наблюдаются отчетливые изменения дыхания и кровяного давления. Возможно, что по достижении уровня второй сигнальной системы эти сигналы обуславливают чувство жажды.

Обширные исследования питьевой возбудимости ведет И. Н. Журавлев (1949). Он ставил свои опыты на собаках с эзофаготомией, фистулами желудка и мочевого пузыря. Журавлев установил, что ограничение количества жидкости ведет к повышению питьевой возбудимости, уровень которой можно выразить количеством выпиваемой жидкости. Быстрее всего питьевая возбудимость понижается при введении воды прямо в желудок, при обычном питье питьевая возбудимость понижается медленнее («жажда утоляется труднее»), а при мнимом питье — еще медленнее: собака выпивает десятки литров воды.

Мы поставили перед собой следующие взаимосвязанные задачи: 1) зарегистрировать электроэнцефалограмму (ЭЭГ) при химическом раздражении рецепторов желудка человека NaCl ; 2) установить время наступления жажды и ее развитие, сравнивая количество воды, требуемой исследуемым человеком для утоления жажды, и действительно им выпиваемой; 3) определить сдвиги возбудимости мозговых нервных центров методикой адекватной оптической хронаксиметрии при развитии жажды и при утолении жажды.

МЕТОДИКА

Исследования проводились комплексной методикой на 5 здоровых и 1 больном язвенной болезнью. Жажда вызывалась введением через тонкий желудочный зонд (рис. 1) в желудок 50—100 мл 10—20%-го раствора NaCl или проглатыванием облатки с 10 г NaCl .

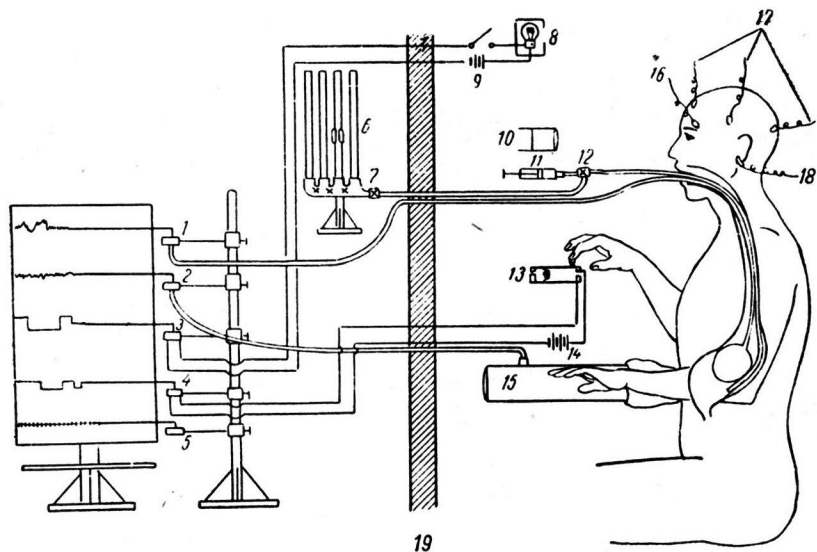


Рис. 1. Схема исследования корковых центров при раздражении желудка. 1 и 2 — капсулы Марей, регистрирующие движение желудка и плетизмограмму руки; 3 — электроотметчик раздражений глаза; 4 — электроотметчик реакции второй сигнальной системы исследуемого; 5 — сигнал времени; 6 — бюретки с растворами, которые через краны 7 и 12 поступают в желудок; 8 — электролампочка; 10 — диск адекватного оптического хронаксиметра; 11 — шприц (50—100 г) для выкачивания содержимого желудка и вводимых в желудок растворов; 13 — ключ для отмены раздражения желудка и глаза; 9 и 14 — аккумуляторы; 15 — плетизмограф; 16 — отводящий электрод для электрической регистрации мигательного рефлекса; 17 — электроды для снятия электроэнцефалограммы; 18 — индифферентный электрод на мочке уха для снятия ЭЭГ. 19 — стена звуко-электроэкранированной комнаты.

В момент введения в желудок NaCl записывалась ЭЭГ с помощью четырехпроцессного чернильного осциллографа. Биотоки мозга отводились монополярно и, реже, биполярно. При монополярном отведении индифферентный, увлажненный серебряный

электрод укреплялся на мочке уха, дифферентные точечные увлажненные серебряные электроды укреплялись на затылочной, лобной, височной и теменной областях.

Когда через 20—40 мин. исследуемый обнаруживал жажду, у него спрашивали, сколько воды он хочет выпить — полстакана, стакан, 2 или 3 стакана. С помощью этого вопроса мы пытались уловить, с какой степенью точности вторая сигнальная система отмечает интенсивность питьевого возбуждения в мозгу.

После такого опроса с помощью трубки, соединенной с мерным цилиндром, исследуемый выпивал необходимое для утоления жажды количество жидкости, а мы могли сопоставить это количество с величиной запроса.

Исследуемый находился в темной, малопроницаемой для звука камере. Перед его взором на определенном расстоянии (27 см) располагался диск (рис. 1, 10) адекватного оптического хронаксиметра, позволяющего через глаз определять возбудимость корковых нервных центров в параметрах интенсивности и длительности адекватного оптического стимула. Проводилась 30-минутная предварительная адаптация, затем стандартный 10-минутный засвет, после чего исследовалась темновая адаптация и определялась величина адекватной оптической хронаксии в миллисекундах. Постоянство локализации раздражения обеспечивалось красной фиксационной точкой под углом 8° от диска адекватного оптического хронаксиметра. Угловой размер диска был равен 4° .

Динамика питьевой возбудимости и возбудимости зрительного анализатора сопоставлялись во время развития жажды и после утоления ее.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Введение NaCl в желудок не замечается испытуемым (не сопровождается показаниями второй сигнальной системы), но амплитуда α -ритмов ЭЭГ уменьшается, и они несколько урежаются (рис. 2); позднее картина

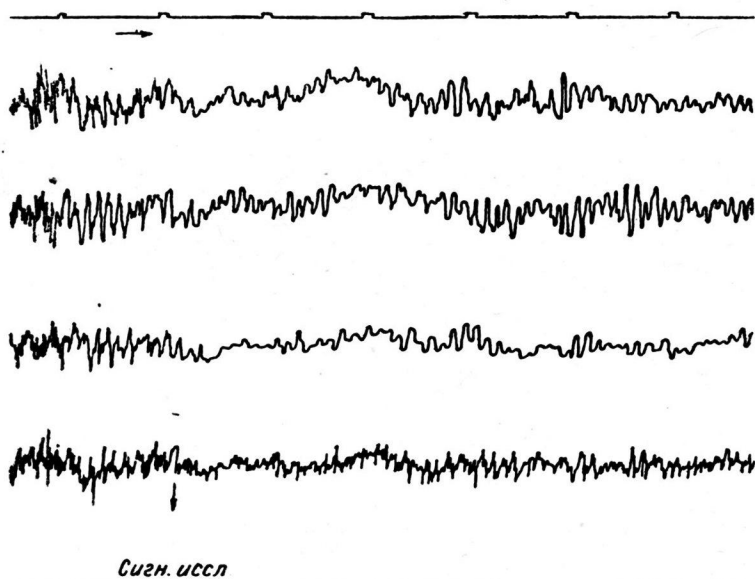


Рис. 2. Изменение ЭЭГ при введении в желудок 20%-го NaCl. *Сверху вниз*: отметка времени (в сек.); лобное, затылочное, правое теменное, левое височное отведения. *Стрелкой* отмечено введение NaCl.

биотоков в значительной мере возвращается к исходному состоянию. О наступлении жажды испытуемый заявляет только спустя 20—40 мин. после введения соли.

Было прослежено влияние жажды на усвоение ритма засветом. С помощью несложного приспособления, вращающегося с определенной скоростью круга со щелями, и фотоэлемента, дающего отметку раздражения,

в глаз исследуемого посылалось ритмическое световое раздражение 10—11—14 раз в 1 сек. Биотоки затылочной доли коры у большинства исследуемых обнаруживали слабую синхронизацию, развивавшуюся довольно постепенно и прекращавшуюся вместе с прекращением раздражения. Введение соли расстраивало синхронизацию в затылочной области. Следовательно, усвоение ритма нарушалось под влиянием сильного потока интероцептивных импульсов.

Один из наших исследуемых, студент 25 лет, имел язву двенадцатиперстной кишки, установленную рентгенографически. Солевое раздражение вызывало у него не урежение ритма, а чаще отчетливое учащение биотоков в затылочной и теменной долях

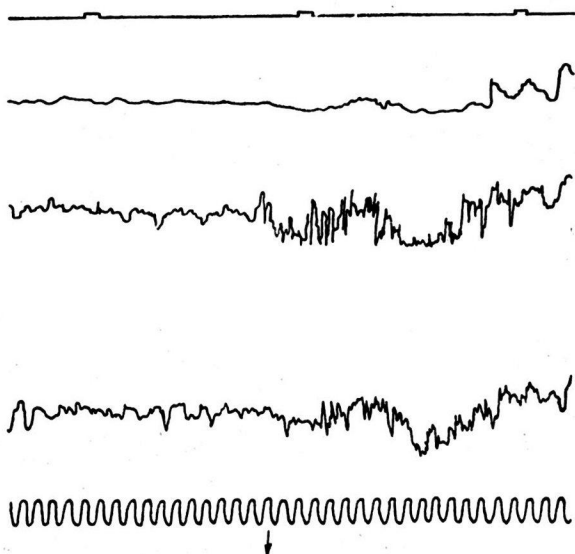


Рис. 3. Изменения ЭЭГ у больного язвой двенадцатиперстной кишки после приема соли. *Сверху вниз*: отметка времени (в сек.), лобное, теменное и затылочное отведения, отметка ритмических световых засветов. *Стрелкой* отмечено введение NaCl.

(рис. 3). Следовательно, раздражение рецепторов, связанных с патологическим очагом, может дать извращенный результат на ЭЭГ. Необычно протекала у этого исследуемого и реакция второй сигнальной системы на введение NaCl. Жажда им отмечалась небольшая, наступала тошнота и другие явления.

Вторая серия наших исследований была посвящена изучению влияния жажды на возбудимость мозговых центров, в качестве показателя которой брались адекватная оптическая хронаксия и реобазы темноадаптированного глаза.

На рис. 4 полученные данные представлены графически: абсцисса изображает время вторичной темновой адаптации (в мин.), ордината — величину порогов возбудимости зрительного анализатора, кружками отмечены изменения порога интенсивности или так называемой адекватной оптической реобазы, крестиками — изменения адекватной оптической хронаксии. Кривая с квадратиками изображает изменения питьевой возбудимости; за меру последней было принято количество запрашиваемой исследуемым жидкости. Заштрихованным столбиком обозначены момент питья и количества выпитой испытуемым воды или чая, объективно отражающие биологическую потребность организма в воде.

По мере развития жажды адекватная оптическая хронаксия возрастала, например с 50—54 мсек. до 105—110 мсек. (в начале проявления жажды), и доходила к моменту кульминации жажды до очень высоких

величин — порядка 200 мсек. (рис. 4). На 45-й минуте вторичной темновой адаптации исследуемый через резиновую трубку выпивал воду, подача которой прекращалась при сигнале с его стороны, что жажда утолена. После утоления жажды адекватная оптическая хронаксия резко укорачивалась — в данном опыте до 60 мсек. (рис. 4). На 70-й минуте вторая сигнальная система снова регистрировала потребность в воде, соответствующую приблизительно 50 мл, причем одновременно наблюдалось удлинение адекватной оптической хронаксии и некоторое повышение порогов световозбудимости. Подобные результаты получены на всех 6 исследуемых.

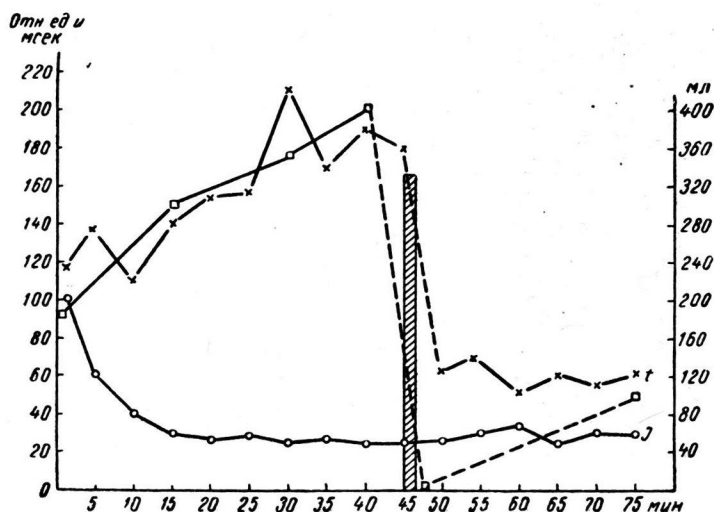


Рис. 4. Изменения возбудимости корковых нервных центров при развитии и утолении жажды. Исп. Р—н 22 лет. Опыт от 22 V 1952.

Объяснения в тексте.

Следовательно, такая сложная реакция, как жажда, ведет к отчетливым изменениям корковой возбудимости в виде сдвигов адекватной оптической хронаксии и порога световозбудимости. Изменения последнего сравнительно с изменениями адекватной оптической хронаксии не велики.

Реакции типа жажды могут продолжаться часами. В основе их, видимо, лежат длительные тонические сдвиги состояния мозга. Нам удалось показать, что такого рода тонические сдвиги состояния пищевого центра, очевидно, путем индукции отражаются на состоянии других анализаторов, например зрительного. Вопрос о том, каким путем осуществляется эта передача и какова динамика индукционных влияний, исследуется.

Данные, полученные на язвенном больном, дают основания думать, что у больных вся динамика корковых процессов, связанных с регуляцией питания, иная, нежели у здоровых.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Раньше нами было показано в ряде исследований, что химическое раздражение рецепторов желудка человека различными веществами (горечи, соляная кислота, сахар и др.) вызывает нервную импульсацию, достигающую коры головного мозга и изменяющую динамику ЭЭГ. Эти изме-

нения ЭЭГ были зарегистрированы как в лобном, так и в затылочном, височном и теменном отведениях. При этом возникавший «сложнейший безусловный рефлекс» мог протекать без участия второй сигнальной системы. Только при больших концентрациях вещества появлялась реакция второй сигнальной системы в виде слов «жжет в желудке». Ранее нами также было установлено, что и механические и термические раздражения желудка людей изменяют ЭЭГ и хронаксию головного мозга. Своеобразные специфические изменения вызываются после введения в желудок NaCl. Они хорошо известны как жажда и резко отличаются от изменений, порождаемых кислотами, горечами, сахаром. Степень жажды человека в наших опытах определялась количеством жидкости, выпиваемой исследуемым до полного ее утоления. Количество выпиваемой жидкости сопоставлялось с количеством жидкости, которое просил исследуемый для утоления жажды, руководствуясь показаниями второй сигнальной системы. Обнаружились три формы ответов второй сигнальной системы: запрос точно соответствовал потребности, запрос превышал потребность и запрос был меньше потребности.

Жажда сопровождалась понижением возбудимости корковых нервных центров, определявшейся методикой адекватной оптической хронаксиметрии. Чем больше жажда, тем значительнее было падение возбудимости корковых нервных центров. Утоление жажды вело к восстановлению пониженной возбудимости.

ВЫВОДЫ

1. Химическое раздражение рецепторов желудка изменяет электроэнцефалограмму, уменьшая амплитуду α -колебаний и иногда урежая их ритм.

2. Если до химического воздействия отмсчалось известное усвоение ритма засветов, то сильное раздражение interoцепторов расстраивало его.

3. После приема исследуемым суточной дозы NaCl через 20—35 мин. развивается состояние жажды. При этом изменяется функциональный уровень зрительного анализатора. Адекватная оптическая хронаксия возрастает пропорционально возрастанию степени питьевой возбудимости. Чем интенсивнее регистрируемое второй сигнальной системой состояние жажды, тем больше потребность организма в воде, так что жажда характеризуется количеством выпиваемой жидкости.

4. Утоление жажды ведет к изменению функционального состояния головного мозга — к уменьшению адекватной оптической хронаксии.

ЛИТЕРАТУРА

- Борщевская Е. А. О физиологических механизмах жажды. Тезисы дисс., Л., 1945.
- Быков К. М., Сборн. памяти проф. Л. А. Андреева, Медгиз, 7, 1947.
- Журавлев И. Н., Сборн. «Высшая нервная деятельность», Медгиз, 69, 1949.
- Макаров П. О., Физиолог. журн. СССР, 38, № 3, 281, 1952; Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 67, в. 1, 1939; Бюлл. exper. биол. и мед., 26, в. 2, 113, 1948; Нейродинамика зрительной системы человека. Изд. ЛГУ, 1952.
- Павлов И. П., Полн. собр. трудов, 3, 481, 1949.
- Adolph E. F. a. associates. Physiology of Man in the derest, N. I.—L., 1947.
- Cannon W. B., Proc. Roy. Soc., 90, 283, 1918.
- Siebeck R. Physiologie des Wasserhaushaftes Handbuch d. norm. u. patholog. Physiologic, 18, 1926.

ОБ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОМ МЕХАНИЗМЕ ВЛИЯНИЯ ЭМОЦИЙ НА РАБОТОСПОСОБНОСТЬ

В. И. Миссюро

Лаборатория физиологии труда Медицинской академии, Варшава

Поступило 14 V 1953

Настоящее исследование посвящено изучению влияний эмоций на работоспособность человека. Факты, свидетельствующие о большом значении эмоционального фона для выполнения той или иной работы, издавна занимали умы исследователей (Моссо, Йотейко, Клапаред и др.).

Наше исследование состояло в следующем. У испытуемых производилась регистрация работоспособности в определенном трудовом процессе. При этом обстановка, в которой происходила работа, изменялась. Это достигалось введением в обстановку раздражителей, оказывавших влияние на эмоциональную сферу испытуемых. У большинства испытуемых (у 25 из 35 человек) присутствие в экспериментальной комнате постороннего лица повышало трудоспособность от 10 до 447% по сравнению с работой в одиночку. У 5 испытуемых присутствие постороннего лица не вызывало увеличения трудоспособности, а у остальных 5 испытуемых оно приводило даже к снижению трудоспособности.

Работа всех испытуемых регистрировалась на пальцевом эргографе. Еще более значительное повышение трудоспособности испытуемого (от 10 до 964%) вызвала работа другого испытуемого, помещенного в одну комнату с ним. В этом случае второй испытуемый также производил работу на пальцевом эргографе. Такое исследование проведено на 30 испытуемых. Повышение эффективности работы (в кгм) составило при этом от 6 до 150%. У двух из 30 испытуемых работоспособность в этих условиях не изменилась, а у одного — снизилась.

Таким образом, полученные результаты подтверждают то известное положение, что эмоциональное напряжение сказывается на работе.

В проводимых нами исследованиях мы пытались подойти к освещению физиологического механизма этих явлений. Вполне понятно, что произвольно вызываемые ритмические сокращения нескольких мышц одной конечности являются лишь упрощенной моделью сложных физиологических процессов работы цельного организма в условиях производства. Поэтому мы далеки от отождествления наблюдаемого явления с рабочей установкой в условиях производства.

Однако важно отметить, что и в упрощенной модели рабочего акта замыкание рефлекторного возбуждения имеет место в коре больших полушарий головного мозга. Признание этого положения, с одной стороны, заставляет считаться с изменением возбудимости коры в результате непрерывного притока экстеро- и интероцептивных раздражителей, с другой же стороны, свидетельствует о том, что пути перехода раздражения от корковых окончаний анализаторов к эффекторным невронам спинного мозга более многочисленны, чем пути этих последних к мышцам. Потому,

например, одна и та же мышца, доведенная рефлекторным возбуждением до кажущегося утомления, приобретает дальнейшую дееспособность, поскольку она может быть возбуждена через другие центrostремительные пути.

Возвращаясь к нашей модели и имея в виду приведенные факты, мы должны придти к выводу, что отказ от дальнейшей деятельности при работе в одиночку отнюдь не свидетельствует о полном упадке возбудимости и сократительной способности этих мышц или, точнее говоря, общей возбудимости конечного общего пути. Правильность этого вывода доказывалась возможностью мобилизации того же двигательного акта путем повышения функционального напряжения корковых и подкорковых центров действием новых, адекватных раздражителей. Часто таким фактором для испытуемого является психогенный раздражитель, например присутствие в экспериментальной комнате постороннего лица и т. п.

Важную роль в явлениях мобилизации резервных сил организма играет возбуждение подкорковых узлов, концентрирующих в себе основные механизмы быстрой адаптации к вечно меняющимся условиям внешней среды. Однако изменение тонуса центральной нервной системы испытуемого при воздействии на него добавочными раздражителями нельзя отождествлять только с реакцией таламо-гипоталамической системы, которая вместе с полосатым телом осуществляет вегетативные и двигательные реакции. У человека все это осложнено доминирующими кортикальными влияниями. Одним из доказательств зависимости отмеченного нами факта повышения работоспособности под воздействием кортикальных влияний является, например, факт, заключающийся в том, что «рефлекс опережения» или «рефлекс состязания» сильнее проявляется у спортсменов.

Роль временной связи в проявлениях и силе указанных рефлексов на «социальный» раздражитель в наших опытах иллюстрирует следующее исследование. Представьте себе, что испытуемый работает на эргографе в одном и том же помещении, причем всегда устанавливается величина проделанной им работы. У этого же испытуемого определяется величина проделанной им работы в другом помещении в присутствии другого человека, также работающего на эргографе. В этом последнем случае работоспособность испытуемого всегда повышается. Установлено, что обстановка, сопровождающая исследование (освещение, мебель, аппаратура), также приводит к повышению работоспособности. Однако продолжительная работа испытуемого в этих же условиях в одиночку постепенно приводит к снижению работоспособности. Таким образом, условный стимул, не подкрепленный видом другого человека, становится в конце концов недействительным. Вполне понятно, что в этих случаях условнорефлекторного повышения дееспособности не наблюдается.

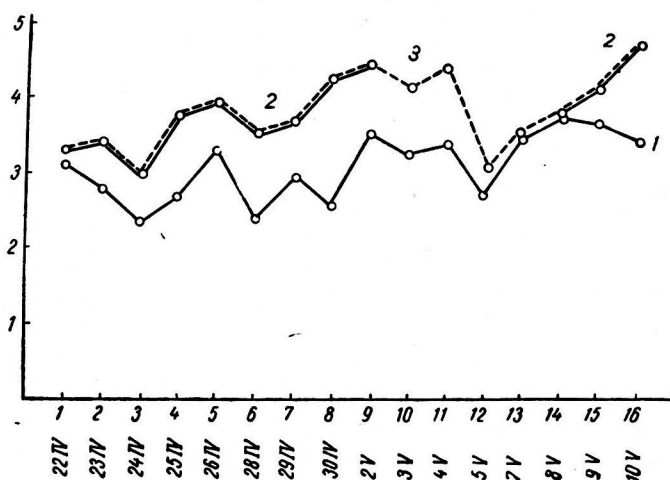
Другой пример, доказывающий зависимость изменения степени дееспособности от стимулов эмоционального характера, заключается в следующем. Так же как и в предыдущих исследованиях, величина работы на эргографе, проделанная в одиночку, сравнивалась с работой, проделанной в присутствии другого работавшего лица. Однако в этом примере за 10 сек. до начала работы второго испытуемого включался зуммер. Таким образом, действие этого индифферентного раздражителя сочеталось с работой второго лица. После 10—15 дней таких исследований действие безусловного раздражителя (работа второго лица) устранялось на несколько дней.

Как видно из приводимой таблицы и рисунка, величина работы в одиночку при действии одного только зуммера была, как правило, большей, чем величина такой же работы, выполненной тем же испытуемым без указанных дополнительных раздражений.

Работа в одиночку, вдвоем или при действии зуммера

№№ п/п	Дата	Работа в одиночку (в кгм)	Работа вдвоем при зуммере (в кгм)	Изменения работоспо- собиности
1	6 VI	1.0	1.14	+0.12
2	7 VI	0.9	1.05	+0.1
3	10 VI	1.52	1.23	-0.26
4	11 VI	2.1	2.52	+0.51
5	13 VI	1.5	2.28	+0.78
6	14 VI	1.8	2.7	+0.9
7	17 VI	2.4	3.42	+1.02
8	18 VI	2.1	2.7	+0.5
Один зуммер				
9	19 VI	1.8	2.82	+1.02
10	20 VI	1.88	2.5	+0.62
11	21 VI	2.4	3.0	+0.6
12	23 VI	3.0	3.16	+0.16
13	24 VI	2.4	2.58	+0.14
Недельный перерыв				
Один зуммер				
14	2 VII	2.52	3.12	+0.60
15	3 VII	2.32	2.70	+0.38
16	4 VII	3.0	2.86	-0.14
17	5 VII	2.4	2.18	-0.12

Ежедневное применение зуммера без подкрепления на протяжении 4 дней привело к тому, что зуммер перестал вызывать повышение трудоспособности.



1 — работа в одиночку без зуммера; 2 — работа вдвоем во время действия зуммера.; 3 — работа в одиночку во время действия зуммера.

Таким образом, приведенные данные указывают на зависимость эмоциональных проявлений от влияния обстановки. Всякий экстероцептивный раздражитель путем временной связи может вызвать внешнее проявление

эмоции. Исследования этих явлений, ставшие возможными благодаря историческим открытиям И. П. Павлова в области высшей нервной деятельности, создают широкие возможности для активного регулирования работоспособности человека. Эти наблюдения вызывают необходимость дальнейших исследований, ибо это лишь первые попытки изучения наиболее тонких механизмов работы и работоспособности, опирающиеся на факты и метод павловской материалистической физиологии.

К ФИЗИОЛОГИИ ДВИГАТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ЧЕЛОВЕКА

Д. И. Шатенштейн и Е. Н. Иорданская

Из Лаборатории физиологии труда Института гигиены труда и профзаболеваний АМН СССР

Поступило 24 XII 1953

Физиологические особенности двигательного анализатора, особенно у человека, мало изучены. В ходе мышечной деятельности от проприорецепторов сокращающихся мышц систематически поступают в центральную нервную систему импульсы возбуждения, которые, в зависимости от силы, частоты, ритма и других особенностей, по-разному меняют состояние центрального конца двигательного анализатора, в соответствии с чем меняется и характер, объем осуществляемых движений и необходимая для их получения сила импульсов. Совершенно естественно в связи с этим возникает вопрос о зависимости характера изменений движения от особенностей изменений в центральном конце двигательного анализатора и о зависимости от этих изменений развития таких явлений, как состояние работоспособности, утомление, тренировка и др. Для этого в первую очередь необходимо было изыскать метод оценки функционального состояния центрального конца двигательного анализатора, развития в нем состояний возбуждения и торможения в ходе работы.

МЕТОДИКА

Мы использовали с целью характеристики мозгового конца двигательного анализатора метод получения сеченовского эффекта повышения работоспособности при длительной мышечной работе. Этот метод получил известное распространение среди отечественных физиологов, применявших его при изучении проблемы повышения работоспособности и активного отдыха (Маршак, 1932; Попов, 1938; Нарикашвили и Чахнашвили, 1947; Чахнашвили, 1950; Крестовников, 1951; Нарикашвили, 1953; Вережагин, 1953, и др.).

В нашей модификации на разных этапах непрерывной работы правой руки на эргографе включалась дозированная работа левой руки на другом эргографе. Учитывая парность в работе обоих полушарий и тесную функциональную связь между симметричными мышцами обеих рук, мы рассматривали проприоцептивные импульсы разной силы с левой руки, поступающие к центру, как средство адекватного раздражения центрального конца двигательного анализатора и выявления изменений его функционального состояния в ходе работы.

Работа правой руки состояла в поднятии средним пальцем груза от 0.5 до 2.0 кг для разных лиц в ритме 30 раз в 1 мин. под метроном (60 ударов в 1 мин.) и продолжалась от 1—1½ до 3—4 час. и больше. Работа левой руки включалась через каждые 3—5 мин. и велась в том же ритме, чередуясь с работой правой руки, и дозировалась либо по числу подъемов (1, 3, 6, 12 и 24), либо по величине груза (0.5, 1, 2, 3, 4 кг при 6 подъемах). Общее число проведенных нами исследований составляет 120 опытов на 6 лицах, причем общее число проб в ходе этих опытов превысило 2300.

Эргограммы правой руки у всех находившихся под наблюдением лиц характеризуются принципиально совершенно одинаковым ходом развития изменений: в начале работы, в первые 2—3 мин., имеет место более или менее значительное снижение кривой, в дальнейшем же она начинает снижаться гораздо медленнее, сохраняя почти одну и ту же высоту на протяжении весьма длительного времени. Крутизна падения кривой и быстрота достижения этого сниженного, но более устойчивого уровня раз-

личны у разных людей. Так, например, у Ф. кривая с высоты 52 мм через 2½ мин. упала до 18—20 мм, далее в течение более 30 мин. шло снижение с 12—14 до 5—7 мм; у К. она с высоты 45—50 мм через 2 мин. снизилась до 20—25 мм, а затем в течение более получаса шло снижение до 13—15 мм; у Д. она с исходной высоты 60 мм через 3 мин. упала до 39—40 мм, а затем на протяжении 1 часа постепенно снижалась до 30 мм.

Обычно принято расценивать выраженное падение эргографической кривой как показатель развивающегося утомления. Однако в наших опытах бросается в глаза то обстоятельство, что наиболее резкое падение кривой приходится на начальный период работы, на первые 2—3 мин. ее, когда еще ни о каком развившемся утомлении нельзя говорить, поскольку после этого работа продолжается без дальнейшего резкого падения кривой в течение 2—3 час., а то и больше.

Применяя одну и ту же нагрузку на левую руку на разных этапах работы правой руки и разные по величине нагрузки на одном и том же этапе, мы варьировали таким образом силу примененного раздражения центрального конца двигательного анализатора и имели возможность выявить ряд особенностей изменения эргографической кривой в процессе работы правой руки. Мы остановились на такой методике, исходя из сформулированного И. П. Павловым «закона силы», согласно которому соответственно нарастанию силы раздражения коркового центра нарастает и сила ответа до достижения предела работоспособности коры, когда при дальнейшем нарастании силы раздражения коры вместо дальнейшего нарастания силы ответа она остается неизменной или даже снижается.

Несомненно, что выявленные с помощью примененной нами методики изменения характера эргографической кривой отражают различия в функциональном состоянии двигательного анализатора, возникающие не только под влиянием продолжающейся работы правой руки, но и от включения различной по величине работы левой руки. Так как в данном случае мы имеем дело с эффектом от афферентных импульсов с проприорецепторов левой руки, то мы можем с полным основанием сделать заключение, что особенности измененного хода эргограммы под влиянием этих последних отражают динамику изменений функционального состояния центрального конца двигательного анализатора, раскрываемую в результате взаимодействия импульсов с проприорецепторов обеих рук.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Различные особенности наблюдаемых при этом изменений могут быть обобщены следующим образом.

1) Во всех опытах обнаруживается, что при включении в начале работы правой руки работа левой руки практически не вызывает изменения высоты эргограммы. Длительность такого периода у разных лиц колебалась от 5—10 мин. до 1 часа и более. При последующих повторных включениях работы левой руки изменение эргограммы, если оно возникало, становилось все более выраженным, все отчетливее повышалась эргограмма на фоне общего постепенного снижения кривой работы правой руки (рис. 1).

2) Для всех опытов является характерным, что повышение эргографической кривой под влиянием включения работы левой руки заметно уступает исходной высоте эргограммы. Возникающее в начале работы, в первые минуты ее, снижение эргограммы может быть лишь частично устранено под влиянием проприоцептивных импульсов с левой руки. В ходе дальнейшей работы правой руки эффект от этих импульсов возникает в большинстве случаев безотказно, а в некоторых опытах и нарастает немного по сравнению с эффектом от первого включения работы левой руки.

3) Ко второй половине опыта обнаруживается постепенно все более выраженное снижение эффекта при одинаковой высоте фона, на котором применяется это воздействие. Так, например, вместо обычной в начальной части опыта высоты подъема кривой до 25—30 мм появляются величины в 20—25 мм, а затем и в 15—20 мм (рис. 1).

4) Повторная дача одинаковой нагрузки на левую руку через сравнительно короткие отрезки времени (½—1 мин.) дает обычно и одинаковую величину эффекта (рис. 2, А). В некоторых, сравнительно редких случаях

при таком сближении периодов работы левой руки имеет место постепенное снижение величины эффекта (рис. 2, *Б*). При более длительном интервале имеет место восстановление прежней величины эффекта.

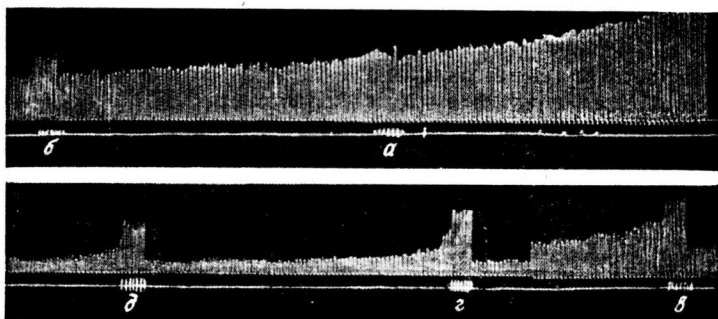


Рис. 1. Изменение эргограммы правой руки при подключении работы левой руки.

а — через 2 мин. от начала опыта; *б* — через 5 мин. от начала опыта; *в* — через 11 мин. от начала опыта; *г* — через 25 мин. от начала опыта; *д* — через 28 мин. от начала опыта. Читать справа налево.

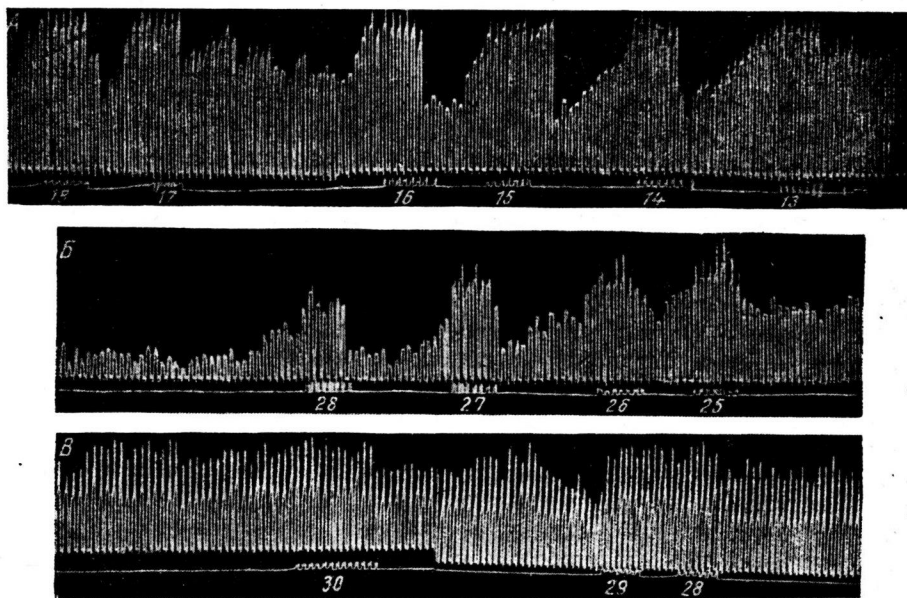


Рис. 2.

А — опыт № 4, испытуемый С.; одинаковый эффект от одинаковой нагрузки на левую руку; работа левой руки — шесть раз по 2 кг: 13, 14, 15, 16 — на протяжении 2 мин. 52 сек. (средняя величина подъема: 13 — 43 мм, 14 — 45, 15 — 45, 16 — 46 мм) 17, и 18 — через 7 мин. после 16 (средняя величина подъема: 17 — 49, 18 — 48 мм). *Б* — опыт № 1, испытуемый Г.; истощение эффекта при повторном включении работы левой руки; интервалы между этими раздражениями — от 15 до 30 сек. (средняя высота подъема: 25 — 39 мм; 26 — 35, 27 — 32, 28 — 24 мм); *В* — опыт № 12, испытуемый Д.; различие в эффекте при 12 подъемах груза подряд левой рукой (30) и 2 раза по 6 подъемов с интервалом 12 сек. (28—29). Читать справа налево.

5) Повторное включение работы левой руки через совсем короткие интервалы времени (13—15 сек.) на определенном этапе опыта приводит

к заметному нарастанию получаемого эффекта. Так, например, в ряде случаев работа левой руки 18 раз подряд не вызывает заметного эффекта на эргограмме, тогда как работа 6+6+6 раз (с двумя интервалами по 12—15 сек.) приводит к значительно более выраженному эффекту. Аналогичная картина получается при сопоставлении результатов от работы левой руки 12 раз и 6+6 раз (рис. 2, В). В начальной части опыта обычно не удается обнаружить такой разницы.

Мы рассматриваем приведенные факты как отражение изменений функционального состояния центрального конца двигательного анализатора при разных условиях опыта. С достаточным основанием из них можно сделать вывод, что развивающиеся при работе изменения функционального состояния центрального конца двигательного анализатора не однородны по своей природе, поскольку по ходу работы меняется ответ на периодически поступающие с левой руки одинаковые по силе и количеству импульсы.

Так, данные параграфа 2 свидетельствуют о том, что в начальном периоде работы состояния двигательного анализатора более устойчиво по отношению к поступающим импульсам с левой руки. В дальнейшем ходе работы это состояние становится более подвижным и легче меняется под влиянием тех же импульсов с левой руки. Ко второй половине работы вызвать эти изменения становится труднее (параграф 3). Данные параграфа 5 очень напоминают то, что известно из физиологии других возбудимых тканей: дача повторных раздражений, разделенных малым интервалом, способствует повышению возбудимости и усилению получаемого эффекта. Пока трудно сказать, в какой мере эти изменения можно расценить как выражение смены возбуждения и торможения или разной степени развития торможения, снижения возбудимости и т. д.

Сопоставление величины эффекта повышения эргограммы при включении разной нагрузки на левую руку дает основание для суждения об изменениях по ходу работы работоспособности центрального конца двигательного анализатора.

Полученные при таком сопоставлении данные позволяют установить следующие особенности динамики эффекта.

В том периоде опытов, когда вслед за отсутствием эффекта от работы левой руки он начинает обнаруживаться, наблюдаются, хотя и не во всех случаях, отношения, соответствующие «закону силы», т. е. по мере нарастания силы проприоцептивного раздражения с левой руки, соответственно увеличению нагрузки на нее, растет и величина эффекта (рис. 3, А). Эту фазу, однако, удастся уловить не во всех опытах. Возможно, что это является следствием сложности взаимодействия импульсов с проприорецепторов правой и левой руки, их иррадиации и индукции.

Вслед за этим наступает период, когда в ответ на разную величину нагрузки на левую руку отмечается одинаковый эффект, что может быть расценено как выражение уравнительной фазы (рис. 3, В) или даже парадоксальной фазы, когда меньшая нагрузка (1 кг) дает более выраженный эффект, чем более значительная нагрузка (4 кг) (рис. 3, В). Как правило, при даче нагрузки на левую руку в 4 кг эффект на кривой, если и выражен, то уже в начальной части опыта он ниже, чем при нагрузке в 2 и в 3 кг.

Возникновение уравнительной и парадоксальной фаз свидетельствует, по И. П. Павлову и Н. Е. Введенскому, о развитии торможения. Судя по тому, что практически во всех опытах у нас имело место возникновение этих фаз, можно полагать, что развитие торможения имеет место в ходе работы на эргографе и лежит в основе снижения работоспособности при этом. Моментом, благоприятствующим развитию торможения в данном случае, является длительное в ритме 30 раз в 1 мин. поступление

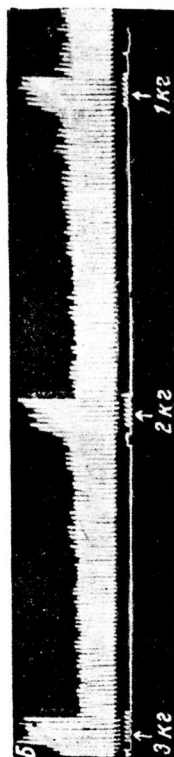


Рис. 3. Изменение эргограммы правой руки при разной нагрузке (указано стрелками) левой руки. Читать справа налево.

в центр повторных афферентных импульсов с проприорецепторов правой руки.

Снижение величины эффекта при нарастании силы раздражения указывает, по И. П. Павлову, о достижении предела работоспособности коры и о развитии запредельного торможения. Что такое понимание наблюдающейся в наших опытах картины имеет основание, подтверждается и тем фактом, что нередко случаи, когда включение работы левой руки не только не дает повышения эргограммы, но даже вызывает ее снижение. Но в таком случае прекращение работы левой руки приводит к выраженному повышению эргограммы. Такую картину можно было бы понять как проявление последовательной положительной индукции после прекращения торможения. В ряде опытов можно отметить получение сниженного эффекта и от 3 кг при сохранении нормальных отношений, соответствующих «закону силы» при грузе в 1 и 2 кг.

Иногда в опытах отмечается повторное чередование уравнивающей и парадоксальной фазы, что могло бы быть расценено как показатель волнообразного характера развития изменений функционального состояния корковых центров в ходе работы, когда они становятся то более резко, то более слабо выраженными. Наличие картины такой волнообразности И. П. Павлов рассматривает как весьма характерную для корковых центров особенность, отражающую борьбу между возбуждением и торможением.

С целью выяснения того, какова роль каждой руки (непрерывно работающей или периодически включаемой) в развитии тех изменений в состоянии центрального конца двигательного анализатора, которое лежит в основе возможности получения сеченовского эффекта, были предприняты следующие опыты, проведенные С. И. Крапивенцевой (всего 35 опытов на 2 испытуемых). В них работа правой руки на эргографе включалась на 4 мин., чтобы получить контрольную кривую, характеризующую исходное состояние ее работоспособности. Затем делался перерыв в работе на 20 мин., за время которого полностью восстанавливался исходный уровень работы правой руки. В других опытах в этот двадцатиминутный перерыв включалась работа левой руки либо на протяжении всего перерыва, либо в течение последних 5 или 10 мин. его, после чего сразу снова включалась работа правой руки. Высота эргограммы сравнивалась с высотой начальной контрольной эргограммы. При этом установлено, что разницы в объеме работы, выполняемой правой рукой, по сравнению с исходным объемом работы практически нет.

Таким образом, из этих опытов можно с достаточным основанием сделать вывод, что те изменения, которые вносятся в состояние коркового конца двигательного анализатора работой одной руки (в нашем опыте — левой), не сказываются на уровне работы другой руки (правой), если эта последняя непосредственно перед тем не работала и не вносила тем самым изменений в состояние коркового центра: при отсутствии таких изменений даже длительный поток проприоцептивных импульсов с левой руки не в состоянии обусловить изменение кривой работы правой. Вместе с тем из этих данных следует и вывод, что, несмотря на тесную функциональную связь между симметричными пунктами коры, представляющими правую и левую руку, в составе этого единого коркового центра следует различать участки, соответственно более непосредственно связанные с каждой из рук.

Изменения в корковом участке, представляющем правую руку во время ее работы, очевидно, делают его более отзывчивым, привлекающим проприоцептивные импульсы, поступающие с левой руки.

Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что ход эргограммы правой руки не меняется при этом не только в ее начальной части, но и

в последующей сниженной части ее, т. е. что работа левой руки не предотвращает последующих изменений в функциональном состоянии коркового представительства правой руки. Между тем, мы можем указать на данные С. И. Крапивенцевой (1951), когда влияние предшествующей работы левой руки, при значительно более слабой нагрузке на нее, с особой силой проявлялось на эргограмме правой руки не сразу с самого начала, а лишь к концу второй минуты ее работы: на фоне предшествующей работы левой руки работа правой проходила на заметно более высоком уровне, не обнаруживая обычного в контрольных опытах выраженного снижения кривой. Этим подтверждается прежний вывод, что изменения в состоянии центрального конца анализатора в части его, связанной в нашем опыте с правой рукой, возникают лишь в ходе ее работы, и именно они необходимы для того, чтобы проявилась чувствительность коркового центра анализатора к импульсам с другой руки. С разной степенью развития этих изменений связаны и разные фазы в получении сеченовского эффекта — сначала отсутствие его, а затем нарастание.

Чтобы выявить это, в серии исследований, охватывающих более 100 опытов на 6 лицах, была использована другая постановка опыта, при которой непрерывной длительной работой одной руки (правой) вызывалось нарастающее изменение функционального состояния в ее участке коркового конца анализатора, а другая рука (левая) включалась периодически на очень короткие отрезки времени (6 подъемов груза в течение 12 сек.), чтобы вызвать по возможности небольшие функциональные изменения в состоянии связанного с нею участка коркового центра. Работа левой руки включалась повторно через разные отрезки времени с целью выявить момент первого появления сеченовского эффекта. Перерывы между моментами включения работы левой руки были равны 3—5 мин. При этом было обнаружено, что у разных лиц, находившихся под наблюдением, необходимо было продолжить выполнение работы правой рукой в течение разной длительности времени, чтобы включаемая работа левой руки могла вызвать эффект повышения высоты эргограммы. Так, например, у Ф. уже через 2—3 мин. после начала работы можно было получить, хотя и слабый, сеченовский эффект; у К. он появлялся через 10—20 мин., а у Д. в некоторых опытах этот период «ареактивности» затягивался до 1½ часов и больше. Следовательно, у разных лиц состояние центрального конца двигательного анализатора было различно.

Выше уже было отмечено, что сеченовский эффект в наших опытах возникал только при известном снижении эргограммы. Возник поэтому вопрос: в какой мере изменение высоты эргограммы в течение данного опыта отражает изменение функционального состояния центрального конца анализатора и действительно ли снижение эргограммы является показателем развития утомления? С целью разрешения этого вопроса представляется важным сопоставить в пределах каждого опыта интенсивность реакции на работу левой руки с высотой эргографической кривой, на фоне которой получена эта реакция. Оказывается, что действительно для получения сеченовского эффекта необходимо снижение начальной высоты эргограммы. Однако по мере дальнейшего продолжения работы правой руки не наблюдалось соответствия между высотой эргограммы и характером ответной реакции на включение второй руки. Так во многих опытах можно было отметить, что при повторном включении работы левой руки на фоне одинаковой высоты эргограммы правой в одних случаях не получается сеченовского эффекта, а в других он выражен и притом в разной степени. Мало того, имели место случаи, когда на фоне высоты кривой в 30—32 мм эффекта не получалось, а позднее, хотя высота кривой повышалась до 35—37 мм, на этом фоне получался сеченовский эффект.

Таким образом, высота эргографической кривой не может быть принята как достаточный критерий для характеристики функциональных изменений нервных центров. Для оценки этих последних не так важна высота кривой, как особенности реакции центрального конца анализатора на дозированную работу другой руки. Этот прием полнее и разнообразнее вскрывает особенности изменения функционального состояния двигательного анализатора.

Изменение характера ответа на дозированное раздражение центра и возникновение фазовых состояний позволяет полагать, что в основе снижения работоспособности лежит развитие торможения.

ЛИТЕРАТУРА

- В е р е щ а г и н Н. К., Теор. и практ. физич. культуры, 26, в. 9, 599, 1953.
К р а п и в е н ц е в а С. И., Бюлл. exper. биол. и мед., 32, № 8, 105, 1951.
К р е с т о в н и к о в А. Н. Очерки по физиологии физических упражнений. М., 1951.
М а р ш а к М. Е., Физкульт и социалистич. строит., № 10—11, 52, 1932.
Н а р и к а ш в и л и С. П., Теор. и практ. физич. культуры, 26, в. 7, 721, 1953.
Н а р и к а ш в и л и С. П. и Ш. А. Ч а х н а ш в и л и, Теор. и практ. физич. культуры, в. 7, 317, 1947.
П о п о в Г. В., Уч. зап. ЛГУ, № 23, в. 6, 105, 1938.
С е ч е н о в И. М. К вопросу о влиянии раздражения чувствующих нервов на мышечную деятельность человека. Собр. соч., I, 1907.
Ч а х н а ш в и л и Ш. А., Теор. и практ. физич. культуры, в. 2, 100, 1950.
-

ИЗМЕНЕНИЕ МАКСИМАЛЬНОЙ ЧАСТОТЫ ДВИЖЕНИЙ ПАЛЬЦА ПОД ВЛИЯНИЕМ ДВИЖЕНИЙ СИММЕТРИЧНОЙ КОНЕЧНОСТИ

А. В. Коробков

Ленинград

Поступило 29 IX 1953

Изменение работоспособности под влиянием раздражения двигательного анализатора отмечалось многими авторами. Этот факт отмечен еще в 1891 г. Бугославским, который изучал изменение работоспособности одних мышц под влиянием движений других групп мышц.

Сеченов (1905) установил, что если при работе одной рукой возникает чувство усталости, то при включении в движение другой руки это ощущение исчезает. Подобный же эффект «активного отдыха» был им получен при всяком сильном движении тела, а также при тетаническом раздражении чувствующего нерва.

Эффект активного отдыха вслед за Сеченовым наблюдали Маршак (1932), Сарычев (1937), Попов (1938), Нарикашвили и Чахнашвили (1947), Чахнашвили (1950), Крестовников (1951), Розенблат (1949, 1951) и многие другие.

В активном отдыхе существенное значение принадлежит проприоцептивным импульсам. На их роль в стимуляции физиологических процессов в мышцах специальное внимание обращал Квасов (1933).

Потоку афферентных импульсов при формировании рефлекторных реакций придавал огромное значение И. П. Павлов. Им установлена ведущая роль корковой части анализатора в характере ответной реакции на то или иное воздействие. Указания И. П. Павлова (1932) являются той основой, которая позволяет правильно понять физиологические процессы, обеспечивающие изменение работоспособности под влиянием потока афферентных импульсов.

Большое значение для понимания роли чувствительных нервов в деятельности центральной нервной системы имеют работы Н. Е. Введенского. Он связал явления, возникающие в центрах при раздражении чувствительного нерва как с характером, частотой и силой раздражителей, так и с функциональным состоянием нервных центров.

На основании рассмотренного литературного материала можно сделать выводы, что изменение функционального состояния и работоспособности нервно-мышечного аппарата под влиянием проприоцептивных и других импульсов безусловно имеет место. Размеры этих изменений связаны как с силой и характером раздражителя, так и с функциональным состоянием центральной нервной системы и работающего нервно-мышечного аппарата.

Мы изучали изменение работоспособности разгибателя среднего пальца при выполнении максимально частых движений под влиянием движений симметричной конечности в начале, середине и конце упражнения.

МЕТОДИКА

В опытах приняло участие 9 испытуемых. 3 человека (С., К., Е.), предварительно тренировавшиеся с разными грузами, в течение двух дней проделали 10 упражнений. Эти лица 5 раз в день работали правым пальцем без нагрузки в максимальном темпе до полного утомления и отказа от продолжения опыта. Продолжительность перерыва между опытами равнялась 1 часу.

Во время работы правого пальца в работу включался левый палец. Движения при этом совпадали по фазе.

Включение симметричного пальца проводилось через разные интервалы (от 10 до 80 сек.) после начала работы, которая продолжалась до полного утомления.

Шесть человек испытуемых (ГИС, П., Л. А., В., С—в.) приняли участие в другого рода опытах, продолжавшихся для каждого из них 2 дня.

Каждый из них 5 раз в день с перерывом на 1 час работал до полного утомления с максимальной частотой движений правым пальцем как без отягощения, так и с различными грузами. Отягощение в каждом отдельном опыте было особое и достигало 10—80% от максимальной силы упражняемой группы мышц.

В первый день работа совершалась без нагрузки и с отягощением в 10, 20, 30, 40% от максимальной силы. Симметричная конечность включалась в работу без отягощения. Движения ею совершались в том же ритме, но в одних опытах они совпадали по фазе, — когда поднимался один палец, то в этот момент опускался симметричный, а в других — нет. Команда о начале движения симметричной конечностью подавалась в момент уже имеющегося у испытуемого утомления.

Были проведены наблюдения за изменением частоты движения одной из конечностей после прекращения работы ей симметричной.

При работе средним пальцем кисть руки укреплялась в подставке специального прибора за безымянный и указательный пальцы и предплечье. Движения пальцем совершались в направлении вверх-вниз с постоянной амплитудой, которая обеспечивалась ограничительной планкой. Груз помещался под прибором. Частота движений записывалась на барабане кимографа с помощью электрических отметчиков. Время отмечалось каждые 5 сек.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

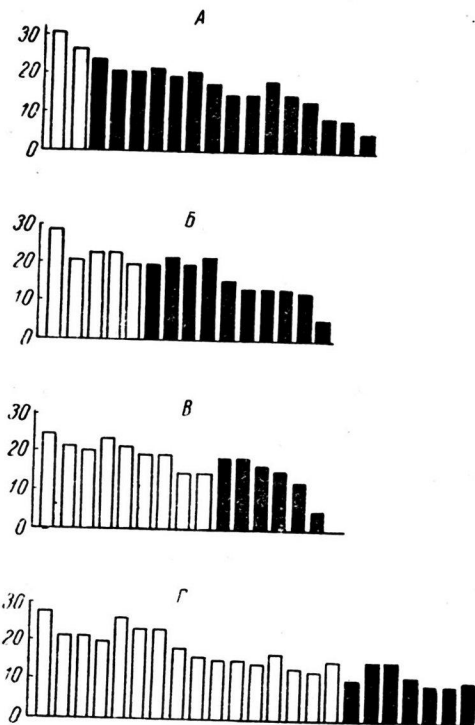
Рассмотрение результатов опытов, в которых упражнения совершались без груза, а симметричный работающему палец включался в работу через различное время от начала упражнения, показало следующее (см. рисунок).

В том случае, когда испытуемый включает в работу симметричный работающему палец через 10 сек. после начала упражнения, т. е. когда нет еще значительно утомления, то от подобного рода дополнительных движений наблюдается отрицательный эффект — частота мышечных сокращений работающей конечности уменьшается.

Изменение частоты движений под влиянием включения в работу симметричного пальца через более длительный срок после начала работы может быть, но может и отсутствовать. Это зависит от тренировки испытуемого.

Испытуемая С., ранее тренировавшаяся в подобного рода движениях в течение 4½ мес. с грузом с 20% от максимальной силы, после 20 сек. работы не утомлялась, поэтому при включении симметричного пальца положительного эффекта не наблюдалось.

Положительный эффект от включения в работу симметричного работающему пальца, приводящий к увеличению частоты движений правым пальцем, наблюдается при средних степенях



Испытуемая С. Изменение частоты движений без отягощения после включения в работу симметричной группы мышц. Каждый столбик отражает частоту (количество) движений за 5 сек. работы.

Черные столбики — частота движений после включения в работу симметричной конечности: А — через 10 сек. после начала работы, В — через 25 сек., В — через 45 сек., Г — через 80 сек.

утомления. Для испытуемой С. этот результат получался при включении в работу левого пальца через 25—70 сек. после начала работы.

Несколько иначе реагировали на включение в работу симметричного пальца испытуемые К. и Е. Они давали положительный эффект от подобных движений только через 20—25 сек. после начала работы. В результате предварительной тренировки с относительно большими грузами эти испытуемые уменьшили свою выносливость в работе без отягощения. Как нами было установлено раньше (Коробков и др.), процесс утомления при работе без груза у лиц, проводивших подобную тренировку, развивается быстрее.

При значительной степени утомления, что для С. наблюдается через 80 сек. (см. рисунок), а для К. через 30 сек. после начала работы, улучшения работоспособности от включения в работу пальца, симметричного работающему, не получено.

Следует отметить, что раннее включение в работу симметричной руки приводит к уменьшению продолжительности работы, к уменьшению общего числа выполняемых с максимальной частотой движений.

Рассмотрим результаты опытов, где изучалось влияние движений левым пальцем при одновременном и разновременном разгибании его на показатели работающего с различным отягощением правого пальца.

Отмечено, что в подавляющем числе случаев при работе с большими грузами никакого положительного эффекта от работы симметричным пальцем не было.

Несколько иная картина наблюдалась при работе правым пальцем без нагрузки. В этом случае дополнительное включение в работу симметричного пальца как при одновременных разгибаниях, так и при разновременных может увеличить частоту движений работающим пальцем. В заключение исследования мы получили, что в тех опытах, когда движения начинались обеими конечностями одновременно, прекращение работы одной из них в ряде случаев положительно влияло на частоту движений другой.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, результаты исследований показали, что в том случае, когда испытуемые, работая с малыми грузами, только начали упражнение или были сильно утомлены, движения симметричным пальцем не оказывали положительного влияния на максимальную частоту движения. Нет положительного влияния и при работе с большими грузами. Положительное влияние движения пальцем, симметричным работающему, наблюдается при небольшой степени утомления и предварительной тренировке в подобного рода упражнениях и, следовательно, при достигнутой автоматизации движений.

Наши опыты отличаются от исследований, посвященных проблеме «активного отдыха», так как дополнительные движения совершаются испытуемым не в период покоя, а во время работы.

Как объяснить полученные результаты? Можно предположить, что движения симметричным по отношению к работающему пальцем, а также выключение его из работы вызывают поток афферентных импульсов, которые оказывают влияние на перестройку мозаики тормозных и возбужденных пунктов в коре больших полушарий. Эта перестройка вызывает за счет пространственных индукционных отношений изменение интенсивности процесса возбуждения в работающих нервных центрах, что, видимо, приводит к усилению ритмической активности нервных центров, а это при средних величинах утомления может оказать влияние на увели-

чение частоты движений. Не исключено также положительное влияние и безусловнорефлекторных связей.

В случае значительного утомления и предельного напряжения при работе с большими грузами подобного рода влияния не стимулируют работающие нервные центры. При этом может развиваться явление охранительного торможения. Возможно, что в этом случае существенное влияние оказывает нарушение баланса возбуждательного и тормозного процессов в работающих нервных центрах.

Отсутствие положительного эффекта от движений симметричной группы мышц во время работы с большим грузом связано, повидимому, с тем, что сама работа вызывает (у нетренированных лиц), значительную и неkoordinированную мобилизацию функциональных возможностей работающего нервно-мышечного аппарата. А так как это связано, повидимому, с весьма интенсивными процессами в нервных центрах, то наши дополнительные раздражения не могут ничего изменить в динамике физиологических процессов.

Предварительная тренировка и достигнутая автоматизация движений, в основе чего лежат упрочившиеся временные связи, создают условия для более активной положительной реакции работающих нервных центров на поток афферентных импульсов, возникающих при работе симметричной группы мышц. Это связано, вероятно, с большой возможностью к суммации раздражений со стороны специально тренированных нервных центров.

В спорте, при выполнении циклических упражнений широко применяется работа одними группами мышц для усиления деятельности других. Конькобежец, бегун и другие спортсмены для усиления темпа передвижения включают в активную работу движения рук, но это оказывает влияние на увеличение скорости бега только в состоянии средних величин утомления. Можно предположить, что преждевременное активное движение руками приводит к преждевременному расходованию сил, а позднее не оказывает никакого влияния. Следует думать, что одним из средств повышения работоспособности в спорте, а также в труде, будет использование обоснованной практики изменения характера движений в процессе выполнения физического упражнения.

ВЫВОДЫ

1. Движение пальцем, симметричным работающему, может оказывать положительное влияние на частоту движений при средних величинах утомления.

2. Движение пальцем, симметричным работающему, может оказывать отрицательное влияние на частоту движений в начале и конце упражнения. При работе с большими грузами движения симметричным пальцем не оказывают положительного влияния.

3. Предварительная тренировка увеличивает положительный эффект от движений симметричным пальцем.

4. Увеличение или уменьшение частоты движений при присоединении работы симметричного пальца, повидимому, связано с изменением функционального состояния работающих корковых нервных центров под влиянием потока афферентных импульсов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бугославский В. О. Кривая мышечной усталости у человека под влиянием разных условий. СПб., 1891.
Введенский Н. Е., Собр. соч., 4 (2 полутом), 1938.

- К в а с о в Д. Г., Тр. Ленинградск. общ. естествоиспыт., 12, в. 1—2, 1933.
- К р е с т о в н и к о в А. Н. Очерки по физиологии физических упражнений. М., 212, 1951.
- М а р ш а к М. Е., Физкультура и социалистическое строительство, № 10—11, 52, 1932.
- Н а р и к а ш в и л и С. П. и И. А. Ч а х н а ш в и л и, Теория и практика физической культуры, № 7, 317, 1947.
- П а в л о в И. П. (1932), Полн. собр. соч., 3, кн. II, 219, 240, 294, 1951.
- П о п о в Г. В., Учен. зап. Ленинградск. Гос. ун-ва, сер. биол., 23, № 5, 195, 1938.
- Р о з е н б л а т Б. В., Теория и практика физической культуры, № 10, 733, 1949; Бюлл. экпер. биол. и мед., 32, № 11, 339, 1951.
- С а р ы ч е в С. П. К физиологической характеристике максимально быстрых движений. Л., 1937.
- С е ч е н о в И. М. (1905), Избр. труды, М., 152, 1935.
- Ч а х н а ш в и л и И. А., Теория и практика физической культуры, № 2, 100, 1950.
-

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О СОСТОЯНИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У ФЕХТОВАЛЬЩИКОВ

А. Н. Крестовников и Т. А. Третилова

Поступило 1 IX 1953

Фехтование как один из видов спорта создает хорошие условия для совершенствования у спортсменов ценных качеств: настойчивости, воли к победе, быстроты ориентировки, ловкости и скорости движений.

Развитие этих качеств в процессе тренировки происходит постепенно. Ведущими и решающими в этом процессе являются изменения, наступающие в нервной системе, особенно в ее высшем отделе — коре головного мозга.

Работ, посвященных изучению состояния нервной системы у фехтовальщиков, весьма мало. Имеются исследования хронаксии двуглавой мышцы плеча у лучших фехтовальщиков страны (Коссовская, 1951; Байченко, 1951), проприоцептивной чувствительности лучезапястного, локтевого и плечевого сочленений (Байченко, 1951), быстроты движений верхних и нижних конечностей. Имеются также исследования вегетативного отдела нервной системы (Байченко, 1951), причем высказано мнение о преобладании у фехтовальщиков тонуса парасимпатической иннервации.

Мы имели под наблюдением две группы фехтовальщиков: одна группа — начинающие фехтовальщики в возрасте 14—18 лет, обучающиеся в спортивной школе (25 чел.); вторая группа — разрядники и мастера спорта в возрасте 19—39 лет (19 чел.). Наблюдения велись в течение 2 лет.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для характеристики состояния нервной системы у фехтовальщиков мы пользовались: 1) определением хронаксии двуглавой и трехглавой мышц правого и левого плеча до и после урока фехтования, в разные периоды тренировки; 2) определением скорости двигательной реакции на зрительное, слуховое и тактильное раздражения; 3) изучением деятельности вегетативной нервной системы путем подсчета пульса в покое и применения глазосердечной и ортостатической проб.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Х р о н а к с и я м ы ш ц пл е ч а. Величина хронаксии двуглавой и трехглавой мышц плеча у фехтовальщиков первой группы в начале обучения не отличалась от величины хронаксии для этих мышц, указанной в литературных источниках.

Повторные определения хронаксии двуглавой и трехглавой мышц плеча правой и левой стороны, проведенные спустя 8 мес., показали уменьшение хронаксии правых двуглавой и трехглавой мышц, причем степень уменьшения хронаксии правой трехглавой мышцы была больше, чем степень уменьшения хронаксии правой двуглавой мышцы. В результате этого происходило сглаживание разницы в величине хронаксии правой двуглавой и правой трехглавой мышц. Отношение величин хронаксии

этих мышц становилось равным 1 : 1 (у 7 испытуемых) и 1 : 1.5 (у 18 испытуемых).

Таблица 1

Изменение величины хронаксии правой мышцы в начале и в конце тренировки у начинающих фехтовальщиков

Испытуемые	Хронаксия двуглавой мышцы плеча (в мсек.)		Степень уменьшения хронаксии (в мсек.)
	в начале тренировки	в конце тренировки	
Ч—й	0.164	0.072	0.092
П—в	0.074	0.066	0.008
Г—д	0.142	0.052	0.09
С—в	0.122	0.04	0.082
П—й	0.082	0.048	0.034

У разрядников и мастеров по фехтованию отмечались низкие величины хронаксии двуглавой и трехглавой мышц правого плеча и сближение величин хронаксии этих мышц. Приводим данные для отдельных фехтовальщиков (табл. 2).

Таблица 2

Изменения величины хронаксии мышцы плеча у мастеров разрядников по фехтованию

Испытуемые	Хронаксия двуглавой мышцы (в мсек.)		Хронаксия трехглавой мышцы (в мсек.)	
	правая	левая	правая	левая
Е—о, мастер спорта	0.042	0.12	0.056	0.082
Б—в, » »	0.08	0.16	0.12	0.20
Б—о, » »	0.04	0.04	0.08	0.12
В—й, » »	0.04	0.04	0.20	0.20
Д—в, » »	0.06	0.04	0.20	0.16
У—в, 1-й разряд	0.046	0.042	0.044	0.04
Г—й, 1-й »	0.04	0.048	0.04	0.056
И—зо, 1-й »	0.082	0.096	0.088	0.12
Х—ва, мастер спорта	0.08	0.402	0.382	0.084

Величина хронаксии правой двуглавой мышцы у фехтовальщиков (табл. 2) варьировала от 0.4 до 0.082 мсек., т. е. в области наименьших величин ее, приведенных Ю. М. Уфляндом (1938). Величина хронаксии правой трехглавой мышцы тоже была низкой от 0.044 до 0.20 мсек. У 66.9% разрядников отношение хронаксии двуглавой мышцы к хронаксии трехглавой равнялось 1 : 1 или 1 : 1.5.

Сопоставление величин хронаксии мышц плеча у разрядников с величинами хронаксии тех же мышц у начинающих фехтовальщиков свидетельствует об одинаковом характере изменений этой величины у разрядников. Полученные нами данные совпадают с данными исследований Байченко и Грачевой (1951) и Коссовской и Корякиной (1952) хронаксии мышц антагонистов плеча у высокотренированных спортсменов.

Измерения величины хронаксии мышц плеча производились и после урока фехтования как в начале, так и в конце периода обучения. Иссле-

дования показали, что величина хронаксии мышц плеча изменялась по-разному в начале и в конце этого периода.

В начале обучения после урока фехтования величина хронаксии двуглавой мышцы плеча у 55% начинающих фехтовальщиков увеличивалась и у 10% оставалась без изменений, уменьшение величины хронаксии наблюдалось в 35% случаев. Величина хронаксии левой двуглавой мышцы у этой группы спортсменов чаще всего оставалась без изменения (у 42%), а у 15% фехтовальщиков происходило увеличение хронаксии. Хронаксия правой трехглавой мышцы после урока оказалась уменьшенной у 45% фехтовальщиков, в то время как хронаксия левой трехглавой мышцы у 56.5% увеличивалась.

Повторные измерения хронаксии мышц плеча после урока в конце обучения фехтованию показали несколько иные результаты. Хронаксия правой двуглавой мышцы у 75% фехтовальщиков уменьшилась, хронаксия левой двуглавой мышцы после урока стала изменяться чаще, чем в начале тренировки. Хронаксия правой трехглавой мышцы уменьшилась у 52.5% фехтовальщиков, в то время как хронаксия левой трехглавой мышцы увеличилась у 62.5% всех обследованных (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Изменения хронаксии мышц плеча после урока фехтования в начале и в конце периода обучения у начинающих фехтовальщиков

Характер изменения хронаксии	В начале тренировки				В конце тренировки			
	двуглавая мышца		трехглавая мышца		двуглавая мышца		трехглавая мышца	
	правая	левая	правая	левая	правая	левая	правая	левая
Увеличение . . .	14	4	8	14	3	13	3	17
Уменьшение . . .	8	12	13	11	19	6	18	5
Без изменения .	3	9	4	—	3	6	4	3

Время двигательной реакции. Время двигательной реакции на разного рода раздражения — зрительное, звуковое, тактильное — в процессе обучения молодых фехтовальщиков изменялось. Наибольшим изменениям подвергалось время реакции на зрительное раздражение, которое у большинства фехтовальщиков увеличивалось к концу обучения.

Сравнение времени реакции на зрительное раздражение у молодых фехтовальщиков с временем реакции на то же раздражение у разрядников и мастеров спорта по фехтованию показало большее время реакции у разрядников: у 19 молодых фехтовальщиков время реакции было от 161 до 180 мсек., у 10 разрядников 151—170 мсек. Полученные нами данные свидетельствуют о тренировке скорости реакции в процессе занятий, что совпадает с другими наблюдениями при занятиях другими видами спорта не только в нашей, но и в других лабораториях (Оплавин, 1951, и др.).

Характер изменения времени двигательной реакции после урока фехтования был одинаков: у большинства исследованных наблюдалось увеличение времени реакции, так же как и уменьшение величины двигательной хронаксии мышц правого плеча (табл. 4).

Таблица 4

Хронаксия мышц правого плеча и скорость реакции на тактильное раздражение до и после занятий фехтованием

Испытуемые	Величина хронаксии (в мсек.)						Время реакции (в мсек.)		
	двуглавой мышцы			трехглавой мышцы			до урока	после урока	разница
	до урока	после урока	разница	до урока	после урока	разница			
П—й	0.056	0.038	—0.180	0.200	0.182	—0.018	102	96	— 6
Г—д	0.092	0.060	—0.032	0.148	0.132	—0.016	112	110	— 2
С—в	0.048	0.040	—0.008	0.082	0.04	—0.042	138	130	— 8
К—о	0.122	0.136	+0.014	0.264	0.248	+0.016	183	183	0
Кор—о	0.126	0.142	+0.016	0.246	0.258	+0.012	186	200	+14
К—в	0.082	0.064	—0.018	0.056	0.050	—0.006	120	114	— 6
Ц—в	0.046	0.040	—0.006	0.048	0.042	—0.006	130	124	— 6
Г—й	0.04	0.032	—0.008	0.048	0.038	—0.010	104	101	— 3
У—в	0.046	0.042	—0.004	0.046	0.042	—0.004	138	110	—28

Приведенные в табл. 4 данные показывают, что характер изменения скорости двигательной реакции на тактильное раздражение и хронаксии мышц плеча после урока фехтования был одинаков. Так, у П—го после занятий фехтованием величина хронаксии мышц правого плеча уменьшалась на 0.018 мсек., а скорость реакции увеличилась на 6 мсек. У С—ва после работы величина хронаксии двуглавой мышцы плеча снижалась на 0.008 мсек. и скорость реакции увеличивалась на 8 мсек. У К—о после работы происходило увеличение хронаксии двуглавой и трехглавой мышц плеча на 0.014—0.016 мсек., скорость же реакции не изменялась.

Вегетативная нервная система. У обследованных нами начинающих фехтовальщиков частота пульса в покое колебалась от 65 до 75 ударов в 1 мин., а у разрядников — от 57 до 80 ударов в 1 мин. (табл. 5).

Таблица 5

Возраст фехтовальщиков	Частота пульса (ударов в 1 мин.)				
	57—60	61—65	66—70	71—75	76—80
13 лет	—	—	—	1	—
14 »	—	—	—	2	—
15 »	—	—	—	7	—
16 »	—	—	—	10	—
17 »	—	—	5	—	—
Разрядники	2	5	7	3	2

Как видно из данных табл. 5 у большинства фехтовальщиков частота пульса колебалась от 71 до 75 ударов в 1 мин., что свидетельствует о некотором преобладании тонуса симпатической нервной системы. Верхней границей нормы частоты пульса является (по данным Раздольского, 1937) 70 ударов в 1 мин.

Такая частота пульса наблюдалась у 20 молодых фехтовальщиков, что может быть объяснено возрастными особенностями, но такая же и еще большая частота пульса — до 80 ударов в 1 мин. — наблюдалась у 5 разрядников: Б., мастер спорта — 78 ударов в 1 мин., В., мастер спорта — 72; П., 1-й разряд — 72; К-а, 1-й разряд — 78; Т-а, 1-й разряд — 78.

Только 2 из числа разрядников имели частоту пульса меньше 60, на основании чего можно было в данном случае предположить преобладание у них тонуса парасимпатической нервной системы.

Для выяснения степени возбудимости парасимпатической нервной системы мы применяли глазосердечную пробу (табл. 6). Из данных табл. 6

Таблица 6

Степень замедления пульса		Фехтовальщики	
в абсолютных цифрах	в %	спортсмены школы	разрядники
0—4	До 6.1	4	16
5—8	6.2—12.3	16	2
9—12	12.4—18.5	5	1
Всего		25	19

видно, что у большинства начинающих фехтовальщиков (у 16 из 25) замедление пульса в 1 мин. после надавливания на глазные яблоки не превышало 5—8 ударов, что соответствовало средней возбудимости парасимпатической нервной системы, и лишь у 5 наблюдалась значительная возбудимость: пульс замедлялся на 9—12 ударов в 1 мин. Среди разрядников по фехтованию у 16 (84%) возбудимость парасимпатической нервной системы была слабой, а у 2 средней. Сопоставление глазосердечной пробы у начинающих фехтовальщиков с такой же пробой у разрядников приводит к заключению о неодинаковой степени изменения частоты пульса у тех и у других. У начинающих фехтовальщиков чаще наблюдалась средняя возбудимость парасимпатической нервной системы, в то время как у разрядников она была незначительной.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что тренировка в фехтовании не сопровождается повышением возбудимости парасимпатической нервной системы.

При исследовании ортостатической пробы выявились данные, приведенные в табл. 7, из которых видно, что у 18 начинающих фехтовальщиков ускорение пульса составляло от 18.5 до 27.7% исходной величины, что соответствует значительной возбудимости симпатической нервной системы. Такие же изменения наблюдались у разрядников: у 10 была установлена значительная возбудимость симпатической нервной системы.

При исследовании ортостатической пробы выявились данные, приведенные в табл. 7, из которых видно, что у 18 начинающих фехтовальщиков ускорение пульса составляло от 18.5 до 27.7% исходной величины, что соответствует значительной возбудимости симпатической нервной системы. Такие же изменения наблюдались у разрядников: у 10 была установлена значительная возбудимость симпатической нервной системы.

Таблица 7

Степень ускорения пульса		Фехтовальщики	
в абсолютных цифрах	в %	начинающие	разрядники
0—6	До 9.1	3	6
7—12	9.2—18.4	4	3
13—18	18.5—27.7	18	10
Всего		25	19

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами данные, как то: уменьшение величины хронаксии мышц плеча (двуглавой и трехглавой) под влиянием занятий фехтованием, сближение хронаксии мышц антагонистов, различный характер изменений величины хронаксии под влиянием работы в начале и в конце тренировочного периода, различная скорость двигательной реакции на зрительные, слуховые и тактильные раздражения в разные периоды тренировки свидетельствуют об изменении нервных процессов в коре головного мозга. В процессе тренировки в ц. н. с. устанавливаются новые координацион-

ные отношения между возбуждательным и тормозным процессами (Крестовников, 1951). Выработку новых форм двигательных актов следует представить себе как результат развития новых функциональных связей и взаимодействий между различными частями ц. н. с.

Внутренняя сторона процессов, разыгрывающихся при развитии механизмов координации, как отмечает В. В. Стрельцов, заключается еще в том, что в нервных приборах мышц-антагонистов устанавливаются новые определенные соотношения скоростей возбуждения. «Совершенство моторики как раз во многом и определяется, во-первых, соотношением хронаксии между мышцами-антагонистами и, во-вторых, соподчинением хронаксий нервных элементов, расположенных в нижних этажах нервной системы, по отношению к хронаксии отделов, расположенных в высших этажах центральной нервной системы» (Стрельцов, 1938).

В начале обучения какому-либо новому движению формируются временные связи между центрами отдельных анализаторов в коре больших полушарий и устанавливается согласованная деятельность между ними. Образуется динамический стереотип, объединяющий деятельность различных систем в единое целое. В основе образования двигательного стереотипа лежат механизмы деятельности коры больших полушарий, установленные И. П. Павловым, в частности механизмы временной связи и пластичности мозговой коры, т. е. возможности возникновения безграничного числа новых двигательных актов.

Характер движений новичка, только что приступившего к разучиванию новых для него фехтовальных приемов, в значительной степени отличается от характера движений хорошо тренированного разрядника. Новичек-фехтовальщик не обладает достаточной скоростью движений, он скован. Мышцы плеча напряжены. Большую часть времени он находится в состоянии статики, выжидает действия «противника». Отсюда и удлинение хронаксии правой двуглавой мышцы плеча, свидетельствующее о наличии торможения в соответствующем центре. Укорочение хронаксии правой трехглавой мышцы плеча после работы, очевидно, следует себе представить как выражение индукции с центра двуглавой мышцы этого же плеча.

В процессе тренировки начинающих фехтовальщиков изменяется характер их движений. Движения становятся чище, координированнее. Статические напряжения правой руки сменяются динамической работой, производимой в быстром темпе. В конце тренировки хронаксия мышц правого плеча у большинства фехтовальщиков после работы уменьшается, что, очевидно, следует поставить в связь с состоянием соответствующих нервных центров. Укорочение хронаксии правой трехглавой мышцы после работы свидетельствует о чрезвычайной подвижности нервных процессов и одновременном возбуждении центров мышц-антагонистов. На возможность широкой иррадиации импульсов возбуждения в нервной системе указывали в своих работах Ухтомский (1911), Введенский (1938), Голиков (1952) и другие.

Снижение величины хронаксии двуглавой и трехглавой мышц плеча и сближение хронаксии этих мышц в состоянии покоя свидетельствуют об изменении функционального состояния нервно-мышечного прибора под влиянием тренировки в фехтовании, что стоит в прямой связи с совершенствованием двигательных координаций. Наряду с изменением величины хронаксии мышц плеча у испытуемых повышалась скорость двигательной реакции на зрительные, слуховые и тактильные раздражения. Можно было отметить параллелизм между повышением скорости двигательной реакции, укорочением хронаксии и улучшением спортивных результатов. Чем лучше был спортивный результат (мастера спорта Е—о, К—в и другие), тем больше была скорость двигательной реакции и тем меньше величина хронаксии работающей руки.

Параллельно и во взаимосвязи с указанными выше изменениями в процессе тренировки происходило и повышение функциональных свойств систем внутренних органов через вегетативную нервную систему. Об

этом свидетельствовали данные глазосердечной и ортостатической проб, которыми была установлена нормальная возбудимость симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы. Фехтование относится к работе ациклической, прерываемой паузами; энергетические затраты в процессе работы не очень велики, отсюда и отсутствие повышения тонуса парасимпатической нервной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Байченко И. П., цит. по Крестовникову А. Н. (1951).
Байченко И. П. и Р. П. Грачева, Сб. «Теория и практика физической культуры», 13, № 10, 739, 1951.
Введенский Н. Е. (1899), Полн. собр. соч., 4, 114, 1938.
Голиков Н. В., Физиол. журн. СССР, 38, 205, 1952.
Коссовская Э. Б. и А. Ф. Корякина, Тезисы докладов на пленуме Сессии по проблемам павловского физиологического учения в области физического воспитания, Л., 13, 1952.
Коссовская Э. Б., цит. по: Крестовникову А. Н. (1951).
Крестовников А. Н. Очерки по физиологии физических упражнений. Изд. «Физкультура и спорт», М., 243, 1951.
Оплавин С. М. Влияние занятий спортивными играми на воспитание быстроты реакций. Л., 1951.
Павлов И. П. Полн. собр. соч., 1951.
Раздольский И. Я., «Сборник по врачебному контролю при занятиях по физической культуре» под ред. А. Н. Крестовникова и В. К. Добровольского, Изд. «Физкультура и спорт», М., 1937.
Стрельцов В. В., Сб. «Теория и практика физической культуры», 3, № 10, 1938.
Ухтомский А. А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от пс-бочных центральных влияний. СПб., 164, 1911.
Уфлянд Ю. М. Теория и практика хронасимметрии. Л., 1938.

РЕФЛЕКС РАСТЯЖЕНИЯ ПРИ ОДИНОЧНОМ МЫШЕЧНОМ СОКРАЩЕНИИ

П. Г. Костюк

Институт физиологии животных при Киевском Государственном университете

Поступило 16 VI 1953

Изучение рефлекторных реакций в простейшей, двухнейронной рефлекторной дуге дает материал для выяснения некоторых основных вопросов деятельности центральной нервной системы и, в частности, механизма передачи возбуждения с нейрона на нейрон. Если мы прикладываем раздражение к мышечному нерву, то возникшая от такого раздражения волна возбуждения проходит через спинной мозг по кратчайшему пути (судя по очень короткому скрытому периоду и одновременности разряда двигательных клеток) и может быть затем зарегистрирована в форме тока действия в двигательном корешке. В течение длительного периода после этого (несколько сотен мсек.) прохождение последующих волн по той же рефлекторной дуге обнаруживает довольно значительные изменения: при коротких интервалах после первой волны прохождение второй облегчается, а при больших — почти полностью подавляется. Такого же рода изменения проводимости двухнейронной (односинаптической) рефлекторной дуги наблюдаются и после слабого импульса, который сам по себе не дает разряда в передних корешках, а также после антидромного импульса, который, как известно, лишь входит в двигательные клетки, но не переходит далее через синапсы на чувствительные нейроны (Костюк, 1952, 1953). Эти изменения во много раз длительнее тех изменений возбудимости, которые сопровождают возбуждение в периферических нервных волокнах; и раз они развиваются и после слабого импульса, который не переходит на двигательные волокна, то можно думать, что эти изменения выражают собой развитие локального нервного процесса в центральных образованиях после первого нервного импульса.

И в периферическом нервном волокне при помощи подпорогового раздражения можно вызвать локальный процесс, который проявляется в изменении возбудимости ко второму раздражению: первоначально возбудимость повышается, а затем снижается, после чего следует еще вторая фаза экзальтации (Фудель-Осинова, 1953). Можно предполагать, что локальный процесс возбуждения в центральных образованиях простейшей рефлекторной дуги обладает таким же свойством, как и в периферическом нервном волокне, но только отличается гораздо большей длительностью. Это согласуется с учением об относительной функциональной подвижности различных раздражительных образований (Зведенский, 1892). Несомненно, что выяснение свойств локального процесса возбуждения, возникающего в месте контакта чувствительного нейрона с сомой или дендритом двигательной клетки, имеет существенное значение для понимания механизма межнейронной передачи нервного импульса.

Однако дело осложняется тем, что при искусственном раздражении целого мышечного нерва раздражаются одновременно различные чувствительные волокна, связанные с различными видами рецепторов двигательного аппарата. Импульсы в этих волокнах могут влиять на двигательные нервные клетки различно. Поэтому вполне вероятно, что изменения второй волны в рефлекторной дуге отражают собой не просто

одновременное развитие ряда одинаковых элементарных (возникающих под единичным синапсом) локальных процессов возбуждения, а могут зависеть и от взаимодействия нескольких различных по своему характеру, но одновременно протекающих центральных процессов. Изменения рефлекторной реакции, которые происходят после вхождения антидромного импульса в соматодвигательных нейронов, также нельзя рассматривать, как выражение таких же локальных процессов возбуждения, как те, которые развиваются там под влиянием одиночных ортодромных импульсов, поскольку механизм перехода нервного импульса на тело нервной клетки в одном и другом случае совершенно различен. Поэтому было бы важно изучить в такой простой дуге особенности протекания рефлекса, вызываемого не искусственным раздражением мышечного нерва, а адекватным раздражением, которое создается, например, одиночным мышечным сокращением. Такое раздражение усложняет исследование тем, что оно вызывает в чувствительном нерве не синхронный залп импульсов, а длящийся некоторое время разряд. Но такое раздражение ближе к естественным условиям деятельности рефлекторной дуги; используя его, можно попытаться в более чистом виде изучить те процессы, которые развиваются в центральной части рефлекторной дуги при прохождении через нее нервного импульса.

Результаты такого исследования и изложены в настоящем сообщении.

МЕТОДИКА

Опыты производились на децеребрированных кошках. Одиночное сокращение икроножной мышцы вызывалось посредством раздражения периферического конца перерезанного соответствующего переднего корешка, при этом в одних опытах остальные мышцы конечности денервировались, а в других — нет. В некоторых опытах вместо раздражения корешка применялось прямое раздражение различных участков мышцы или сухожилия при помощи игольчатых электродов (раздражение *A* на рис. 1).

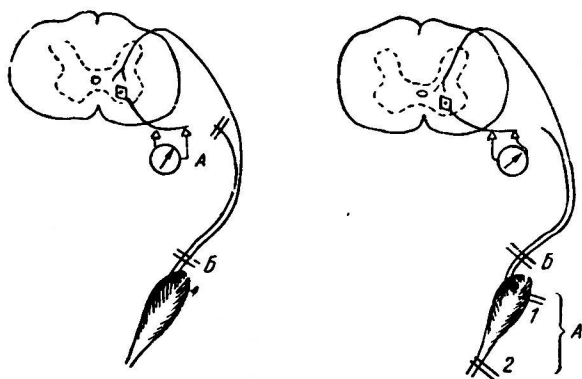


Рис. 1. Схема расположения раздражающих и отводящих электродов.

Рефлекторные реакции регистрировались катодным осциллографом при однократном пробеге луча в виде потенциалов действия центрального отрезка того же переднего корешка. Для исследования изменений проводимости, наступавших в рефлекторной дуге после первого разряда импульсов, через различные интервалы времени после него посылались второй залп, вызываемый раздражением через электроды, приложенные к нерву той же икроножной мышцы (раздражение *B*). Это раздражение вызывало, естественно, кроме лужной нам волны возбуждения в чувствительных волокнах, также волну и в двигательных волокнах. Однако рефлекторный эффект этой последней сказывался лишь через большой промежуток времени после первой, уже после пробега луча через экран осциллографа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Действие импульсов от одиночного сокращения мышцы

Раздражение периферического отрезка седьмого переднего поясничного корешка вызывало (при целых мышечных нервах) сильное сокращение мышц голени, в том числе и икроножной мышцы. Однако рефлекторная

реакция от этого сокращения в центральном отрезке корешка (потенциал действия) обычно была выражена очень слабо и имела вид нескольких небольших колебаний, возникающих со скрытым периодом от 7 до 15 мсек. На некоторых препаратах вообще не удавалось обнаружить такой реакции. Рефлекторные импульсы возникали, вероятно, в результате сокращения мышцы одновременно и далеко не во всех двигательных нейронах, и поэтому потенциалы действия этих импульсов могли в значительной мере шунтироваться соседними невозбужденными волокнами.

Однако несмотря на отсутствие ясно выраженной рефлекторной реакции в переднем корешке, после сокращения мышцы наступали чрезвычайно сильные изменения рефлекса на вторую «пробную» волну возбуждения. Если пробное раздражение *В* наносилось через 4—6 мсек. после раздражения *А*, то реакция от него оказывалась значительно усиленной по сравнению с той, которую *А* давало само по себе. Но уже при интервалах в 9—10 мсек. это увеличение сменялось значительным торможением, которое могло быть полным и длилось 100 и более мсек. Длительность этих изменений говорит бесспорно о том, что причина, их вызывающая, заложена именно в центральных образованиях рефлекторной дуги, а не в раздражаемых периферических волокнах. Исключается и возможность непосредственного влияния петель тока от раздражения переднего корешка на волокна заднего корешка, поскольку влияние раздражения *А* на эффект от пробного раздражения начинало сказываться только при совершенно определенном интервале между раздражениями *А* и *В*, а именно около 4 мсек. При меньших интервалах раздражение *А* не оказывало никакого влияния; если бы петли раздражающего тока действовали прямо на заднекорешковые волокна, то их влияние сказалось бы значительно раньше. Измерение времени проведения импульсов по рефлекторной дуге при этом указывает на другое важное обстоятельство. Прохождение импульсов по двигательным волокнам от корешка до мышцы занимает около 1.5 мсек. Усиление реакции на раздражение *В* происходит, очевидно, в том случае, если афферентные импульсы от раздражения рецепторов при мышечном сокращении проходят под электродами *В* одновременно или раньше приложения через эти электроды раздражения. Поэтому в том случае, когда мы посылали раздражение *В* после *А* через 4 мсек. (при таком интервале впервые получалось усиление рефлекторной реакции на *В*), на весь процесс возбуждения афферентных окончаний сокращением приходилось всего около 2.5 мсек., что явно недостаточно. Возможно, что при сильных мышечных сокращениях чувствительные волокна внутри мышцы могут непосредственно раздражаться током действия мышцы, который возникает, как известно, раньше сокращения. Не исключена и возможность нарушения изолированного проведения между эфферентными и афферентными волокнами в местах перерезки нервных веточек. Лишь затем, очевидно, присоединялся эффект механического раздражения чувствительных окончаний.

На рис. 2 приведены осциллограммы из такого опыта (объяснения под рисунком). Максимальное усиление рефлекса на раздражение *В* наблюдалось при интервале *А—В* в 7.5 мсек. (осц. 5). Ясно видно, что в этом случае имела место не суммация токов действия, а именно облегчение прохождения импульсов по рефлекторной дуге, на что указывает и отчетливое укорочение скрытого периода односинаптической реакции на раздражение *В*. При интервале 11.25 мсек. (осц. 6) рефлекс на раздражение *В* был значительно заторможен, а при интервалах 30—60 мсек. (осц. 8—10) первая, односинаптическая реакция от раздражения *В*, возникающая от прохождения импульсов по кратчайшему пути, исчезла полностью. Осталась лишь многосинаптическая реакция, которая и в других случаях тормозится значительно труднее, чем односинаптическая, а иногда даже

усиливается при этом. В нижней части этого же рисунка изменения односинаптической реакции в данном опыте изображены графически. На этом и последующих графиках по оси абсцисс откладывались интервалы между раздражениями *A* и *B* (в мсек.), по оси ординат изменения рефлекторной

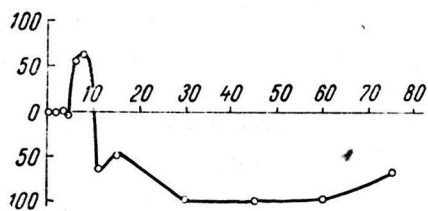
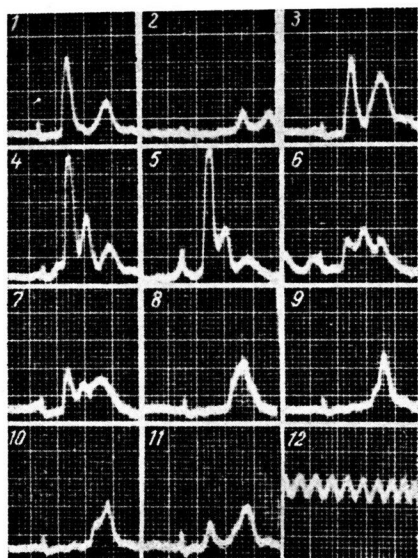


Рис. 2. Изменения рефлекторной реакции от раздражения нерва икроножной мышцы (*B*) под влиянием афферентных импульсов от сокращения той же мышцы, вызванного однократным раздражением переднего корешка (*A*).

Осциллограммы получены при раздражениях: 1 — одно *B*; 2 — одно *A*; 3 — *B* после *A* через 1,5 мсек.; 4 — то же через 6 мсек.; 5 — то же через 7,5 мсек.; 6 — то же через 11,25 мсек.; 7 — то же через 15 мсек.; 8 — то же через 30 мсек.; 9 — то же через 45 мсек.; 10 — то же через 60 мсек.; 11 — то же через 75 мсек.; 12 — камертон 512 Н.

тельно глубокого и длительного торможения второй рефлекторной реакции в этом случае может отчасти быть связанным также с тем, что при раздражении VII переднего поясничного корешка на конечности с сохраненными у всех мышц мышечными нервами сокращалась не только икроножная мышца, но и антагонистические мышцы-сгибатели, двигательные волокна к которым также выходят из спинного мозга через тот же перед-

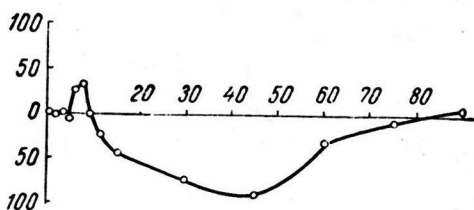
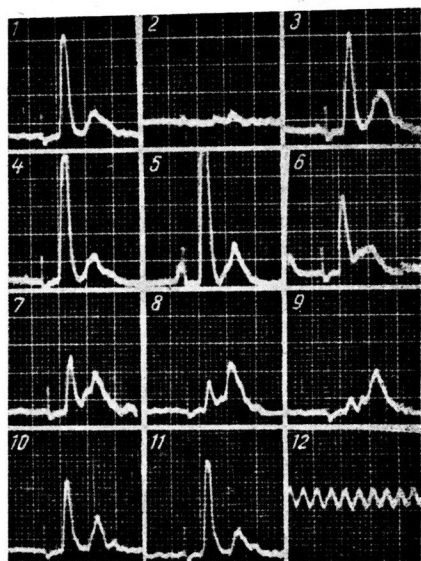


Рис. 3. То же, что на рис. 2, но после перерезки нервов к сгибательным мышцам голени.

Осциллограммы получены при тех же сочетаниях раздражений, что и на предыдущем рисунке.

реакции на раздражение *B* (в %) по сравнению с первоначальной ее величиной (вверх — усиление, вниз — торможение). Кривая на графике носит сложный характер, что, несомненно, связано с вмешательством нескольких механизмов возбуждения афферентных волокон. Наличие исключи-

ний корешок. Аfferентные же импульсы от этих мышц оказывают сильное тормозящее действие на рефлекс растяжения от икроножной мышцы (Костюк, 1953). Действительно, после перерезки нервов к мышцам-сгибателям тормозящее действие от раздражения корешка несколько ослаблялось и становилось менее длительным. На рис. 3 приведены осциллограммы из того же опыта, что и на рис. 2, однако после перерезки нервов к сгибательным мышцам. Ясно видно, что фаза депрессии ослабела; почти полное восстановление рефлекса произошло уже при интервале между раздражениями в 75 мсек. (осц. 11). Однако и в этом случае аfferентные импульсы, возникавшие при сокращении икроножной мышцы, вызванном одиночным раздражением переднего корешка, давали двухфазные изменения реакции двигательных нейронов на последующий залп импульсов, приходящий по двухнейронной рефлекторной дуге: первоначально ее усиливали, а затем сильно и длительно ослабляли (см. график в нижней части рис. 3).

Аfferентные импульсы, вызванные сокращением мышцы при раздражении переднего корешка, имеют весьма сложный характер, не менее сложный, чем при раздражении мышечного нерва, что не позволяет при такой постановке опыта подойти к выяснению вопроса об особенностях элементарных центральных процессов в центральной части дуги. Поэтому во второй серии опытов мы попытались упростить условия путем вызова сокращений локальным раздражением отдельных участков мышцы. Такой способ дает, очевидно, довольно длительный разряд аfferентных импульсов, поскольку аfferентные волокна возбуждаются как непосредственно, так и путем раздражения рецепторов при сокращении; однако мешавшие в предыдущей серии опытов усложняющие обстоятельства при этом устраняются.

Действие импульсов от прямого одиночного раздражения икроножной мышцы

При прямом раздражении икроножной мышцы или ее сухожилия одиночными индукционными ударами в переднем корешке рефлекторно возникали также очень слабые токи действия. Тем не менее после такого раздражения рефлекс на пробное раздражение оказывался измененным, даже если он вызывался спустя 70—100 мсек. после первого раздражения. В зависимости от места раздражения мышцы наблюдались два типа изменений реакции на пробное раздражение.

1. Раздражение верхних и боковых отделов икроножной мышцы. Если в этом случае пробное раздражение *Б* следовало через 1—2 мсек. после раздражения мышцы, вызывавшего ее сокращение, то рефлекторная реакция на это пробное раздражение усиливалась. Это усиление наблюдалось примерно при интервалах до 10 мсек., а затем сменялось торможением реакции на пробное раздражение. Торможение было выражено отчетливо, хотя и не бывало никогда таким глубоким, как описанное в предыдущем разделе; оно длилось 10—20 мсек. и затем в некоторых случаях сменялось вновь слабым усилением рефлекса. Примером могут служить осциллограммы рис. 4. Значительное усиление рефлекторной реакции наблюдалось в этом опыте при интервале *А—Б* от 3 до 15 мсек. (осц. 4—8). При этом потенциал действия рефлекторной реакции на пробное раздражение иногда настолько возрастал, что вершина его уходила из поля зрения. При больших интервалах рефлекс на пробное раздражение отчетливо тормозился (осц. 10—11).

2. Раздражение нижней, сухожильной части мышцы. В этом случае наблюдалась иная картина изменения рефлекса на пробное раздражение. При таком положении раздражающих

электродов *A* импульсы от раздражения *B*, следовавшего через 1—2 мсек. после раздражения *A*, не только не усиливались, но, наоборот, тормозились. По мере увеличения интервала между раздражениями *A* и *B* это торможение углублялось, достигая максимума при интервале в 5—10 мсек., а затем постепенно ослаблялось и сменялось часто усилением рефлектор-

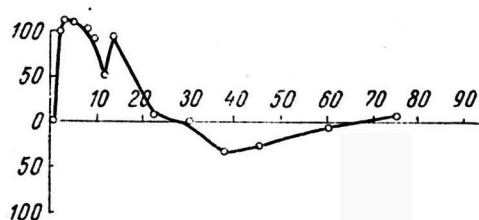
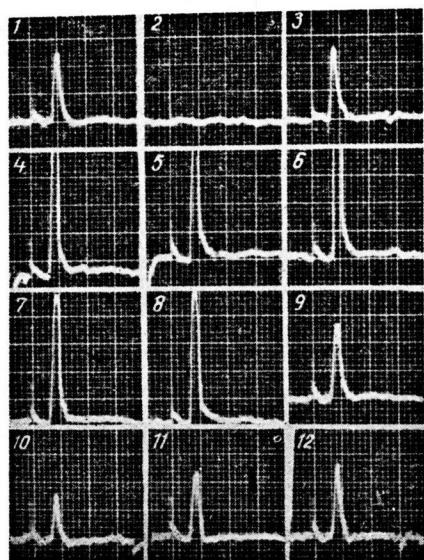


Рис. 4. Изменения рефлекторной реакции на раздражение нерва икроножной мышцы (*B*) под влиянием афферентных импульсов от прямого раздражения проксимальной части той же мышцы (*A*). Осциллограммы получены при раздражениях: 1 — одно *B*; 2 — одно *A*; 3 — *A* и *B* одновременно; 4 — *B* после *A* через 3 мсек.; 5 — то же через 4.5 мсек.; 6 — то же через 7.5 мсек.; 7 — то же через 9 мсек.; 8 — то же через 15 мсек.; 9 — то же через 30 мсек.; 10 — то же через 37.5 мсек.; 11 — то же через 60 мсек.; 12 — то же через 75 мсек.

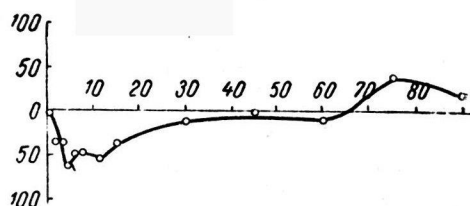
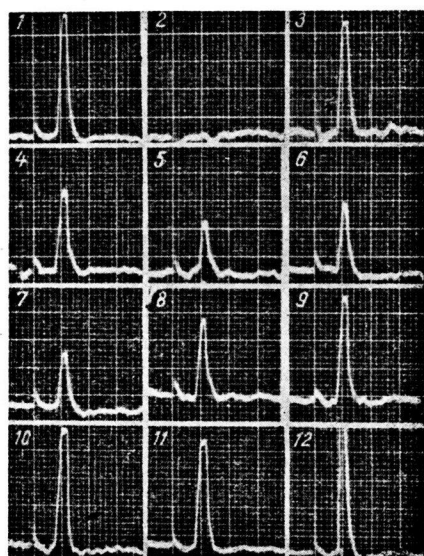


Рис. 5. Изменения рефлекторной реакции на раздражение нерва икроножной мышцы (*B*) под влиянием афферентных импульсов от прямого раздражения дистальной, сухожильной части той же мышцы (*A*).

Осциллограммы получены при раздражениях: 1 — одно *B*; 2 — одно *A*; 3 — *B* и *A* одновременно; 4 — *B* после *A* через 1.5 мсек.; 5 — то же через 4.5 мсек.; 6 — то же через 7.5 мсек.; 7 — то же через 11.25 мсек.; 8 — то же через 15 мсек.; 9 — то же через 30 мсек.; 10 — то же через 45 мсек.; 11 — то же через 60 мсек.; 12 — то же через 90 мсек.

ной реакции от раздражения *B*. Таким образом, кривая изменения рефлекторной реакции на пробную волну возбуждения в зависимости от времени (график на рис. 5) приобретала характер прямо противоположный кривой изменений, описанных в первом случае (график на рис. 4): сначала возникала фаза торможения, а затем усиления. На рис. 5 приведены осциллограммы, иллюстрирующие сказанное. Они получены на том же

животном, что и приведенные на рис. 4, но только раздражение *A* прикладывалось в этом случае не к верхней, а к нижней, сухожильной части икроножной мышцы. При этом раздражение *A* вызывало лишь едва заметное сокращение мышечных волокон, близко прилегающих к раздражаемой части сухожилия. Как видно из осциллограммы, уже при интервале между раздражениями *A* и *B* в 1,5 мсек. (осц. 4) рефлекторная реакция на пробное раздражение отчетливо тормозилась, торможение было отчетливо выражено вплоть до интервала в 15 мсек. (осц. 8). Затем рефлекторная реакция на пробное раздражение восстановилась и даже усилилась (при интервале *A—B* в 90 мсек., осц. 12). Необходимо отметить, что и в первом и во втором случае раздражение *A* имело одинаковую силу.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как видно из приведенных данных, афферентные импульсы, возникающие при локальном раздражении различных участков одной и той же мышцы, вызывают неодинаковые изменения рефлекторной реакции на последующий залп импульсов в двухнейронной рефлекторной дуге. Волны возбуждения в чувствительных волокнах от некоторых рецепторов мышцы, а именно от чувствительных образований сухожильной ее части (такие волны возникают и при почти полном отсутствии сокращения мышечных волокон) оказывают, главным образом тормозящее действие на двигательные клетки дуги рефлекса растяжения этой же мышцы. Возможность торможения рефлекторной реакции мышцы импульсами от самой же мышцы была показана еще Самойловым и Киселевым (1928); в последние годы подобное «автогенное» торможение мышечного сокращения описано рядом исследователей (Квасов, 1952; Бентелев, 1953; Granit, 1950; Hunt, 1952, и др.). Необходимо указать, что оно иногда связывается с особыми свойствами специальных «тормозящих» волокон (Granit, 1950). Однако наши данные указывают, что импульсы от этих рецепторов вовсе не являются чисто тормозящими; первоначальная фаза снижения реакции двигательных нейронов затем сменяется ее увеличением. Поэтому необходимо считать, что механизм действия таких импульсов заключается не в каких-то качественных особенностях «тормозящих» волокон или окончаний, а, вероятно, в своеобразии возникновения и развития при этом процесса возбуждения в двигательных клетках или синапсах спинного мозга.

Наряду с этим, нервные импульсы, возникающие при раздражении верхней или боковой части икроножной мышцы, вызывающие частичное ее сокращение, оказывают сразу усиливающее действие на рефлекторную реакцию мотонейронов спинного мозга, и лишь в дальнейшем фаза усиления сменяется фазой снижения реакции. Через некоторое время проводимость в двухнейронной рефлекторной дуге может вновь подняться выше первоначального уровня.

Из этих данных, очевидно, следует, что мышечный нерв даже от одной и той же мышцы состоит из нервных волокон, импульсы в которых оказывают различное влияние на центральные образования двухнейронной рефлекторной дуги. Поэтому, когда мы раздражаем весь мышечный нерв или тем более соответствующий задний корешок и наблюдаем изменения рефлекторной реакции на второе последующее такое же раздражение, то мы не можем рассматривать эти изменения упрощенно, как выражение особенностей развития элементарного локального процесса возбуждения в мотонейронах или синапсах. Эти изменения являются суммарным проявлением развития в центральных образованиях двухнейронной рефлекторной дуги различных процессов, отличающихся по ряду особенностей друг от друга. Еще более сложной является, очевидно, и причина изменений рефлекторной реакции на пробное раздражение, возникающих

под влиянием афферентных импульсов от сильного сокращения икроножной мышцы, вызванного раздражением переднего корешка. Такое сокращение вызывает сильное растяжение сухожилия (в этих опытах сухожилие не отделялось от места его прикрепления к кости) и, следовательно, сильное раздражение всех рецепторов, собственно мышечных и сухожильных. Импульсы же от этих рецепторов оказывают различное действие на мотонейроны спинного мозга. Кроме того часто присоединяется еще и непосредственное возбуждающее действие афферентных волокон на афферентные — нарушение изолированного проведения нервных импульсов.

Поэтому наиболее точно характер элементарных локальных процессов в центральных образованиях можно изучить при исследовании изменений после одиночного локального раздражения отдельных участков мышцы. Развитие в месте контакта чувствительного нервного окончания с сомой этого элементарного локального процесса возбуждения, вызванного приходом к соме афферентного импульса, характеризуется большой длительностью и двух- или даже трехфазностью своего течения. Однако фаза подавления проведения последующих импульсов, проявляющаяся во второй период развития этого процесса и связанная, может быть, со снижением возбудимости сомы двигательного нейрона, очевидно, значительно слабее и короче, чем это имеет место после прихода афферентного импульса от раздражения всего мышечного нерва. Она по своему течению соответствует изменениям после прихода импульсов только от чувствительных образований чисто мышечной части икроножной мышцы. Можно было бы возразить, что раздражение мышечного нерва вызывает мощный синхронный разряд мотонейронов, чего нет при поступлении афферентных импульсов от мышечного сокращения, и что именно после такого разряда и возникает затем длительное подавление последующих рефлекторных реакций. Однако рефлекторные последствия сильного сокращения мышцы при раздражении переднего корешка такие же, как и при непосредственном раздражении всего мышечного нерва, хотя в первом случае, в отличие от второго, разряд двигательных нейронов носит такой же слабый асинхронный характер, как и при раздражении различных участков мышцы. Поэтому объяснить глубину и длительность последующего торможения после мощного рефлекторного разряда лишь суммацией тормозящих фаз, свойственных каждому элементарному локальному нервному процессу, нельзя. Очевидно, что наряду с развитием локальных процессов такого рода, как при раздражении собственно мышечной части, афферентные импульсы от других рецепторов той же мышцы могут вызвать в центральных образованиях рефлекторной дуги и иного рода изменения, проявляющиеся в первоначальном снижении проводимости последующих импульсов.

ВЫВОДЫ

1. Исследовались изменения рефлекторной реакции передних корешков спинного мозга в ответ на раздражение мышечного нерва икроножной мышцы, наступавшие под влиянием проприоцептивных импульсов от одиночного сокращения той же мышцы или от локального раздражения различных ее участков.

2. Проприоцептивные импульсы от сильного сокращения мышцы, вызванного раздражением периферической части соответствующего переднего корешка, первоначально несколько повышали проводимость двухнейронной рефлекторной дуги к последующему пробному импульсу; в дальнейшем это повышение сменялось очень длительным (до 100 мсек.) и глубоким подавлением проведения последующих волн возбуждения.

3. Проприоцептивные импульсы от раздражения различных участков икроножной мышцы вызвали различный эффект в зависимости от местоположения рецепторов. Импульсы от проксимальной части мышцы также первоначально облегчали прохождение пробного импульса; при больших интервалах между раздражениями вторая рефлекторная реакция тормозилась, но значительно слабее и менее длительно. Импульсы же от дистальной, сухожильной части обычно сразу после прихода в спинной мозг тормозили последующие волны возбуждения; спустя 15—20 мсек. торможение исчезало и затем часто сменялось усилением реакции на пробное раздражение по сравнению с первоначальной ее величиной.

4. В связи с этим нельзя рассматривать изменения рефлекторной реакции на вторую пробную волну возбуждения, наступающие после рефлекторного разряда от раздражения всего мышечного нерва или после сильного мышечного сокращения при раздражении переднего корешка, как выражение развития одинаковых элементарных локальных нервных процессов в центральных образованиях двухнейронной рефлекторной дуги. Эти изменения являются суммарным выражением нескольких процессов, возникающих в центральной части этой рефлекторной дуги, отличающихся друг от друга особенностями своего развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Бентелев А. М., Физиолог. журн. СССР, 39, 192, 1953.
Введенский Н. Е., Arch. de physiol., 4, 50, 1892.
Квасов Д. Г., Вопр. экспер. биол. и мед., 1, 58, 1952.
Костюк П. Г., ДАН СССР, 85, 669, 1952; Тр. Инст. физиол. животных, 6, 131, 1952 (Научн. зап. Киевск. унив., 11, в. 11); Физиолог. журн. СССР, 39, 173, 1953.
Самойлов А., И. Киселев. Pflüg. Arch., 221, 807, 1928.
Фудель-Осипова С. И. Сб. «Вопросы физиологии», 3, 67, 1953.
Granit R., Journ. Neurophysiol., 13, 351, 1950.
Hunt C., Journ. Physiol., 117, 359, 1952.
-

ВЛИЯНИЕ ХЛОРИСТОГО КАЛЬЦИЯ И ХЛОРИСТОГО КАЛИЯ НА ТОНИЧЕСКИЕ СПИННОМОЗГОВЫЕ РЕФЛЕКСЫ ЛЯГУШЕК

С. П. Пышина

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

Поступило 4 VII 1952

Несколько лет назад нами были описаны тонические рефлексы вгибания и вставания у спинномозговых лягушек (Куналов и Пышина, 1951).

Рефлексы эти получают при нанесении на соответствующие области кожи механического, термического, электрического и химического раздражений. Например, при раздражении кожи спины лягушки, особенно в области плечевого пояса, наблюдается тонический рефлекс вгибания, который выражается в подъеме головы и вгибании спины. При раздражении участка кожи в области нижней части туловища получается рефлекс вставания, в этом случае спинальная лягушка приподнимает заднюю часть тела, встает на голенобедренные суставы, а затем на лапки. Каждый рефлекс имеет свой латентный период, рецептивное поле и определенную продолжительность протекания рефлекса (до 30 мин.).

Установив соответствующую физиологическую характеристику вышеуказанных рефлексов, мы поставили перед собой задачу проследить, как изменяются тонические рефлексы в связи с физиологическим состоянием спинного мозга. В качестве агентов, изменяющих состояние спинного мозга, были взяты изотонические растворы хлористого кальция и хлористого калия. Из литературы известно, что KCl понижает возбудимость ц. н. с., удлиняет скрытый период рефлекса, уменьшает тонус мышц задних конечностей лягушки (Петров, 1934), вызывает постепенное падение как силы, так и стойкости рефлекса, пороги раздражения повышаются, а через некоторое время рефлексы исчезают (Калинин, 1938). Противоположное действие на ц. н. с. оказывает $CaCl_2$, он повышает безусловную (Петров, 1934; Калинин, 1938) и условную (Бам, 1939) рефлекторную деятельность.

МЕТОДИКА

Опыты проводились в 1947—1948 гг. на спинномозговых лягушках (*R. temporaria*). Через несколько дней после удаления головного мозга лягушка помещалась на корковую пластинку, и при помощи рычажка, соединенного с верхней челюстью или кожей кончика (в зависимости от исследуемого рефлекса), двигательные рефлексы лягушки регистрировались на кимографе. В качестве раздражителя применялись пары эфира, которые при помощи специального приспособления наносились на соответствующие рецептивные поля тонических рефлексов. Паузы между раздражителями были от 3 до 15 мин. Длительность раздражения равнялась 2—5 сек. Изотонические растворы хлористого кальция (1.84%) и хлористого калия (0.79%) вводились под кожу в область лимфатического мешка лягушки.

В первой серии опытов для определения характера протекания тонических рефлексов и их устойчивости мы в начале опыта несколько раз вызывали тот или другой тонический рефлекс. Однако ввиду того, что нормальное протекание этих рефлексов было нами подробно изучено еще в 1945—1946 гг., мы в данном случае уже не ждали полного окончания рефлекса, а прерывали его нанесением на кожу лягушки 2—3 ка-

пель воды, что делали обычно через одинаковые промежутки времени от начала развития тонической фазы рефлекса. После этого мы осторожно вводили в лимфатический мешок лягушки от 10 до 50 мг CaCl_2 или KCl и наблюдали в течение 2—5 час. за изменением состояния рефлекса. Во второй серии опытов эти же дозы вводились в течение нескольких дней и ежедневно велось наблюдение за состоянием тонических рефлексов. В третьей серии опытов мы вводили последовательно одной и той же лягушке сначала CaCl_2 , а затем KCl , и наоборот.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Изменение тонических рефлексов под влиянием CaCl_2

В первой серии опытов мы изучали влияние CaCl_2 на тонические рефлексы спинного мозга лягушки.

Из представленных на рис. 1 кривых протекания тонического рефлекса вставания видно, что рефлекс вставания можно разделить на две части: начальную — сокращение мышц задних конечностей (так называемый фазический компонент рефлекса, который внешне проявляется в том, что лягушка приподнимает нижнюю часть туловища и встает на задние лапы), и вторую часть рефлекса — удержание данного положения в течение 2—15 мин. (так называемый тонический компонент рефлекса). Нами был испытан CaCl_2 в количестве 10, 30 и 50 мг. Через 8 мин. после введения 10 мг наблюдалось укорочение латентного периода, увеличение амплитуды сокращения и более быстрое окончание рефлекса — уже через 20 мин. рефлекс возвращался к своему исходному уровню. CaCl_2 в дозе 20—30 мг оказывает более сильное влияние на состояние спинного мозга лягушки. Вначале рефлекс протекает только в виде фазической реакции, тонический компонент рефлекса отсутствует, например: лягушка на раздражение рецептивного поля рефлекса вставания приподнимает нижнюю часть туловища, встает на задние лапы, но сразу же опускается. Через 40—50 мин. начинает выявляться ослабленная тоническая реакция, и только через 80—90 мин. после введения CaCl_2 рефлекс возвращается к норме (рис. 1). Следовательно, доза 20—30 мг тормозит тонический, но усиливает начальный (фазический) компонент рефлекса, а через 140—150 мин. рефлекс возвращается к своему первоначальному состоянию.

При введении CaCl_2 в дозе 50 мг вначале наблюдается полное исчезновение тонического рефлекса; спустя 20—30 мин. он появляется, хотя с большим латентным периодом и наличием только фазического компонента. Через 15—20 мин. появляется тонический компонент, но очень слабый, так как лягушка удерживает принятую позу не более 3 мин. Таким образом, из всех наших опытов видно, что введение лягушкам CaCl_2 в количестве от 10 до 50 мг приводит к временному исчезновению тонического рефлекса; спустя некоторое время оба компонента тонического рефлекса (как фазический, так и тонический) возвращаются к норме, причем фазический раньше тонического.

Скорость восстановления рефлекса зависит от дозы кальция: чем меньше доза, тем быстрее восстанавливается рефлекс до исходного состояния. Дозы выше 50 мг приводили к необратимому исчезновению рефлексов и гибели лягушки в тот же день. Если в течение опыта увеличивать содержание CaCl_2 в организме лягушки постепенно, вводя его малыми дозами, то можно ясно видеть медленное развитие угнетения тонического компонента, а затем и исчезновение рефлекса (рис. 2).

Вторая серия опытов была посвящена изучению влияния на появление и развитие тонических рефлексов при ежедневном введении CaCl_2 в организм лягушки, начиная с первого дня после операции. Для этого спинномозговые лягушки, оперированные в один и тот же день, разбивались на 3 группы. Первой группе лягушек вводилось по 1.5 мл физиологического раствора, второй по 10 мг и третьей — по 20 мг CaCl_2 . Введение производи-

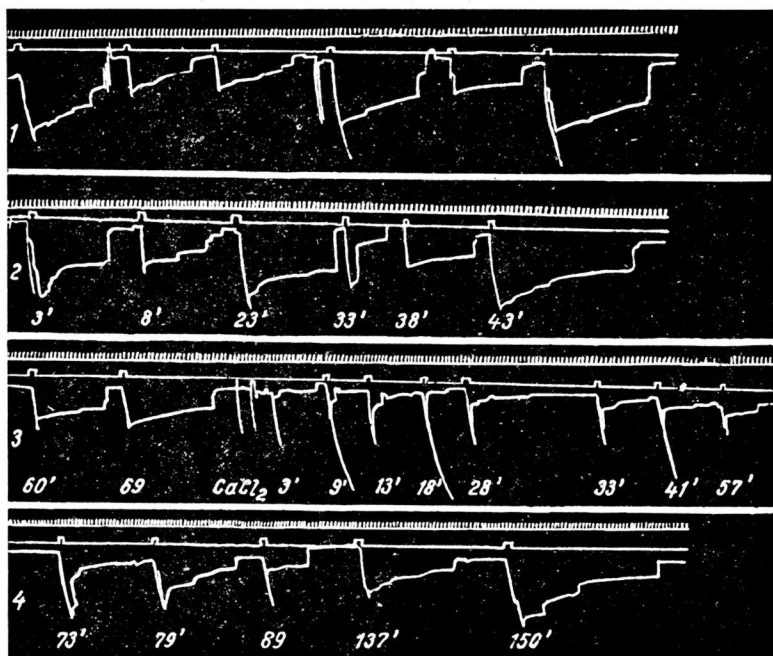


Рис. 1. Влияние CaCl_2 на тонический рефлекс вставания. 1 — контрольные пробы тонического рефлекса; 2 — влияние подкожного введения физиологического раствора на тонические рефлекс; 3 — влияние подкожного введения CaCl_2 (20 мг) на тонический рефлекс; 4 — восстановление тонического рефлекса после введения CaCl_2 ; *сверху вниз*: отметка времени (3 сек.), отметка раздражения, запись тонического рефлекса; цифры — время (в мин.) от момента введения CaCl_2 .

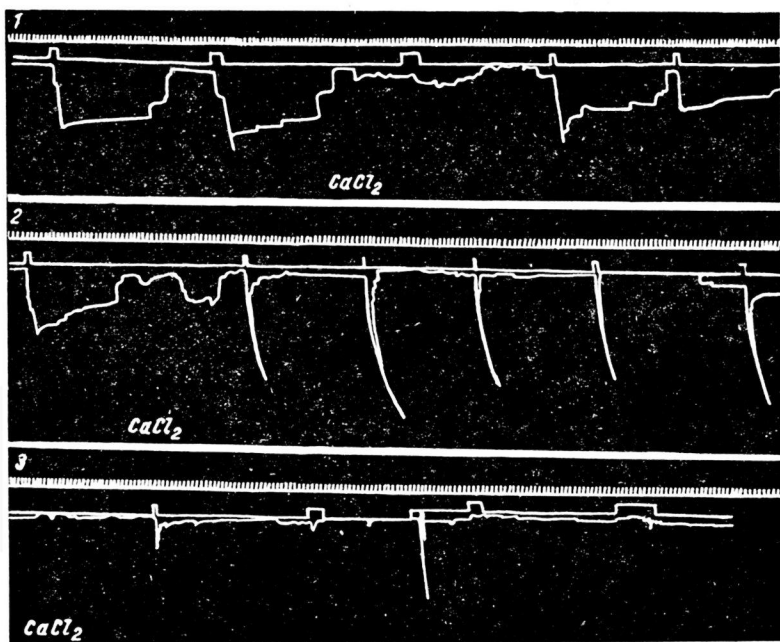


Рис. 2. Влияние CaCl_2 на тонический рефлекс vibration при трехкратном (1—3) введении его в дозах 10, 20 и 10 мг в течение 2-часового опыта. Интервалы между раздражениями 5—8 мин.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

лось ежедневно вечером в одно и то же время. Каждый день утром у лягушек испытывалось состояние рефлексов. Ежедневное введение 10 мг CaCl_2 приводило к уменьшению тонуса рефлекса на второй-третий день после операции. Длительность протекания рефлекса значительно сокращалась. Лягушка становилась более возбудимой. Через 4—5 дней исчезал тонический, а через 5—6 дней и фазический компонент рефлекса. При введении 20—30 мг CaCl_2 тонический компонент исчезал уже на второй-третий день, а фазический компонент — на третьи сутки.

Лягушки, которым вводился физиологический раствор, сохраняли нормальное состояние тонических рефлексов. Тонические рефлексы были у них четко выражены, имели длительность развития тупуса более 10 мин., локальное раздражение рецептивного поля почти всегда вызывало ответную реакцию в виде тонического рефлекса. В то же время лягушки, которым вводился CaCl_2 , на такое раздражение давали защитный потирательный рефлекс.

Таким образом, из проведенных опытов мы видим, что CaCl_2 оказывает влияние на тонические рефлексы: в малых дозах увеличивает амплитуду рефлекса и резко ослабляет длительность тонического компонента рефлекса, а в больших дозах полностью его устраняет.

Влияние KCl на тонические рефлексы спинного мозга лягушки

Нами были испробованы дозы KCl от 3.95 до 11.85 мг, которые также вводились в лимфатический мешок лягушки.

В первой серии опытов при введении 3.95—7.9 мг KCl наблюдались следующие изменения в характере протекания тонических рефлексов. Раздражение рецептивной зоны рефлекса вызывало затягивание тонического компонента до 8 мин., т. е. почти в 4 раза превышало нормальное протекание его; амплитуда рефлекса уменьшалась или оставалась без изменения. Введение большей дозы (11.85 мг) также вызывало удлинение тонической фазы рефлекса (рис. 3); спустя 30—35 мин. рефлексы исчезали, а при нанесении раздражения на рецептивные поля рефлексов последние не обнаруживались. У некоторых лягушек спустя 10—20 час. после введения данной дозы KCl рефлексы восстанавливались. При этом вначале появлялась фазическая реакция, а затем тоническая. Некоторые лягушки после введения 11.85 мг KCl погибали в течение первых суток. Из анализа опытов видно, что введение KCl в умеренных дозах (до 7.8 мг) приводит к удлинению времени тонического рефлекса по сравнению с его нормальным состоянием и к уменьшению возбудимости лягушки. После введения больших доз KCl (11 мг и более) увеличивается продолжительность его действия на спинной мозг лягушки (до 20 час.), при этом большая часть лягушек погибает и только у незначительной их части тонические рефлексы восстанавливаются до нормы.

Во второй серии опытов лягушкам ежедневно вводили по 3.95 мг KCl и проводили наблюдения за характером протекания тонических рефлексов. Получены следующие данные. В первые 2—3 дня у всех лягушек наблюдалось увеличение тонической фазы рефлекса. Раздражение соответствующих областей кожи давало четкие тонические рефлексы, которые сохранялись в течение 8—10 мин., в то время как у контрольных лягушек тонические рефлексы появлялись с меньшим латентным периодом и держались в течение 2—3 мин. Лягушки были мало возбудимы и число их «спонтанных» движений было весьма ограничено. Дальнейшее введение KCl (пятый-шестой день) приводило к полному исчезновению тонических рефлексов и к гибели лягушек через 1—2 дня.

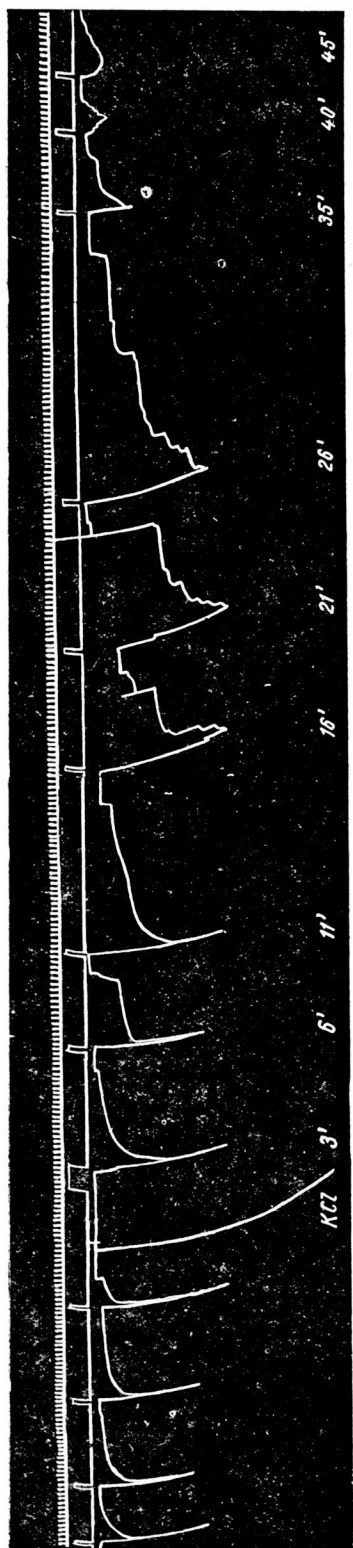


Рис. 3. Влияние KCl на тонический рефлекс вгибания
Обозначения те же, что и на рис. 1.

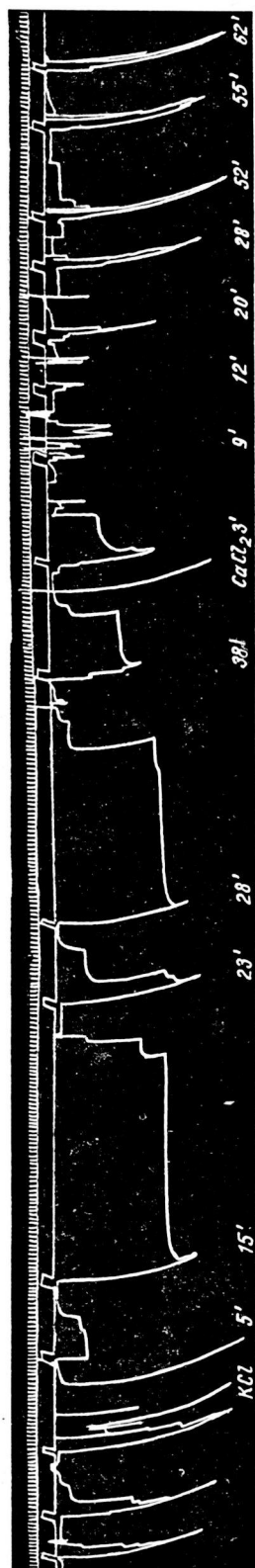


Рис. 4. Влияние CaCl_2 на тонический рефлекс вгибания после введения хлористого кальция,
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Взаимодействие влияний солей кальция и калия на тонические рефлекс

Третья и последняя серия опытов была поставлена с целью изучения влияния CaCl_2 на тонические рефлекс, которые предварительно были подвергнуты действию KCl , и наоборот, — влияния KCl на тонические рефлекс, измененные ранее под действием CaCl_2 . Для этого, получив контрольные пробы тонического рефлекса, мы вначале вводили KCl , а затем после получения четкого эффекта от его введения, вводили 20 мг CaCl_2 и продолжали регистрировать рефлекс (рис. 4).

Из рис. 4 видно, что KCl увеличивает продолжительность тонического сокращения. Расслабление мышц происходит гораздо медленнее по сравнению с нормой. «Спонтанных» движений в интервалах между раздражителями не наблюдается. Противоположное изменение в состоянии спинного мозга вызвали введенные затем соли кальция (20 мг); резко сократилась длительность протекания рефлекса. На раздражение рецептивного поля рефлекс появлялся, но только с начальным, фазическим компонентом, последующий же — тонический компонент рефлекса отсутствовал. Рефлекс заканчивался быстро. Иногда наблюдалось его «спонтанное» возникновение и исчезновение (см. рис. 4). Между отдельными раздражениями наблюдались движения лягушки. Лягушка была более подвижной, чем до введения CaCl_2 .

Следовательно, соли кальция на фоне калиевого эффекта способны оказывать свое специфическое действие. В ряде опытов, проведенных с воздействием KCl на ранее полученный кальциевый эффект обнаружено, что KCl снимает действие CaCl_2 на тонические рефлекс, что видно из увеличения латентного периода, тонического сокращения рефлекса и ослабления «спонтанных» движений (рис. 5).

Таким образом, наблюдается противоположное влияние солей калия и кальция на состояние тонического рефлекса. Особенно это четко видно из рис. 4, где удачный подбор соответствующих концентраций солей ясно показывает, что в случае преобладания солей калия над солями кальция тонические рефлекс становятся более затяжными и имеют больший латентный период, однако если увеличить количество солей кальция, рефлекс, наоборот, теряют тоничность.

ВЫВОДЫ

1. Изотонический раствор кальция, введенный в количестве 10—20 мг, приводит к уменьшению как латентного периода, так и длительности тонического сокращения и к увеличению амплитуды рефлекса. При этом лягушка становится более подвижной.

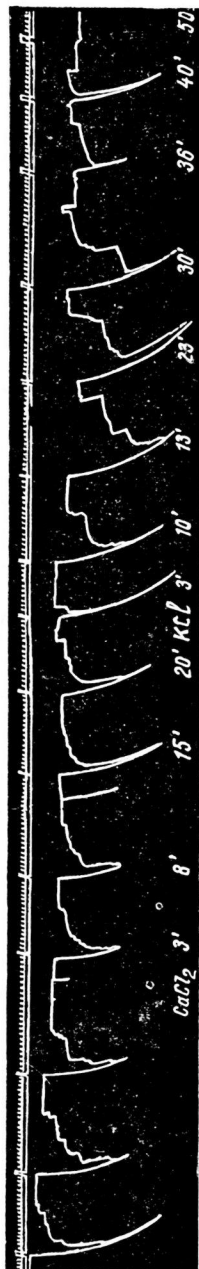


Рис. 5. Влияние KCl на тонический рефлекс вставания после введения хлористого кальция. Обозначения те же, что и на рис. 1.

2. После введения 30—50 мг CaCl_2 наблюдается исчезновение тонического рефлекса на 20—30 мин., после чего рефлекс восстанавливается: вначале появляется фазический компонент, а затем тонический. Скорость восстановления рефлекса находится в обратной зависимости от дозы.

3. При хроническом ежедневном введении лягушкам CaCl_2 в малых дозах (10 мг) на четвертый-пятый день происходит исчезновение тонического компонента рефлекса. При введении больших доз (30—50 мг) тонический компонент исчезает уже на второй-третий день. Следовательно, в малых дозах CaCl_2 увеличивает амплитуду рефлекса и резко уменьшает длительность тонического сокращения, а в больших дозах полностью устраняет его.

4. Изотонический раствор KCl , введенный в количестве 0.95—8.00 мг, приводит к удлинению времени протекания тонического рефлекса. Тоническое сокращение затягивается до нескольких десятков минут. Амплитуда рефлекса иногда увеличивается, иногда уменьшается, иногда же остается без изменения. Лягушки теряют свою обычную подвижность.

5. Введение KCl в количестве 11.85 мг и больше приводит к исчезновению рефлексов и гибели большей части лягушек; лишь у некоторых из них тонические рефлексы восстанавливаются через 1—15 час. Следовательно, KCl затягивает тонический компонент рефлекса, а в больших дозах уничтожает самый рефлекс.

6. Введение CaCl_2 (20 мг) на фоне калиевого эффекта вызывает уничтожение тонического компонента рефлекса и увеличивает амплитуду фазического его компонента. KCl , введенный в дозе 7.9 мг на фоне кальциевого эффекта, увеличивает тоническое сокращение рефлекса и уменьшает его амплитуду, которая увеличилась под влиянием CaCl_2 .

ЛИТЕРАТУРА

- Бам А. А., Физиолог. журн. СССР, 27, 711, 1939.
Калинин И. И., Физиолог. журн. СССР, 24, 727, 1938.
Купалов П. С. и С. П. Пыпина, Физиолог. журн. СССР, 37, 713, 1951.
Петров Ф. П., Физиолог. журн. СССР, 17, 729, 1934.

УЧАСТИЕ СИМПАТИЧЕСКОГО ОТДЕЛА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В КОМПЕНСАТОРНЫХ РЕАКЦИЯХ ОРГАНИЗМА ПРИ АСФИКСИИ, ВОЗНИКАЮЩЕЙ ВО ВРЕМЯ СПАЗМА БРОНХИАЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ

Т. М. Турнаев и Т. Г. Путинцева

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

Поступило 21 X 1953

Как известно, на анемию головного мозга, являющуюся результатом самых разнообразных воздействий, организм отвечает компенсаторными приспособительными реакциями, направленными на устранение кислородного голодания центральной нервной системы. Данному вопросу посвящено большое количество работ (Гельгорн, 1948; И. Р. Петров, 1949 и др.), которые показывают важную роль симпатического отдела нервной системы в осуществлении компенсаторных процессов.

Так, например, установлено, что при анемии головного мозга, вызванной кровопотерей, имеет место рефлекторное возбуждение симпатико-адреналовой системы, в результате чего происходит повышение кровяного давления, учащение работы сердца, сокращение селезенки и другие компенсаторные реакции, благодаря которым улучшается снабжение мозга кислородом.

Детальное изучение роли симпатического отдела нервной системы в реакциях организма на анемию головного мозга имеет большое значение как для понимания патогенеза, так и для создания рациональной терапии этого тяжелого патологического состояния организма.

В настоящей работе приведен экспериментальный материал, показывающий участие симпатического отдела нервной системы в реакциях, противодействующих наступлению вызываемой спазмом бронхиальной мускулатуры асфиксии, при введении животному антихолинэстеразных веществ, как, например, фосфакола (Шарапов, 1951) и эзерина.

МЕТОДИКА

Опыты были проведены на собаках под морфинно-барбиталовым наркозом (морфин — 10 мг/кг, барбитал — 20 мг/кг). Некоторые опыты были проведены на животных, которым на фоне морфинного наркоза (5—10 мг/кг) для обездвижения вводился диплафин (6—8 мг/кг).

Большинство опытов было проведено на животных со вскрытой грудной клеткой. В ряде случаев грудная клетка не вскрывалась, однако при этом производился двусторонний пневмоторакс путем введения в плевральную полость (через межреберные мышцы) толстых стеклянных трубок. Кровяное давление в сонной артерии регистрировалось обычным ртутным манометром (или манометром типа Гюртле), соединенным с канюлей.

Тонус бронхиальной мускулатуры регистрировался следующим образом. Собаке через трахейную канюлю насосом постоянного объема нагнетался в легкие воздух с последующим отсосом в ритме 30—40 движений насоса в 1 мин. При нагнетании воздуха, по достижении давления в легких в 6 см H₂O, воздух через специальный

водяной клапан начинал поступать в объемный регистратор, поршень которого поднимался при этом на определенную высоту. Чем больше воздуха поступало в легкие, тем меньше поступало его в объемный регистратор, и наоборот.

При пережатии трахеи экскурсия поршня объемного регистратора достигала максимальной величины. Таким образом, по размаху колебаний рычага мы судили о количестве воздуха, не вошедшего в легкие, а по расстоянию, на которое рычаг не достиг своего максимального отклонения, — о количестве воздуха, поступившего в легкие. При повышении тона бронхальной мускулатуры изменялось сопротивление нагнетаемой струе воздуха со стороны воздухоносных путей легкого, вследствие чего увеличивалась экскурсия рычага объемного регистратора (Турпаев, 1953).

Для проверки этого метода прежде всего были воспроизведены известные в литературе опыты с бронхомоторным действием ацетилхолина; адреналина, антихолинэстеразных веществ и раздражения блуждающего и симпатического нервов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Ацетилхолин (0.005—0.01 мг/кг) вызывает кратковременное замедление сердечной деятельности, падение кровяного давления и в некоторых опытах незначительный бронхоспазм. Введение фосфакола (0.3 мг/кг)

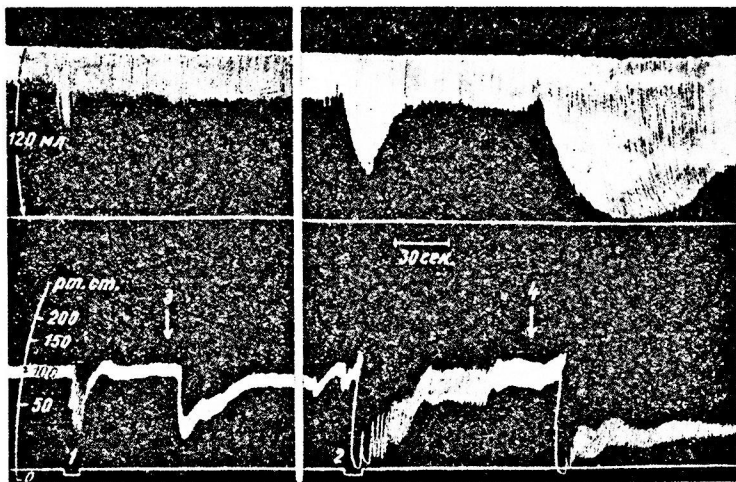


Рис. 1. Усиление сосудодвигательного и бронхомоторного действия ацетилхолина и раздражения блуждающего нерва после введения эзерина (собака весом 8 кг, опыт со вскрытой грудной клеткой).

Сверху вниз: тонус бронхов; линия максимального отклонения рычага объемного регистратора, соответствующая полному бронхоспазму; запись давления крови манометром типа Гюртле; 1, 2 — раздражение блуждающего нерва индукционным током (10 сек.) при р. к. 10 см до и после внутривенного введения 3 мг эзерина; 3, 4 — введение 0.1 мг ацетилхолина до и после введения эзерина.

или эзерина (0.4 мг/кг) приводит к слабо выраженному спазму бронхальной мускулатуры. Введение на этом фоне той же дозы ацетилхолина (0.005—0.01 мг/кг) вызывает очень сильный бронхоспазм, в результате чего легочная вентиляция снижается в 5—10 раз. Одновременно с усилением бронхомоторного эффекта усиливается угнетающее действие ацетилхолина на сердечно-сосудистую систему. Раздражение блуждающего нерва, которое до введения этих доз фосфакола или эзерина вызывало лишь слабый бронхоспазм и сравнительно небольшое угнетение работы сердца, после введения указанных веществ также вызывает сильный бронхомоторный и сосудодвигательный эффекты (рис. 1).

Большие дозы фосфакола (0.5 мг/кг) или эзерина (1—2 мг/кг) уже сами по себе вызывают сильное повышение тонуса бронхиальной мускулатуры, нарушение сердечной деятельности и изменение уровня кровяного давления. На этом фоне хорошо проявляется бронхомоторное действие адреналина. Так, адреналин 0.05—0.1 мг/кг временно снимает вызванный фосфаколом или эзерином бронхоспазм и повышает кровяное давление (рис. 2).

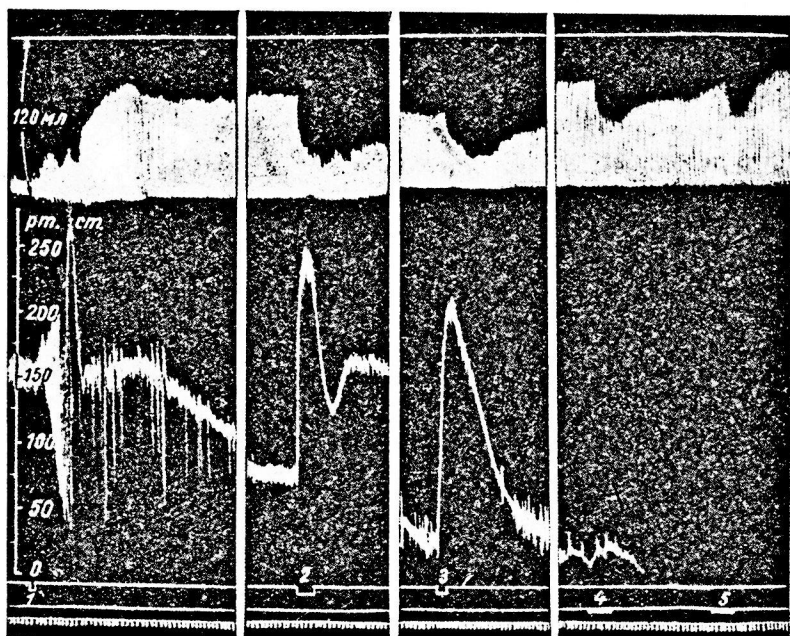


Рис. 2. Влияние эзерина, адреналина, анемии головного мозга и раздражения звездчатых ганглиев на тонус бронхиальной мускулатуры и уровень кровяного давления (собака весом 20 кг, опыт со вскрытой грудной клеткой).

Сверху вниз: линия максимального отклонения рычага объемного регистратора; тонус бронхов; запись давления крови ртутным манометром; 1 — введение 40 мг эзерина; 2 — анемия головного мозга путем повышения внутричерепного давления до 300 мм рт. ст.; 3 — введение 1 мг адреналина; 4 — раздражение правого звездчатого ганглия; 5 — раздражение левого звездчатого ганглия (индукционным током при р. к. 12 см); отметка времени — 5 сек.

Аналогичное адреналину действие производит раздражение звездчатых ганглиев, а также анемизация ц. н. с. путем кратковременного повышения внутричерепного давления.

Повышение внутричерепного давления достигалось нагнетанием теплого рингеровского раствора под давлением до 250—300 мм рт. ст. под твердую мозговую оболочку через трепанационное отверстие в теменной части черепа (рис. 2). Такое воздействие на ц. н. с., как известно (Бызов и Смирнов, 1951), вызывает чрезвычайно сильное возбуждение симпатического отдела нервной системы.

Таким образом, в соответствии с многочисленными данными литературы мы наблюдаем следующее: парасимпатические воздействия на бронхиальную мускулатуру вызывают повышение ее тонуса, приводящие к ухудшению легочной вентиляции; активация симпатического отдела нервной системы приводит к снижению тонуса бронхиальной мускулатуры и к улучшению вентиляции легких.

В следующей серии опытов мы изучали изменение тонуса симпатического отдела нервной системы при воздействии на животное фосфаколом в дозах, вызывающих бронхомоторный эффект. Эзерин для такого рода опытов оказался непригодным, так как в отличие от фосфакола эзерин наряду с бронхомоторной реакцией оказывает угнетающее действие на работу сердечно-сосудистой системы. Так, из кимограмм рис. 2 видно, что после введения собаке эзерина (2 мг/кг) наряду с выраженным бронхоспазмом довольно быстро наступает резкое падение кровяного давления. Введение 0.5 мг/кг фосфакола вызывает спазм бронхиальной мускулатуры и в большинстве опытов не приводит к падению кровяного давления. Наоборот, по мере развития бронхоспазма наблюдается активация симпа-

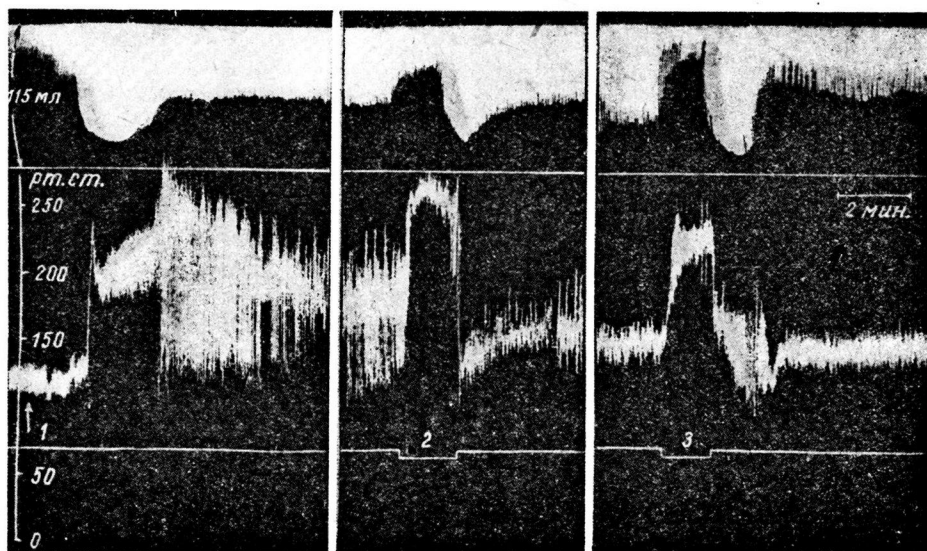


Рис. 3. Повышение уровня кровяного давления во время бронхоспазма, вызванного введением фосфакола (собака весом 10 кг, двусторонний пневмоторакс). 1 — введение 5 мг фосфакола; 2 — охлаждение блуждающих нервов на шее в течение 1 мин. 40 сек.; 3 — то же в течение 1 мин. 20 сек. Остальные обозначения те же, что на рис. 1; кровяное давление измерялось ртутным манометром.

тической нервной системы, выражающаяся в резком подъеме кровяного давления и снижении бронхиального тонуса (рис. 3).

Об усилении тонуса симпатического отдела нервной системы во время асфиксии, вызванной спазмом бронхиальной мускулатуры под влиянием фосфакола, свидетельствуют также опыты с охлаждением блуждающих нервов на шее. В этом случае при устранении вагальных влияний на легкие и сердце особенно отчетливо выявляется повышенный тонус симпатических нервов, выражающийся в подъеме кровяного давления выше нормы, а также в быстром и полном снятии бронхоспазма (рис. 3).

Большая доза фосфакола (0.7 мг/кг) вызывает еще более сильный парасимпатический эффект. В тех случаях, когда сердце не останавливается, легочная вентиляция в результате бронхоспазма нередко снижается в 5—6 раз. На фоне развивающейся асфиксии появляются периодические колебания тонуса бронхиальной мускулатуры и кровяного давления, которые могут быть различными по своей амплитуде и ритму. Наряду с довольно редкими колебаниями (10—15 в 1 час) наблюдаются и более частые (75—100 в 1 час) со сравнительно небольшим размахом колебания кровяного давления (рис. 4). Колебания начинаются с повышения кровя-

ного давления и с ликвидацией вызванного фосфаколом бронхоспазма, сменяясь новым усилением тонуса бронхиальной мускулатуры и падением кровяного давления. Периодические колебания могут быть сняты различными способами. Так, усиление легочной вентиляции нагнетанием воздуха в легкие в более частом ритме или под большим давлением, например под давлением 12—15 см вод. ст. вместо 6 см, приводит к исчезновению периодических колебаний. Они также исчезают после перерезки блуждающих нервов и появляются вновь при раздражении периферических концов

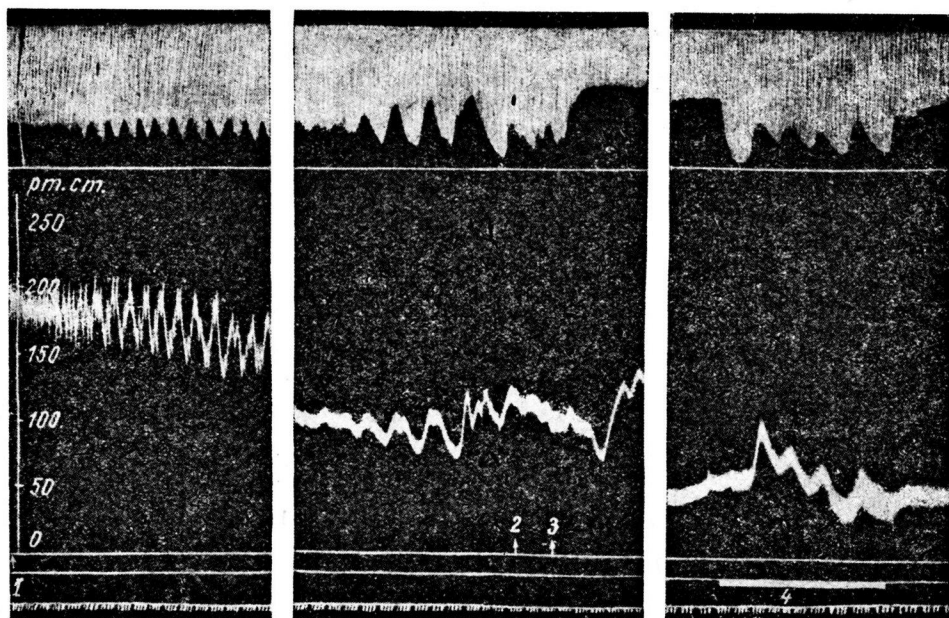


Рис. 4. Периодические колебания тонуса бронхиальной мускулатуры и уровня кровяного давления после введения фосфакола (собака весом 7.5 кг, двусторонний пневмоторакс).

1 — повторное введение 1 мг фосфакола (первое введение 3 мг фосфакола было сделано за 5 мин. до второго введения); 2, 3 — перерезка правого и левого блуждающих нервов на шее; 4 — раздражение периферических концов обоих блуждающих нервов индукционным током в течение 5 мин. при р. к. 12 см; отметка времени 5 сек. Остальные обозначения те же, что на рис. 1; кровяное давление измерялось ртутным манометром.

обоих блуждающих нервов индукционным током постоянной силы (рис. 4). Аналогичные данные получены с временным наложением холодового блока на блуждающие нервы на шее: периодические колебания исчезают при наложении блока и вновь появляются при снятии его.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенный экспериментальный материал показывает, что при введении собакам антихолинэстеразных веществ — фосфакола и эзерина — возникает спазм бронхиальной мускулатуры, вследствие чего снижается легочная вентиляция. Эти данные находятся в соответствии с имеющимися в литературе указаниями о бронхомоторном действии антихолинэстеразных веществ, например тетраэтилпирофосфата (Douglas a. Matthews, 1952), эзерина (Atanackovic et Deschaepdryver, 1951) и др.

В отличие от эзерина фосфакол, введенный собакам, в меньшей степени нарушает сердечную деятельность животного. Это обстоятельство позволило выявить некоторые особенности в реакции организма на асфиксию, возникающую во время фосфакольного бронхоспазма.

В настоящее время благодаря работам, посвященным изучению компенсаторных процессов при асфиксии, анемии и гиперкапнии, в значительной мере выяснено участие симпатического отдела нервной системы в осуществлении приспособительных реакций организма, направленных на уменьшение кислородного голодания ц. н. с. (Гельгорн, 1948; И. Р. Петров, 1949). Повидимому, и в наших опытах во время асфиксии, возникающей при фосфакольном бронхоспазме, повышение кровяного давления, сопровождаемое снижением тонуса бронхиальной мускулатуры, является следствием активации симпатического отдела нервной системы (в дальнейшем с. н. с.).

Наиболее отчетливо активация симпатического отдела нервной системы во время бронхоспазма обнаруживается при охлаждении блуждающих нервов на шее. При снятии воздействий на легкие и сердечно-сосудистую систему со стороны центров блуждающих нервов высокий тонус симпатических нервов проявляется в резком подъеме кровяного давления намного выше нормы и полным снятии бронхоспазма.

Таким образом, на усиление эффективности парасимпатических воздействий на сердечно-сосудистую систему и легкие путем введения антихолинэстеразных веществ организм отвечает повышением тонуса симпатических нервов, что в какой-то мере компенсирует нарушенную функцию снабжения мозга кислородом.

Однако при еще большем усилении парасимпатических влияний (при введении больших доз фосфакола) симпатический отдел нервной системы уже не в состоянии оказать компенсаторное воздействие на органы, функции которых нарушена вследствие усиления вагусных влияний. На фоне развивающейся в результате этого асфиксии возникают периодические колебания тонуса бронхиальной мускулатуры и уровня кровяного давления. Эти колебания являются, повидимому, результатом периодических колебаний главным образом тонуса с. н. с., о чем свидетельствуют опыты, в которых наблюдалось появление волн кровяного давления и периодических колебаний тонуса бронхиальной мускулатуры при длительном раздражении периферических концов блуждающих нервов индукционным током постоянной силы.

Как известно, периодические колебания тонуса с. н. с. появляются у животных во время тяжелого патологического состояния под воздействиями, вызывающими кислородное голодание ц. н. с., а именно: зажатие сосудов, питающих мозг кровью, асфиксия, кровопотеря, повышение внутричерепного давления и др. (Н. Н. Аничков, 1926; И. Р. Петров, 1949; Барышников, 1949; Tigerstedt, 1923; Rodbard, 1949). Подробный физиологический анализ механизма периодических колебаний кровяного давления, возникающих при повышении внутричерепного давления, дан в работе Бызова и Смирнова (1951). Во всех этих случаях причиной, вызывающей появление медленных колебаний тонуса с. н. с. является, повидимому, нарушение центральной координации регуляторных механизмов, направленных на уменьшение гипоксии. Повидимому, при предъявлении к организму чрезмерных требований регуляторные механизмы не могут полностью скомпенсировать нарушенную функцию снабжения мозга кислородом, в результате чего наступает срыв этих механизмов, сопровождающийся характерными периодическими колебаниями тонуса с. н. с.

Приведенный в настоящей работе экспериментальный материал находится в соответствии с клиническими наблюдениями бронхиальной астмы. Как известно, основной причиной, вызывающей астматический приступ, сопровождающийся бронхоспазмом и нарушением функции сердечно-сосудистой системы, является повышенный тонус парасимпатической нервной системы. Применение у человека новокаиновой блокады шейных

стволов блуждающего нерва по А. В. Вишневскому (так же как и охлаждение этих нервов в наших опытах на собаках) приводит к снятию центральных парасимпатических влияний и соответственно к снятию приступа бронхиальной астмы. В клинике этим методом с успехом пользуются для лечения бронхиальной астмы (Булатов и Афанасьева, 1953; Злыдников, 1953).

Периодические колебания тонуса с. н. с. имеют место и во время приступа бронхиальной астмы. Об этом свидетельствуют периодические колебания температуры кожи и поляризационных потенциалов кожи человека во время астматического приступа, описанные в литературе. (Березина и Васильева, 1953).

ВЫВОДЫ

1. Усиление активности парасимпатической нервной системы собаки введением антихолинэстеразного вещества — фосфакола (0.5 мг/кг) вызывает повышение тонуса бронхиальной мускулатуры, следствием чего является снижение легочной вентиляции и развитие асфиксии. Асфиксия приводит к повышению тонуса с. н. с., о чем свидетельствует повышение уровня кровяного давления и уменьшение спазма бронхиальной мускулатуры, приводящие к компенсаторному улучшению снабжения мозга кислородом.

2 В тех случаях, когда влияние блуждающих нервов на эффекторные органы усилено введением больших доз фосфакола (0.7 мг/кг) и вследствие сильного бронхоспазма развивается мощная асфиксия, симпатический отдел нервной системы не может полностью скомпенсировать нарушенную функцию снабжения мозга кислородом. При этом наступает нарушение компенсаторных механизмов, выражающееся в появлении периодических колебаний тонуса бронхиальной мускулатуры и кровяного давления.

ЛИТЕРАТУРА

- (Аничков Н. Н.), *Ztschr. ges. exp. Med.*, 49, 45, 1926.
Барышников И. А., *Тр. Физиол. инст. им. И. П. Павлова*, 3, 158, 1949.
Березина М. П. и В. К. Васильева, *Сб. «Клинико-физиологические исследования бронхиальной астмы»*, Л., 10, 1953.
Бызов А. Л. и Г. Д. Смирнов, *Физиол. журн. СССР*, 37, 621, 1951.
Булатов П. К. и А. В. Афанасьева, *Сб. «Клинико-физиологические исследования бронхиальной астмы»*, Л., 49, 1953.
Гельгорн Э. Регуляторные функции автономной нервной системы. ИЛ, 1948.
Злыдников Д. М., *Сб. «Клинико-физиологические исследования бронхиальной астмы»*, Л., 59, 1953.
Петров И. Р. Кислородное голодание головного мозга. 1949.
Турпаев Т. М., *Физиол. журн. СССР*, 39, 732, 1953.
Шарапов И. М., *Фармакол. и токсикол.*, 14, 32, 1951.
Atanaskovic D. et A. Deschaepdryver, *Arch. inter. Pharmacodyn. et de Thérapie*, 85, 209, 1951.
Douglas W. W. a. P. B. C. Matthews, *Journ. Physiol.*, 116, 202, 1952.
Rodbard S. Am., *Journ. Physiol.*, 159, 587, 1949.
Tigerstedt R. *Die Physiologie des Kreislaufs*. 2, Aufl., 4, 283, 1923.

ИЗМЕНЕНИЕ СОКРАТИТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ СЕРДЦА ПРИ ЕГО УТОМЛЕНИИ И ВОССТАНОВЛЕНИИ

В. В. Фролькис

Кафедра нормальной физиологии Киевского медицинского института

Поступило 10 VIII 1952

Работы И. П. Павлова (1883) по физиологии кровообращения показали широкие пределы изменений функционального состояния сердца при регуляторных влияниях со стороны нервной системы. Возбуждение отдельных волокон экстракардинальных нервов может привести к различным тонким проявлениям изменений деятельности сердца, как, например, к снижению или же повышению силы сокращений сердца без изменений его ритма.

И. П. Павлов рассматривал изменение сократительной способности сердца, наступающее под влиянием усиливающего нерва, как результат чрезвычайно сложных превращений в сердечной мышце, касающихся всех ее физиологических особенностей.

С этих павловских позиций совершенно очевидна метафизичность концепций ряда зарубежных ученых, сводивших многообразие изменений деятельности сердца к так называемому «закону сердца» и ограничивавших их так называемым «законом все или ничего». С позиций «закона сердца» вся совокупность сложных изменений сократительной способности сердца объясняется механическими условиями его работы.

Методологически правильной является характеристика функционального состояния сердца на основе взаимоотношения физиологических процессов, включая сюда и процессы утомления и восстановления.

Известно, что течение трофического процесса определяется, по И. П. Павлову (1890), взаимоотношением его двух сторон — истощения и восстановления. И. П. Павлов считал, что сам по себе процесс деятельности может стимулировать восстановительные процессы.

Закономерности взаимосвязи этих процессов на примере деятельности различных органов были вскрыты Г. В. Фольбортом и его сотрудниками (1941 и 1951). В зависимости от характера течения трофического процесса могут развиваться явления тренировки или же хронического истощения.

Изучение влияния течения трофического процесса на изменение сократительной способности сердца имеет особый теоретический и практический интерес. Снижение сократительной способности миокарда при утомлении является основой, на которой разыгрываются впоследствии явления сердечной недостаточности.

Задачей настоящего исследования является изучение влияния течения трофического процесса на изменение сократительной способности сердца.

МЕТОДИКА

В зависимости от цели постановки опыты проводились на изолированном сердце лягушки, изолированном сердце кролика, на изолированной мышечной полоске из желудочка лягушки, на сердце лягушки и кролика *in situ*. Регистрация деятельности сердца осуществлялась миографически или же записью кровяного давления.

Для остановки сердца лягушки мы прибегали к наложению первой лигатуры Станиуса. Остановка сердца кролика вызывалась введением в основание межпредсердной перегородки (в атриовентрикулярный узел) 0.2—0.3 см³ 25—40%-го раствора хлоралгидрата.

Раздражение сердца проводилось через серебряные игольчатые электроды, приложенные к желудочку. Электроды включались во вторичную обмотку индукционной катушки, соединенной с кислотным аккумулятором в 2 V.

Величина диастолического наполнения в опытах на изолированном сердце измерялась путем учета количества жидкости, поступающей в сердце из сосуда с питающей жидкостью.

Усиление нагрузки на сердце достигалось в опытах на изолированных сердцах учащением ритма раздражения или же увеличением сопротивления оттоку жидкости из сердца, в опытах же на целостном организме — пережатием брюшной аорты, уменьшением просвета дуги аорты.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Работа против повышенного давления или же раздражение сердца частым ритмом приводит к снижению величины сердечных сокращений, к уменьшению ударного объема (рис. 1).

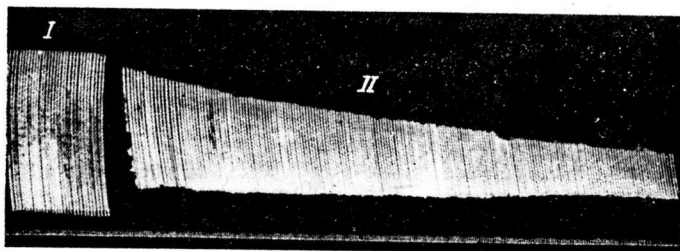


Рис. 1. Изменение величины сердечных сокращений при утомлении сердца.

I — сокращения изолированного сердца лягушки при давлении в аортальной канюле 10 см вод. ст.; II — падение величины сердечных сокращений при повышении давления до 38 см вод. ст.

Подобное же снижение величины сердечных сокращений наблюдается и при резком замедлении ритма деятельности сердца.

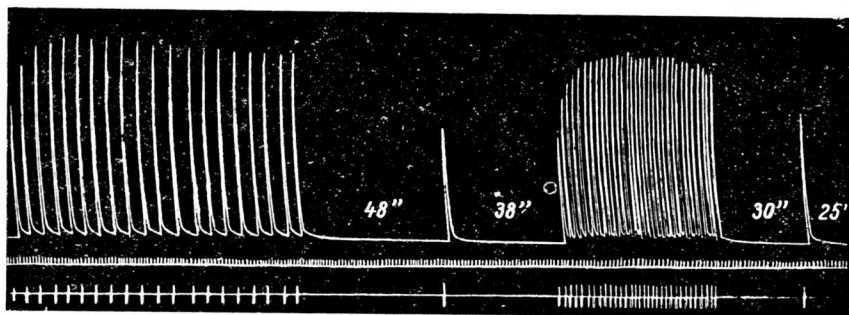


Рис. 2. Зависимость между величиной и ритмом сердечных сокращений. *Сверху вниз*: запись сокращений изолированной из желудочка сердца мышечной полоски, отметка времени через 1 сек. и частота раздражения.

Это было показано в опытах на изолированных сердцах лягушек и кроликов, в опытах на целостном организме и на полоске, выкроенной из желудочка сердца. К последней методике мы прибегли для исключения фактора диастолического наполнения сердца в наблюдаемом феномене.

На рис. 2 представлены результаты опыта на изолированной мышечной полоске, выкроенной из желудочка сердца лягушки. Мышечная

полоска раздражалась в различном ритме. Длительная остановка сердца в 30, 38, 40 сек. приводит к резкому снижению высот сокращения. Учащение ритма раздражения после остановки ведет к восстановлению величины сокращений, к появлению «лестницы». Максимальная величина сердечных сокращений устанавливается при некоторой средней частоте ритма раздражения.

Подобные результаты отмечали мы и в опытах на кроликах. На рис. 3 представлена запись сокращений предсердий и желудочков сердца кролика *in situ* на фоне полного атриовентрикулярного блока. Увеличение времени остановки сердца вызвало падение величины очередного сокращения сердца.

Подобные взаимоотношения отмечаются также между возбудимостью и частотой сердечных сокращений. В опытах определялся порог возбудимости остановленного сердца. Все проведенные в этом направлении опыты дали однозначный результат: длительная остановка сердца приводит к снижению возбудимости сердечной мышцы. Так, например, при раздражении сердца после остановки, длившейся 80—60 сек., порог возбудимости обычно колебался в пределах 70—100 мм, после остановки в 20—25 сек. — 130—165 мм, после остановки в 5—20 сек. — 170—210 мм, после остановки в 1—5 сек. — 200—350 мм расстояния катушек индукционного аппарата.

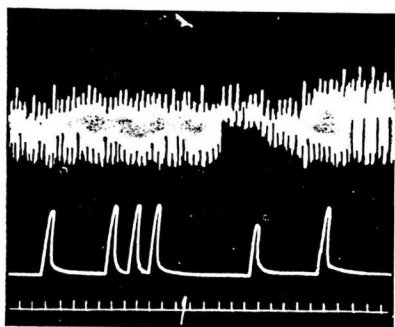


Рис. 3. Запись сокращений сердца кролика при полном атриовентрикулярном блоке.

Сверху вниз: сокращения предсердий, сокращения желудочков и отметка времени через 1 сек.

Таким образом, как чрезмерно интенсивная работа, так и ослабление деятельности сердца приводят к ухудшению функционального состояния сердечной мышцы.

Мы предприняли ряд опытов для выяснения условий и причин, обуславливающих зависимость работоспособности сердца от интенсивности его деятельности. Оказалось, что при углублении процессов утомления возрастает напряженность вос-

становительных процессов. Это, в частности, выражается в том, что если длительной остановке сердечной мышцы, обычно вызывающей снижение величины сокращения, предшествует истощающая деятельность, то замедление ритма приводит к увеличению сердечных сокращений.

На рис. 4 представлена кимограмма опыта, в котором сердце лягушки путем раздражения доводилось до различной степени утомления.

Замедление ритма сразу же после периода вработывания (*I*) привело к снижению величины сокращений (*II*). В дальнейшем, чем глубже утомление, тем более значительно возрастает величина сердечных сокращений при замедлении ритма. Следовательно, при неутомленном сердце резкое замедление ритма снижает величину сердечных сокращений. В утомленном же сердце подобное замедление ведет к повышению величины сердечных сокращений. Эти факты свидетельствуют о том, что зависимость между ритмом и величиной сердечных сокращений определяется функциональным состоянием сердца.

Течение восстановительных процессов во многом определяется скоростью развития предшествующего утомления. Различная скорость утомления в наших опытах достигалась различной частотой раздражения сердца или же изменением величины нагрузки. Чем стремительнее развивалось утомление сердца, тем быстрее восстанавливалась величина сердечных сокращений при снятии нагрузки или при замедлении ритма раздражений. Так, после примерно одинакового снижения величины сердечных сокращений в результате развития утомления при разной нагрузке в течение 90 и 20 мин. восстановление 90% исходной величины сокращения в первом случае наступало через 130 мин., во втором — через 15 мин.

Естественно, что изменение ритма сокращений сердца изменяет и величину его диастолического наполнения. Этому фактору согласно «закону сердца» уделяется значительная роль в регуляции силы сердечных сокращений. Мы констатировали изменения диастолического наполнения изолированного сердца лягушки и кролика по изменению уровня

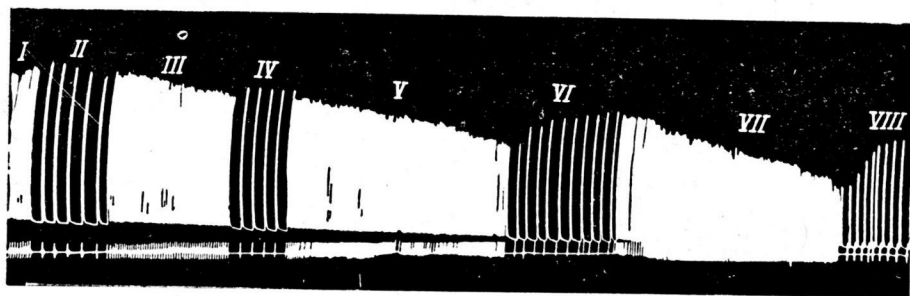


Рис. 4. Зависимость интенсивности восстановительных процессов от степени утомления.

Сверху вниз: сокращения изолированного сердца лягушки и частота раздражения сердца. *Римскими цифрами* обозначены этапы опыта.

мениска в сосуде с питающей жидкостью, — отмечалось, на какое количество миллиметров опускается мениск в сосуде при диастоле.

Оказалось, что длительная остановка сердца ведет к падению величины его сокращений, несмотря на то, что диастолическое наполнение может значительно увеличиваться. Так, в ряде опытов мы отмечали,

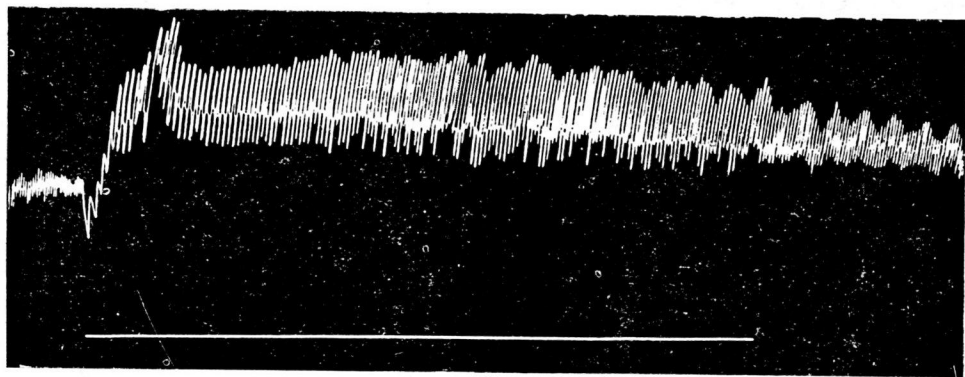


Рис. 5. Влияние раздражения ствола блуждающего нерва на деятельность утомленного сердца кролика.

Сверху вниз: запись кровяного давления мембранным манометром, отметка раздражения блуждающего нерва.

что длительная остановка сердца (10—30 сек.) приводит к увеличению диастолического наполнения в $1\frac{1}{2}$ —2 раза. Однако и в этих случаях наступало снижение величины сердечных сокращений.

Нами была проведена группа опытов по изучению нервных влияний на течение трофического процесса в сердце. В опытах на кроликах регистрировалось изменение деятельности утомленного сердца при раздражении экстракардиальных нервов и при рефлекторных влияниях с различных экстеро- и интерорецепторов. Результаты этих опытов показали, что раздражение блуждающего нерва и рефлекторные влияния, осуществляющиеся через ствол этого нерва, усиливая восстановительные

процессы, повышают величину сокращений утомленного сердца.

На рис. 5 показано восстанавливающее действие раздражения периферического отрезка блуждающего нерва на утомленное сердце. Величина сердечных сокращений возрастает в 2—3 раза. Подобный результат нельзя объяснить только замедлением ритма. После раздражения блуждающего нерва ритм сокращений возвращается к исходной величине, а величина сокращений сердца остается значительной. К возрастанию величины сердечных сокращений утомленного сердца приводит и раздражение верхних дыхательных путей. Перерезка стволов блуждающих нервов снимает это восстанавливающее действие.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Представленные выше экспериментальные данные свидетельствуют о том, что течение трофического процесса в сердце определяет величину сердечных сокращений. В ходе изменений деятельности сердца четко проявляется неразрывная связь процессов утомления и восстановления.

Стимулирующее влияние утомления на развитие восстановительных процессов проявляется, во-первых, в увеличении напряженности восстановления при увеличении степени утомления, во-вторых, в зависимости интенсивности восстановления от скорости развития предшествующего утомления. При чрезмерно глубоком утомлении наступают, очевидно, новые взаимоотношения утомления и восстановительных процессов: восстановление протекает вяло, значительно растягиваясь во времени.

Снижение величины сердечных сокращений наступает не только в случае преобладания процессов утомления, но и при значительном замедлении ритма сердца. Наступающее при этом падение величины сердечных сокращений следует объяснить резким ослаблением восстановительных процессов благодаря отсутствию стимулирующего влияния деятельности сердечной мышцы. Об этом свидетельствуют результаты опытов, в которых резкое замедление ритма сокращений сердца вызывалось при различном функциональном состоянии сердечной мышцы. Замедление ритма сокращений при утомлении вызывает не снижение, а усиление сердечных сокращений, наступает явление «лестницы».

Таким образом, снижение величины сердечных сокращений может наступить как в результате преобладания процессов утомления, так и при ослаблении интенсивности восстановительных процессов. Течение трофических процессов определяет соотношение между частотой и величиной сердечных сокращений.

Приведенные данные позволяют разобраться в причинах возникновения феномена так называемой «лестницы» или «врабатывания» сердечной мышцы. Боудич (Bowditsch, 1876), наблюдая появление сокращений предварительно остановленного сердца, отметил постепенное увеличение силы его сокращений — явление «лестницы». Аналогичное явление наблюдается и на длительно работающей скелетной мышце: сначала крутой подъем сокращений, затем более медленное нарастание, максимум и, наконец, падение силы сокращений. А. Б. Фельдман (1941) и Ю. И. Холодный (1941) показали, что концентрация слюны в первые десятки секунд работы железы возрастает. Все эти явления по характеру своему подобны «лестнице». Условия для возникновения «лестницы» в сердечной мышце различны. Возникновение «лестницы» при учащении ритма после длительной остановки сердца должно быть объяснено тем, что начавшаяся деятельность стимулирует восстановительные процессы и тем самым приводит к повышению высот сокращений. Вслед за достигнутым утомлением «лестница» возникает при замедлении ритма, создающего условия для про-

явления восстановительных процессов, стимулированных предшествующей истощающей деятельностью.

Установленные в опытах взаимоотношения между частотой и величиной сердечных сокращений еще раз подтверждают ограниченность «закона сердца» Старлинга (Starling, 1920). Этот закон не учитывает всей сложности динамики процессов в сердце. Наши данные, показывающие, что при резком замедлении ритма сокращений, несмотря на увеличение диастолического наполнения, может наступить снижение величины сокращения сердца, а при частом ритме и уменьшении диастолического наполнения величина сокращения может возрастать, свидетельствуют об относительном значении роли диастолического наполнения. Течение трофических процессов в сердце, а не диастолическое наполнение, является основным и решающим в характеристике деятельности сердца. Ограниченность «закона сердца» еще более очевидна при учете нервных влияний на сердце, могущих без изменения ритма значительно повышать силу сердечных сокращений (И. П. Павлов).

Полученные нами факты позволяют сделать ряд замечаний в адрес теории Кучера-Айхбергена (Kutschera-Aichbergen, 1929), еще не критически излагаемой во многих монографиях и руководствах. Кучера-Айхберген пытается объяснить условия развития сердечной слабости тем, что во время систолы происходит расщепление энергетических запасов, а во время диастолы протекает восстановление рабочих веществ. Если укорачивается диастола или же удлиняется период, необходимый для восстановления веществ, наступает утомление сердечной мышцы. Основной методологический порок этой теории заключается в разрыве естественной взаимосвязи процессов утомления и восстановления, в рассмотрении сокращения сердца только как акта, ведущего к его ослаблению, а диастолы — только к восстановлению. Вопреки этому утверждению оказывается, что длительная диастола может привести к снижению величины сердечных сокращений, а не к увеличению, чего следовало бы ожидать по Кучера-Айхбергену.

Наши данные о влиянии раздражения блуждающего нерва и рефлексорных влияний на утомленное сердце находятся в соответствии с представлениями о регулирующих влияниях нервной системы на течение трофических процессов. Мы полагаем, что в наших опытах проявляется влияние усиливающего нерва на утомленное сердце. Полученные нами данные подтверждают указание А. И. Смирнова (1948), что «усиливающие» волокна проходят в стволе блуждающего нерва.

ЛИТЕРАТУРА

- Павлов И. П., Собр. трудов, 1, 1940; 2, 1946.
Смирнов А. И., Бюлл. exper. биол. и мед., 26, в. 1, 1948.
Фельдман А. Б., Сб. трудов кафедры физиологии Харьковск. мед. инст., 1941.
Фольбольт Г. В., Сб. трудов кафедры физиологии Харьковск. мед. инст., 1941;
Физиология процессов утомления и восстановления. Киев, 1951.
Холодный Ю. И., Сб. трудов кафедры физиологии Харьковск. мед. инст., 1941.
Bowditch, Ber. Sächs. Wissensch. Ges., 1876.
Starling. Das Gesetz der Herzarbeit. 1920.
Kutschera-Aichbergen, Wien. Arch. inn. Med., 18, 1929.

ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ БЛУЖДАЮЩЕГО НЕРВА НА ТКАНЕВЫЕ ФАКТОРЫ СВЕРТЫВАНИЯ КРОВИ

Г. И. Цобкалло

Лаборатория Экспериментальной фармакологии Института физиологии
им. И. П. Павлова Академии Наук СССР, Ленинград

Поступило 29 IV 1953

Нашими предыдущими исследованиями было показано регулирующее влияние симпатического нерва на активность тканевых факторов свертывания крови (Цобкалло, 1947, 1949, 1951).

Изучение влияния парасимпатических волокон на тканевые факторы свертывания крови явилось целью настоящей работы. В качестве объекта для этих опытов мы воспользовались печенью лягушки и исследовали влияние блуждающего нерва на указанные выше свойства ее тканей.

Опыты ставились на зимних лягушках (*Rana temporaria*). Через сосуды печени *in situ* пропускалась рингеровская жидкость, имевшая pH 7.3. Жидкость поступала в орган через канюлю, вставленную в *v. abdominalis*, а вытекала через канюлю, вставленную в *v. cava posterior*. За каждую минуту собиралась прошедшая через печень перфузионная жидкость и испытывалось влияние ее на реакцию свертывания крови. При этом 0.1 мл перфузионной жидкости смешивался в пробирке с 1 мл свежей цитратной крови кролика и 0.3 мл 0.25 молярного раствора хлористого кальция. Отмечалось время первого появления фибрина как показатель начала реакции свертывания крови и время полной желатинизации как показатель окончания ее. Возможная погрешность при этой методике определения времени свертывания крови была не более 1 мин.

Для исследования влияния блуждающего нерва на активность перфузата печени в отношении реакции свертывания крови мы производили раздражение центра блуждающего нерва током от индукционной катушки. Предварительно у лягушки обнажался головной мозг и отпрепаровывалась область продолговатого мозга. При этом все вышележащие отделы головного мозга, а также спинной мозг отделялись путем поперечных перерезок и удалялись. Раздражение продолговатого мозга производилось посредством платиновых электродов, которые прикладывались к поверхности его у переднего края. Применявшаяся в качестве источника раздражения индукционная катушка питалась током от четырехвольтового аккумулятора. Продолжительность раздражения равнялась 60—70 сек. В качестве показателя эффективности раздражения блуждающего нерва служила остановка сокращений сердца, которое при вышеуказанном способе вставления канюль находилось сбоку от отводящей жидкость канюли и продолжало правильно сокращаться. В течение опыта перфузионная жидкость собиралась в отдельные стаканчики до раздражения, во время раздражения центра блуждающего нерва и по прекращении раздражения; затем исследовалось действие этих порций жидкости на реакцию свертывания крови вышеописанным способом.

Раздражение блуждающего нерва вызывало сильные изменения в свойстве перфузионной жидкости влиять на реакцию свертывания крови. Данная реакция большей частью замедлялась под влиянием жидкости, полученной во время раздражения блуждающего нерва. Из общего числа опытов (23) перфузионная жидкость, полученная во время раздражения блуждающего нерва (вагусная жидкость), в 14 опытах вызвала замедление реакции свертывания крови, в 5 не оказывала влияния и в 4 опытах вызвала ускорение реакции свертывания крови. Влияние на эту же реакцию перфузионной жидкости, полученной на 1—15-й мин. по прекращении раздражения блуждающего нерва, было исследовано

в 20 опытах. Во всех случаях наступало замедление реакции свертывания крови. Подобный же эффект наблюдался в 3 опытах при исследовании действия перфузионной жидкости, полученной на 20—25-й мин. после раздражения блуждающего нерва. Таким образом, описываемое действие перфузионной жидкости на реакцию свертывания крови наблюдалось с большим постоянством в порциях, полученных в последствии раздражения блуждающего нерва, чем во время раздражения. На рис. 1 представлена диаграмма одного из опытов.

На диаграмме видно, что полученная во время раздражения блуждающего нерва перфузионная жидкость обусловила более медленное свертывание крови, чем жидкость, полученная до раздражения. При этом время первого появления фибрина увеличилось на 2 мин. 10 сек., а время полной желатинизации — на 7 мин. 55 сек. Обращает на себя внимание тот факт, что в последствии раздражения особенно на 1—3-й мин. по прекращении раздражения, перфузионная жидкость еще более резко

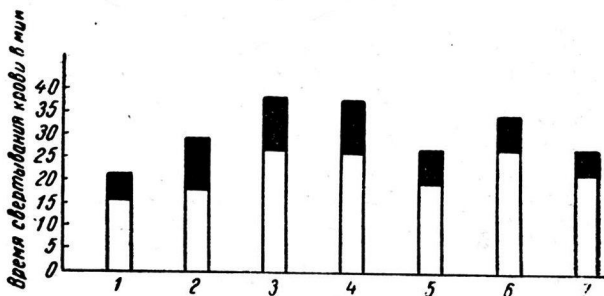


Рис. 1. Действие раздражения блуждающего нерва на тканевые факторы свертывания крови. 1 — до раздражения; 2 — во время раздражения; 3—7 — на 1-й, 3-й, 5-й, 8-й и 10-й мин. после прекращения раздражения; белым — время первого появления фибрина; черным — время полной желатинизации.

замедляла реакцию свертывания крови. Например, при прибавлении перфузионной жидкости, полученной на 3-й мин. по прекращении раздражения, первое появление фибрина наступило на 10 мин. 5 сек. позже, а полная желатинизация на 16 мин. 15 сек. позже, чем при прибавлении контрольной перфузионной жидкости, полученной до раздражения. В дальнейшем, на 5-й, 8-й и 10-й мин. наблюдалось уменьшение указанного последствия раздражения блуждающего нерва, которое, однако, протекало неравномерно с преходящим подъемом на 8-й мин. Таким образом, в данном опыте раздражение блуждающего нерва дало непосредственный эффект и более резко выраженный эффект в последствии раздражения. В дополнение к этому мы приводим диаграмму еще одного опыта, в котором особенно рельефно выступает эффект в последствии раздражения блуждающего нерва (рис. 2).

На представленной диаграмме видно, что перфузионная жидкость, полученная во время раздражения блуждающего нерва, вызвала только небольшое замедление свертывания крови, а перфузионная жидкость, полученная на 5-й мин. по прекращении раздражения, вызвала резко выраженное замедление свертывания крови.

В связи с изложенными данными возник вопрос о природе замедляющего свертывание крови агента, появляющегося в перфузионной жидкости в результате раздражения блуждающего нерва. Поскольку максимум активности перфузионной жидкости в отношении свойства замед-

лять реакцию свертывания крови не совпадал со временем раздражения блуждающего нерва, то не было основания предполагать, что замедление свертывания крови непосредственно обуславливается гуморальным медиатором нервного возбуждения, переходящим в перфузионную жидкость. Против непосредственного влияния на свертывание крови вагусного медиатора говорило и то, что перфузионная жидкость, полученная при раздражении блуждающего нерва, не теряла своего свойства замедлять свертывание крови на другой день. Таким образом, замедляющий свертывание крови агент отличался стойкостью. С другой стороны, тот факт, что наибольший выход этого агента обнаруживался в последствии раздражения, часто через несколько минут по прекращении его, говорил о том, что действие блуждающего нерва на свертывание крови могло осуществляться не прямо, а через посредство тканей иннервируемого им органа, т. е. печени.

Можно предполагать, что в результате влияния со стороны блуждающего нерва ткани печени начинали выделять в кровяное русло замедляющее свертывание крови вещество. Таким образом, блуждающий нерв в данном случае являлся секреторным нервом в отношении выделения тканями печени этого вещества.

Для выяснения того, не является ли обнаруживаемый в перфузате после раздражения блуждающего нерва агент гепарином, мы предприняли специальные опыты. Известно, что действие гепарина можно ней-

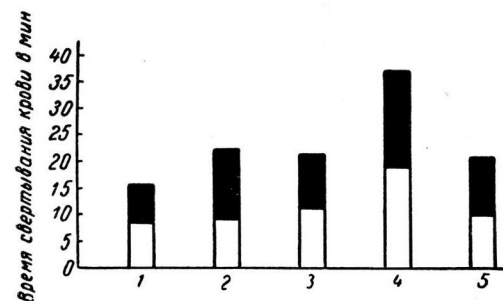


Рис. 2. Действие раздражения блуждающего нерва на тканевые факторы свертывания крови.

1 — до раздражения; 2 — во время раздражения; 3—5 — на 2-й, 5-й, 10-й мин. после раздражения; белым — время первого появления фибрина; черным — время полной желатинизации.

трализовать с помощью толуидиновой сини, которая обладает свойством связывать гепарин и осаждать его из раствора. Основываясь на этом, мы прибавляли к порциям перфузионной жидкости, которые после раздражения блуждающего нерва замедляли свертывание крови, толуидиновую синь в концентрации 0.003%. Оказалось, что под влиянием толуидиновой сини ослаблялось свойство такой перфузионной жидкости замедлять свертывание крови. Таким образом, выяснилось, что замедляющее свертывание крови вещество, появляющееся в перфузионной жидкости в результате раздражения блуждающего нерва, представляет собой гепарин.

Необходимо отметить, что наблюдавшийся нами выход гепарина в перфузионную жидкость от раздражения блуждающего нерва не являлся следствием какого-либо изменения просвета сосудов печени. Последний во время раздражения блуждающего нерва в части опытов немного увеличивался, в части опытов немного уменьшался, на что указывали небольшие изменения в скорости вытекания жидкости из канюли. Однако по прекращении раздражения эти изменения проходили и связи между большим или меньшим выходом гепарина в перфузионную жидкость и просветом сосудов установить не удалось.

Для анализа описываемого влияния блуждающего нерва на печень мы испытали раздражение его при пропускании рингеровской жидкости с атропином. Последний применялся в разведениях 1:100 000, 1:250 000, 1:500 000 и 1:1 000 000. Всего было поставлено 6 опытов. Во всех опытах оказалось, что атропин не влиял на данный эффект раздражения блуж-

дающего нерва, т. е. и в присутствии атропина наблюдался выход гепарина в перфузионную жидкость как во время раздражения блуждающего нерва, так и в последствии раздражения. Необходимо отметить, что при вышеуказанных концентрациях атропина наблюдались отчетливые изменения во влиянии с блуждающего нерва на другие органы. Например, остановки сердца во время раздражения блуждающего нерва при этих концентрациях атропина не наступало.

Для иллюстрации приводим данные одного из опытов.

Опыт-24 I 1950. Влияние на реакцию свертывания крови перфузионной жидкости при пропускании через сосуды печени атропина в концентрации 1:250 С00

Исследуемые порции перфузионной жидкости	Время первого появления фибрина	Время полной желатинизации
Жидкость, собранная за 1 мин. до раздражения блуждающего нерва.	10 мин. 25 сек.	20 мин. 55 сек.
Жидкость, собранная за 1 мин. во время раздражения блуждающего нерва.	11 мин. 55 сек.	26 мин. 5 сек.
Жидкость, собранная за 1-ю мин. по прекращении раздражения блуждающего нерва.	12 мин. 30 сек.	22 мин. 5 сек.

Из результатов опытов с атропином следует, что тканевые элементы печени, на которые в данном случае распространялось влияние блуждающего нерва, не содержали м-холинорецепторов или мускариночувствительных холинореактивных систем.

Представляет интерес сопоставить изложенные выше данные с результатами нашей прежней работы по изучению влияния раздражения симпатического нерва на тканевые факторы свертывания крови. Там было показано, что во время раздражения симпатического нерва может наблюдаться как выход вещества, ускоряющего свертывание крови, так и вещества, замедляющего свертывание крови, в зависимости от исходного функционального состояния печени. В противоположность этому, как следует из настоящей работы, при раздражении блуждающего нерва наблюдается только выход вещества, замедляющего свертывание крови, независимо от исходного функционального состояния печени. Таким образом, во влиянии обоих видов нервных волокон и здесь существуют различия. В связи с этим необходимо привести еще результаты наших опытов, в которых на одних и тех же лягушках поочередно исследовалось влияние блуждающего и симпатического нервов на тканевые факторы свертывания крови печени. Таким способом в 3 опытах эффект раздражения блуждающего нерва был сопоставлен с эффектом раздражения

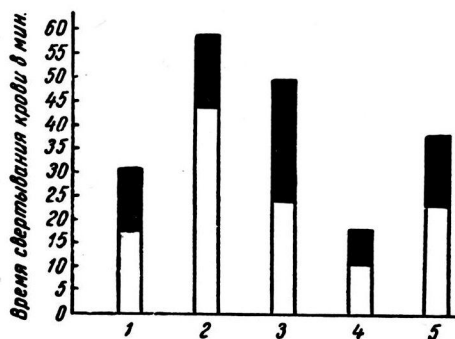


Рис. 3. Действие раздражения блуждающего и симпатического нервов. 1 — до раздражения; 2 — во время раздражения блуждающего нерва; 3 — на 25-й мин. после прекращения раздражения блуждающего нерва; 4 — во время раздражения симпатического нерва; 5 — на 3-й мин. после прекращения раздражения симпатического нерва; белым — время первого появления фибрина; черным — время полной желатинизации.

привести еще результаты наших опытов, в которых на одних и тех же лягушках поочередно исследовалось влияние блуждающего и симпатического нервов на тканевые факторы свертывания крови печени. Таким способом в 3 опытах эффект раздражения блуждающего нерва был сопоставлен с эффектом раздражения

симпатического нерва. Во всех случаях оказалось, что при раздражении обоих нервов получался совершенно противоположный результат, а именно: при раздражении блуждающего нерва в перфузионной жидкости обнаруживалось вещество, замедляющее свертывание крови, при раздражении симпатического нерва в перфузионной жидкости обнаруживалось вещество, ускоряющее свертывание крови. На рис. 3 представлена диаграмма одного из этих опытов.

В приведенном опыте ясно виден противоположный характер влияний со стороны блуждающего и симпатического нервов в отношении тканевых факторов свертывания крови.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших опытов указывают на значение нервных влияний на свертываемость крови и, в частности, выясняют роль различных центробежных нервов в этих влияниях. Изучение последних необходимо для объяснения центральной регуляции свертываемости крови при фармакологических воздействиях. В отношении роли центральной нервной системы в повышении свертываемости крови под влиянием хлористого натрия нами уже получены определенные данные (Цобкалло, 1952). Дальнейшая разработка этих вопросов может иметь большое практическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

Цобкалло Г. И., Физиолог. журн. СССР, 33, 651, 1947; Докл. АН СССР, 66, 765, 1949; Бюлл. экспер. биол. и медиц. 32, 2, № 8, 154, 1951. Физиолог. журн. СССР, 33, 628, 1952.

О ПОТРЕБЛЕНИИ ФОСФАТИДОВ И ХОЛЕСТЕРИНА ПРИ МЫШЕЧНОЙ РАБОТЕ

Е. С. Мнухина

Отделение обмена веществ Ленинградского научно-исследовательского института физической культуры

Поступило 20 V 1952

На значение фосфатидов и холестерина для мышечной деятельности уже давно указывалось Фердманом (1940) и другими, однако до сих пор этот вопрос окончательно не решен.

Утомляющая работа, по данным Колдаева и Гельмана (1938), вызывает увеличение липоидного фосфора в мышцах, что говорит против потребления фосфатидов при мышечной деятельности. Что касается содержания холестерина в мышцах, то, по данным Эпельбаум и Хайкиной (1937), 40—50-минутная работа приводит к некоторому снижению холестерина в мышцах, но это снижение находится в пределах нормальных колебаний между покоящимися соименными мышцами. С другой стороны, по мнению некоторых авторов, под влиянием систематической работы (тренировки) происходит повышение содержания в мышцах фосфатидов и холестерина (Колдаев и Гельман, 1938; Bloor a. Snider, 1934; Bloor, 1927, 1937). Кроме того известно, что мышцы, эволюционно приспособленные к длительной работе, обладают и более высоким содержанием фосфатидов и холестерина (Bloor a. Snider, 1934, и др.).

Разница в содержании этих веществ в мышцах с различной функцией, а также повышение их содержания под влиянием тренировки дают основание предполагать, что если кратковременная работа и не приводит к потреблению мышцами фосфатидов и холестерина, то это может иметь место при длительной работе. Это тем более вероятно, что, по данным изучения газообмена, дыхательный коэффициент при длительной работе снижается, делаясь значительно ниже единицы, что говорит в пользу увеличения использования липидов как источника энергии (Виноградов, 1941, и др.). Эти данные подтверждаются и результатами опытов Яковлева (1952), который нашел у животных при длительных физических нагрузках значительное снижение липоидного фосфора в крови и в печени.

Для выяснения вопроса о том, потребляются ли фосфатиды и холестерин при мышечной работе, нами было предпринято исследование липоидного фосфора в крови у спортсменов при выполнении ими нагрузок на выносливость, а также и содержание липоидного фосфора и холестерина в крови, мышцах, печени и мозгу в условиях эксперимента на животных.

Определение содержания липоидного фосфора в крови мы производили с помощью экстракции по Блюру, заканчивая анализ по Бригсу или по Фиске и Суббароу. Для определения содержания фосфатидов и холестерина в мышцах, печени, мозгу производилась экстракция этих веществ по Блюру с последующим определением липоидного фосфора по Бригсу или по Фиске и Суббароу, а холестерина по методу Энгельгардта и Смирновой.

Изменения содержания липоидного фосфора в крови при выполнении спортивных нагрузок

Нами было исследовано содержание липоидного фосфора в крови, взятой у спортсменов на старте и на финише, в условиях соревнования — по бегу на длинные дистанции (5000 и 10 000 м), спортивной ходьбе на

10 000 м, по бегу на лыжах на 18 и 30 км, а также до и после тренировочных гонок на байдарках (5 и 15 км) и, наконец, до и после работы на велостанке в лабораторных условиях. Результаты этих опытов, представленные в табл. 1, показывают, что если под влиянием бега на 5000 м

Таблица 1

Изменения содержания липоидного фосфора в крови при выполнении спортивных нагрузок

Спортивные нагрузки	Число наблюдений	Содержание липоидного фосфора (в мг%)		
		на старте	на финише	разница
Бег на 5000 м	5	15.4 (12.0—20.0) ¹	17.6 (12.0—25.0)	+2.2 (±0, +5.0)
Бег на 10 000 м	5	16.2 (15.0—20.0)	13.2 (9.0—18.0)	—3.0 (—6.0, —2.0)
Спортивная ходьба на 10 000 м	4	17.7 (15.0—20.0)	10.7 (9.0—13.0)	—7.0 (—4, —10)
Бег на лыжах на 18 км	9	22.9 (10.8—38.9)	21.6 (11.1—32.5)	—1.3 (+8.5, —6.5)
Бег на лыжах на 30 км	4	21.4 (18.1—27.5)	13.2 (7.7—18.3)	—8.2 (—5.0, —10.7)
Учебно-тренировочная прогулка на байдарке (5 км)	6	18.0 (14.6—23.2)	18.3 (15.2—24.5)	+0.3 (+1.3, —1.0)
Тренировочная гонка на байдарке (5 км)	5	12.8 (7.0—22.0)	10.6 (7.0—18.0)	—2.2 (+3.0, —5.0)
То же (15 км)	3	18.9 (18.3—20.0)	14.6 (14.1—16.0)	—4.3 (—4.0, —4.9)
Работа на велостанке в лабораторных условиях в течение 60 мин.	8	20.7 (13.0—28.0)	15.9 (9.5—22.0)	—4.8 (—3.5, —5.5)

происходит увеличение содержания липоидного фосфора в крови, то под влиянием бега на 10 000 м содержание его снижается. То же самое наблюдается и при спортивной ходьбе на 10 000 м. При беге на лыжах на 18 км наблюдается тенденция к снижению липоидного фосфора, а при беге на лыжах на 30 км содержание липоидного фосфора в крови отчетливо понижается во всех случаях. При учебно-тренировочной прогулке на байдарке содержание липоидного фосфора в крови не дает отчетливых изменений, а при тренировочных гонках на ту же дистанцию в четырех из пяти случаев оно отчетливо снижается; при тренировочной гонке на 15 км оно снижается во всех случаях. При работе на велостанке в течение 1 часа, в темпе от 70 до 100 об./мин., во всех случаях наблюдается значительное снижение содержания липоидного фосфора в крови.

Таким образом, полученные данные позволяют предполагать, что у спортсменов при длительных нагрузках имеет место потребление фосфатидов.

Влияние мышечной деятельности на содержание фосфатидов и холестерина в крови, мышцах, печени и мозгу у животных

В целях дальнейшего анализа были предприняты опыты на животных. Первоначально опыты были нами поставлены на лягушках, у которых мы раздражали фарадическим током периферический конец одного из перерезанных седалищных нервов.

¹ В скобках даны максимальные и минимальные величины.

В первой группе опытов длительность раздражения составляла $4\frac{1}{2}$ мин. в темпе 208 в 1 мин. Во второй группе опытов длительность раздражения составляла 30 мин. при темпе 30 в 1 мин. В третьей группе опытов длительность работы в темпе 30 сокращений в 1 мин. была увеличена до 3 час. Сразу же после окончания раздражения обе икроножные мышцы, как работавшая (правая), так и покоящаяся контрольная (левая), брались для исследования. Кроме того, у специальной группы лягушек мы определяли величину физиологических колебаний в содержании фосфатидов и холестерина в покоящихся икроножных мышцах. Исходя из данных Иосифовой (1939, 1940) о наличии значительных сезонных колебаний в содержании липоидного фосфора в мышцах, для опытов нами использовались только зимние лягушки.

Таблица 2

Влияние мышечной работы на содержание липоидного фосфора и холестерина в мышцах лягушек (средние величины)

Условия опыта	Липоидный фосфор (в мг%)			Холестерин (в мг%)		
	число опытов	левая икроножная мышца	правая икроножная мышца	число опытов	левая икроножная мышца	правая икроножная мышца
Контрольные опыты без мышечной работы	7	52.0 (53.0—50.2)	52.9 (54.0—52.0)	8	76.2 (78.5—74.0)	77.4 (80.0—74.0)
4 мин. 30 сек. работы в темпе 208 сокращений в 1 мин.	14	54.0 (59.5—51.3)	64.8 (69.4—60.6)	14	75.5 (76.2—72.4)	82.3 (84.7—80.3)
30 мин. работы в темпе 30 сокращений в 1 мин.	11	51.7 (53.9—50.2)	56.6 (58.3—55.5)	7	77.5 (78.5—76.0)	86.5 (87.7—85.5)
3 час. работы в темпе 30 сокращений в 1 мин.	7	52.9 (55.5—50.5)	37.8 (40.0—35.1)	7	78.0 (80.0—76.0)	67.9 (69.5—66.3)

Результаты опытов, представленные в табл. 2, показывают, что в то время как для неработавших мышц разница в содержании исследуемых нами веществ не велика, она значительно увеличивается под влиянием кратковременной работы (4 мин. 30 сек. в темпе 208 сокр./мин. и 30 мин. работы в темпе 30 сокр./мин.) в пользу работающей мышцы. При этом, если увеличение содержания холестерина при обоих видах нагрузок практически одинаково, то увеличение липоидного фосфора при кратковременных скоростных нагрузках значительно больше, чем при более длительных. При увеличении же длительности работы в темпе 30 сокр./мин. до 3 час., вместо повышения содержания липоидного фосфора и холестерина в мышцах наблюдается отчетливое понижение их. Таким образом, при длительной мышечной работе содержание липоидного фосфора и холестерина в мышцах снижается.

Дальнейшие опыты нами были поставлены на кошках. Под глубоким амиталовым наркозом у кошки перерезались оба седалищных нерва, и периферический конец одного из них подвергался раздражению индукционным током в течение 30 мин. в темпе 30 ударов в 1 мин. 2 опыта были контрольными; работа с контрольными животными не производилась. По окончании раздражения для исследования брались как покоящаяся, так и работающая икроножные мышцы и кровь.

Результаты опытов, приведенные в табл. 3, показывают, что у кошек под влиянием 30-минутной работы мышц одной задней конечности имеет место незначительное снижение холестерина в крови. Липоидный фос-

Таблица 3

Влияние кратковременной работы мышц на содержание липоидного фосфора и холестерина (в мг%) в крови и мышцах у кошек

	Холестерин		Липоидный фосфор		Холестерин		Липоидный фосфор	
	Опыты с мышечной работой							
	артериальная кровь до работы	артериальная кровь после работы	артериальная кровь до работы	артериальная кровь после работы	мышца работающая	мышца покоящаяся	мышца работающая	мышца покоящаяся
	Кошка 1	55.5	52.6	14.7	8.4	142.8	142.0	43.8
Кошка 2	52.0	52.0	9.0	9.5	126.6	147.1	37.0	35.1
Кошка 3	58.8	54.0	13.8	9.9	120.3	142.2	34.2	31.7
Кошка 4	55.5	51.0	11.7	14.5	78.1	73.5	41.7	37.0
Контрольные опыты								
	артериальная кровь (исходная)	артериальная кровь через 30 мин.	артериальная кровь (исходная)	артериальная кровь через 30 мин.	мышца (исходная)	мышца через 30 мин.	мышца (исходная)	мышца через 30 мин.
Кошка 5	53.4	54.0	12.4	12.1	144.5	146.0	45.2	46.0
Кошка 6	55.6	55.3	14.3	14.4	138.6	140.0	40.1	39.8

фор дает в одних случаях небольшое увеличение, в других — небольшое уменьшение.

Что касается мышц, то здесь мы наблюдаем картину менее четкую, чем в опытах на лягушках. Липоидный фосфор в трех случаях слегка повышается. В одном случае понижается. Холестерин в одном опыте повышается, в одном не меняется и в двух понижается.

В контрольных опытах 30-минутное пребывание в наркозе изменений в содержании липоидного фосфора и холестерина не давало.

Опыты с более длительными нагрузками мы ставили на белых крысах. Животные помещались в ванну с теплой водой (температура 32°), в которой они плавали в одной группе опытов в течение 30 мин., в другой — от 1.5 до 3 час., в третьей — более 3 час. По истечении того или иного времени животные извлекались из воды, декапировались и у них для исследования брались кровь, печень, головной мозг и икроножные мышцы. Кроме того, содержание липоидного фосфора и холестерина в крови, печени, мозгу и мышцах было исследовано у контрольных крыс.

Результаты опытов, приведенные в табл. 4, показывают, что если при 30-минутном плавании понижение содержания липоидного фосфора и холестерина наблюдается только в крови, то более длительная мышечная работа приводит к понижению содержания холестерина и липоидного фосфора, как в крови, так и во всех исследуемых органах. Отмечаемые нами изменения содержания липоидного фосфора и холестерина не могут быть объяснены как следствие изменений содержания воды в крови и органах.

Определение процента воды в крови, печени, мышцах и головном мозгу крыс, а также в мышцах лягушек (табл. 5) показывает, что хотя он под влиянием мышечной работы изменяется, но это изменение сравни-

тельно не велико и пересчет содержания липоидного фосфора и холестерина на сухой вес крови и тканей не изменяет найденной закономерности.

Таким образом, если при сравнительно кратковременной работе в опытах на лягушках и крысах мы наблюдали повышение холестерина и липоидного фосфора в мышцах, а в опытах на кошках не находили закономерных изменений, то при длительной работе в опытах, и на лягушках и на крысах, содержание этих веществ отчетливо снижается, что говорит о потреблении их при длительной работе.

В заключение нами были поставлены опыты по определению содержания липоидного фосфора и холестерина в целом животном. По техническим соображениям для этих опытов нами были использованы белые мыши. Часть мышей мы заставляли в течение нескольких часов (до 3 час.) плавать; часть же их оставалась в покое. У животных, убитых эфирным наркозом, удалялся желчный пузырь, извлекался желудок и кишечник, которые промывались дистиллированной водой до полного удаления содержимого и до получения совершенно прозрачной стекающей воды. Все эти манипуляции производились таким образом, что изливляющаяся из перерезанных сосудов кровь оставалась в брюшной полости и не терялась. Тушка взвешивалась на аналитических весах в тарированной чашке, а затем измельчалась с кварцевым песком, и кашица подвергалась экстракции по Блюру. Результаты этих опытов таковы, что общее содержание липоидного фосфора и холестерина во всем организме мышей под влиянием многочасовой работы снижается. Так, если у пяти неработавших мышей общее содержание липоидного фосфора в среднем составило 95.6 мг%, содержание холестерина 138.3 мг%, то у шести работавших — содержание липоидного фосфора в среднем было равно 79.4%, а содержание холестерина 111.4 мг%.

Таким образом, мы можем уже с полной определенностью говорить о потреблении фосфатидов и холестерина при длительной мышечной работе.

Таблица 4

Влияние мышечной работы на содержание липоидного фосфора и холестерина (в мг%) в крови и органах белых крыс (средние величины)

Условия опыта	Мышцы			Печень			Головной мозг			Кровь		
	всего	липидный фосфор	холестерин	всего	липидный фосфор	холестерин	всего	липидный фосфор	холестерин	всего	липидный фосфор	холестерин
Контрольные животные	12	48.1 (49.8—45.0)	79.5 (90.4—74.6)	13	157.8 (170.8—133.3)	167.0 (185—149)	11	289 (333—270)	621 (690—598)	12	32.8 (39.4—29.0)	101.4 (135.0—90.4)
Животные, плававшие 30 мин.	7	50.2 (53.8—46.0)	80.0 (80.5—76.0)	7	175.7 (181—170)	171.9 (181.8—166.6)	7	284 (296—276)	619 (645—606)	7	25.7 (27.5—21.4)	77.1 (85.0—70.0)
Животные, плававшие от 1 до 3 час.	7	40.3 (47.6—26.3)	70.8 (74.1—68.9)	5	117 (125.0—111.0)	143.7 (161.3—125.0)	5	256 (277—219)	568 (588—526)	5	23.0 (28.0—15.0)	—
Животные, плававшие от 4 до 12 час.	20	37.4 (40.6—31.3)	63.9 (69.4—60.2)	6	106 (118.9—95.1)	148.3 (198.5—123.0)	6	181 (233—151)	— 454 (555—384)	6	24.1 (29.1—18.5)	—

Таблица 5

Содержание воды в крови и органах и его изменения под влиянием мышечной работы (средние величины)

Условия опыта	Содержание воды (в %)			
	мышцы	печень	головной мозг	кровь
Крысы				
Контрольные животные (7 опытов)	75.1 (76.8—73.0)	67.8 (68.5—67.3)	76.2 (76.4—76.0)	81.1 (82.5—80.3)
Плавание от 1 до 3 час. (7 опытов)	78.5— (77.8—75.1)	68.9— (70.3—67.2)	77.8	79.7— (80.3—78.4)
Плавание от 6 до 9 час. (7 опытов)	77.0 (78.6—76.0)	67.3 (68.6—66.4)	75.7	78.8 (79.8—78.2)
Лягушки				
Покой (45 опытов)	77.8 (81.9—75.2)	—	—	—
4½ мин. работы в темпе 208 сокращений в 1 мин. (5 опытов)	77.8 (82.0—76.4)	—	—	—
30 мин. работы в темпе 30 сокращений в 1 мин. (5 опытов)	78.2 (82.0—75.2)	—	—	—
2—3 часа работы в темпе 30 сокращений в 1 мин. (5 опытов)	78.8 (81.5—77.0)	—	—	—

ВЫВОДЫ

1. При выполнении длительной физической нагрузки в условиях соревнования содержание липоидного фосфора в крови человека сначала повышается, а затем падает ниже исходного уровня.

2. В опытах на животных кратковременная мышечная работа сопровождается повышением липоидного фосфора и холестерина в мышцах.

3. Длительная мышечная работа сопровождается понижением содержания липоидного фосфора и холестерина в крови.

4. Длительная (многочасовая) мышечная работа приводит к снижению содержания липоидного фосфора и холестерина в мышцах, причем это снижение сопровождается снижением содержания этих веществ в печени и головном мозгу.

5. Под влиянием многочасовой работы снижается общее содержание липоидного фосфора и холестерина во всем организме животного.

6. Полученные данные говорят о потреблении липоидов и холестерина при длительных нагрузках.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. И. Очерки по энергетике мышечной деятельности человека. Изд. ЛГУ, 1941.
 Иосифова М. А., Укр. биохим. журн., 13, 495, 1939; 14, 367, 1940.
 Колдаев Б. И. и Р. М. Гельман, Укр. биохим. журн., 10, 851, 1938.
 Фердман Д. А. Обмен фосфорных соединений. Медгиз, 1940.
 Эпельбаум С. Е. и Б. Н. Хайкина, Укр. биохим. журн. 10, 835, 1937.
 Яковлев Н. Н., Физиолог. журн. СССР, 38, 332, 1952.
 Bloo g W. R., Journ. Biol. Chem., 72, 327, 1927; 119, 457, 1937.
 Bloo g W. R. a. R. Snider, Journ. Biol. Chem., 107, 459, 1934.

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

НОВАЯ МЕТОДИКА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ ВО ВРЕМЯ ТРУДА

Леон Басан

Научно-исследовательский военно-медицинский институт Болгарской народной республики, София

Поступило 11 XI 1954

В соответствии с принципами материалистической павловской физиологии необходимо разрабатывать новые физиологические методики, техническая сторона которых по своим возможностям соответствовала бы качественно новым требованиям. Исходя из этого, мы пытались выяснить основную причину, обуславливающую непригодность ряда существующих методик при исследовании физиологии труда. Анализ различных методик показал, что значительная часть из них имеет один общий существенный недостаток. Так, все существующие методики используют механические инерционные системы. Для того чтобы создать необходимую методику для изучения физиологии труда, нужно прежде всего преодолеть этот основной недостаток. Для осуществления этого мы решили использовать преобразование изучаемого индикатора физиологической функции в радиоволну.

Первоначальные усилия были направлены на создание радиометодики для исследования дыхания. В сотрудничестве с радиотехником Ильей Ловджиевым нам удалось

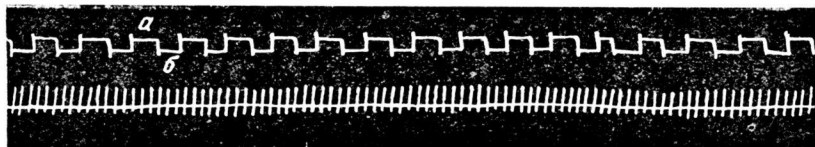


Рис. 1. Запись дыхания.

Сверху вниз: дыхание, отметка времени; а — фаза вдоха; б — фаза выдоха.

сконструировать соответствующую аппаратуру. Сконструированная нами радиоаппаратура для исследования дыхания состоит из двух портативных радиоконструкций: передатчика, носимого испытуемым, и приемника, на котором работает исследователь. Специальным приспособлением, имеющимся в передатчике, струя выдыхаемого воздуха превращается в электрический импульс. Проходя через радиолампу передатчика, импульс превращается в радиоволну. Эта радиоволна принимается радиоприемником, на котором работает исследователь. Радиопulses, отражающие изменения в дыхании, с помощью специальной системы регистрируются на ленте кимографа. Таким образом, используя радиометодику, мы добились регистрации дыхания в процессе движения испытуемого (рис. 1).

Создавая методику для изучения физиологических процессов во время трудовой деятельности человека, мы считаем целесообразным наряду с регистрацией дыхательной функции одновременно регистрировать и некоторые другие функции, непосредственно отражающие деятельность коры головного мозга человека. Исходя из этого, был сконструирован прибор, позволяющий проводить видоизмененный рече-двигательный эксперимент во время движения испытуемого. Изложенное выше дает возможность глубже изучить сложные и важные кортико-висцеральные взаимоотно-

шения и позволяет с помощью объективной методики пролить свет на изменения, наступающие в организме при его взаимодействии с факторами окружающей среды.

Используя разработанную радиоаппаратуру, мы получили возможность исследовать в естественных условиях и динамике различные виды труда и спорта. С помощью установленного на автомашине приемника нам удалось исследовать те или иные изменения в дыхании испытуемых во время их труда, бега с различной скоростью, при движении на автомашине и при воздушных полетах на самолете. Фактический материал, полученный во время этих исследований, бесспорно указывает на качественную разницу в характере дыхания во время движения и после его прекращения. Мы установили, что во время движения преобладает более длительный вдох (относительный или абсолютный), а при покое — более длительный выдох (рис. 2). Изменения в характере дыхания наступают быстро — непосредственно после перехода от покоя к движению или от движения к покою. Такая быстрая смена изменений в дыхании является новым

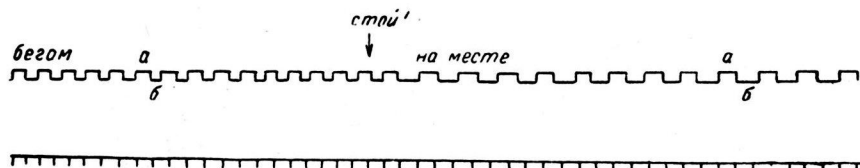


Рис. 2. Запись дыхания во время движения и в покое. Обозначения те же, что и на рис. 1.

доказательством рефлекторного механизма регуляции дыхания. Мы предполагаем, что при движении возбуждена главным образом инспираторная часть дыхательного центра, а при покое — главным образом его экспираторная часть.

Эти конкретные примеры показывают, что радиометодика дает возможность исследовать динамику нервных процессов у испытуемых в естественных условиях во время их движения и труда. На основании этого мы считаем, что вновь созданная методика является не только конкретным успехом в отношении исследования дыхания в процессе движения испытуемого, но одновременно с этим разрешает принципиальный вопрос об исследовании изменений физиологических функций в таком виде, в каком они возникают и развиваются в естественных условиях труда. В связи с этим мы приступили к конструированию комплексной радиоустановки для одновременной регистрации дыхания, пульса, температуры кожи, движения конечностей, ассоциативного и рече-двигательного эксперимента в процессе движения испытуемого. При этом предусматривается автоматическая регистрация как применяемых раздражителей, так и всех реакций организма испытуемого с учетом изменения их силы и скорости.

МЕТОДИКА ДВИГАТЕЛЬНЫХ ПИЩЕВЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ У КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

Э. П. Кокорина

Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР

Поступило 10 II 1954

Работами советских физиологов (Быков, 1954) убедительно показано, что кора головного мозга оказывает огромное влияние на течение всех физиологических процессов в организме.

Накопленный в настоящее время фактический материал (Петрова, 1946; Волкинд, 1950; Усневич, 1951; Быков и Курций, 1952, и др.) указывает на существование тесной связи между типом высшей нервной деятельности животных и деятельностью внутренних органов. Изучение связи между характером основных нервных процессов и различными видами продуктивности является одной из актуальнейших задач физиологии сельскохозяйственных животных. Практика животноводства все настойчивее требует от физиологов создания методик исследования высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных в производственных условиях.

Классическая павловская методика слюнных условных рефлексов является непревзойденной по точности количественного учета ответной реакции животного на условный раздражитель. Именно поэтому она до сих пор находит такое широкое применение при изучении общих закономерностей высшей нервной деятельности в опытах на собаках. Для изучения высшей нервной деятельности крупного рогатого скота эта методика может быть использована с некоторыми ограничениями. Околоушные слюнные железы жвачных животных мало пригодны для этой цели, поскольку их секреторная деятельность непрерывна, а уровень секреции непостоянен. Действие условных раздражителей на фоне высокой секреции понижает уровень непрерывного слюноотделения, действие тех же раздражителей на фоне низкой секреции повышает этот уровень (Блох, 1939; Фомин, 1941). Условные рефлексы подчелюстной слюнной железы могут быть образованы как на натуральные, так и на искусственные условные раздражители. Ф. С. Павлов (1939) и Фомин (1941) отмечают легкость образования подобных рефлексов у телят. Однако широкое применение слюносекреторной методики в опытах на крупном рогатом скоте не всегда возможно. Трудно обеспечить специальный уход, в котором нуждаются оперированные животные, целому стаду коров. Кроме того, если опыты по изучению высшей нервной деятельности длятся сравнительно короткое время, а затем животные используются для производственных целей, нецелесообразно применять методику, требующую какого-либо оперативного вмешательства.

В литературе известен ряд работ, в которых исследования проводились параллельно двумя методиками: секреторной и двигательной. Результаты, полученные при применении обеих методик при одном и том же подкреплении (Алексеева, 1953), в большинстве случаев оказывались сходными. Было показано, что двигательные условные рефлексы протекают в основном по тем же закономерностям, что и слюнные. Воронин (1952) отмечает, что любое движение при точном и объективном учете его проявления может быть показателем динамики нервных процессов, развивающихся в коре больших полушарий в результате действия внешних или внутренних раздражителей. Это обстоятельство позволяет все более широко применять различные вариации двигательной методики.

В настоящее время наиболее распространены двигательные методики, в которых условные рефлексы вырабатываются на базе пищевых или оборонительных безусловных рефлексов.

Недавно двигательнo-оборонительная методика была применена для изучения высшей нервной деятельности крупного рогатого скота (Кудрявцев и Андреев, 1951). В качестве безусловного раздражителя был использован электрический ток. Несмотря на то, что подобная методика применяется также в опытах на других животных, вряд ли можно считать, что электрический ток является для животных адекватным раздражителем.

Постоянное подкрепление условных раздражителей электрическим током делает животных крайне возбудимыми и нарушает у них нормальное течение нервных процессов в коре головного мозга (Павлов, 1926).

Некоторые исследователи для изучения высшей нервной деятельности животных используют методику свободного передвижения, так называемой «методикой побежки». Недостатком этой методики является трудность объективного учета двигательной реакции животного, так как без наличия объективной записи даже при самом тщательном наблюдении могут быть допущены значительные ошибки. К тому же экспериментатор здесь имеет дело с большим количеством сложных движений, что крайне затрудняет анализ полученных данных.

В последние годы в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР разработан ряд двигательных пищевых методик для изучения высшей нервной деятельности различных животных. Эти методики основаны на общем принципе — в каждой из них условнорефлекторным является движение, с помощью которого животное добывает себе пищу в естественных условиях. У разных животных это движение осуществляется биологически адекватным для них образом, соответственно их физиологическим и морфологическим возможностям. Результаты опытов, поставленных на рыбах, рептилиях, птицах и ряде млекопитающих (кролики, собаки, крысы и низшие обезьяны), показывают, что двигательнo-пищевая методика, являясь вполне адекватной для различных представителей позвоночных животных, позволяет легко вырабатывать специализированные двигательные условные рефлексы и объективно регистрировать их. В то же время показано, что эта методика дает возможность выявить типологические особенности нервной системы животных (Воронин, 1952).

Мы считаем, что для исследования высшей нервной деятельности крупного рогатого скота может быть использована методика двигательных пищевых условных рефлексов. Выше было отмечено, что главным требованием этой методики является выбор пищевого движения, наиболее адекватного для данного вида животных. Учитывая, что пойка на скотном дворе происходит из автоматических поилок, мы считаем, что нажим мордой на рычаг поилки является для коров вполне адекватным пищевым движением.

МЕТОДИКА

Опыты по изучению высшей нервной деятельности крупного рогатого скота проводятся в отдельном помещении, специально оборудованном для этой цели внутри скотного двора. Было отмечено, что находящиеся в этом помещении коровы совершенно не реагируют на громкий шум от передвижения тачки, вывозящей навоз, на мычание и другие звуки. Но вместе с тем коровы отчетливо реагируют на доносящиеся голоса доярок, стук молочных бидонов и прочие звуки, связанные с моментом кормления или доения. В силу этого для проведения опытов можно не устраивать дорогостоящую звуконепроницаемую камеру, если будет обеспечена тишина на скотном дворе: отсутствие разговоров, необычных шумов и стуков.

Помещение разделено перегородкой на две части (рис. 1). Размеры отделения, где находится животное, $3,2 \times 1,8 \times 2,9$ м. В нижней части перегородки у передней стены сделано отверстие ($0,8 \times 0,5$ м) для кормушки. Кормушка устроена следующим образом (рис. 2). В прочном деревянном круге на равном расстоянии друг от друга вырезано 6 круглых отверстий (вверху они шире, внизу уже). Над каждым отверстием, не касаясь его стенок, подвешена алюминиевая миска. Миска прикреплена к трем

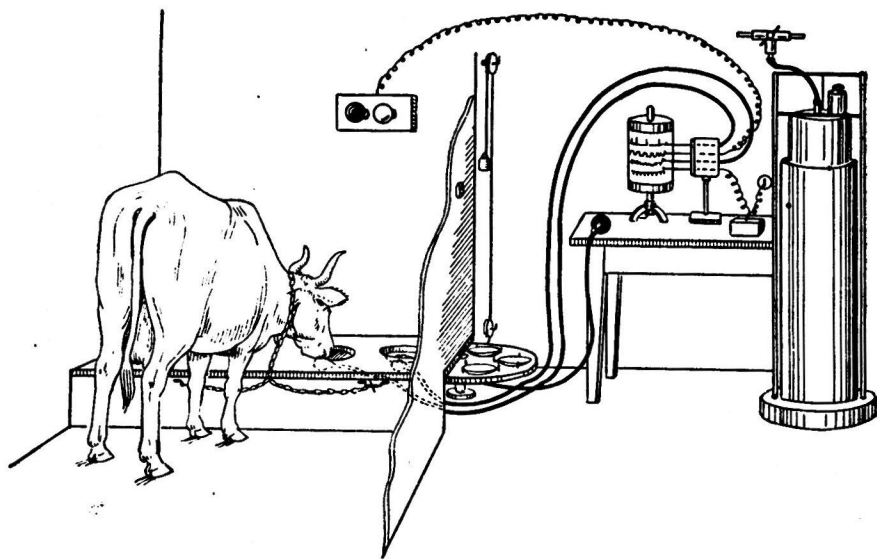


Рис. 1. Схема установки для изучения двигательных пищевых условных рефлексов крупного рогатого скота.

металлическим стержнем при помощи петель из резины и резинового кольца, которое надето на миску и с трех сторон прижато металлическими пластинками. При нажатии на дно миска опускается вниз, возвращаясь обратно по прекращении нажима. Круг с мисками укреплен на вертикальной оси. Вращение его осуществляется по тому же принципу, что и в подвижных кормушках для собак (Подкопаев, 1952). Кормушка расположена так, что одна половина ее находится в одном, а другая — в соседнем отделении (рис. 1). Это позволяет экспериментатору по ходу опыта наполнять освобождающиеся миски. Та часть кормушки, которая находится в отделении, где помещено животное, сверху покрыта прочным деревянным щитом. В щите на расстоянии 10 см друг от друга прорезано 2 круглых отверстия диаметром 35 см. К одному отверстию снизу подходит очередная миска с пищей, другое отверстие затянато водонепроницаемой материей. Под матерчатым кругом, который для краткости назван «диск», и под миской, из которой ест корова, расположены резиновые баллончики, соединенные через резиновые трубки и мареевские капсулы с пылчниками, регистрирующими на движущейся ленте кимографа любой нажим на диск и на миску. Запись ведется на белой бумажной ленте чернилами при помощи металлических перышек, обычно употребляющихся в самопишущих метеорологических приборах. На ленте кимографа записывается также время действия условных раздражителей и отмечается время через каждые 5 сек. (рис. 3). Окна закрываются ставнями, опыт ведется при искусственном освещении. Лампочка в 60 ватт под матовым абажуром расположена на потолке.

Условными раздражителями в наших опытах служат сигналы, относящиеся к зрительному и звуковому анализаторам: белый и синий свет, звонок, высокий и низкий

тоны и др. Сигнальные синяя и обычная белая лампочки в 75 ватт укреплены сверху на передней стенке в отделении, где стоит животное. Источники звуков (тоны разобранной фисгармонии, через которые проходит воздух из газометра, звонок и проч.) находятся в отделении экспериментатора, где также расположены пульт управления и регистрирующая аппаратура. За поведением животного во время опыта можно наблюдать через небольшое отверстие (глазок) в перегородке.

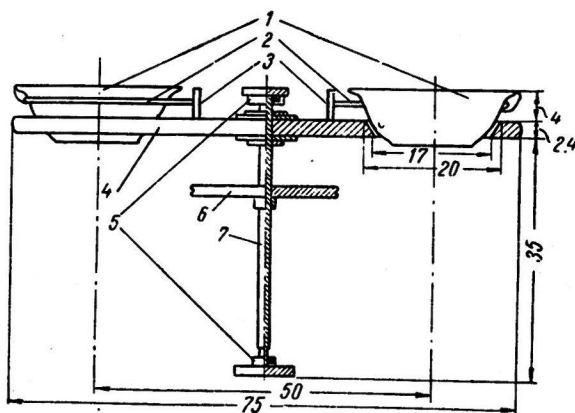


Рис. 2. Схема кормушки.

1 — миска; 2 — резиновые кольца и петли; 3 — металлические стержни; 4 — круг с вырезами; 5 — опорные подшипники; 6 — шкив; 7 — ось; размеры даны в сантиметрах.

В качестве безусловного пищевого раздражителя (подкрепления) мы даем, как правило, корнеплоды. Обычно коровы съедают их охотно и быстро; в миске не остается никаких крошек. Применение концентрированного корма для подкрепления показало, что коровы долго вылизывают миску, несколько раз возвращаясь к этому в течение интервала между раздражителями; в пищевом центре коры длительное время поддерживается очаг возбуждения. В наших опытах обычно употребляются мелкие

Айва Опыт 26

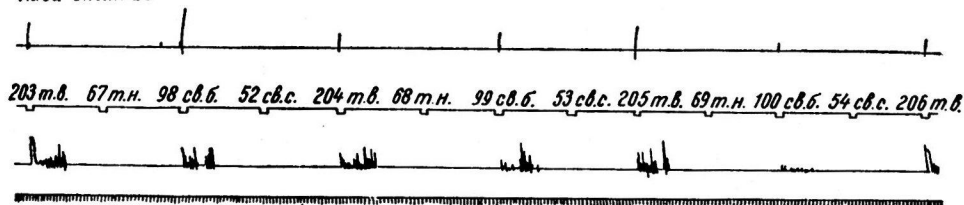


Рис. 3. Кимограмма опыта № 26 на корове Айва.

Сверху вниз: условная реакция (нажим на диск); действие условных раздражителей; безусловная реакция (поедание корма из миски); отметка времени 5 сек.; т. в. — тон высокий; т. н. — тон низкий, св. б. — свет белый, св. с. — свет синий. Цифры обозначают порядковые номера условных раздражителей.

куски турнепса, брюквы и картофеля. Вес отдельной порции 350—400 г. Каждой корове даются те овощи, которые она поедает охотно (это выявляется заранее). Все опыты ставятся на животных через 1—2 часа после утреннего кормления. Коров для опыта мы берем в первую половину периода лактации, так как во второй половине животные обычно получают меньше сочных кормов, в силу чего их пищевая возбудимость сильно повышена.

Выработка условных рефлексов происходит следующим образом. Сначала коровы приучаются есть из мисок в помещении для опытов. Для этого они приводятся в помещение, где получают подряд 6—10 порций пищи. Уже в 1-й день отмечается разница в поведении отдельных коров. Одни идут легко, других приходится вести насильно; одни сразу подходят к миске и начинают есть из нее, никак не реагируя на движущиеся кормушки, другие долго обнюхивают все вокруг, нюхают миску, но корм из нее

длительное время не берут, при каждом движении кормушки отскакивая назад. Обычно на 2—3-й день большинство животных спокойно поедает корм из мисок. Тогда на диск тонким слоем насыпаются отруби. Корова слизывает отруби и при этом нажимает мордой на резиновый баллончик, находящийся под материей. Нажим регистрируется на ленте кимографа, так как баллончик, как было отмечено выше, через пневматическую систему соединен с писчиком. Экспериментатор, находящийся в соседней комнате, тотчас подкрепляет это движение порцией пищи. В результате нескольких совпадений нажимов мордой на диск и получения пищи у коров образуется временная связь между этим движением и получением пищи. Связь эта обычно образуется очень быстро, она, собственно, в несколько иной форме имеется у коров в готовом виде: связь между нажимом мордой и получением воды. Почти все коровы уже на следующий день нажимают мордой на диск, даже если на нем нет отрубей. На этой стадии выработки рефлекса корова, съев пищу из миски, сразу же давит на диск и получает новую порцию.

После этого мы приступаем к выработке условного рефлекса на определенный раздражитель. С этой целью пищей подкрепляется не всякий нажим, а только тот, который совпадает во времени с действием условного раздражителя.

Вначале условные сигналы даются через 40 сек. — 1 мин.; постепенно интервалы удлиняются до 1 мин. 30 сек.—2 мин. 30 сек. Длительность действия условных раздражителей 10 сек. Первое время у всех животных между действием раздражителей наблюдается большое количество межсигнальных нажимов, которые лишь постепенно угасают.

Положительные условные рефлексы обычно вырабатываются у коров после 3—8 сочетаний условного раздражителя с пищевым подкреплением и становятся прочными после 3—28 сочетаний.

После укрепления условных рефлексов вводятся дифференцировочные раздражители. Скорость появления и упрочения условных рефлексов как на положительные, так и на отрицательные раздражители, а также скорость угашения межсигнальных реакций зависит от типологических особенностей высшей нервной деятельности подопытных животных. Для характеристики условных рефлексов используются следующие показатели: 1) наличие условнодвигательной реакции; 2) латентный период реакции; 3) характер, интенсивность и количество нажимов.

После того как условные рефлексы на положительные и отрицательные раздражители становятся прочными и постоянными и межсигнальные нажимы исчезают (рис. 3), мы переходим к испытанию основных свойств высшей нервной деятельности: силы, подвижности и уравновешенности процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга, используя для этой цели ряд тестов. Обычно употребляется удлинение действия отрицательных раздражителей, изменение стереотипа, прерывистое угашение (применение положительного раздражителя через 30-секундные интервалы без пищевого подкрепления), «сшибка» (положительный сигнал дается сразу после отрицательного), двусторонняя переделка сигнального значения ассоциированной пары раздражителей и др.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что методика двигательных пищевых условных рефлексов дает возможность объективно оценивать свойства корковых процессов крупного рогатого скота и тем самым выявлять типологические особенности отдельных животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева М. С., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова АН СССР, 2, 1953.
 Блох Э. Л., Физиолог. журн. СССР, 2, в. 2, 200, 1939.
 Быков К. М. и И. П. Курцин. Кортико-висцеральная теория патогенеза язвенной болезни. М., 1952.
 Быков К. М. Избранные произведения, 2. Кора головного мозга и внутренние органы. М., 1954.
 Волкинд Н. Я. Корреляция между типом нервной системы и дыханием у собак. Автореферат, Л., 1950.
 Воронин Л. Г. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Л., 1952.
 Кудрявцев А. А. и М. Н. Андреев, Сов. зоотехния, № 12, 1951.
 Павлов И. П. (1926). Лекции о работе больших полушарий головного мозга. М., 147, 1952.
 Павлов Ф. С., Физиолог. журн. СССР, 27, в. 1, 86, 1939.
 Петрова М. К. О роли функциональноослабленной коры головного мозга в возникновении различных патологических процессов в организме. Л., 1946.
 Подкопаев Н. А. Методика изучения условных рефлексов. М., 1952.
 Усневич М. А., Журн. высш. нервн. деят., в. 1, 1951.
 Фомин Д. А., Физиолог. журн. СССР, 30, в. 4, 524, 1941.

МЕТОДИКА РЕГИСТРАЦИИ МИГАТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ У ГРУДНЫХ ДЕТЕЙ

А. М. Фонарев

Лаборатория высшей нервной деятельности ребенка. Институт педиатрии Академии Медицинских Наук СССР, Москва

Поступило 7 V 1954

При изучении условнорефлекторной деятельности человека защитный мигательный рефлекс века, хорошо выраженный и отличающийся большим постоянством, начинает занимать видное место. Четкое и быстрое появление мигательных движений в ответ на раздражитель допускает возможность анализа развертывания нервных процессов во времени.

Впервые защитный мигательный рефлекс при исследовании условных рефлексов у детей был использован Денисовой и Фигуриным (1935), а позднее Касаткиным (1935), причем регистрация мигательных движений производилась визуально, путем подсчета числа миганий за определенный отрезок времени.

Графическая регистрация мигательных движений у взрослых людей была наиболее удачно разработана Короткиным (1949). Его методика заключается в механической записи движений века с помощью двух мареевских капсул. Меньшая из них прикреплена к голове испытуемого и соединена с концом бамбукового рычажка, другой конец которого липким пластырем приклеивается на верхнее веко. Не менее ценной является и катодная методика, предложенная Андреевым и Ивановым (1950), но также требующая наклеивания на веко стanniолевого лепестка.

Обе методики дают вполне удовлетворительные результаты при исследованиях на взрослых людях, но не могут быть использованы для изучения высшей нервной деятельности детей раннего возраста.

Основное препятствие для их применения при изучении в. н. д. у маленьких детей заключается в невозможности добиться неподвижности головы ребенка во время исследования, что у взрослых обеспечивается путем соответствующего инструктирования испытуемого. В связи с этим, по предложению Касаткина, нами была разработана новая, адекватная для детского возраста методика объективной регистрации мигательных движений.

Особенности ребенка раннего возраста предъявляют ряд требований к прибору, воспринимающему движения века. Прибор должен обладать возможно малым размером и весом и легко укрепляться на такой части лица, кожа которой при мимических реакциях наименее смещается относительно века.

Предложенный нами прибор, имеющий размер 9×4 мм и вес 0.4 г, в значительной степени отвечает этим требованиям.

С помощью индифферентной липкой массы приборчик укрепляется на переносице ребенка и совершенно не стесняет движений головы, а последние не влияют на работу приборчика.

Основанный на принципе электронного усиления токов приборчик является достаточно чувствительным приемником малейших колебаний ресниц.

Устройство датчика. Датчик состоит из: цилиндрической капсулы (1), выходящего из него штока (2), тонкой согнутой планки (3), с помощью которой он накладывается на переносицу (рис. 1).

Капсула со стенками, толщиной в 0.5 мм, выточена из плексигласа и имеет внутреннее отверстие диаметром в 3 мм. С обоих концов капсула запаяна стanniолевыми пробками, от которых вдоль внутренних стенок капсулы к центру протянuty пружинны, обеспечивающие постоянство контакта между угольным порошком, плотно заполняющим внутренность капсулы, и стanniолевыми пробками. От стanniолевых пробок отходят к усилителю два проводника (4).

В массу угольного порошка помещается внутренний короткий рычаг штока, имеющий на конце специальную лопаточку. Внешний рычаг штока через боковую стенку капсулы выходит в отверстие, диаметр которого не превышает диаметра штока больше чем на 0.07 мм; в противном случае порошок высыпается наружу и прибор приходит в негодность. Шток сделан из медной проволоки диаметром в 0.5 мм; внешняя часть штока изолирована.

Между датчиком и усилителем включается приставка, состоящая из трансформатора с коэффициентом усиления $1/30$ и полутравольтовой сухой батарее. Низко-

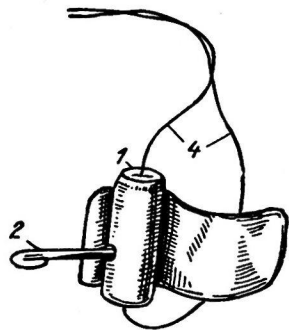


Рис. 1. Внешний вид прибора.

Описание в тексте.

омная обмотка трансформатора через батарею последовательно соединяется с прибором, а высокоомная — с усилителем (рис. 2). Для приборчика может быть применен любой низкочастотный усилитель с двумя и более каскадами усиления, но можно использовать и ламповый радиоприемник, имеющий адапторный вход. На выход усилителя или приемника включается электромагнитный отметчик.

Регистрация мигательных движений происходит следующим образом: датчик накладывается на переносицу ребенка таким образом, чтобы ресницы при своем движении прикасались к внешней части штока. Возникающие при этом колебания пере-

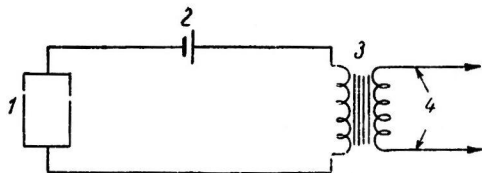


Рис. 2. Схема включения прибора.
1 — датчик; 2 — сухой элемент; 3 — трансформатор; 4 — провода к усилителю.

даются внутренней частью штока на угольный порошок, что изменяет его сопротивление. В этот момент в трансформаторе образуется ЭДС, которая пропорциональна силе давления ресниц на шток.

Датчик следует помещать на переносице ребенка таким образом, чтобы выступающий шток располагался перпендикулярно спинке носа и ближе к ресницам нижнего века, не прикасаясь к ним.

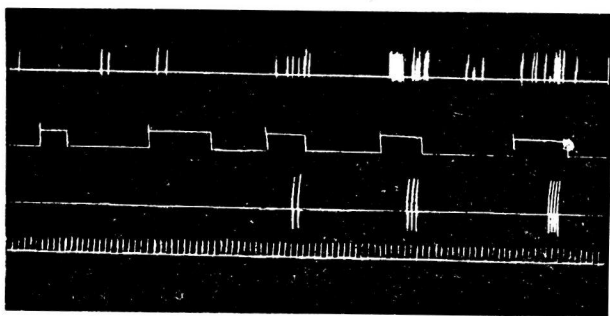


Рис. 3. Кимограмма регистрации мигательного условного и безусловного рефлексов. *Сверху вниз:* запись мигательных движений; отметка условного раздражителя; отметка безусловного подкрепления; отметка времени в секундах.

При помощи этого прибора вполне возможно регистрировать мигательный рефлекс у грудных детей (рис. 3). Следует подчеркнуть, что, поскольку для работы датчика вполне достаточно слабого прикосновения к нему кончиков ресниц, приборчик не вызывает нежелательных реакций ребенка и совершенно не мешает исследованию.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Б. В. и Б. П. Иванов, Физиолог. журн. СССР, № 2, 1950.
Девяцова М. П. и Н. Л. Фигурин, Сов. педиатр., № 6, 1935.
Касаткин Н. И., Сов. педиатр., № 8, 1935.
Короткин И. И., Физиолог. журн. СССР, № 4, 1949.

ПРОСТОЙ СПОСОБ РЕГИСТРАЦИИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ СОБАКИ

Н. Н. Полякова

Лаборатория физиологии высшей нервной деятельности Физиологического института им. А. А. Ухтомского Ленинградского Государственного университета имени А. А. Жданова

Поступило 31 V 1954

Применяемая в настоящее время методика регистрации двигательной оборонительной реакции собаки при работе с электрокожным подкреплением требует фиксации задней конечности к системе рычагов, что ограничивает подвижность животного в станке и не всегда удобно в эксперименте.

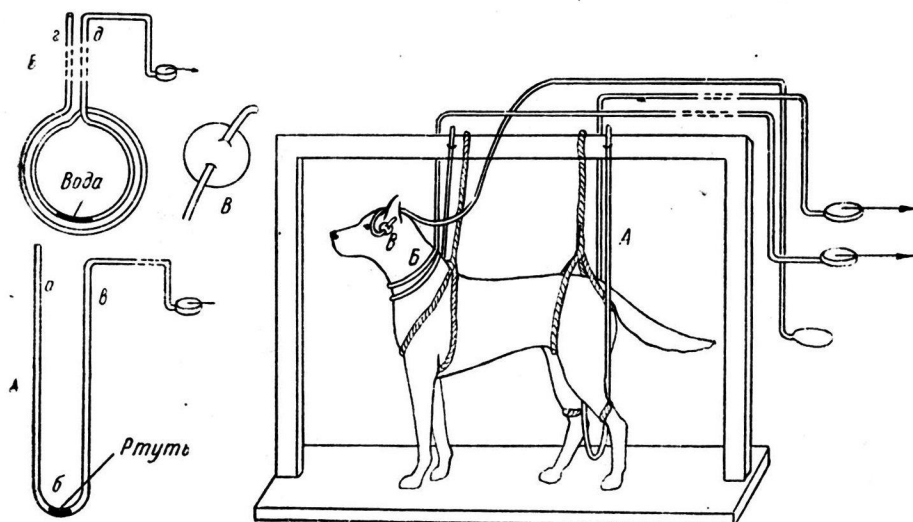


Рис. 1. Общий вид собаки в станке.

А — приспособление для записи движений конечностей собаки; Б — приспособление для записи отряхивания головы собаки; В — трубка для вдувания воздуха в ухо. Остальные объяснения в тексте.

Нами в лаборатории (руководимой Э. Ш. Айрапетянцем) применен другой, чрезвычайно простой способ записи движений конечности собаки, при котором конечность остается свободной и подвижность животного ничем, кроме лямок, не ограничена.

Для этой цели к верхней планке станка, рядом с задними лямками, подвешивается, как это показано на рис. 1, приспособление для записи движений конечностей, состоящее из резиновой трубки (А) диаметром 6—8 мм. Нижний изгиб трубки (б) находится на расстоянии 3—6 см от настила станка; верхний конец трубки (а) остается открытым, другой (в) соединяется с мареевской капсулой. В изгиб трубки вливается 3—5 мл ртути (трубка должна быть эластичной и не давать при этом перегиба). Вертикальная часть трубки (а) прикрепляется к лапе собаки выше голеностопного сустава, другая часть (в) либо остается свободной, либо привязывается ко второй лапе, причем в последнем случае записываются движения обеих задних конечностей собаки. (Электроды прикрепляются к лапе собаки обычным способом).

Поднимание лапы, привязанной к трубке (а), вызовет перемещение ртути в другую половину трубки (в) и вытеснение воздуха в мареевскую капсулу, благодаря чему поднимается перо писчика. Поднимание другой лапы вызовет противоположно направленный эффект и на кимограмме даст отклонение кривой вниз от исходного уровня. На рис. 2 приведены образцы записи. В отличие от поднимания лапы, перемещение животного в станке дает лишь незначительные колебания кривой. Следует иметь в виду, что количество ртути должно быть во всех опытах постоянным для возможности сравнения кривых.

Этот же принцип может быть использован для регистрации некоторых других движений животного. Так, например, мы использовали его для регистрации другого

двигательного оборонительного рефлекса: отряхивательных движений головы собаки при вдувании в ухо легкой струи воздуха. Для этой цели вокруг шеи собаки оборачивается 2—3 раза (рис. 1, Б) резиновая трубка, один конец которой (е) свободен, второй (д) соединен с маревской капсулой. В трубку наливается 2—5 мл воды (всегда постоянное количество). Ртуть применять в этом случае не следует, так как при сильном отряхивании размахи песчика будут чрезмерно большими. Вдувание струи воз-

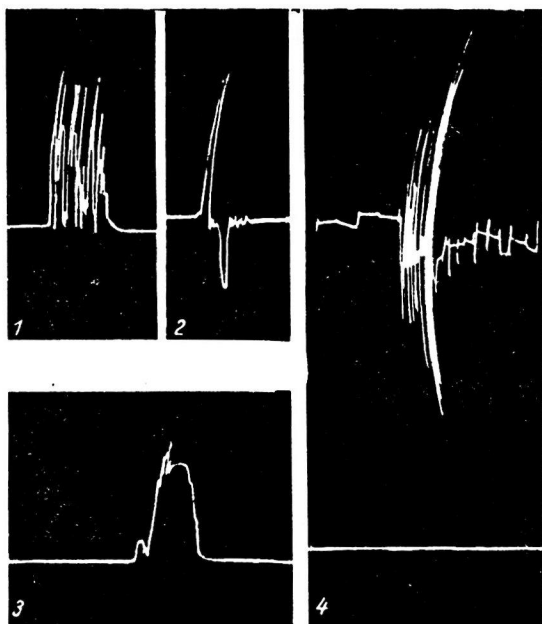


Рис. 2. Образцы записи движений собаки. 1 — многократный подъем левой лапы; 2 — подъем сначала левой, затем правой лапы; 3 — длительный подъем левой лапы; 4 — запись отряхивательных движений. Мелкие колебания кривой соответствуют перемещению положения собаки.

духа производится через узкую изогнутую трубочку (рис. 1, В), приклеиваемую менделеевской замазкой перед ушной раковиной собаки. Образец записи см. на рис. 2, 4. Предлагаемый способ регистрации движений прост, достаточно точен и не требует специального оборудования.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ

А. В. Глебовский и Викт. К. Федоров¹

Институт физиологии имени И. П. Павлова Академии Наук СССР

Поступило 13 XI 1953

Изучение высшей нервной деятельности (в дальнейшем в. н. д.) различных видов животных необходимо для решения многих вопросов физиологии. В настоящей статье приводится описание разработанной нами электрооборонительной методики, дающей возможность изучать в. н. д. мышей, крыс, морских свинок, кроликов, кошек и других видов животных.

¹ Авторы скрыли от Редакции факт направления своей статьи в другой журнал, который ее и опубликовал. К сожалению, Редакция узнала об этом тогда, когда настоящий номер был набран. Поэтому она оставляет статью в номере, хотя и осуждает поступок молодых авторов. (Прим. Ред.).

При разработке этой методики мы руководствовались тем, что она, во-первых, должна обеспечить изучение свойств в. н. д.: силу раздражительного и тормозного процессов, их уравновешенность и подвижность; во-вторых, она должна быть в одинаковой степени адекватной для всех изучаемых видов животных; в-третьих, она должна давать не только качественную, но и количественную оценку их условно-рефлекторной деятельности при полной сравнимости получаемых результатов; в-четвертых, она должна быть максимально объективной как при ведении опытов, так и при регистрации их результатов.

В основу нашей методики был положен следующий принцип. Животное, помещенное в камеру специально сконструированного аппарата, получает безусловное болевое раздражение в виде электрического тока, подающегося через металлические палочки пола. Ток не подается только в камеру верхнего этажа, куда животное может попасть двумя путями: при одном условном раздражителе животное должно бежать вправо, при другом — влево. Таким образом, в наших опытах условные раздражители сигнализируют животному не только о предстоящем безусловном болевом раздражении, но и о том, какой путь оно должно выбрать, чтобы достигнуть места, где болевое раздражение отсутствует. Пункт, с которого животное выбегает, и конечный пункт, куда оно прибегает, остаются всегда фиксированными. Изменяется лишь, в зависимости от сигнала, путь пробежки. Для каждого вида животных напряжение электрического тока различно.

Сконструированный нами аппарат схематически изображен на рис. 1, А и Б. Длинный коридор верхнего этажа (1), застекленный сверху, изображает замкнутое кольцо. Пол коридора (2) состоит из ряда изолированных друг от друга металлических палочек, соединенных последовательно попарно так, что в результате получается двойная электрическая цепь. Лишь небольшая часть кольцевого коридора (3), отгороженная боковыми дверцами (4) в виде камеры, имеет сплошной пол. Камера верхнего этажа является тем местом в аппарате, где животное не получает электроболевого раздражения и куда оно, естественно, стремится прибегать. Камера представляет собою двухэтажное сооружение, как это видно на рис. 1, Б.

Из камеры нижнего этажа (рис. 1, Б, 5) животное начинает свою побегку. По наклонному коридору (6) оно достигает кольцевого коридора в том месте, в котором он разветвляется на правый и левый пути (рис. 1, А), ведущие в камеру верхнего этажа (3). Пол нижней камеры (5) и наклонный коридор (6) устроены так же, как пол кольцевого коридора (1) (из металлических палочек). Пол нижней камеры соединен с полом кольцевого коридора последовательно, представляя собою единую двойную электрическую цепь. По желанию, на весь пол можно подавать любое напряжение переменного тока.

Опыт идет следующим образом. Подопытное животное помещается в камеру верхнего этажа (3) через открывающуюся стеклянную крышку (7). Через 1 мин. пол начинает медленно (в течение 2 сек.) откатываться из-под животного и последнее вынуждено соскочить в камеру нижнего этажа (5), уже на электрический пол. Пол верхней камеры закрывается, и животному некуда уйти из нижней камеры, так как дверца, отделяющая его от наклонного коридора, закрыта. Через 5 сек. включается условный раздражитель и одновременно открывается дверца, ведущая в наклонный коридор, и одна из боковых дверей, ведущих в верхнюю камеру. Еще через 6 сек. (время изолированного действия условного раздражителя) на весь пол дается безусловный раздражитель — электрический ток необходимого напряжения. В результате животное выбегает из нижней камеры и поднимается по наклонному коридору в кольцевой и далее, с тем чтобы, в зависимости от сигнала, выбрать правое или левое направление и достичь верхней камеры. Если у данного животного прочно выработан условный рефлекс, то оно безошибочно поворачивает в кольцевом коридоре в нужную сторону. Правильно решив задачу, животное пробегает лишь половину кольцевого коридора, достигает камеры через открытую боковую дверцу в течение всего 3—5 сек., не получая безусловного подкрепления. Если же условный рефлекс у него недостаточно закреплен и животное повернет в кольцевом коридоре в неправильную сторону, то, добежав до закрытой дверцы, оно вынуждено повернуть назад и пробежать весь кольцевой коридор в обратном направлении, на что потребуются более 6 сек. В этом случае животное получает безусловное подкрепление. Этого стимула достаточно, чтобы, с одной стороны, выработалась условная связь между условным раздражителем и соответ-

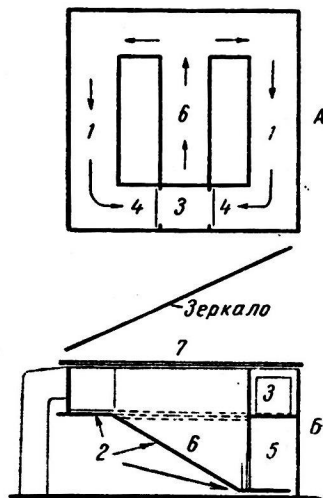


Рис. 1. Схема аппарата. А — вид сверху, Б — вид сбоку, в разрезе. Объяснение в тексте.

ствующим поворотом животного в кольцевом коридоре, а с другой, — ускорила побежка животного, так как при медленном движении оно вновь получает ток.

После того как животное достигнет камеры, условный раздражитель прекращается и одновременно закрываются обе двери: одна, ведущая в наклонный коридор из нижней камеры, другая — в камеру верхнего этажа из кольцевого коридора. После минутного интервала, во время которого животное находится в верхней камере, опыт продолжается в том же порядке: отодвигается пол, животное соскакивает в камеру нижнего этажа, дается условный раздражитель и т. д. до тех пор, пока не пройдет весь намеченный для данного опыта стереотип раздражителей. После окончания действия последнего условного раздражителя, когда животное прибежит в камеру верхнего этажа, опыт, который длится 15—20 мин., заканчивается и животное удаляется из аппарата через ту же стеклянную крышку сверху, через которую оно было впущено.

С целью максимальной объективности как в проведении опытов, так и в записи реакций животного нами сконструирован автомат, который не только открывает соответствующие двери, включает условные раздражители в необходимой последовательности, а также безусловный раздражитель требуемой интенсивности, но и регистрирует латентный период рефлекса, правильность или неправильность выбранного животным направления и время, затраченное им на пробегку всего пути. Регистрация этих показателей дает возможность не только качественно, но и количественно оценивать условнорефлекторную деятельность животного.

Условный рефлекс, образованный в условиях нашей методики, широко генерализован: любой другой индифферентный раздражитель вызывает у животного аналогичную реакцию — стереотипную побегку в верхнюю камеру. Однако, не дожидаясь специализации этого условного рефлекса, можно приступить к выработке второго условного рефлекса на другой индифферентный раздражитель, который будет отличаться от первого рефлекса лишь изменением поворота животного в коридоре в противоположную сторону. Следовательно, у пары таких условных рефлексов имеются, с одной стороны, общие условнорефлекторные компоненты реакции, а именно: связь между началом действия условного раздражителя и началом побегки животного вперед, с другой — специфические компоненты — связь между условным раздражителем и соответствующим поворотом животного в коридоре. По существу, такой пары условных рефлексов достаточно для того, чтобы приступить к изучению основных свойств в. и. д. животного, применяя приемы, рекомендованные И. П. Павловым.

Считаем уместным привести краткое описание технического оформления данной методики.

Основным в аппарате является пол кольцевого коридора, который подвешен наподобие кардановского кольца, что дает возможность отмечать колебания его в двух диаметрально противоположных направлениях. Этим достигается то, что в каждый момент времени мы имеем координаты нахождения животного в кольцевом коридоре. Колебания коридора, вызванные перемещением животного в нем, при помощи двойных контактов передаются на электроотметчики кимографа. Чувствительность колебаний кольцевого коридора 5—10 г и вес его порядка 10 кг.

Пол камеры верхнего этажа представляет собою контактную площадку: как только животное наступает на него, сразу же начинают действовать часы, отсчитывающие одномоментные интервалы между действием условных раздражителей. По истечении этого времени часы включают с помощью реле мотор, который вытягивает из-под животного пол. Животное соскакивает в камеру нижнего этажа, пол которой является также контактной площадкой. Нахождение животного на нижней площадке является сигналом для закрытия верхнего пола и включения других часов, которые через 5 сек. с помощью новых реле включают: 1) условный раздражитель, 2) открытие двери, ведущей из нижнего этажа камеры в наклонный коридор, 3) открытие одной из боковых дверей, ведущих в камеру верхнего этажа, 4) так называемую большую скорость вращения барабана кимографа (1 мм/сек.), 5) запись на кимографе латентного периода реакции животного, длительности побегки, правильности или неправильности выбранного им направления, открытия соответствующей боковой двери, начала и окончания действия условного и безусловного раздражителей, 6) часы, которые через 6 сек. включают безусловный раздражитель — ток.

Как только животное достигнет верхней камеры, вновь замыкается контакт площадки под ним, причем производятся следующие действия: 1) закрываются обе двери, 2) переключается автомат на подачу следующего условного раздражителя и на открытие соответствующей ему боковой двери, 3) включаются часы, отсчитывающие минутные интервалы между условными раздражителями. После этого весь цикл повторяется сначала, в только что описанном порядке. После дачи последнего условного раздражителя и прихода животного в верхнюю камеру автомат сигнализирует окончание опыта. Общий вид всей установки представлен на рис. 2.

Образец автоматической записи опыта представлен на рис. 3. Она осуществляется тремя перьями двойного действия, выполняющими следующие функции. Среднее

перо (1) чертит ступенчатую линию, начиная с момента дачи условного раздражителя до прихода животного в верхнюю камеру. Скорость вращения барабана в это время — 1 мм/сек., что дает возможность определять момент включения безусловного раздражителя (через 6 сек.). В промежутках между условными раздражителями, когда животное находится в верхней камере, скорость вращения барабана уменьшается в 10 раз. По характеру вычерченной линии можно определить, какая из боковых дверей, ведущих в верхнюю камеру, открывалась: если ступеньки линии направлены вверх от основного положения пера, то открывалась правая дверь, если вниз — левая.

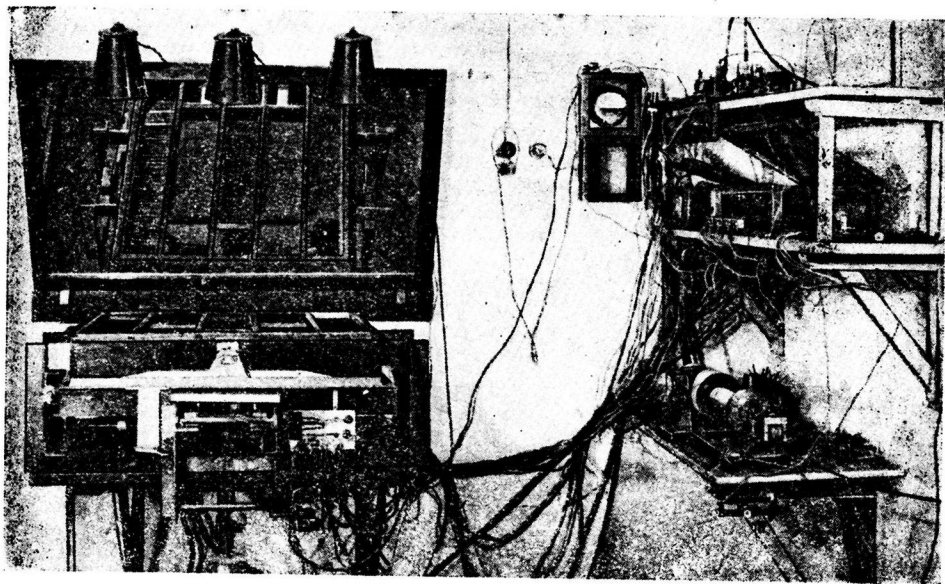


Рис. 2. Общий вид установки (автомат справа).

Верхнее перо (2) отмечает поворот животного в кольцевом коридоре: отклонению линии вверх соответствует поворот животного вправо, вниз — влево от среднего, так называемого нулевого положения.

Нижнее перо (3) отмечает передвижение животного вдоль по кольцевому коридору: если животное направляется к камере, то перо отклоняется вверх, если животное движется от камеры — линия отклоняется вниз.

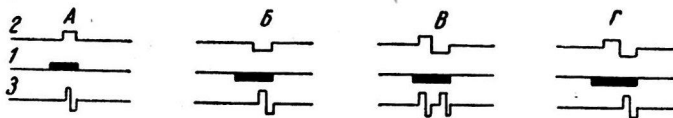


Рис. 3. Образцы автоматической записи условнорефлекторной деятельности животных. Объяснение в тексте.

Таким образом, полученная диаграмма полностью отражает поведение животного в аппарате: А — животное избрало правильный путь вправо; В — животное избрало правильный путь влево; В — животное вначале повернуло вправо, добрав до закрытой правой двери, вернулось назад и, победив влево, достигло камеры (ошибочная победа); Г — животное, повернув в неправильную сторону — влево, не дошло до левой боковой двери и, повернув назад, правильно вошло в камеру через правую дверь (правильная победа).

Конечно, приведенными случаями движений животного не исчерпывается все многообразие поведения его, но эти случаи являются теми элементами, на которые можно разложить любое, более сложное движение животного в аппарате, а следовательно, и полностью расшифровать его.

Как видно из изложенного, автоматическая запись реакций животного несколько не уступает визуальному наблюдению, а по объективности и точности превосходит последнее.

Описанная нами методика дает возможность изучать все основные свойства в. и. д. животных, используя приемы, рекомендованные для этого акад. И. П. Павловым.

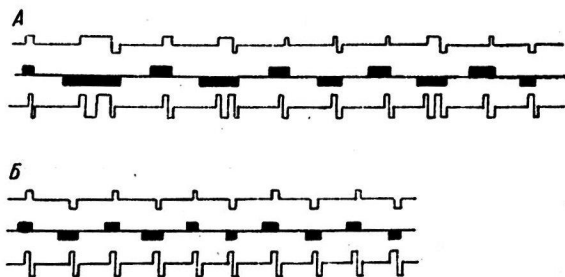


Рис. 4. Начальный и конечный этапы выработки двух условных двигательных рефлексов. Объяснение в тексте.

записи (Б) соответствует конечный этап выработки тех же условных рефлексов. Мы видим, что на все 10 условных раздражителей крыса реагировала правильно, причем латентные периоды реакций были значительно короче, по сравнению с теми, которые имели место в начале выработки рефлексов.

Заключая изложение разработанной нами методики, приводим две диаграммы (рис. 4), характеризующие начальный и конечный моменты выработки пары условных рефлексов у крысы. Верхней записи (А) соответствует начальный этап выработки условных рефлексов: на звонок крыса должна была поворачивать вправо, на световой раздражитель — влево. На рисунке видно, что животное правильно реагировало не на все 10 применений условных раздражителей. При этом латентные периоды реакций крысы были довольно велики. Нижней

ПРОСТАЯ МОДИФИКАЦИЯ УСТАНОВКИ ДЛЯ КРАТКОВРЕМЕННЫХ ОПРЕДЕЛЕНИЙ ПОТРЕБЛЯЕМОГО КИСЛОРОДА У МЕЛКИХ ЖИВОТНЫХ

П. Н. Веселкин

Из Отдела патологии ИЭМ АМН СССР, Ленинград

Получено 5 II 1953

С 1946 г. мною и рядом моих сотрудников применяется (в нескольких вариантах) чрезвычайно простая модификация установки замкнутого типа, позволяющая определять у мелких лабораторных животных потребление ими кислорода за промежуток времени от 5 до 22 мин. Простота и удобство в работе, при вполне достаточной, как показал опыт, точности получаемых результатов, позволяют предложить эту модификацию вниманию исследователей, изучающих интенсивность потребления кислорода у животных.

Установка представляет собою, в основном, обычную замкнутую систему, циркуляция воздуха в которой и постоянное поглощение выделяемой животным углекислоты достигаются при помощи использования принципа «качалки» Реньо и Рейзе. Потребление кислорода учитывается по убыли объема воздуха в системе по ходу опыта. Постоянство температуры воздуха в системе обеспечивается погружением камеры с животным в резервуар с водой («термостат»). Учет объема потребляемого кислорода может производиться различным образом.

В первоначальном варианте, примененном мною в 1946 г. на Кафедре общей патологии Военно-медицинской академии, в качестве камеры для животного использовались: большие препаратные банки или эксикаторы (для кроликов), препаратные цилиндры (для птиц) и простые широкогорлые банки емкостью 800 мл — 1 л (для мышей). Для удержания банок под водой во время опыта на дно их насыпалась дробь или помещались куски свинца. Можно прижимать банку сверху каким-либо грузом.

Качалка для вентиляции камеры представляет собой стеклянную конструкцию, состоящую из цилиндра диаметром около 4—5 см и длиной около 50—70 см, к концам которого припаяны две загнутые вверх груши (объемом по 1.5—2 л каждая). В середину цилиндра впаяны две стеклянные трубки (диаметром около 0.8 мм), расходящиеся внутри цилиндра в обе стороны, загibaющиеся в грушах на $\frac{3}{4}$ их высоты и открытые с обоих концов. Одна груша имеет, кроме того, тубус с крапом для наливания щелочи (рис. 1). Выведенные в середине цилиндра наружу концы стеклянных трубок соединяются толстостенными резиновыми трубками с камерой.

Стеклянный прибор смонтирован на деревянном креплении — колодке, укрепленной на осп. Она приводится в равномерное качательное движение при помощи шатуна, соединенного с электромотором через систему трансмиссий или червячную передачу. Система передач должна обеспечивать 8—10 качаний в минуту. Для коротких опытов допустимо и качание от руки.

Налитая в качалку щелочь (20—30%-й раствор КОН) при горизонтальном положении прибора должна наполнять груши не более чем на $\frac{1}{3}$ их объема. Во время работы прибора щелочь переливается из поднимающейся груши в опускающуюся, попеременно то вытесняя из опускающейся груши порцию воздуха в тонкую внутреннюю трубку (и в камеру), то насасывая воздух обратно из камеры в грушу во время ее подъема. Так как качание в обе стороны равномерно и обе груши соединены с камерой, воздух в ней перемешивается, но не создается ни разряжения, ни повышения давления, что часто трудно устранимо при использовании обычных воздуходувок. Объем вентиляции камеры в зависимости от величины качалки (и ритма качания) может колебаться от 2—3 до 10 и более литров в минуту. Опыт

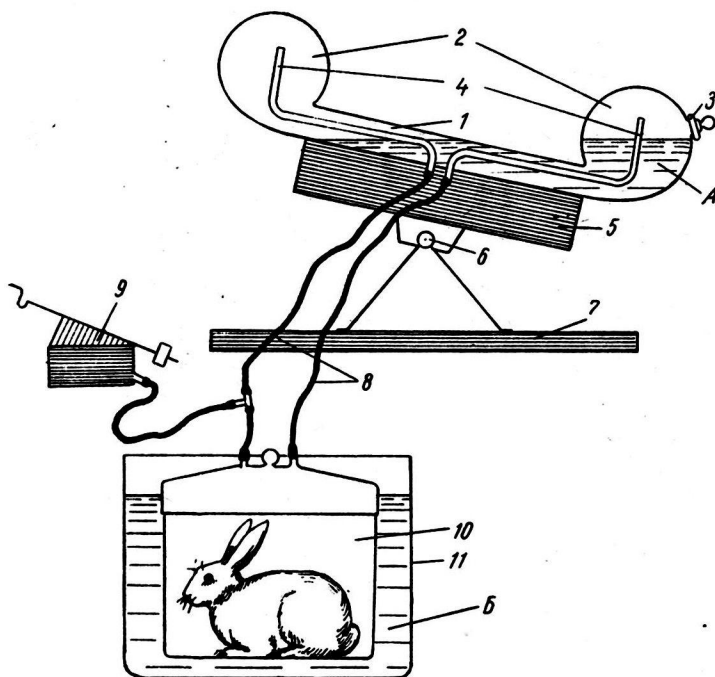


Рис. 1. Схема установки для определения потребления кислорода.

А — щелочь; Б — вода. 1 — цилиндр; 2 — груши; 3 — кран; 4 — впаивные внутри цилиндра трубки для воздуха; 5 — колодка крепления; 6 — ось; 7 — подставка; 8 — трубки, идущие к камере; 9 — аппарат Крюга (спирометр); 10 — камера; 11 — наружный резервуар для воды.

показал, что поглощение CO_2 в качалке во время опыта происходит достаточно полно.¹ Для регистрации потребления кислорода использовалась вначале малая модель аппарата Крюга, заполнявшаяся перед опытом кислородом и соединенная при помощи резиновой трубки с камерой; воздух при этом в аппарате Крюга не циркулирует, и последний служит только спирометром для автоматического обогащения воздуха камеры кислородом и для учета уменьшения объема воздушной смеси в системе, происходящего по ходу опыта за счет потребления животным кислорода. Баланс крышки аппарата Крюга регулируется по общим правилам. Уменьшение объема кислорода в системе учитывается по спуску пистика аппарата на ленте кимографа. Установив, какому уменьшению объема прибора соответствует спуск пистика на 1 мм, в дальнейшем достаточно измерить (в мм) спуск пера от нулевой линии (в начале опыта), чтобы простым перемножением узнать количество кислорода, потребленного за известный отрезок времени.

Из сказанного ясно, что опыт идет в условиях насыщения воздуха в системе водяными парами. Небольшие колебания внешней температуры и барометрического

¹ Определение содержания CO_2 в воздухе, извлеченном из камеры на разных этапах опытов (по Холдену), дало следующие результаты: через 2 мин. — 0.45%. 6 мин. — 0.55%, 11 мин. — 0.65%, 16 мин. — 0.55%, 20 и 26 мин. — 0.35%. Другой случай: через 2 мин. — 0.75%, через 20 мин. — 0.65%, через 30 мин. — 0.55%.

давления не оказывают существенного влияния на показания установки, и при обычных определениях поправками на температуру и барометрическое давление можно пренебречь. Это также представляет большое практическое удобство.

В дальнейшем в конструкции установки младшим научным сотрудником ИЭМ Г. М. Муравьевым были внесены существенные изменения, облегчающие работу. Во-первых, описанную выше качалку оказалось удобным заменить просто двумя бутылками (емкостью 2—5 л каждая), соединенными между собою широкой стеклянной трубкой и помещенными на качающейся доске. Перемещение воздуха в этом случае идет через трубки, вставленные в пробки, закрывающие горла бутылок (рис. 2). Отрицательной стороной этой крайне простой системы является лишь некоторая трудность герметизации соединений тубусов бутылей с соединяющей их широкой стеклянной трубкой и необходимость периодической (раз в 2—3 месяца) замены резины в соединениях.

Во-вторых, вместо аппарата Круга для регистрации потребляемого кислорода Г. М. Муравьев предложил небольшой чувствительный спирометр, колокол которого

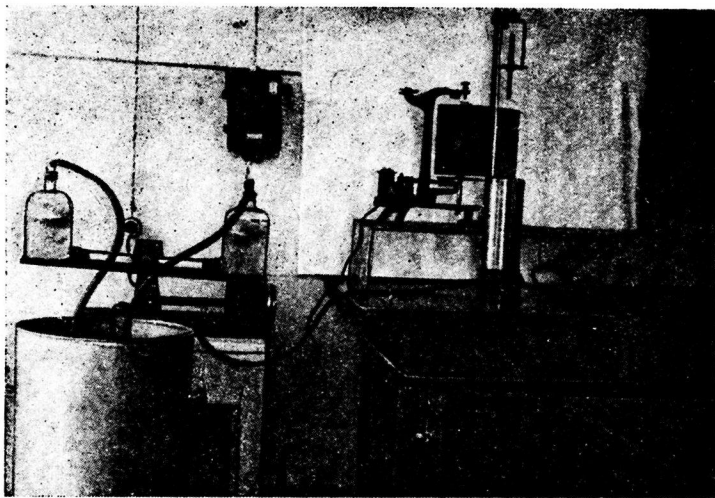


Рис. 2. Общий вид установки для определения потребления кислорода (в варианте Г. М. Муравьева).
Слева — упрощенная качалка (бутылки); справа — спирометр.

изготовлен из толстой меди или латуни. Наиболее удобным размером колокола для опытов на кроликах оказались: длина 30 см, площадь основания 30 см². Писчик в этом случае прикрепляется горизонтально к верхней поверхности колокола. Для обеспечения постоянного небольшого положительного давления в спирометре (2—3 мм вод. ст.) колокол уравновешен противовесом, висящим на нитке, перекинутой через чувствительный блок (диаметром 10—20 см). Последний может быть сделан из любого материала: металла, дерева, пластмассы и т. д. Для постоянного уравновешивания колокола при погружении его в воду к краю блока прикреплен небольшой груз. При половинном погружении цилиндра в воду груз должен находиться на верхней точке блока; при этом условии потеря веса цилиндра при погружении его в воду компенсируется нарастающим действием грузика, перемещающегося при вращении блока все дальше от нейтральной точки (совпадающей с вертикалью, проведенной через ось блока). Величина груза должна быть установлена эмпирически для данного диаметра блока, размера и веса колокола спирометра.

Тарирование спирометров, запись на кимографе и расчеты совершенно аналогичны таковым при пользовании аппаратом Круга.

Г. М. Муравьевым была предложена и особая конструкция камеры для животного, значительно облегчающая процедуру начала и окончания опыта, в которой использован принцип «водяного» замка. Камера, сделанная из оцинкованного железа (или красной меди), состоит из наружного резервуара (любой формы) для воды и припаянного или привязанного ко дну его внутреннего, меньших размеров, ящика четырехугольной или овальной формы, полностью открытого сверху. Вода наливается в наружный резервуар с таким расчетом, чтобы край внутреннего резервуара (собственно камеры) возвышался над уровнем воды на 3—5 см. Крышка камеры из этого же металла делается на 3—4 см шире и длиннее камеры и имеет форму коробки, с опускающимися вниз на 15—20 см краями и 4—5 отверстиями (с припаянными к ним патрубками) сверху. При надевании крышки на камеру край

ее опускаются на 10—15 см в воду и таким образом создается быстрая и полная герметизация камеры (рис. 3).

Два патрубка крышки соединены трубками с качалкой; третий служит для подключения трубки, идущей от спирометра; четвертый, закрываемый резиновой пробкой на время опыта, — для быстрого выхода и входа воздуха при надевании и снятии крышки; пятый может оказаться полезным для подводки к животному проводов термометра, для опускания термометра и т. д. На время опыта, если крышка не очень массивна, на верх ее необходимо ставить гирю в 3—5 кг или иной груз. Общий вид установки в варианте Г. М. Муравьева изображен на рис. 2.

Вполне хорошие результаты дает также применение, вместо аппарата Крюга или спирометра, большой стеклянной бюретки емкостью 200—300 мл, заполняемой перед опытом кислородом, с постепенным замещением его по мере убыли водою, посту-

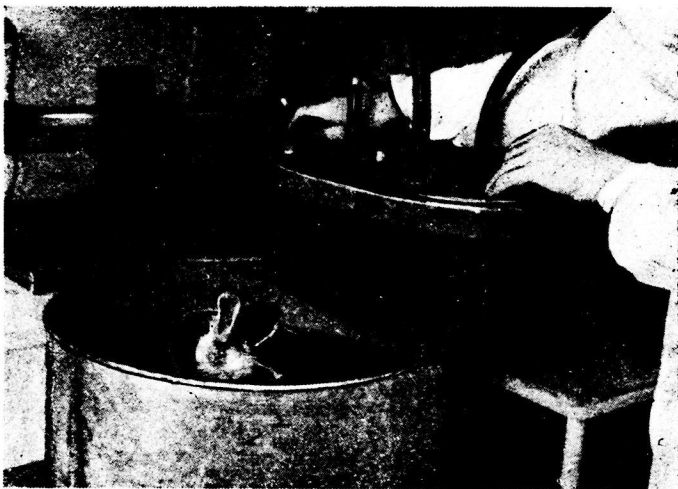


Рис. 3. Камера с крышкой, работающей по принципу «воздушного замка» (конструкция Г. М. Муравьева).

пьющей через водно-воздушный клапан из Мариоттовского сосуда. В этом случае отсчет потребляемого кислорода производится по перемещению водяного мениска (подъему его) в бюретке — непосредственно в миллиметрах.

Порядок опыта и результаты определений

На закопченном барабане кимографа (вращением его) сверху проводятся одна под другой две нулевых линии с промежутком около 2 см — верхняя для установки писчика в начале опыта, нижняя для засекания секундомера в момент пересечения ее опускающимся писчиком, т. е. отметки начала опыта. Это связано с тем, что в первые секунды пуска прибора падение спирометра бывает неравномерно и лишь после небольшого спуска приобретает вполне плавный и постоянный характер. Колокол спирометра (или аппарат Крюга) заполняется затем кислородом из подключенной через тройник кислородной подушки (трубка, идущая к камере, перекрыта) так, чтобы писчик поднялся до верхней нулевой линии. Подушка отключается, животное помещается в камеру, для ограничения его движений в камеру вставляются пробковые вкладыши (или оббитые клеенкой подушки), надевается крышка, система герметизируется, пускается качалка и после этого снимается зажим с трубки, соединяющей камеру со спирометром. Опыт может длиться 5—20 мин. Если желательно продолжить его, не вынимая животное из камеры, достаточно, не выключая качалки, отключить спирометр, снова наполнить его кислородом (поднять перо до верхней нулевой линии) и начать новую запись потребления O_2 . При этом выпадает из определения всего 1—2 мин. Подобная процедура может повторяться несколько раз и определение можно вести почти непрерывно любое время.

Можно вести запись в течение всего определения на неподвижном кимографе (запись происходит по вертикали), пуская его в ход на несколько секунд лишь при окончании опыта. Возможно вести запись и при непрерывном максимально замедленном движении кимографа с последующим измерением длины вертикали, восстановленной от нижней точки записи до второй нулевой линии. Примеры такой записи даны на рис. 4. Преимущество этого способа состоит в возможности добавочного контроля за ходом опыта (по плавности и характеру записи).

В любом варианте установка дает возможность определить количество потребленного за данный отрезок времени кислорода. Дальнейшие расчеты не представляют никаких отличий от общепринятых (приведение к нормальному давлению и т. д.; при желании — пересчет на единицу веса, поверхности, минуту или час, пересчет на калории и т. д.).

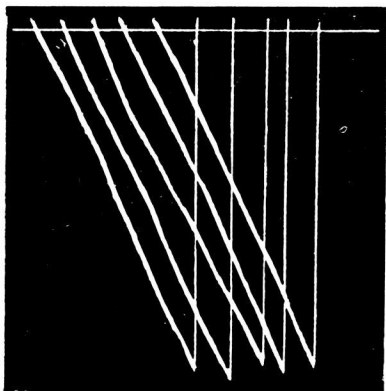


Рис. 4. Кривые записи положения спирометра в опыте на кролике при непрерывном движении кимографа. Кролик весом 2.6 кг. Определение производится через каждые 2 часа по 15 мин.

Колебания в потреблении O_2 у одних и тех же нормальных кроликов за сутки определены по изложенному способу Г. М. Муравьевым в 6—8%.

В последнее время нами ведутся испытания аналогичной установки большего размера, рассчитанной на собак.

Установка испытана и проверена в течение ряда лет в работах моих и моих сотрудников (Н. А. Штакельберг, Е. С. Зыкиной, Л. И. Горбачевич, Г. М. Муравьева, Н. А. Волоховой, Л. И. Двинянинова), а также и в других лабораториях. Получаемые для разных животных в нормальных условиях величины потребленного кислорода вполне соответствуют величинам, приводимым в литературе и полученным различными способами.

Так, для белой мыши, весом в 20 г, общепринятая средняя норма потребления O_2 за 1 час составляет 108—109 мл. В описанной установке мышь, весом в 19.5 г (при температуре комнаты в 16.5° С), потребила за 1 час 109.8 мл O_2 . Потребление O_2 голубями (рассчитанное за 10 мин. на 100 г веса) составляет 18—24 мл. В моих опытах соответственно получены цифры (у разных голубей) от 15.2 до 23.3 мл. Для нормальных кроликов величины потребляемого ими кислорода в наших опытах колеблются около 12—8 мл/кг/мин., совпадая с литературными данными.

ФОТОМЕТРИЧЕСКИЙ МЕТОД КОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАРБОКСИГЕМОГЛОБИНА В КРОВИ

Л. Э. Горн

Биохимическая лаборатория Клинического отдела Государственного Научно-исследовательского института гигиены труда и профзаболеваний, Ленинград

Поступило 30 X 1953

Наиболее точными способами количественного определения карбоксигемоглобина в крови являются газометрический метод ван-Слайка и различные модификации спектрофотометрического метода. Несмотря на ряд достоинств, эти методы не могут быть широко использованы из-за сложности и трудоемкости работы с ними и малой доступности аппаратуры. Замена спектрофотометра ступенчатым или универсальным фотометром, прибором, получившим большое распространение, позволяет упростить методику, без существенного уменьшения точности определения.

В основе предлагаемого нами способа определения лежит различие в скоростях щелочной денатурации оксигемоглобина и карбоксигемоглобина. Оксигемоглобин при соответствующих концентрациях крови и щелочи сразу меняет цвет от красного до грязно-бурого, тогда как с карбоксигемоглобином это изменение окраски происходит значительно медленней, в течение многих минут (рис. 1). Степень изменения цвета при щелочной денатурации крови может явиться, таким образом, мерой количества карбоксигемоглобина. Этот принцип был предложен Гоппе-Зейлером и Сальковским (Hoppe-Seyler u. Salkowski) — цит. по: (Гадаскина 1939) для качественного определения карбоксигемоглобина. Попытка использования этой пробы для количественного измерения сделана в работах Сторощук (1951) и Попова (1953). Методика, применявшаяся указанными авторами, страдает рядом недостатков. Наша задача заключалась в разработке оптимальных условий для перевода качественной пробы в количественную с использованием отечественной модели универсального фотометра ФМ.

Определение карбоксигемоглобина сводится к следующему. В две пробирки наливают 4.9 и 5.9 мл 0.4%-го раствора аммиака и в каждую из них вносится по 0.1 мл

крови. В первую пробирку, предназначенную для определения экстинкции исходной денатурированной крови, содержащей обычно некоторое количество карбоксигемоглобина ($\text{HbO}_2 + \text{COHb}$) добавляют 5.0 мл 0.2 н. КОН, быстро перемешивают двукратным опрокидыванием и фотометрируют через 1 мин. при фильтре № 5 (М-55, длина волны пропускаемого света 550 мμ). Содержимое второй пробирки, в которой определяется общее количество гемоглобина, прямо фотометрируют при фильтре № 6 (М-50 — 496 мμ). Фотометрирование ведется в 10-миллиметровых кюветах против дистиллированной воды.

В качестве гемолизирующей среды нами использован слабый раствор аммиака, который удобен тем, что полученные при его применении гемолизаты прозрачны и количества оксигемоглобина и карбоксигемоглобина в течение 6—8 час. остаются неизменными. Поскольку оптимальным фильтром должен считаться тот, при работе с которым разность между экстинкциями оксигемоглобина и карбоксигемоглобина будет наибольшей, мы, как это видно из рис. 2, остановились на фильтре № 5. Так как

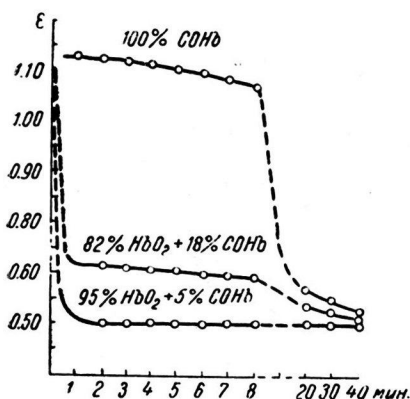


Рис. 1. Скорость щелочной денатурации в зависимости от концентрации карбоксигемоглобина в крови.

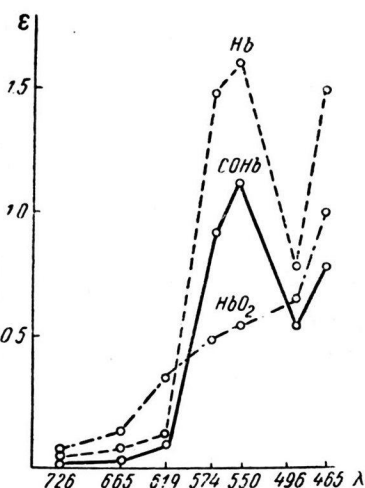


Рис. 2. Абсорбционные кривые цельной крови и растворов денатурированного окси- и карбоксигемоглобина.

визуально ощутимых спектральных различий в видимой области спектра между чистыми растворами окси- и карбоксигемоглобина нет, а восстановленный гемоглобин, благодаря содержащемуся в гемолизирующей среде кислороду, целиком переходит, как показали специальные измерения, в оксигемоглобин, определение количества общего гемоглобина проводилось прямым фотометрированием гемолизата. Наиболее удобным при использованном разведении оказался фильтр № 6. Концентрация гемоглобина в исследуемом гемолизате ограничивается областью наиболее благоприятного фотометрирования. При исходном содержании крови в 2% средняя разница экстинкций составляет 0.50. При больших количествах крови экстинкции окси- и карбоксигемоглобина слишком возрастут, что затруднит измерение, тогда как при понижении концентрации разность экстинкций уменьшится и, соответственно, снизится чувствительность метода. Так как для ополаскивания и заполнения 10-миллиметровых кювет необходимо 6 мл жидкости, то для определения общего количества гемоглобина взят гемолизат, содержащий 1.67% крови. Соответствующие измерения показали, что наиболее подходящей концентрацией щелочи в случае смешения ее с раствором крови в равных отношениях является 0.2 н. КОН (конечная концентрация 0.1 н.). Более слабые растворы слишком медленно денатурируют оксигемоглобин, а концентрированные (вплоть до 2 н.) не ускоряют этого процесса. На рис. 1 видно, что, начиная с первой минуты после прибавления к раствору крови щелочи, изменения экстинкции становятся незначительными и что одной минуты достаточно для денатурации всего наличного количества оксигемоглобина.

При проведении анализа следует обращать внимание на следующие обстоятельства. Необходимо тщательно выверять равенство освещенностей полей зрения для фильтров № 5 и № 6 порознь и следить за тем, чтобы время от внесения в пробирку щелочи до фотометрирования было всегда постоянным и равным 1 мин. Пипетка для отмеривания щелочи должна быть без мертвого пространства и с достаточно широким кончиком, чтобы выдавание щелочи занимало 1—2 сек.

Выведение числовых коэффициентов для расчета содержания карбоксигемоглобина проведено на основании измерений величин поглощения света в пробах крови,

взятых у 15 человек. Во-первых, для определения общего количества гемоглобина, измерялась абсорбция света необработанной кровью с фильтром № 6 ($E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}$). Во вторых, с использованием фильтра № 5 определялось поглощение света гемогли-
затом, насыщенным окисью углерода и в-третьих — смешанным со щелочью ($E_{\text{СОНб}}$). Третье измерение, также с фильтром № 5 производилось с исходной кровью ($\text{HbO}_2 + \text{СОНб}$) после ее денатурации для определения содержания карбоксигемогло-
бина в анализируемой крови. Для нахождения экстинкции денатурированного окси-
гемоглобина (за вычетом возможного содержания в пробе карбоксигемоглобина) в измеренную величину экстинкции денатурированной исходной крови вносилась поправка, вычисленная на основании определения количества карбоксигемоглобина в этой же пробе крови по газометрическому методу ван-Слайка.

Из полученных данных высчислялись коэффициенты $\frac{E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}}{E_{\text{СОНб}}}$ и $\frac{E_{\text{СОНб}}}{\text{расч. } E_{\text{HbO}_2}}$.

Колебания полученных величин (табл. 1) могут быть отнесены за счет суммиро-
вания ошибок обоих методов измерения, присутствия некоторых переменных коли-
честв метгемоглобина, непостоянства количества растворенного в крови азота, а также за счет так называемого неактивного гемоглобина — факторов, не определяемых обыч-
ным методом ван-Слайка. Кроме того, в некоторых случаях возможно присутствие
фетального гемоглобина, более медленно денатурируемого щелочью, чем гемоглобин
взрослых людей. В этом случае может произойти некоторое завышение в количестве
определенного карбоксигемоглобина. Удовлетворительная в большинстве случаев
воспроизводимость этих коэффициентов говорит о наличии закономерной связи рас-
сматриваемых величин и, следовательно, о подчиненности системы закону Бугера—
Бера.

Для удобства расчета нами выведена следующая формула. Из принципа анализа
вытекает, что

$$\text{СОНб (в \%)} = (E_{\text{денат. HbO}_2 + \text{СОНб}} - \text{рассеч. } E_{\text{HbO}_2}) \times \frac{100}{E_{\text{СОНб}} - \text{рассч. } E_{\text{HbO}_2}}, \quad (1)$$

где первый множитель есть превышение над рассчитанной величиной экстинкции
оксигемоглобина после его щелочной денатурации, обусловленное содержанием
в пробе искомого количества карбоксигемоглобина, а второй — цена одной сотой
шкалы экстинкций в процентах СОНб.

Из приведенных в табл. 1 данных следует, что

$$E_{\text{СОНб}} = \frac{E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}}{0.73} \text{ и рассчитанная } E_{\text{HbO}_2} = \frac{E_{\text{СОНб}}}{2.23}, \text{ следовательно рассчитан-}$$

$$\text{ная } E_{\text{HbO}_2} = \frac{E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}}{0.73 \cdot 2.23} = \frac{E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}}{1.63}.$$

Подставляя соответствующие величины для рассчитанной E_{HbO_2} и $E_{\text{СОНб}}$
в исходную формулу, получаем:

$$\text{СОНб (в \%)} = \frac{100 \left(E_{\text{денат. HbO}_2 + \text{СОНб}} - \frac{E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}}{1.63} \right)}{\frac{E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}}{0.73} - \frac{E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}}{1.63}}, \quad (2)$$

а после упрощения

$$\text{СОНб (в \%)} = \frac{E_{\text{денат. HbO}_2 + \text{СОНб}}}{E_{\text{HbO}_2 + \text{СОНб}}} - 81. \quad (3)$$

Если фильтр № 5 имеет марку не М-55, а М-52, то коэффициент 132 заменяется
на 123.

Сравнение средних величин содержания карбоксигемоглобина, определенных
по ван-Слайку и рассчитанных по предлагаемой формуле (3) (столбцы 4 и 8 в табл. 1),
говорит об удовлетворительном их совпадении. Наблюдающиеся в некоторых случаях
относительно большие индивидуальные расхождения должны быть отнесены за счет
указанных выше причин. Другим способом проверки правильности предлагаемого
метода является сопоставление величины экстинкции денатурированной исходной
крови, измеренной через значительный промежуток времени (30—60 мин.) после

Таблица 1

Числовые величины коэффициентов экстинкции, необходимых для расчета содержания карбоксигемоглобина

$E_{\text{HbO}_2+\text{CONb}}$	E_{CONb} после денатурации щелочью	$E_{\text{HbO}_2+\text{CONb}}$ после денатурации щелочью	процент CONb по ван-Слайку	Рассчитанная E_{HbO_2} после денатурации щелочью	$\frac{E_{\text{HbO}_2+\text{CONb}}}{E_{\text{CONb}}}$	$\frac{E_{\text{CONb}}}{E_{\text{HbO}_2}}$ рассчитанная	CONb (в %) рассчитанное по формуле (3)
1	2	3	4	5	6	7	8
0.73	1.02	0.53	11.9	0.47	0.72	2.17	14.5
0.83	1.12	0.57	2.6	0.55	0.74	2.02	10.0
0.91	1.21	0.58	7.5	0.53	0.75	2.23	3.0
0.72	1.01	0.48	7.1	0.44	0.71	2.30	7.0
0.96	1.34	0.71	7.2	0.66	0.72	2.02	16.5
0.61	0.84	0.37	4.8	0.35	0.73	2.43	0.0
0.69	0.95	0.50	9.2	0.45	0.73	2.09	15.0
0.75	1.04	0.50	5.6	0.47	0.72	2.21	7.0
0.77	1.05	0.52	10.3	0.46	0.73	2.28	8.0
0.72	0.99	0.44	3.8	0.42	0.73	2.36	0.0
0.89	1.20	0.55	5.6	0.51	0.74	2.35	0.5
0.81	1.14	0.53	3.6	0.51	0.71	2.21	5.5
0.81	1.13	0.55	8.7	0.49	0.72	2.31	9.0
0.78	1.05	0.50	5.0	0.47	0.74	2.23	3.5
0.82	1.10	0.60	18.1	0.49	0.75	2.25	15.5
Среднее . . .					0.73	2.23	

щелочной денатурации, с экстинкцией карбоксигемоглобина, измеренной сразу же после прибавления щелочи. Через указанный промежуток времени содержащийся в первой пробе карбоксигемоглобин целиком перейдет в денатурированный гемоглобин и коэффициент $\frac{E_{\text{CONb}}}{E_{\text{денат. HbO}_2+\text{CONb}}}$ должен приблизиться к 2.23. Соответствующая

проверка подтвердила это предположение (рис. 1).

Чувствительность метода в диапазоне нормальных концентраций гемоглобина составляет 1.5%. Возможная ошибка в определении содержания карбоксигемоглобина при отклонении величин экстинкций общего гемоглобина (HbO_2+CONb) и денатурированного HbO_2+CONb в разные стороны на 0.01 E может достигнуть 2% от общего количества гемоглобина.

Нами проведено вышеописанным методом измерение количества карбоксигемоглобина в крови у 175 человек, в рабочей обстановке не соприкасающихся с окисью углерода. В число обследованных вошли 75 жителей города с большой загрязненностью атмосферы окисью углерода (обследованы зимой) и 100 жителей сельской местности, обследованные в неотапливаемый сезон. Среднее количество карбоксигемоглобина в крови городских жителей оказалось 8.8% (верхний предел 16%, встречающийся в 3% всех случаев), тогда как для сельской местности оно составляет 5.3%. Обращает на себя внимание большая изменчивость его содержания для городских условий по сравнению с сельской местностью. Соответствующий анализ внутри каждой группы показывает, что в крови курильщиков карбоксигемоглобина в среднем на 2% больше, чем у некурящих.

Для применения предлагаемого метода к животным, подвергаемым экспериментальной заправке, необходимо построить кривые абсорбции света растворами окиси карбоксигемоглобина после их щелочной денатурации, выбрать оптимальный участок спектра и установить временные параметры определения, как это сделано для человека. Средние коэффициенты можно не выводить, так как определения могут быть сделаны как до, так и после заправки. Проверка приложимости описанной методики и расчетной формулы для исследования содержания карбоксигемоглобина в крови показала возможность их применения.

Обнаруженные с помощью этого метода количества карбоксигемоглобина в крови у крыс удовлетворительно (табл. 2) укладываются в математическую зависимость, связывающую содержание окиси углерода в воздухе с количеством карбоксигемоглобина в крови и выражающуюся общеизвестной формулой:

$$\text{СОНб (в \%)} = \frac{100}{0.006518 \frac{V_{\text{O}_2}}{V_{\text{CO}}} + 1}$$

Т а б л и ц а 2
Количества карбоксигемоглобина, определенные
фотометрическим методом и рассчитанные по
формуле

Созданная кон- центрация СО в воздухе (в мг/л)	СОНб (в %)		Разница
	рассчи- тано по формуле	найдено	
0.33	17.2	19.0	+1.8
0.44	21.4	17.0	-4.4
0.55	25.2	19.0	-6.2
0.60	27.0	25.0	-2.0
0.65	28.6	31.0	+2.4

Таким образом нами разработан простой фотометрический метод количественного определения карбоксигемоглобина в крови. Для анализа необходимо 0.2 или 0.4 мл крови. Точность определения 2—3%. Применение для разведения 0.4%-го раствора аммиака позволяет сохранять пробы 6—8 час. Предлагаемый метод благодаря своей простоте и скорости может быть использован для массового обследования больших контингентов людей. Он пригоден для изучения динамики процесса интоксикации и дезинтоксикации, а также для установления средних нормативов содержания карбоксигемоглобина в крови.

ЛИТЕРАТУРА

- Г а д а с к и н а И. Д. Определение промышленных неорганических ядов в организме. Л., 1939.
П о п о в В. В., Укр. биохим. журн., № 2, 227, 1953.
С т о р о щ у к Х. В., Укр. биохим. журн., № 2, 217, 1951.

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ СЧЕТЧИК КАПЕЛЬ ДЛЯ РЕГИСТРАЦИИ СЛЮНООТДЕ- ЛИТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Л. И. Голубых, В. И. Савчук

Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности Государствен-
ного Научно-исследовательского института психиатрии МЗ РСФСР

Поступило 14 VI 1954

Учитывая достоинства и недостатки различных способов регистрации слюноотделения, мы, по предложению С. Д. Каминского, занялись конструированием более совершенного счетчика капель. После экспериментальной проверки различных вариантов мы остановились на следующей модели прибора.

Сконструированный нами счетчик капель состоит из стеклянной воронки и полусферической сетки, смонтированной на кольце из органического стекла и покрытой защитным чехлом (рис. 1, А и Б).

В раструбе стеклянной воронки имеется добавочное отверстие, наличие которого предотвращает возможное вспенивание слюны в носике капсулы.

С помощью кольца и резиновой трубки сетка фиксируется на отводящей части стеклянной воронки. Кольцо сетки имеет диаметр 38 мм и высоту 4 мм. Для укрепления сетки на отводной трубке стеклянной воронки кольцо имеет конусообразное отверстие с диаметром 11 мм в верхней части и 8 мм в нижней. Смонтированная на кольце сетка состоит из двух полусферических рядов тонких провололок диаметром 0.15 мм. Каждая полусфера изготовлена из цельного куска проволоки, для чего последняя пропускается через соответствующие отверстия в кольце, расположенные друг от друга на расстоянии 3—3.5 мм по кругу. Круговые ряды отверстий отстоят друг от друга также на 3—3.5 мм. Проволочки в этих отверстиях укрепляются с помощью деревянных шпилек. Таким образом, сетка представляет собой две полусферы из параллельно расположенных рядов тонкой проволоки с расстоянием между рядами

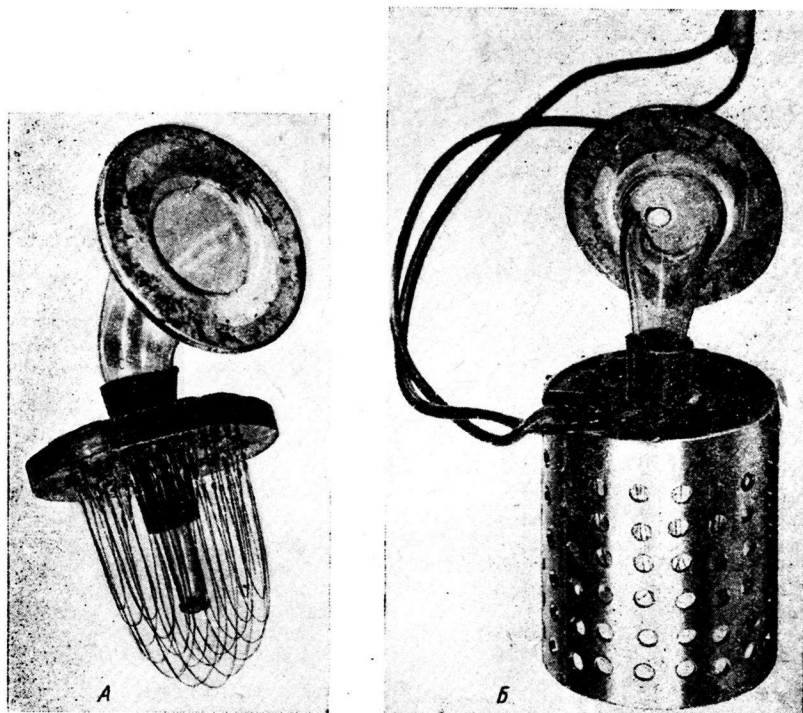


Рис. 1.

А — внешний вид контактного приспособления; *Б* — вид контактной сетки (защитный чехол снят).

в 3—3.5 мм. Так как высота внутренней полусферы равна 32 мм, а высота наружной — 35 мм, то расстояние между ними также равно 3—3.5 мм.

Кончик провода каждой полусферы припаян к клемме на кольце. К клеммам прикрепляются два мягких, длинных провода, покрытые изоляцией.

Для защиты сетки от повреждения на кольце укреплен круглый тонкостенный алюминиевый чехол, имеющий вид цилиндра с диаметром 38 мм и высотой 50 мм. Для облегчения алюминиевого чехла в нем высверлено большое число отверстий, что дает возможность наблюдать за чистотой и сохранностью сетки.

Кольцо с сеткой фиксировано на отводящей трубке воронки так, что расстояние от носика воронки до сетки составляет 10—15 мм. Вес этого приборчика составляет 25—28 г.

При подготовке к опыту раструж воронки приклеивается к тщательно высушенной коже щеки собаки в области фистулы слюнного протока. С помощью легкого провода контакты сетки соединяются с полюсами анодной батареи (БАС-80) и через реле с контактами электромагнитного отметчика (рис. 2). До начала слюноотделения электрическая цепь не замкнута, так как изготовленное из изолирующего материала кольцо обеспечивает изоляцию полусфер сетки друг от друга. С началом секреции слюна выделяется в виде капель из отверстия воронки. Оторвавшаяся капля слюны имеет в диаметре 3—3.5 мм, что соответствует расстоянию между полусферами сетки и между смежными проволочками в каждой полусфере. При падении капля набирает скорость,

встречает на своем пути две полусферы сетки и на мгновение замыкает их. В результате этого в цепи появляется ток, и электромагнитный отметчик делает отметку на ленте кимографа.

Для автоматического подсчета капель в электрическую цепь счетчика через дополнительное реле можно включить электроимпульсный счетчик, отмечающий число капель слюны. Конструкция сетки позволяет точно регистрировать слюноотделение и при движении головы собаки. Расстояние сетки в 10—15 мм от носика воронки исключает возможность задержки капель слюны на проволочках полусфер сетки, так как капли пролетают через сетку с набранной в полете скоростью.

Для бесперебойной работы счетчика необходимо соблюдать следующие условия:
а) проволочки сетки должны быть чистыми; для этого достаточно после каждого опыта опустить приборчик несколько раз в стакан с чистой водой до уровня верхней трети чехла; если после промывания сетки на ней будут обнаружены шерстинки, их следует снять тонким пинцетом;

б) стеклянную воронку желательно очищать от менделеевской замазки, предварительно освободив ее от кольца с сеткой и чехлом.

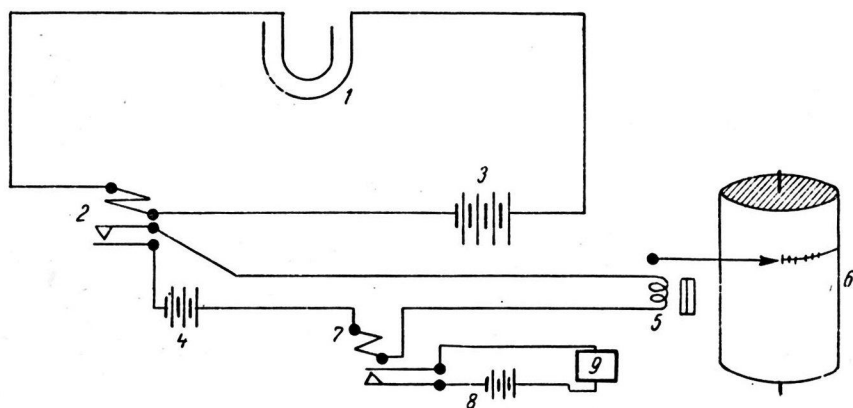


Рис. 2. Принципиальная схема счетчика капель.

1 — сетка, 2 — реле; 3 — анодная батарея (БАС-80), 4 — аккумулятор;
5 — электромагнитный отметчик; 6 — кимограф; 7 — реле; 8 — батарея;
9 — электроимпульсный счетчик.

Подготовка приборчика к очередному опыту (промывание сетки и очистка воронки) обычно занимает 5—7 мин.

При изготовлении приборчика проволочки полусфер сетки должны быть покрыты тонким слоем изоляции (изоляционный лак, менделеевская замазка и т. п.) на протяжении 6—7 мм от кольца. Это вызвано тем, что при резких движениях головы животного отдельные капли могут попадать на верхний край сетки, задерживаться там и давать длительное замыкание цепи.

Для изготовления полусфер сетки лучше всего применять упругую проволоку из неокисляющегося материала. Мы пользовались вольфрамовой проволокой диаметром 0.15 мм.

АППАРАТ, РЕГИСТРИРУЮЩИЙ ПРОЦЕССЫ ПНЕВМООПТИЧЕСКИМ СПОСОБОМ

М. Л. Линецкий и М. И. Мельман

Физиологическая лаборатория Центральной клинической психоневрологической больницы МПС, Харьков

Поступило 15 I 1953

При создании аппарата были использованы оптическая система и коробка электрокардиографа ЭКП-4, в котором гальванометр заменен двумя пневматическими капсулами. Обе капсулы полукруглой формы и вместе составляют круг (рис. 1). Расположены они против линзы в кожухе, в котором находился гальванометр.

Так как зеркальца обеих капсул расположены близко друг к другу, то это позволяет освещать их от одного осветителя, имеющегося в электрокардиографе.

Чрезвычайно малая инертность аппарата обеспечивается тем, что мембраны укреплены без натяжения и почти не нагружены (кроме маленького зеркальца).

Большая чувствительность аппарата позволяет регистрировать пульс с фаланги пальца (рис. 2).

Наличие двух капсул дает возможность одновременно регистрировать два процесса.

В аппарате имеется отметчик раздражения. Это обычный электромагнит, к которому при замыкании электрической цепи притягивается металлическая пластинка. На конце последней укреплено маленькое зеркальце.



Рис. 1. Схема устройства капсул. 1 и 2 — капсулы; а и а₁ — зеркальца.

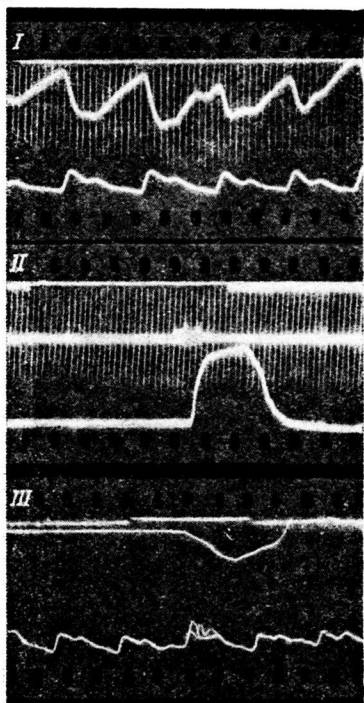


Рис. 2. I — сфигмограмма сосудов пальца руки (верхняя линия) и височной области (нижняя линия); запись велась одновременно; II — формирование условного двигательного рефлекса при речевом подкреплении; верхняя линия — отметка условного раздражения, средняя линия — запись речевого подкрепления (утолщение), нижняя — двигательный рефлекс; III — одновременная регистрация двигательного рефлекса (средняя линия), сфигмограммы (нижняя линия) и речевого рефлекса (утолщение на сфигмограмме); верхняя линия — отметка условного раздражения.

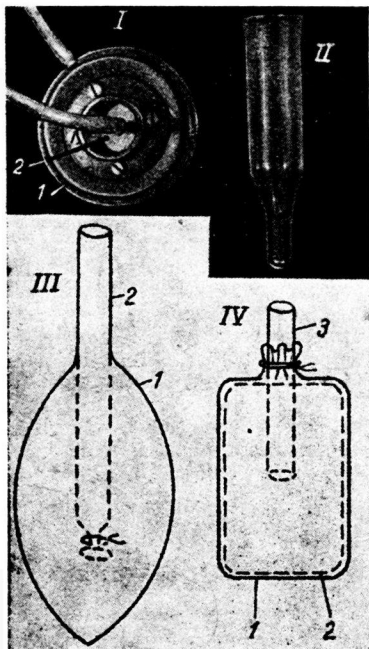


Рис. 3. I — наушник (1) с капсулой Маррея (2); II — стеклянный сосуд для пальцевой сфигмографии и плетизмографии; III — приспособление для регистрации двигательного рефлекса: 1 — резиновый баллон; 2 — резиновая трубка с закрытым концом; IV — датчик для регистрации сфигмограммы и плетизмограммы: 1 — резиновый мешочек, 2 — губка, 3 — стеклянная трубка.

Отметчик времени остался таким же, каким он был в электрокардиографе. Интервал отметки равен 0.08 сек.

Пружинный лентопотяжный механизм электрокардиографа заменен асинхронным электромотором. Это позволяет 1) вести длительную регистрацию без того, чтобы периодически заводить механизм, и 2) заменять скорость движения фотопленки путем перестановки шестерен. Регистрацию без перерыва можно вести в течение 2—2½ час.

Регистрируемые физиологические процессы улавливаются пневматическими датчиками. Опишем некоторые из них.

Для пальцевой плетизмографии, или сфигмографии, служит цилиндр длиной 4—6 см и с таким диаметром, при котором стенки облегли бы вставленный в него палец. В цилиндре имеется отводной отросток, который резиновой трубкой соединяется с одной из капсул аппарата (рис. 3).

Регистрацию пульса сосудов головы и проксимальных частей конечностей можно производить, используя датчик, предложенный С. Я. Штейнбергом. Он представляет собою мягкую губку, которой придана форма цилиндра, помещенную в мешочек из тончайшей резины. В губку вставлена стеклянная трубка, к которой герметично привязан край мешочка (рис. 3). Датчик подбинтовывается к исследуемой части тела, а стеклянный отросток резиновой трубкой соединяется с одной из капсул аппарата. На рис. 2, I изображена сфигмограмма пальца руки и височной области.

Для регистрации двигательного рефлекса (сжатие резинового баллона) создано приспособление, уменьшающее колебания давления в капсуле при сдавливании баллона. Приспособление это следующее. В резиновый баллон вставляется герметично закрытый конец резиновой трубки. Последняя также герметично каучуком приваривается к горлышку баллона (рис. 3).

Благодаря такому устройству при нажмe на баллон в капсулу поступает воздух, но не из баллона, а из заключенного в нем маленького отрезка резиновой трубки, вследствие давления, оказываемого на нее сжатым воздухом.

В аппарате имеется приспособление для регистрации речи. Это низкочастотный усилитель, на вход которого подсоединен микрофон, а на выход электромагнитный наушник. С мембраной последнего соприкасается капсула Мареев (рис. 3), которая резиновой трубкой соединяется с одной из капсул аппарата. Речь через микрофон и усилитель передается на наушник. Колебания мембраны наушника воспринимаются капсулой Мареев и сообщаются в регистрирующую систему аппарата. Приспособление это можно использовать для регистрации речевого раздражения (рис. 2, II), и ответной речевой реакции (рис. 2, III). Регистрацию речи можно вести на одном канале совместно с каким-нибудь другим процессом, (рис. 2, III).

При наличии соответствующих пневматических датчиков можно регистрировать и другие физиологические процессы.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

ЕЩЕ ОБ ИЗМЕРЕНИИ ВОЗБУДИМОСТИ ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ

Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь

Ленинград

Поступило 19 V 1954

В статье «Фактор времени при оценке возбудимости тканей» (1953) мы пришли к заключению, что хронаксия не может служить мерилom времени возникновения возбуждения и что выводы работ, в которых авторы пользовались хронаксиметрией как методом, определяющим скорость формирования возбуждения, нуждаются в пересмотре. Мы предложили методику прямого определения времени реагирования тканей и указали, что именно в действительности может измерять хронаксия.

Статья вызвала оживленный обмен мнений на страницах «Физиологического журнала СССР» и на заседаниях Общества физиологов в Москве (1953 г.) и Ленинграде (1954 г.).

В порядке участия в дискуссии нам хотелось бы высказаться по поводу наиболее существенных замечаний, выдвинутых в печати и устно по поводу нашей статьи.

Так, проф. Ю. М. Уфлянд не согласен с тем, что «Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь (1953) полностью дезавуируют понятие хронаксии и методику хронаксиметрии» (Уфлянд, 1954, стр. 106). Он продолжает утверждать, что хронаксиметрия может служить методом для определения скорости возникновения возбуждения.

Чтобы быть более убедительными, постараемся продемонстрировать правильность наших возражений на ряде конкретных примеров и проанализировать их. На рис. 1 изображены в логарифмической шкале две кривые напряжения—времени нерва лягушки. Верхняя кривая соответствует нерву, не отделенному от центров, нижняя — тому же нерву непосредственно после отделения. На рисунке видно, что после отделения от центров реобазы (*b*) нерва уменьшилась, возбудимость повысилась, а хронаксия (*Chr*) увеличилась.¹ Этот факт был впервые описан М. Лапик (Lapicque в 1923 г.) и с тех пор многократно подтверждался, так что сомневаться в его правильности не приходится. Что он означает? Если толковать его с позиций авторов, считающих хронаксию мерой времени возникновения реакции, мы должны сказать, что после перевязки нерва у лягушки порог возбудимости падает, а время реакции возрастает. Одного взгляда на рис. 1 достаточно, чтобы убедиться в нелепости такого утверждения. Совершенно очевидно, что какое бы напряжение тока мы ни брали всюду, во всех областях кривой, пороговое время реагирования уменьшилось, а не увеличилось.

Возьмем другой пример — изменение кривых напряжения—времени у нерва крысы при охлаждении (рис. 2). Нижняя кривая — это кривая нерва при 20° С, верхняя — при 6° С (эти изменения хорошо обратимы). Мы видим, что реобазы и порог возбудимости по всей длине кривой возросли, а хронаксия осталась неизменной. Что это означает на языке хронаксиметрии? Это означает, что при охлаждении нерва до 6° возбудимость падает, а время возникновения реакции остается неизменным.

¹ Напомним, что для нахождения хронаксии на логарифмической кривой напряжения—времени следует отложить над уровнем реобазы логарифм двух ($\lg 2 = 0.3$), провести горизонталь до пересечения с кривой и оттуда опустить перпендикуляр на ось абсцисс, где мы находим логарифм хронаксии (рис. 1).

Однако и здесь нетрудно убедиться в ошибочности такого утверждения. Как и в предыдущем случае, при применении любого напряжения выше реобазы мы убеждаемся, что пороговое время, необходимое для появления возбуждения, при охлаждении нерва увеличивается, а не уменьшается. Стало быть, и тут метод хронаксиметрии приводит нас к грубой ошибке.

Перейдем к третьему примеру. Речь идет об изменении возбудимости периферического отрезка перерезанного нерва крысы. Последовательные кривые возбудимости такого умирающего отрезка изображены на рис. 3. Здесь видно, что реобазы непрерывно растут в то время, как хронаксия уменьшается. Можно было бы и здесь сделать вывод, согласно которому порог возбудимости при отмирании растет, а время возникновения реакции уменьшается (врач мог бы истолковать это, как своего рода благоприятный симптом). Однако и здесь метод хронаксиметрии нас приводит к ошибке, ибо, как это хорошо видно на рис. 3, в действительности время реагирования непрерывно увеличивается, как этого и следует ожидать от умирающей ткани.¹

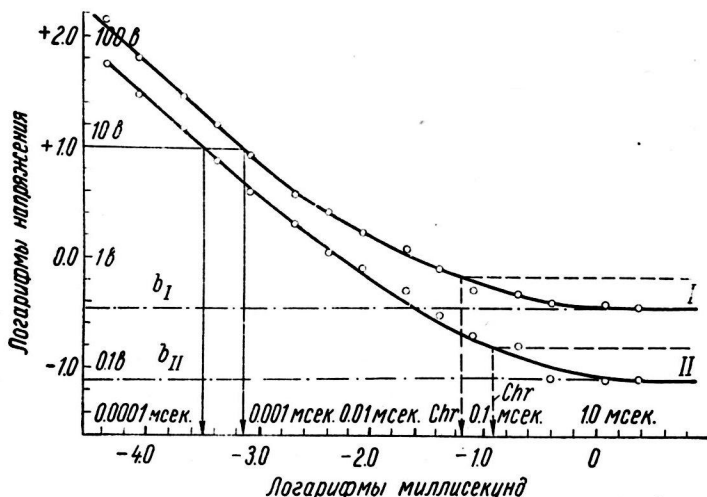


Рис. 1. Логарифмированные кривые напряжения—времени для нерва лягушки.

I — до отделения от центров; *II* — после отделения от центров. Вертикальные стрелки указывают на логарифмы интервала времени, требующегося для возникновения возбуждения при напряжении в 10 в, пунктирные стрелки — на логарифмы хронаксии.

В чем же дело и каковы источники ошибок хронаксиметрии?

В нашей работе мы показали, что в эмпирической формуле Горвега $I = \frac{a}{t} + b$ константа a представляет собой порог возбудимости при достаточно коротком интервале времени, выбранном за единицу, а b — при достаточно длинных интервалах. При действии различных агентов эти два порога возбудимости могут меняться в различных направлениях независимо друг от друга. Мы показали также, что величина a прямо пропорциональна пороговому времени возникновения реакции (T) при постоянном напряжении. С другой стороны, известно, что хронаксия $Chr = \frac{a}{b}$. Отсюда следует, что при различных воздействиях хронаксия может меняться не так, как меняется время возникновения реакции, и, следовательно, не может служить его мерилем.

Действительно, предположим, что в формуле $Chr = \frac{a}{b}$ a и b возрастают, но b растет быстрее, чем a , тогда хронаксия будет уменьшаться, несмотря

¹ К близким результатам пришли в своих исследованиях Апостолаки и Дерриан (Apostolaki et Dériant, 1925), у которых периферический отрезок нерва лягушки в течение 8—10 дней после перерезки показывал неизменяющуюся хронаксию при прогрессирующем падении реобазы.

на рост времени реакции. Такие именно случаи, взятые из практики, представлены на рис. 1 и 3.

Представим себе другой, очень вероятный случай, когда и a и b возрастают или уменьшаются более или менее одинаково во всех точках

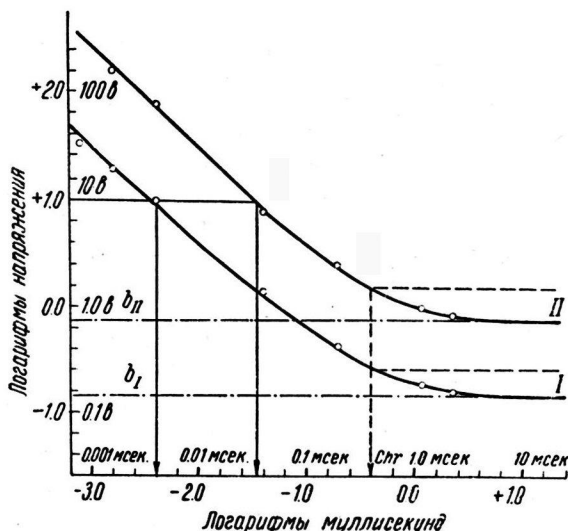


Рис. 2. Логарифмированные кривые напряжения—времени нерва крысы.

I — при 20°C ; II — при 6°C ; остальные обозначения те же, что на рис. 1.

кривой. Тогда хронаксия не будет меняться, несмотря на сильное увеличение или уменьшение времени возникновения возбуждения (T). Такой случай, также взятый из практики, показан на рис. 2.

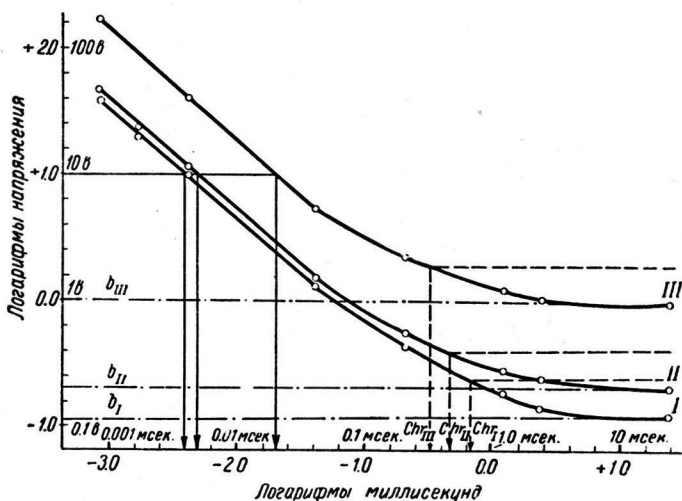


Рис. 3. Логарифмированные кривые напряжения—времени нерва крысы при переживании при температуре 20°C .

I — сразу после препаровки; II — через 45 мин.; III — через 4 часа; остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Наконец, возможен и такой случай, когда в формуле $Chr = \frac{a}{b}$ a и b меняются в одном направлении, но a меняется сильнее, чем b . Тогда хро-

наксия изменится в том же смысле, но в меньшей степени, чем *a*. Это значит, что в данном случае хронаксия отразила лишь направление изменения времени реакции, но дала неправильное представление о величине этого изменения.

Хронаксия может точно отразить изменение времени реакции, лишь в том случае, когда в правой части равенства знаменатель, т. е. реобазы (*b*), остается неизменным при изменении числителя. Такие случаи являются исключением, а не правилом. На стр. 108 своей статьи Ю. М. Уфлянд как будто признает, что при резком изменении реобазы хронаксия может дать ошибочные результаты, которые он квалифицирует как «псевдохронаксию» и рекомендует их отбрасывать. Это не совсем так. Ошибка будет всегда, если меняется реобазы, ибо, как это явствует из равенства $Chr = \frac{a}{b}$, величина искажения будет прямо пропорциональна изменению реобазы. Если *b* меняется резко, то и искажение будет резким, если *b* меняется постепенно, то и величина искажения будет меняться постепенно, но оно все-таки будет иметь место. В конечном же счете, как это видно из рис. 1—3, оно может быть так велико, что приводит к результатам, противоположным действительности. Можно ли довольствоваться подобным методом?

Мои оппоненты, невзирая на приводимые доводы и примеры, упорно говорят о хронаксиметрии как о «приближенном» (Уфлянд, 1954), «полезном, несмотря на свою неточность» (Абрикосов и Даркшевич, 1954) или «успешном» (Киселев, 1954) методе определения времени возникновения возбуждения. Мы никак не можем с этим согласиться. «Приближенным», или «неточным», методом можно пользоваться только тогда, когда, во-первых, у нас нет другого лучшего метода, а во-вторых, когда эта неточность не слишком велика и максимальная величина возможной погрешности известна. Как мы только что видели, ошибка хронаксиметрии может доходить до того, что получаемый результат даже по знаку противоположен действительному (рис. 1 и 3). В других случаях хронаксиметрия говорит, что измеряемая величина не изменилась, а в действительности она изменилась и даже очень сильно (рис. 2). Термины «приближенный» или «неточный», а тем более «успешный» здесь звучат весьма снисходительно.

Анализ фактов, заимствованных из нашей и зарубежной литературы, говорят о том, что количество примеров ошибочных утверждений, сделанных вследствие применения хронаксиметрического метода, можно было бы значительно умножить. Современная физиология вправе требовать более совершенных методов измерения скорости возникновения возбуждения.¹ Хронаксиметрия таким методом служить не может.

Другое возражение (Уфлянд, 1954; Киселев, 1954) заключается в том, что предлагаемый нами метод определения скорости реакции годится якобы только для определения динамики изменения возбудимости на одном и том же объекте и не пригоден для сравнения возбудимости разных объектов. Величина же хронаксии якобы не зависит от гистологического строения тканей и условий измерения, а потому данные, полученные этим методом, дают возможность такого сравнения.

Прежде всего неверно, что величина хронаксии не зависит от методов ее измерения. Еще в 1914 г. Кардо и Ложье (Cardot et Laugier, 1914)

¹ К аналогичным весьма скептическим выводам о пригодности хронаксии для характеристики возбудимости приходит в своей работе Блэр и Эрлангер (Blair a. Erlanger, 1933). Эти авторы исследовали ряд свойств одиночных нервных волокон и нашли хороший параллелизм между диаметром волокна, скоростью проведения импульса, длиной рефрактерной фазы и длительностью восходящей части пика. Одна лишь хронаксия вела себя совершенно независимо от других показателей активности нервного волокна.

показали, что если раздвинуть электроды от 2 до 12 мм, то величина хронаксии меняется в 2 раза. Позднее Дэвис (Davis, 1923) нашел, что хронаксия может изменяться в 100 раз, если варьировать величину диаметра электродов от 3—75 μ до макроскопических размеров. Эти обстоятельства исключают возможность сколько-нибудь достоверного сравнения величины хронаксии у таких объектов, как, например, различные мышцы человека, у которого невозможно определить ни фактического межэлектродного расстояния, ни фактических размеров электродов (область вхождения и выхода силовых линий). Нельзя, конечно, сравнивать также хронаксию таких объектов, как сувойки и спирогиры, с хронаксией нервов или мышц различных животных, как это делает Лапик, ибо и межэлектродные расстояния и диаметр электродов у этих объектов отличаются колоссально. Во всяком случае эти сравнения имеют весьма относительный и грубый характер.

Мы уже указывали в нашей работе (1953, стр. 415), что сравнение возбудимости у разных тканей всегда будет приблизительно, ибо различное их гистологическое строение и внутреннее сопротивление, которые невозможно учесть, создают различные условия для шунтировки, вследствие чего полученные результаты трудно сравнимы. Тем не менее, оценивая полученные данные лишь как известное приближение, мы можем при помощи нашего метода сравнивать между собой и различные объекты, особенно если они достаточно удалены друг от друга, по величине константы a (при одинаковом λ). К этому вопросу мы вернемся ниже.

Третье возражение, сделанное нам, заключается в том, что наш метод якобы вынуждает нас вести измерения порогового возбуждения в области очень коротких интервалов времени, далеких от физиологически адекватных, и соответственно этому пользоваться слишком высокими напряжениями. Нам кажется, что бояться этого не следует, ибо где бы ни велись измерения, всюду речь идет о пороговых величинах, т. е. о таких, которые только-только превосходят порог возбуждения, и, следовательно, здесь не может быть и речи о каких-либо повреждениях нерва, несмотря на то, что напряжение раздражающего тока может доходить до сотен вольт. По смыслу формулы Горвега, эта большая величина напряжения здесь компенсируется краткостью действия тока.

Впрочем, и в хронаксиметрической методике мы тоже вынуждены вести измерения реобазы в областях интервалов времени, весьма далеко отстоящих от физиологически адекватных. Действительно, в обычной хронаксиметрической методике мы измеряем реобазу простым надавливанием кнопки, включающей постоянный ток. Это надавливание длится не менее 0.1 сек. По современным представлениям, физиологически адекватной надо считать длительность восходящей части пика волны возбуждения, равной для нерва лягушки 0.1 мсек. Следовательно, мы пользуемся током, в 1000 раз превосходящим по длительности адекватный. В нашей методике мы выбираем интервал времени, при котором логарифмическая кривая практически превращается в прямую линию. На рис. 1, 2, 3 видно, что эта область начинается с 0.01 мсек., т. е. с интервалов действия тока, всего в 10 раз отличающихся от физиологически адекватных. Практически для нерва лягушки можно пользоваться током длительностью в 0.001 мсек., т. е. в 100 раз короче адекватного. Отклонение от адекватного времени здесь меньше, чем при хронаксиметрии.

К выводам, близким тем, которые делаем мы, приходят Абрикосов и Даркшевич (1954), но вместе с тем они выдвигают некоторые возражения. Они признают, «что хронаксия как метод нуждается в модернизации» (стр. 509), и даже приводят прекрасный пример порочности хронаксиметрии, заимствованный у Ю. М. Уфлянда. Авторы согласны с нашей критикой хронаксии.¹ Они приходят к нашему основному выводу, со-

¹ В заключении статьи авторы говорят, что наша «критика метода не нова» (стр. 509). Из этого замечания у читателя может создаться впечатление, что мы заимствовали наши соображения у кого-то другого, не ссылаясь на источник. Однако в тех работах, которые приводятся авторами (Анохин, Майорчик и Слобучский, 1945; Лазарев, 1934, 1939, 1947; Магницкий, 1943; Рубин и Федорова, 1951), нет ничего похожего на выдвигаемые нами соображения.

гласно которому для характеристики возбудимости «целесообразно было бы избрать такой путь, который давал бы возможность определять как константу b , так и a » (стр. 509).

Однако они не согласны с методом определения константы a , которая у нас связывается с выбором единицы измерения времени. «Эта условность, — говорят они, — лишает величину a понятия константы. При одном значении t , как будет видно из дальнейшего, величина a имеет одно численное выражение, при ином — другое» (стр. 506). Подобное же недоумение высказывает и Ю. М. Уфлянд. Это возражение основано на недоразумении. Дело в том, что константа a , как и другие константы, численно выражает определенные свойства нервного волокна. Но это численное выражение будет разным в зависимости от выбранных нами единиц измерения. Это совершенно неизбежно.

Поясним это на конкретном примере. Скорость равномерно движущегося тела есть константа, характеризующая его движение. Это константа $v = \frac{l}{t}$, где l — пройденный путь, а t — время. Она может быть выражена в километрах в 1 час или в метрах в 1 сек. Мы вполне выбирать любое, от этого будет меняться только численное выражение скорости движения, но сама скорость, конечно, не изменится. Для сравнения скорости разных тел мы должны остановиться на какой-либо общей единице измерения. Для определения скорости практически никогда не пользуются такими общими единицами. Например, скорость роста растения нельзя измерять метрами в секунду, ибо мы будем иметь дело с громадным количеством нулей, поэтому удобнее в качестве единицы брать, скажем, миллиметры в сутки и т. п. Мы не придавали и не придаем значения сравнению возбудимости разных объектов и поэтому не навязывали читателям какой-либо общей единицы для измерения динамики краткосрочной возбудимости (a), а предложили каждый раз выбирать себе более удобную с тем, чтобы пользоваться ею в течение производимого исследования. Однако это наше предложение совершенно неожиданно вызвало наибольшее количество возражений.

Поэтому мы здесь предлагаем, если это надо, выбрать общую единицу измерения для a — «милливольты-миллисекунды». Как определить в таком случае a , не пользуясь при этом логарифмическим графиком, который, по мнению Абрикосова и Даркшевича, может вызвать затруднения? Нам требуется определить константу a , причем мы хотим ее измерить прямо, а не косвенно, во избежание лишних ошибок. Будем исходить из эмпирической формулы $V = \frac{a}{t^n} + b$, частный случай которой представляет формула Горвега: $V = \frac{a}{t} + b$. Из этой формулы вытекает, что $a = (V - b) \cdot t^n$. Для определения a мы выбираем такое пороговое напряжение V , которое значительно превосходит b . Тогда величиной b можно пренебречь, и формула превращается в равенство $a = V \cdot t^n$, или $a = V \cdot t$. Величину V мы можем взять, например, в 100 раз большую, чем b , тогда ошибка в определении a (от отбрасывания b) не будет превосходить 1%. Поясним на примере: для нерва лягушки на нашем приборе $b = 0.1$ в (приблизительно). Значит, для измерения a мы выбираем любое время, при котором для получения возбуждения потребуются сила, не меньшая, чем 10 в (10 000 мв). Пороговая длительность для этой силы оказывается равной 0.0004 мсек.

Так как $a = V \cdot t$, то численно, в выбранных нами единицах (миллисекунды-милливольты) $a = 0.0004 \times 10\,000 = 4.0$ мсек.·мв. Ввиду того что в этой области всюду справедливо равенство $a = V \cdot t$ (с точностью до 1%), то безразлично, будем ли мы определять a , исходя из 10 000, 50 000 или 100 000 мв. Для них мы, соответственно, найдем: 0.0004, 0.00008 и 0.00004 мсек. и, перемножив V на t , всюду получим одну и ту же величину a , равную 4 мсек.·мв.¹ Чем выше будет взято напряжение, тем точнее будет определение константы a . По величине a можно сравнивать разные объекты. Так,

¹ В случае если n меньше единицы и справедлива формула $a = V \cdot t^n$, мы для определения a умножим число вольт на t^n .

для портяжных мышц лягушки константа a в тех же единицах будет равна 17 мсек. · мв, а для сердечной мышцы — 530 мсек. · мв и т. п.

Для опытов с одним и тем же объектом, когда абсолютная величина a нам не нужна, а интересна только ее динамика при действии какого-либо агента, мы в нашей работе предложили в формуле $a = V \cdot t^n$ выбрать какое-либо значение t в области достаточно малых временных интервалов и принять его за единицу. Тогда $a = V$ (численно). Это очень удобно, так как a будет всегда численно равно пороговому напряжению при выбранном времени.¹ Для сравнения величин a у разных объектов мы всегда можем перевести полученные цифры для a в общие единицы — мсек. · мв. Величину a можно также определять из уравнений $a = Chr \cdot b$, или $a = (V - b) \cdot t$ при величине V , не очень удаленной от b , когда этой последней нельзя пренебречь. Однако оба эти пути, связанные с двумя измерениями, могут привести к очень большим погрешностям.

Как видно из изложенного, наш метод довольно прост и не требует каких-либо сложных приборов. Некоторое «переоборудование», которого опасаются Абрикосов и Даркшевич, конечно, потребуется, но это неизбежно в связи с той «модернизацией метода» (стр. 509), необходимость которой они сами признают.²

Мы надеемся, что тот способ изложения нашего метода определения константы a , который мы избрали сейчас, будет более доходчив и что теперь мы будем правильно поняты.

Далее Абрикосов и Даркшевич в своей статье относятся с некоторым недоверием к предложенной нами более общей эмпирической формуле $V = \frac{a}{t^n} + b$, где n у разных объектов по величине варьирует от 1.0 до 0.5, и сомневаются в точности предложенного нами метода определения константы n . Когда мы писали статью, то, к сожалению, не были знакомы со статьями Колли (Colle, 1933, 1934) и Коуля (Cole, 1933), в которых авторы пришли к формуле, совершенно аналогичной нашей: $V = \frac{a}{t^n} + b$, при этом у них показатель степени n у разных объектов имел разные значения. Эту константу авторы определяли таким же графическим методом, каким определяли ее и мы на логарифмированном графике. Таким же графическим методом пользовался и Гилл (Hill, 1935) для доказательства того, что у его объектов показатель $n=1$. В своей известной книге Лапик (Lapicque, 1926) на стр. 152 приводит в логарифмической шкале кривые напряжения—времени для 5 своих объектов. Этот способ изображения, по его мнению, показывает, что все получившиеся наклонные линии параллельны и соответствуют формуле: $\lg V = \lg a - 0.5 \lg t$, или $V = \frac{a}{t^{0.5}}$ и $a = V \cdot t^{0.5}$. Это приводит Лапика к выводу, что показатель $n=0.5$. Кто же прав — Гилл или Лапик? Большинство сторонников хронаксиметрии просто закрывает глаза на эти противоречия и для простоты предпочитает формулу Горвега, где $n=1$. В действительности же правы оба, ибо n у разных объектов различно. Для нервов и мышц позвоночных оно близко к единице, а для некоторых беспозвоночных — к 0.5. Для рецепторных образований n занимает промежуточное положение. Наличие различных по величине показателей n , конечно, затрудняет сравнение разных объектов по признаку скорости

¹ Вот почему a мы называли «порогом краткосрочной возбудимости». Если в формуле $a = V \cdot t$ принять за единицу V , то a будет численно равно пороговому времени, необходимому для того, чтобы при выбранном напряжении вызвать возбуждение ($a=t$). Эту величину мы называли «временем реакции». Абрикосов и Даркшевич (стр. 506) думают, что наше T ничем не отличается от хронаксии. Это заблуждение, ибо хронаксия определяется величиной реобазы. В этом ее главный порок. Величина же a от реобазы не зависит.

² Необходимо, чтобы запас максимального напряжения нашего прибора в 20—100 раз превосходил реобазу, тогда ошибка не будет превышать 1—5%. Для измерений, при которых можно прямо приложить электроды к нерву или мышце, напряжение в 100 в даст ошибку не выше 0.1%. Для измерения возбудимости мышц у человека через кожу, когда реобазы доходят до 10—20 в, максимальное напряжение потребуется в 200—400 в, и ошибка будет равна 5%. Эту ошибку можно уменьшить, если пользоваться формулой: $a = (V - b) \cdot t$.

реагирования, ибо, как правильно заметили Абрикосов и Даркшевич (стр. 508), кривые с разными n должны где-то пересекаться. Поэтому при разных n кривые должны сравниваться не по двум константам (a и b), а по трем (a , b и n), что нами и сделано (1953, табл. 2, стр. 416).¹

П. А. Киселев, (1954) в своей статье заявляет, что им обнаружена ошибка в рассуждениях Лапика и что разоблачение этой ошибки должно якобы пролить свет на рассматриваемую нами проблему. Ошибка эта заключается в том, что b в формуле $Chr = \frac{a}{b}$ соответствует не реобазе, а численно равной ей надбавке над реобазой. Следует заметить, что вообще в формулы не могут входить ни реобазы, ни вольты, ни секунды, так как это именованные числа, а входят только их численные значения. Поэтому мы полагаем, что никакой ошибки Лапик не совершил. П. А. Киселев как будто соглашается с нами в том, что на определение времени возникновения реакции хронаксиметрической методикой влияет меняющаяся величина реобазы. Для устранения этого источника ошибки, по его мнению: «... необходимо при определении хронаксии брать не удвоенную реобазу, а сумму значений измененной и исходной реобазы, следовательно, не $2b$, а $b+b_1$ » (стр. 513). Очевидно, автор предлагает для характеристики исходного состояния нерва определять настоящую хронаксию по двойной реобазе ($2b$), а после того или иного воздействия брать не $2b$, а $b+b_1$. Это второе определение будет уже не хронаксия, а некая гибридная величина, не сравнимая с первой, биологический смысл которой не ясен. Свое предложение П. А. Киселев недостаточно обосновал. В том виде, в каком оно приведено в статье, оно мало понятно.

П. А. Киселев (1954) в своей статье утверждает, что обычный пересчет емкостей на время годен только для хронаксии, в то время как при пересчете малых емкостей обычный способ дает искажения. Если бы это было так, то кривая силы—времени, полученная конденсаторным методом, в логарифмическом графике давала бы другой наклон левого крыла по сравнению с кривой, полученной с применением прямоугольных разрядов тока, и если один из этих методов приводил бы к формуле $V = \frac{a}{t} + b$, то другой должен был бы неизбежно привести к иной формуле: $V = \frac{a}{t^n} + b$. У нас имеется весьма надежный материал для такой проверки.

Мы знаем, что Горвег и очень многие авторы вслед за ним для мышц человека, а потом для нервов разных позвоночных животных в опытах с конденсаторными разрядами получали формулу $V = \frac{a}{t} + b$. Мы знаем также, что Вейс независимо от Горвега, пользуясь прямоугольными толчками тока, на тех же объектах пришел к той же формуле. Мы сами на нервах лягушки и других объектах получали кривую силы—времени, доводя измерения до очень незначительных интервалов времени (сотые доли миллисекунды) и даже в этих областях для нерва лягушки получали очень хорошее совпадение с формулой Горвега—Вейсса. Все это доказывает, что если обычный способ пересчета емкостей на время и дает искажения, то они находятся в пределах погрешности нашего исследования.

Наконец, П. А. Киселев заявляет, что наш способ определения порогового времени тоже зависит от реобазы, как и определение хронаксии, ибо искомая нами величина $a = (V - b) \cdot t$. Однако П. А. Киселев почему-то не учитывает обстоятельства, на которое мы все время указываем, а именно: измерение по нашему методу ведется всегда в области, достаточно удаленной от реобазы, где V настолько превосходит b , что последним можно пренебречь. Мы указывали на то, что для нерва лягушки реобазы (b) равна примерно 0.1 в, а мы ведем измерения коэффициента a в области 10 в, следовательно V превосходит b в 100 раз. Это значит,

¹ Иногда константу a определяют как пороговое количество электричества, ввиду того что $a = V \cdot t$. Само собой разумеется, что такое определение a отпадает, если принять нашу формулу: $V = \frac{a}{t^n} + b$, ибо тогда $a = V \cdot t^n$.

что в нашем методе ошибка за счет игнорирования реобазы не может быть больше 1%. Хронаксия же определяется формулой $Chr = \frac{a}{b}$, а следовательно, изменения b могут доводить искажения в определении величины времени реагирования до какой угодно величины.

А. О. Навакатилян (1954) ближе других подошел к правильному пониманию нашей статьи. С основными положениями ее он согласен.

Он согласен, что предлагаемая нами эмпирическая формула $V = \frac{a}{t^n} + b$ лучше соответствует фактическому материалу, чем формула Горвега. Он согласен с нами в том, что хронаксиметрия в применении к определению времени возникновения реакции иногда приводит к грубым ошибкам, и приводит в доказательство этого ряд очень убедительных примеров, взятых из области физиологии труда. Он согласен с тем, что при работе с воздействием каких-либо факторов на возбудимость одного и того же объекта следует пользоваться не хронаксией, а предлагаемой нами величиной a или T и реобазой b . Однако он полагает, что наша величина a не соответствует константе a в формуле Горвега. С этим возражением Навакатиляна нельзя согласиться. Главное основание для его возражения заключается в том, что размерность константы a соответствует произведению $V \cdot t$, а мы предлагаем измерять a либо в вольтах (V), либо в секундах (t), размерность которых иная.

Автор, конечно, прав, утверждая, что константа a не может быть ни напряжением, ни временем. Однако мы предлагаем измерять эту величину вовсе не в вольтах или секундах, а в вольтах в единицу времени или в секундах при единице напряжения. Фактически мы берем для измерения a произведение $V \cdot t$, вследствие чего размерность сохраняется та же. Но так как мы выбранное нами t принимаем за единицу, то численно величина a будет оцениваться числом вольт ($a = V \cdot 1$). Совершенно так же скорость измеряется не метрами, а метрами в 1 сек.

Для нас важно, что найденная нами величина всегда будет меняться пропорционально константе a . Что же касается ее абсолютного значения, то оно будет зависеть от выбранных нами единиц измерения. В примере из нашей статьи (табл. 1), на который ссылается автор, величина a равна 12 в при времени 0.001 мсек., принятом за единицу. Для проверки правильности равенства $a = Chr \cdot b$ надо умножить b , выраженное в вольтах, на хронаксию Chr , выраженную, не в миллисекундах, а в тех же временных единицах — 0.001 мсек. Тогда $Chr \cdot b = 500 \cdot 0.059 = 29.5$ (вольт-микросекунд). Полученная величина приблизительно в 2 раза отличается от практически найденной (12 вольт-микросекунд). Это расхождение зависит от того, что у лягушки кривые напряжения—длительности в своей средней части немного отступают от канонической кривой Горвега. Если автор произведет такую же проверку на кривой рис. 2 нашей первой работы (Насонов и Розенталь, 1953), то он получит точное совпадение с требованиями теории, ибо приведенная кривая бицепса человека очень хорошо соответствует формуле $V = \frac{a}{t} + b$. Мы полностью согласны с автором, что при

разных значениях показателя степени (n) сравнение возбудимости только по константе a недопустимо. К счастью, оказалось, что при самых разнообразных воздействиях величина константы n не меняется и размерность a остается той же. Изменяются только a и b , поэтому их динамика исчерпывающе характеризует меняющуюся возбудимость данного объекта.

Далее автор утверждает, что в некоторых случаях кривые силы—длительности указывают на понижение возбудимости, тогда как величина a при этом уменьшается. Этого не может быть. Понижение возбудимости означает повышение порога при той же длительности импульса. Так как при малых интервалах $a = V \cdot t$, то при постоянном t , V должно возрастать, когда возбудимость падает. Следовательно, и a должно возрастать, а не уменьшаться.

Навакатилян ссылаясь на Ухтомского, пишет, что константа a якобы мало меняется при различных функциональных состояниях. Ухтомский сам никогда не исследовал изменений константы a и в цитированной статье 1935 г. ссылается на мало убедительную работу Ренквиста, Лескинена и Парвиаинена (Renquist, Leskinen и Parviainen, 1931), авторы которой делают обобщение на основании только одного исследованного ими факта. Весь наш фактический материал говорит об обратном. Изменения a обычно бывают сильнее, чем b (реобазы).

С высказываниями Навакатиляна относительно важности изучения пороговой энергии раздражающего тока мы согласны. Однако в этом разделе

своей статьи он допустил неточность. Он полагает, что пороговая энергия раздражающего тока, определяемая формулой

$$E = R(a + b \cdot t^n)^2 \cdot t^{1-2n} \quad (1)$$

с изменением t , проходит через минимум при любых значениях. Это неверно. В действительности пороговая энергия при $n=0.5$ минимума не имеет. Действительно, если в равенстве (1) придадим n значение 0.5, то получим

$$E = R(a + b \cdot t^{0.5})^2 \quad (2)$$

В равенстве (2) при увеличении t энергия E только увеличивается, а при уменьшении t только уменьшается (рис. 4, А). Наименьшее значение E достигается при $t=0$.¹ Ясно, что это наименьшее значение не имеет физического смысла, ибо не существует тока, длительность которого равна нулю.²

При $n > 0.5$ в формуле (1) показатель степени над t делается отрицательным и равенство приобретает вид:

$$E = \frac{R(a + b \cdot t^n)^2}{t^{2n-1}},$$

где $2n-1$ какое-то положительное число. Нетрудно убедиться, что эта функция действительно проходит через реально существующий минимум при некотором положительном значении t (рис. 4, Б).

Из всего этого вытекает, что минимумом энергии можно пользоваться для характеристики возбудимости не всегда, а только в случае, когда $n > 0.5$.

Нас упрекают в том, что мы якобы полностью отрицаем пользу и познавательную ценность хронаксиметрии. Это неверно. На стр. 421 мы говорим, что хронаксия математически точно определяет ту область временных интервалов, где время действия раздражителя начинает ощутимо влиять на

Рис. 4. Зависимость пороговой энергии раздражающего тока от времени его действия. Кривые соответствуют формуле $E = R(a + b \cdot t^n)^2 \cdot t^{1-2n}$

А — при $n=0.5$. Кривая не проходит через минимум. С уменьшением t значение E только уменьшается и делается наименьшим при $t=0$.

Б — при $n=1$. Кривая проходит через минимум.

величину порогового напряжения (середина перегиба логарифмированной кривой напряжения—времени). По своему смыслу эта величина близка к так называемому «полезному времени». Весьма возможно, что для целей диагностики имеет смысл определение именно этого свойства возбудимых тканей. Для изучения этой характеристики возбудимости хронаксия вполне пригодна, но для определения времени возникновения реакции — нет.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрикосов И. А. и В. Н. Даркшевич, Физиолог. журн. СССР, 40, 504, 1954.
Анохин П. К., В. Е. Майорчик и Я. Л. Словуцкий, Вопросы нейрохирургии, 9, 1, 54, 1945.

¹ Это ясно и из табл. 1 статьи А. О. Навакатикяна.

² При $n=0.5$ наименьшее значение E достигается тоже при $t=0$ и равняется нулю.

- Киселев П. А., Физиолог. журн. СССР, 40, 510, 1954.
- Лазарев П. П., Клин. мед. № 9, 1219, 1934; Труды ГИФ, 4, 15, 1939; Исследование по адаптации. Изд. АН СССР, М.—Л., 63, 1947.
- Магницкий А. Н. Субординация в нервной системе и ее значение в физиологии. 1943.
- Навакатикиан А. О. Физиолог. журн. СССР, 40, 761, 1954.
- Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь, Физиолог. журн. СССР, 39, 405, 1953.
- Рубин Л. Р. и Е. А. Федорова, Невропатолог. и психиатр., 4, 59, 1951.
- Уфлянд Ю. М. Физиолог. журн. СССР, 40, 106, 1954.
- Ухтомский А. А. (1935) Собр. соч., 2, 78, 88, 1951.
- Apostolaki et Dériant, C. R. Soc. Biol., 92, 1482, 1925.
- Blair E. a. J. Erlanger, Amer. Journ. Physiol., 106, 524, 1933.
- Cardot H. et H. Laugier, C. R. Soc. Biol., 76, 39, 1914.
- Cole K., Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 131, 1933.
- Colle J., Arch. Int. de Physiol., 37, 410, 1933.
- Colle J., C. R. Soc. Biol., 115, 207, 1939.
- Davis H., Journ. Physiol., 62, 81, 1923.
- Hill A., Journ. Physiol., 83, 30, 1935.
- Lapicque L. L'excitabilité en fonction du temps. Les presses universitaires de France, Paris, 1926.
- Lapicque M., C. R. Soc. Biol., 88, 46, 1923.
- Renquist J., V. Leskinen u. V. Parviainen, Skandin. Arch. f. Physiol., 61, 113, 1931.

УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС, ВРЕМЕННАЯ СВЯЗЬ И АССОЦИАЦИЯ¹

Э. Г. Вацуро

Ленинград

Поступило 15 IX 1953

Если постановка любого вопроса требует известной аргументации, то постановка вопроса о соотношении понятий «условный рефлекс», «временная связь» и «ассоциация» требует, кроме того, еще и специального оправдания. Дело в том, что некоторые исследователи, работающие в области изучения высшей нервной деятельности, считают, что такого вопроса вовсе не существует и что всякое сопоставление перечисленных выше понятий с целью сравнительной оценки их содержания есть ревизия павловской научной концепции. Оставляя пока в стороне решение вопроса о правомерности сопоставления указанных понятий в аспекте учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, обратимся к тем мотивам, которые являются серьезным основанием к обсуждению поднятого вопроса. Пожалуй, для данного случая вполне достаточно будет простого указания на наличие в нашей специальной литературе различного рода высказываний (по этому вопросу), носящих резко противоречивый характер.

Так, Д. А. Бирюков в сборнике «Условные рефлексы» (изд. 1948 г.), основываясь на мнении некоторых физиологов, приходит к выводу о том, что «условный рефлекс и ассоциация должны быть различаемы и что понятие о временной связи более широкое, чем понятие об условном рефлексе» (стр. 32). Позднее, возвращаясь к этому вопросу, Д. А. Бирюков проявил меньшую решительность, дав даже известный повод считать, что понятие «условный рефлекс» является более широким, чем понятие «ассоциация», так как, по его заявлению, последняя (т. е. ассоциация) «не теряет оснований найти свое место в ряду разных по сложности форм условных рефлексов».²

В докладе на торжественном заседании, посвященном 101-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова в Ленинграде 27 сентября 1950 г., акад. К. М. Быков заявил:

«С нашей точки зрения, временные связи есть общий принцип взаимодействия организма с внешней средой, имеющий широкое распространение в животном и даже растительном мире. Высшей формой временной связи является условный рефлекс. В котором установление временной связи сочетается с наличием психического акта — ощущения».³

А. Г. Иванов-Смоленский, неоднократно обращавшийся к данному вопросу, в одной из своих последних статей пишет:

¹ Данная статья представляет собою сокращенный текст доклада, сделанного на заседании Общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова 24 июня 1953 г. Печатается в порядке дискуссии (ред.).

² Журнал высшей нервной деятельности, т. II, вып. 4, 1952, стр. 533.

³ Физиологический журнал СССР, т. XXXVI, № 4, 1950, стр. 396.

«Применяя слова — условный рефлекс, условная связь, временная связь, ассоциация — как синонимы, И. П. Павлов придает понятию условной или временной связи универсальное значение, противопоставляя это понятие понятию постоянной или безусловной связи.

«Постоянную связь внешнего агента с ответной на него деятельностью организма законно назвать безусловным рефлексом, а временную — условным рефлексом» (разрядка А. Г. Иванова-Смоленского).

«Мы задерживаемся здесь на точном определении основных понятий физиологии высших отделов нервной системы, — пишет далее Иванов-Смоленский, — потому, что под флагом борьбы против якобы „канонизации“ учения И. П. Павлова, „догматизма“ и т. п. в последнее время возобновляются явно ревизионистские попытки, в частности направленные к тому, чтобы, вопреки И. П. Павлову, разорвать понятия условного рефлекса и временной связи, придав им совершенно неадекватное, противоречащее основным установкам И. П. Павлова содержание».¹

В свое время мною на страницах печати также подымался вопрос о соотношении понятий «условный рефлекс», «временная связь» и «ассоциация». Отождествляя понятия «временная связь» и «ассоциация», я полагал возможным считать условный рефлекс частным случаем временной связи или ассоциации. Это положение было подвергнуто негативной критике в докладе А. В. Снежневского, В. М. Банщикова, О. В. Кербинова и И. В. Стрельчука на Объединенном заседании расширенного Президиума АМН СССР и пленуме Правления Всесоюзного Общества невропатологов и психиатров, состоявшегося в Москве 11—15 октября 1951 г.

Упрекая редакцию журнала «Невропатология и психиатрия» в недостаточно бдительном и требовательном отношении к публикуемым статьям, докладчики в качестве примера печального следствия подобного рода отношения сослались на мою статью «Учение акад. И. П. Павлова и некоторые вопросы психологии и психопатологии», опубликованную в первом номере журнала «Невропатология и психиатрия» за 1951 г.

«Примером может служить, — заявили они, — статья Э. Г. Вацура. . . В этой статье, вопреки И. П. Павлову, Вацура, противопоставляя временную связь условному рефлексу, доказывает, что. . . условный рефлекс есть частный случай временной связи».²

В приведенном замечании остаются совершенно непонятными два момента, лишаящие меня возможности использовать данное замечание для исправления моей ошибки, если таковая действительно имеет место.

Во-первых, почему утверждение, согласно которому условный рефлекс есть частный случай временной связи, является, по мнению докладчиков, противопоставлением условного рефлекса временной связи? Говоря другими словами, почему подведение менее общих категорий под более общие является их противопоставлением? Разве если мы говорим, что собаки — млекопитающие животные, то мы тем самым противопоставляем собаку млекопитающим животным? Подобное утверждение докладчиков, очевидно, противоречит элементарным положениям логики, с которыми, кстати сказать, особенно следовало бы считаться критикам.

Во-вторых, почему мое «доказательство» противоречит положению И. П. Павлова, если оно есть буквальное, иначе, дословное его выражение. На стр. 262 третьего тома «Павловских сред» читаем:

«. . . ассоциация — это есть родовое понятие, т. е. соединение того, что было раньше разделено, объединение, обобщение двух пунктов в функциональном отношении, слияние их в одну ассоциацию, в условный рефлекс — это есть видовое понятие. Это тоже, конечно, есть соединение двух пунктов, которые раньше не были соединены,

¹ Журнал высшей нервной деятельности, т. II, вып. 5, 1952, стр. 615.

² Физиологическое учение акад. И. П. Павлова в психиатрии и невропатологии. Медгиз, 1952, стр. 24.

но это частный случай такого соединения, имеющий определенное биологическое значение» (разрядка моя, — Э. В.).

И далее (на той же странице), говоря об условном рефлексе, И. П. Павлов заявляет, что это есть частный случай применения ассоциации.

Из изложенного ясно, что если меня и можно в чем-либо упрекать, так только в том, что я в своей статье цитировал положения, взятые из «Павловских сред», ибо нельзя же допустить, что мои критики не заметили, что они критикуют не меня, а И. П. Павлова, обвиняя его тем самым в извращении основных положений его же собственной концепции. Но если дело действительно в недопустимости цитирования «Сред», то почему же мои критики сами пользуются «Средами» для тех же самых целей?¹

Теперь по существу вопроса. Положения, развиваемые мною в упомянутой статье и основанные на прямых высказываниях И. П. Павлова, сводились к следующему: всякий условный рефлекс есть временная связь — ассоциация, но не всякая временная связь — ассоциация — выражает себя в форме условного рефлекса.

Отнюдь не претендуя на непогрешимость, постараюсь показать те основные посылки, из которых я исходил, формулируя данные положения. Этим я даю возможность подвергнуть критике весь ход моих рассуждений и выявить допущенные мной ошибки, за что буду крайне признателен тем, кто возьмет на себя этот труд.

Так как «Среды», по справедливому замечанию А. Г. Иванова-Смоленского, не являются официальным документом, то все свои положения я буду основывать на работах И. П. Павлова, опубликованных при его жизни, цитируя соответствующие высказывания из его трудов.

Первое из приведенных положений (всякий условный рефлекс есть временная связь — ассоциация), видимо, не должно встретить возражений, ибо оно представляет собой перефразировку соответствующего положения И. П. Павлова:

«Центральное физиологическое явление в нормальной работе больших полушарий есть то, что мы называли условным рефлексом. Это есть временная нервная связь бесчисленных агентов окружающей животное среды, воспринимаемых рецепторами данного животного, с определенными деятельностями организма. Это явление называют ассоциацией».²

Что же касается второго положения (не всякая временная связь — ассоциация — выражает себя в форме условного рефлекса), то, ввиду отсутствия аналогичной формулировки в трудах И. П. Павлова, оно действительно нуждается в аргументации.

Вполне достаточным доказательством второго положения может служить обнаружение такого явления, которое, не подходя под понятие «условный рефлекс», в то же время будет представлять собою временную связь, или ассоциацию.

В связи с этим в первую очередь необходимо иметь в виду, что термин «временная связь» употреблялся И. П. Павловым в двух различных отношениях: во-первых, в морфологическом — как связь, возникающая между отдельными пунктами высших отделов центральной нервной системы, и, во-вторых, в функциональном — как связь между организмом и внешней средой, иначе, как связь между внешними агентами и опре-

¹ Физиологическое учение акад. И. П. Павлова в психиатрии и невропатологии. Медгиз, 1952, стр. 28.

² И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, Изд. АН СССР, 1951, стр. 220.

деленными деятельностями организма. Очевидно, что понятие «условный рефлекс» как категория «функционального» порядка отождествлялась И. П. Павловым с понятием «временная связь», взятым в функциональном смысле.

Оба аспекта понятия «временная связь» (как морфологический, так и функциональный) в учении И. П. Павлова представляются в виде диалектического единства, выражая материалистический монизм павловской концепции. Здесь с полной отчетливостью выступает одно из кардинальных положений рефлекторной теории — принцип структурности, который, по мнению И. П. Павлова, является одним из основных принципов точного научного знания.

Теперь обратимся к рассмотрению павловского понятия рефлекса вообще и условного рефлекса в частности.

«Понятием рефлекса, — писал И. П. Павлов, — обозначается закономерная связь какого-либо агента внешнего или внутреннего мира через посредство рецепторных нервных приборов, нервных волокон, нервных клеток и нервных концевых окончаний с той или другой деятельностью организма».¹

В отличие от безусловного условный рефлекс, возникая в течение индивидуальной жизни, вызывается действием не специфического раздражителя, а индифферентного, приобретшего определенное значение сигнала той или иной деятельности:

«Условный рефлекс, который представляет собой временную связь какого-нибудь внешнего агента, ранее бывшего индифферентным для организма, с определенной деятельностью организма, происходит благодаря повторному совпадению во времени действия этого индифферентного агента на воспринимающую поверхность животного с действием готового, существующего рефлекторного возбудителя той или иной деятельности. В силу этого совпадения индифферентный агент сам становится возбудителем той же деятельности».²

Понятно, что, говоря об «индифферентном агенте», И. П. Павлов имел в виду «индифферентность» его в отношении данного вида деятельности, т. е. той деятельности, с которой связывалось действие данного раздражителя.

Таким образом, грубо говоря, для условного рефлекса специфично то обстоятельство, что та или иная деятельность вызывается не адекватным для нее раздражителем. Однако нужно иметь в виду, что аналогичные явления могут быть получены в результате создания в центральной нервной системе доминантных отношений, при которых в результате корробарации будут возникать реакции, не адекватные действующим раздражителям. Такие случаи представляют собою суммационный рефлекс и, конечно, не могут быть отнесены к категории условных рефлексов:

«В то время как в больших полушариях встреча иррадиировавших из разных пунктов волн быстро ведет к образованию временной связи, ассоциации этих пунктов, во всей остальной центральной нервной системе эта встреча остается моментальным, скоро проходящим явлением».³

Момент становления условного рефлекса определяется моментом замыкания, т. е. образования новой связи между данными пунктами центральной нервной системы.

Итак, определяющим для условного рефлекса является связь индифферентного раздражителя с определенной безусловной деятельностью, а также его временный характер.

¹ Там же, стр. 384.

² Там же, т. III, кн. 1, стр. 227.

³ Там же, кн. 2, стр. 223.

Если строго придерживаться данного определения условного рефлекса, то нельзя не видеть разницы между ним и явлением, установленным в работе Н. А. Подкопаева и И. О. Нарбутовича и заключающимся в образовании связи между двумя индифферентными раздражителями. Принципиальное отличие этого явления от условного рефлекса заключается в том, что здесь отсутствует непрменный признак условного рефлекса — связь (непосредственная или опосредованная в случае рефлекса высшего порядка) между индифферентным раздражителем и безусловным. Однако в основе обоих явлений лежит временная связь, связь ранее разобщенных в функциональном отношении пунктов коры головного мозга, их ассоциация. Отсюда правомерным является вывод, что временная связь может быть выражена как в виде связи между индифферентным и безусловным раздражителями, так и в виде связи между двумя индифферентными раздражителями, или, иначе, каждое из указанных явлений есть частный случай временной связи.

Еще с большей убедительностью это положение может быть аргументировано в случае применения одновременных комплексных раздражителей.

По этому поводу мы имеем прямые высказывания И. П. Павлова, свидетельствующие о том, что он сам не считал возможным идентифицировать все виды временных связей с условными рефлексами. Еще в «Лекциях о работе больших полушарий головного мозга» И. П. Павлов писал:

«Помимо образования условного рефлекса, который прежде всего есть акт синтеза и которым мы постоянно пользовались как исходным фактом нашей работы, мы несколько остановились на комплексных, сложных условных раздражителях».¹

С накоплением фактического материала, касающегося особенностей комплексных раздражителей, И. П. Павлов в еще более определенной форме стал высказываться о наличии функциональной связи между элементами комплексного раздражителя. Эти связи он постоянно отличал от условных рефлексов, несмотря на общность физиологических механизмов их образования.

«Тем же процессом, — писал И. П. Павлов, — которым образуется связь корковых клеток с подкорковыми центрами, можно думать, происходят комплексные раздражения из совпадающих во времени явлений внешней среды. Эти комплексные раздражения при соответствующих условиях могут сделаться условными раздражителями».²

В своем же ответе на статью Лешли И. П. Павлов уже с предельной ясностью проводит это разграничение:

«В затылочной доле, как известно, находится специальный зрительный отдел, в который прежде всего и приходят раздражения из глаза и где они вступают в функциональные связи как между собой для образования сложных зрительных раздражений, так и непосредственно в условные связи с различными деятельностями организма».³

Сопоставляя обе приведенные выше цитаты, мы видим, что в результате воздействия на организм сложных комплексных раздражителей, т. е. одновременного действия составляющих их компонентов, между последними образуется связь, идентичная той, которая возникает между индифферентными раздражителями при одновременном их применении (ибо компоненты комплексного раздражителя до образования условного рефлекса являются раздражителями индифферентными).

Эта связь, хотя и имеющая характер временной связи и возникающая в силу замыкательной функции кортикальных аппаратов, не назы-

¹ И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. IV, стр. 152.

² Там же, т. III, кн. 2, стр. 113.

³ Там же, стр. 179.

валась И. П. Павловым условным рефлексом. Если же в дальнейшем создавались необходимые условия для образования временной связи этого сложного раздражителя с какой-нибудь деятельностью организма, то эта вновь возникающая связь определялась И. П. Павловым как условная, а комплексный раздражитель — как условный раздражитель, т. е. возбудитель условного рефлекса.

На основании приведенного выше соображения нам кажется вполне правомочным и соответствующим представлениям И. П. Павлова разграничение понятий условного рефлекса как связи индифферентного раздражителя с безусловным от связи между двумя индифферентными раздражителями. Если даже и рассматривать связь между последними как основанную на безусловном ориентировочном рефлексе, то и в этом случае нельзя не видеть существенной разницы между характером данной связи и связью, имеющей место при образовании пищевого или оборонительного условных рефлексов: в первом случае связь образуется между возбудителями одной и той же безусловной реакции (ориентировочной), во втором — между возбудителями различных рефлексов.

Что же касается понятий «временная связь» и «ассоциация», то необходимо признать их полную идентичность, что вполне соответствует представлениям И. П. Павлова:

«Итак, временная нервная связь есть универсальнейшее физиологическое явление в животном мире и в нас самих. А вместе с тем оно же и психическое — то, что психологи называют ассоциацией, будет ли это образование соединений из всевозможных действий, впечатлений или из букв, слов и мыслей. Какое было бы основание как-нибудь различать, отделять друг от друга то, что физиолог называет временной связью, а психолог — ассоциацией? Здесь имеется полное слияние, полное поглощение одного другим, отождествление».¹

Для окончательного уточнения выдвинутых положений необходимо иметь в виду следующее обстоятельство, не безразличное для сравнительной оценки анализируемых понятий. Если явления, нотируемые терминами «условный рефлекс», «временная связь» и «ассоциация», рассматривать с точки зрения их механизма, то в этом плане все они окажутся идентичными, ибо всякое функциональное объединение кортикальных пунктов основано на функции замыкания, связанной с чрезвычайной активностью кортикальных образований и иррадированием нервных процессов.

Небезынтересно рассмотреть поднятый вопрос и с несколько иной точки зрения.

Как известно, И. П. Павлов считал образование условного рефлекса синтетическим актом: образование «условного рефлекса, — говорил он, — . . . прежде всего есть акт синтеза».²

Однако отнюдь не все акты синтеза рассматривались И. П. Павловым как условный рефлекс:

«Основное условие для образования условного рефлекса есть совпадение во времени один или несколько раз индифферентных раздражителей с безусловными рефлексами. На том же принципе совпадения во времени для животного синтезируются в единицы группы всевозможных агентов, элементов природы, как одновременных, так и последовательных. Таким образом осуществляется с и н т е з вообще (разрядка И. П. Павлова)».³

Синтез же, по мнению И. П. Павлова, «есть, очевидно, явление нервного замыкания», т. е. образования временной связи. Если не считать

¹ Там же, стр. 325.

² Там же, т. IV, стр. 124.

³ Там же, т. III, кн. 2, стр. 221.

условный рефлекс частным случаем временной связи, то тогда нужно признать всякий синтез условным рефлексом, что явно противоречит концепции И. П. Павлова и, в частности, учению его о комплексных синтетических раздражителях.

Нам кажется, что приведенные выше соображения дают полное основание выделить условный рефлекс в виде частного случая временной связи, что, несомненно, расширит наше теоретико-познавательные возможности, особенно при анализе механизмов приспособительной деятельности в эволюционном аспекте. С другой стороны, такое представление отнюдь не нарушает материалистического монизма павловской научной концепции, а потому и ни в какой мере не противоречит философии диалектического материализма. Разве материализм И. П. Павлова заключается в признании существования рефлексов вообще и условных рефлексов в частности? Достаточно вспомнить, что Декарт — творец понятия «рефлекс» в «Страстях души» писал о «животных духах», движущихся по нервным трубкам. Декарт был материалистом и поэтому для него «животные духи» представляли собою подвижные частицы материи. Но ведь это представление могло быть заменено другим, чисто идеалистическим, что, кстати сказать, и делается более рафинированным образом представителями буржуазной псевдонауки.

Очевидно, что материализм павловского учения заключается в признании И. П. Павловым первичности материи, в обосновании им материальной основы психических явлений, в том числе и природы условного рефлекса, представляющего собою «элементарное психическое явление» и в то же время явление физиологическое. Условный рефлекс не есть нечто данное. Он сам возникает в результате определенных материальных процессов, разыгрывающихся в центральной нервной системе под влиянием внешних воздействий. Раскрытие его механизма в материалистическом представлении о временной связи и есть принципиальная сторона павловского учения.

ЧТО ВЕРНО И НЕВЕРНО В РЕЦЕНЗИЯХ НА ИЗДАНИЯ III и IV ТОМОВ «ПОЛНОГО СОБРАНИЯ СОЧИНЕНИЙ» И. П. ПАВЛОВА

Э. Ш. Айрапетьянц

Ленинград

В печати были опубликованы статьи о некоторых опечатках и текстологических ошибках, вкравшихся в изданное в 1951—1952 гг. «Полное собрание сочинений» И. П. Павлова (второе издание), преимущественно в III и IV томах. В особенности подробный и обстоятельный разбор, научную проверку текстов второго издания с некоторыми изданиями отдельных произведений И. П. Павлова произвел проф. А. И. Емченко, представив ряд ценных замечаний.¹ Ряд критических замечаний принципиального характера имеется в статье А. Френкель, несколько технических опечаток приводится в рецензии М. Гончарова.² Н. А. Шустинным опубликована небольшая рецензия, в основном повторяющая статью А. И. Емченко.³

В связи с указанными статьями и особенно в связи со статьей А. И. Емченко я провел тщательную сверку всех без исключения представленных замечаний с текстами III и IV томов «Полного собрания сочинений», «Полного собрания трудов» И. П. Павлова и подготовленных к печати И. П. Павловым первых шести изданий «Двадцатилетнего опыта. . .», первых трех изданий «Лекций о работе больших полушарий головного мозга».

Сверка показала, что одна группа замечаний (в основном изложенных в статье А. И. Емченко), отмечающих опечатки, пропуски, соответствует действительности, другая группа вызывает возражения и вряд ли может быть принята к реализации, о чем речь будет ниже.

Ниже приводятся исправления и опечатки к III и IV томам «Полного собрания сочинений» И. П. Павлова⁴

Приводя таблицу опечаток, приношу свои извинения перед читателями. Но вместе с этим не могу не обратить внимание, что многие опечатки носят характер так называемых «глазных» ошибок и, следовательно, их должны были заметить в первую очередь редактор и корректор Издательства, фамилии которых значатся в выходных сведениях III и IV томов «Полного собрания сочинений» И. П. Павлова.

¹ «Советская книга», № 3, март, 1953 и более подробная рукописная статья на 30 стр.

² «Медицинский работник» от 2 марта 1954 г.

³ «Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова», т. IV, в. 1, 1954.

⁴ Имея в виду, что часть читателей пользуется изданиями, предшествующими «Полному собранию сочинений», мы сочли полезным произвести соответствующую сверку этих изданий; обнаруженные опечатки приводятся в последней графе списка опечаток и исправлений.

Совершенно согласен с А. И. Емченко и А. Френкель, что настоятельно необходимо многие работы И. П. Павлова снабдить примечаниями, поясняющими как некоторые разночтения по сравнению с предыдущими изданиями этих же работ, так и указывающие на повторения части текста в других работах автора. Подобного или другого рода примечания могли

К III тому

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть	Те же исправления и опечатки в предыдущих изданиях
<i>Книга I</i>				
255	13 сн.	материализме	материале	5-е изд., стр. 22, 7 сн.; 6-е изд., стр. 257, 11 сн.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 203, 3 сн.
279	2 сн.	Claparède	Claparède	Полн. собр. трудов, т. III, стр. 221, 2 сн.
294	1 св.	не хотел	хотел	Полн. собр. трудов, т. III, стр. 232, 2 сн.
363	10 св.	новый	полный	Полн. собр. трудов, т. III, стр. 288, 12 сн.
<i>Книга II</i>				
(предисловие редактора)	3 св.	перегруппировка глав	разделение глав по изданиям «Двадцатилетнего опыта. . .»	
15	16 св.	метрономом	метронома	5-е изд., стр. 344, 3 сн.; 6-е изд., стр. 401, 15 сн.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 317, 10 сн.
26	12 сн.	с одной	с другой	
46	10 св.	торможением	торможение	5-е изд., стр. 370, 13 св.; 6-е изд., стр. 431, 20—21 св.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 344, 23 св.
48	2 св.	фактически	фактический	4-е изд., стр. 355, 5 св.; 5-е изд., стр. 371, 2 сн.; 6-е изд., стр. 433, 15 св.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 346, 6 сн.
53	10 сн.	100 колебаний	1000 колебаний	
106	3 сн.	Proceedings	Proceedings	
117	5—6 св.	чтобы полнее оценить, что они	чтобы полнее оценить, что они получают от коры и чтобы видеть, что они	
142	8 сн.	двигательном	длительном	Полн. собр. трудов, т. III, стр. 419, 16 св.
144	1 сн.	108—111	121—122	Полн. собр. трудов, т. III, стр. 420, 1 сн.
157	16—17 сн.	раздражителя	раздражения	5-е изд., стр. 463, 1 сн.; 6-е изд., стр. 540, 14 сн.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 431, 21 св.
160	15 св.	в свет	в счет	

Продолжение

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть	Те же исправления и опечатки в предыдущих изданиях
164	7 св.	и, наконец,	и, наконец,	Полн. собр. трудов, т. III, стр. 436, 23 св. 6-е изд., стр. 612, 17 св.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 487, 9 св. 6-е изд., стр. 625, 1 св.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 498, 9 св.
229	13 св.	приводят	в-третьих проводятся	
242	7 св.	Кржышковский, Купалов,	К. Н. Кржышковский, П. С. Купалов	
251	6 св.	at	of	6-е изд., стр. 683, 2 св.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 540, 17 св. 6-е изд., стр. 713, 11 св.; Полн. собр. трудов, т. III, стр. 562, 13—14 св. Полн. собр. трудов, т. III, стр. 562, 16—15 св.
273	17 св.	в большей	в большой	
276	6 св.	раздражителями	раздражениями	
276	9 св.	при тех	при трех	
296	7 св.	Я понимаю	Я принимаю	
297	15 св.	выдерживать	выдержать	
298	7 св.	менее	более	
327	3 св.	процессе	процесс	Полн. собр. трудов, т. III, стр. 562, 16—15 св.
327	15 св.	рефлекс, теперь	рефлекс. Теперь	
339	1 св.	кто-то»	кто-то!»	
389	4 св.	изменении	измерении	
390	18 св.	развивается	разливается	
403	9 св.	явление	влияние	

К IV тому

16	11—12 св.	объектом	объемом	Полн. собр. трудов, т. IV, стр. 25, 19 св.
26	5 св.	друг от друга	друг на друга	
59	6 св.	а другой	а другое	
80	4 св.	получается	случается	Полн. собр. трудов, т. IV, стр. 95, 21 св.
84	Табличка к опыту 21 I 1952	Метроном 20	Метроном 30	
114	Табличка	11 ч. 45 м. } 11 ч. 50 м. } 11 ч. 55 м. }	11 ч. 45 м. } 11 ч. 50 м. } 11 ч. 55 м. }	
115	1 св.	все	всё	
119	18—19 св.	пищевым рефлексом, едой	пищевым рефлексом, причем она всякий раз подкреплялась безусловным рефлексом, едой	
123	15 св.	организмов	организмом	
166	1 св.	0.52	0.25	
177	15 св.	получаемого от тонвариатора	получаемое от тонвариатора	3-е изд., стр. 123, 18 св.; Полн. собр. трудов, т. IV, стр. 101, 4 св.
184	Табличка второго опыта	1 V 1913	Макс Коля 16 V 1913	

Продолжение

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть	Те же исправления и опечатки в предыдущих изданиях
190	Табличка опыта 19 XI 1913	№ 1 и за ним № 5	№ 1 и за ним № 2	
218	Табл. 2	406	106	3-е изд., стр. 219, табл. 2, столбец 8; Полн. собр. трудов, т. IV, стр. 174, табл. 2, столбец 8
218	Табл. 2, столбец 9	10	100	3-е изд., стр. 219, табл. 2, столбец 9; Полн. собр. трудов, т. IV, стр. 174, табл. 2, столбец 9
233	20 сн.	каждом	кожном	3-е изд., стр. 235, 17 сн.; Полн. собр. трудов, т. IV, 186, 6 сн.
252	Табличка опыта 30 VIII 1922	2 ч. 03 м.	12 ч. 03 м.	
252	Табличка опыта 6 VIII 1923	раздражение кожи № 4 10	раздражение кожи № 4 11	
268	15 сн.	легло	легко	
402	5 сн.	без условного	без безусловного	
409	7 св.	после угасания	после конца угасания	
426	7 сн.	полушарий.	полушарий!	

задержать выпуск «Полного собрания сочинений» и их необходимо составить при новом академическом издании.

В настоящее время в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР предпринята коллективная работа по сверке всех томов «Полного собрания сочинений» со всеми предыдущими изданиями произведений И. П. Павлова с задачей помимо обнаружения возможных опечаток научно разработать, там где потребуется, комментарий к его работам.

Прежде чем перейти ко второй группе замечаний, необходимо отметить, что редакция второго издания, равно как и редакция первого издания трудов И. П. Павлова, «считала для себя обязательным сохранить в неприкосновенности в высшей степени оригинальный научно-литературный язык Ивана Петровича Павлова — терминологические особенности, манеру выражений, построения фраз, образность речи».¹ Никакие нарочитые исправления текста И. П. Павлова не допускались, кроме явных издательских и типографских опечаток, оказавшихся в изданиях «Двадцатилетнего опыта...» и «Лекций...». Читатели, внимательно изучавшие произведения И. П. Павлова, вероятно, обращали внимание на особые, только И. П. Павловым употребляемые построения речи. Таких самобытных выражений весьма много, и они представляют самостоятельный интерес. Важно было представить И. П. Павлова таким, каким он известен в опубликованных им литературных памятниках.

Посмертная публикация труда И. П. Павлова (V том второго издания) редакцией снабжалась соответствующей оговоркой. Что же касается

¹ Из предисловия редакции к III тому «Полного собрания трудов» И. П. Павлова (1949, стр. 5).

подбора материалов и расположения их по определенным томам, то здесь, разумеется, подходы могли быть разные. По крайней мере мыслимо два варианта: 1) соблюдение точной хронологии, какой бы работы это ни касалось; 2) систематизация трудов по проблемам — темам исследования. Особенность уже опубликованных самим И. П. Павловым трудов по условным рефлексам, в виде двух классических книг — «Двадцатилетний опыт. . .», «Лекции о работе больших полушарий головного мозга» — требовала держаться в издании собрания сочинений второго варианта. Эти два произведения вошли в III и IV тома; в I томе помещены общественно-научные статьи, статьи по физиологии кровообращения и нервной системы, во II томе — статьи по вопросам физиологии пищеварения, в V томе — лекции по физиологии и, наконец, в VI томе — статьи по различным вопросам физиологии, выступления на диспутах и в прениях, речи и предисловия. Однако в каждом томе точно соблюден хронологический принцип.

Обратимся к замечаниям рецензентов, которые нельзя признать правильными. Многие замечания относятся к так называемым ошибкам III тома «Полного собрания сочинений» при сравнении данного текста с текстами первых изданий «Двадцатилетнего опыта. . .». Обнаруживая расхождения, некоторые авторы рецензий негодуют и не скупаются на разнообразные упреки: «извращение учения И. П. Павлова», «безответственность» и т. п. Основательно ли это? Напомним, что книга «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» выходила пять раз при жизни Ивана Петровича: первое издание — в 1923 г., второе — в 1924 г., третье — в 1925 г., четвертое — в 1928 г., пятое — в 1932 г.

Шестое издание, как указано на титульном листе, «проверенное и вновь дополненное» (со включением новых 12 сообщений) вышло в свет в 1938 г. (Гос. Изд. биол. и мед. лит.) после смерти И. П. Павлова, но рукопись книги в окончательном виде была просмотрена И. П. Павловым и снабжена предисловием, датированным «Ленинград, январь 1936 г.». Совершенно очевидно, что именно шестое, последнее, издание, подготовленное для печати автором, хотя и не успевшее выйти в свет при его жизни, должно быть признано наиболее достоверным. К тому же книгу готовил для печати проф. Н. А. Подкопаев, ближайший ученик И. П. Павлова, ведавший по поручению И. П. Павлова изданиями его трудов.

Редакция обоих изданий «Полного собрания трудов» (сочинений) И. П. Павлова совершенно правильно поступила, избрав для III тома полный текст шестого издания «Двадцатилетнего опыта. . .», а не какого-либо другого издания этой книги. Однако при редактировании III тома обоих изданий было обнаружено множество разночтений между шестым и пятым изданиями книг.

Расхождения текстов пятого и шестого изданий оказались в ряде случаев весьма существенными. В одних случаях это были хотя и грубые, но явные опечатки, в других случаях видна была подлинная правка, смысловое изменение текста. Наконец, отсутствовали целые абзацы или в пятом или в шестом издании. Приведу только несколько примеров. В пятом издании (стр. 32, 1 св.) было напечатано: «В сложном. . . предмете для успеха исследования важно. . . некоторое у п у щ е н и е его». В шестом издании правильно исправлено на «упрощение». В пятом издании (стр. 110, 17 св.) напечатано: «. . . изучение высшей сложнейшей деятельности животных. . . до недавнего времени обычно обследовалось о б ъ е к т и в н ы м методом, т. е. по аналогии с внутренним состоянием человека». В шестом издании правильно исправлено на «субъективный». В пятом издании (стр. 194, 3 св.) ошибочно: «материалов», в шестом — правильно: «механизмов». Такого же рода ошибки — опечатки вкрались

в шестое издание. Например (стр. 372, 17 св.): «... каждый периферический рецепторный аппарат имеет прежде всего в коре центральную специальную, обособленную территорию... Но данные рецепторные элементы распространяются и дальше, на очень большое расстояние... , причем... располагаются все благоприятнее, чем более удаляются от их центральной территории». В пятом издании было правильно: «неблагоприятнее». В шестое издание (стр. 500, 5 св.) вкралась существенная опечатка: «исследовательский (ориентировочный) рефлекс... угасает... при помощи раздражения, через три-пять повторений». В пятом издании было напечатано правильно: «при помощи торможения». В пятом издании в статье «К физиологии гипнотического состояния собаки» целиком отсутствует один абзац на 6 строк, появившийся в шестом издании (стр. 526, 1 св.). И наоборот, в шестом издании отсутствовали целые фразы из текста пятого издания.

При всем этом необходимо было помнить, что в предисловии к пятому изданию (май 1931 г.) И. П. Павлов специально подчеркнул: «Весь текст был вновь тщательно проверен и устранены вкравшиеся при печатании предшествующих изданий погрешности и искажения... Особенной тщательностью этого издания, сравнительно с прежними, я одолжен сыну моему Вс. И. Павлову». Следовательно, надо было точно дифференцировать, где вкратились обычные «глазные» опечатки, технические ошибки, а где были исправления, добавки, разумеется, не редактора, а автора. Прделана немалая работа, чтобы вникнуть в суть дела, избрать правильный текст одного из изданий для включения в «Полное собрание трудов» (сочинений). Сознвая ответственность данного отбора, были опубликованы «наиболее существенные расхождения» в качестве приложения к III тому. Замечу, что мною сверены тексты шестого издания и первых четырех изданий, где имеется много расхождений, — они не представляют загадки, но имеют, конечно, специальный интерес и могут быть предметом научно-литературного исследования. В такой же степени весьма интересны повторения абзацев или целых страниц в различных статьях, настойчивое употребление определенных выражений, формулировок, комментариев опытов во многих публикациях.

Товарищи, приславшие свои замечания, требуют или исправлять в определенных местах текст И. П. Павлова, полагая, что этим исправляется опечатка, или, сравнивая текст «Полного собрания сочинений» не с шестым, а с одним из первых изданий «Двадцатилетнего опыта...» и обнаруживая расхождения, «открывают» ошибку редактора III тома «Полного собрания сочинений».

Примерно то же следует сказать о подобных ошибках или, как авторы статьи пишут, «искажениях текста И. П. Павлова» и в IV томе, содержащем его книгу «Лекции о работе больших полушарий головного мозга». Эта книга готовилась Иваном Петровичем к изданию три раза: она была опубликована в 1927 г. (первое и второе издания) и в 1937 г. (третье издание). Между отдельными изданиями имеются некоторые разночтения. В основу IV тома «Полного собрания сочинений» был положен текст третьего издания «Лекций...», подготовленного И. П. Павловым к печати в ноябре 1935 г. и снабженного его предисловием.

Следовательно, неправильно требовать исправления текста, принадлежащего самому И. П. Павлову, ссылаясь на предыдущие издания, а не на последнее, подготовленное к печати автором.

Приведу несколько примеров. А. И. Емченко находит ошибку в IV томе «Полного собрания сочинений» в фразе «При смене № 1 на № 2 (ближайший) слюноотделение в течение действия этого приборчика было обыкновенно много меньше, а иногда и равно слюноотделению...» (Лекция 10-я, стр. 189, 9—6 св.) и путем ряда рассуждений предлагает исправить

на слово «немного меньше». Вопрос спорный. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что во всех трех изданиях «Лекций. . .» (1927—1937 гг.) автор сохранил первое определение, а не второе и, вероятно, не случайно, ибо, как справедливо указывает А. И. Емченко, «сам Павлов тратил много труда, чтобы исправить ошибки, возможные в процессе напечатания».

М. Гончарову не нравится наименование раздражителя: «автомобильный гудок» (см. «Полное собрание сочинений»), которому он предпочитает «автомобильная труба» (первое издание «Лекций. . .»), не нравится, что в отношении условного торможения написано: «О б о з н а ч е н и е э т о нельзя назвать удачным» (Полное собрание сочинений), а не «Прилагательное нельзя назвать удачным» (первое издание «Лекций. . .»).

М. Гончаров игнорирует тот факт, что исправления сделаны в третьем издании «Лекций. . .», подготовленном И. П. Павловым к печати. Точно так же автору статьи больше нравится в первом издании книги, в лекции 12-й, табл. 2, «среднее 108. . . 102», хотя эти цифры как ошибочные И. П. Павловым во втором и третьем изданиях исправлены на 104. . . 103.

М. Гончаров безоговорочно считает «Лекции. . .», вышедшие в свет в 1927 г., «последним изданием, лично просмотренным и выверенным И. П. Павловым». На каком же основании рецензент лишает третье издание «Лекций. . .» авторской подлинности, полагая, что И. П. Павлов мог писать свое волнующее предисловие, датированное ноябрем 1935 г. и начинающееся словами: «Это третье издание моих „Лекций. . .“, без личного просмотра всего текста, подготовленного к печати?»

Необходимо обратить внимание на необоснованную резкость критических замечаний в статье М. Гончарова (в газете «Медицинский работник»), вызванных отмеченными пятью техническими опечатками.

Теперь разберем замечания, содержащиеся в рецензии Н. А. Шустина, опубликованной позже других. В рецензии отмечены 11 серьезных опечаток в III и IV томах «Полного собрания сочинений», причем обнаруженные опечатки странным образом оказались повторением того, что уже ранее было опубликовано в числе других замечаний в статье А. И. Емченко, правда в рецензии Н. А. Шустина они даны в иной последовательности и с грубыми по форме комментариями по адресу редактора.

Я также не буду касаться некоторых дополнительных оригинальных замечаний такого второстепенного порядка, как, например, пропуск инициалов К. Н. Кржышковского и П. С. Купалова. Впрочем, для полноты суждения о рецензии отметим еще два указания рецензента. 1) Вместо «потечет слюна» напечатано «потечет слюча» (III т., 2 кн., 52 стр. 9 св.). Даже близорукий, но добросовестный читатель заметит, что это даже не корректорская опечатка, ибо видно, что при печатании буква «н» в слове «слюна» частично изломалась и, таким образом, превратилась случайно в букву «ч», вследствие чего читается «слюча». 2) Во фразе «Все это — этапы анализа» предлагается исправить на «Всё это — этапы анализа», т. е. в слове «Все» «е» заменить на «ё». Известно ведь, что соответственно орфографии, когда данное слово читается не иначе как «всё», — двоеточие не ставится.

Н. А. Шустин ошибочно уверяет, что «всю редакцию этого издания (т. е. всех томов «Полного собрания сочинений», — Э. А.) осуществил один редактор — Э. Ш. Айрапетянц, не замечая других редакторов: К. М. Быкова, И. П. Разенкова, А. В. Соловьева, а также по существу и П. С. Купалова, который целиком подготовил к печати весь текст V тома, содержащего «Лекции по физиологии» и всю корректуру проводил параллельно с редактором тома.

Шустин возражает против наименования произведений И. П. Павлова «Полным собранием сочинений», заявляя безосновательно, что

«И. П. Павлов никогда не называл свои научные труды „сочинениями“, причем термин «сочинения» им взят в кавычки. Неправильно считать, что этот термин говорит о научной неполноценности трудов. Ведь в Издательстве Академии Наук СССР изданы «Собрания сочинений» классиков естествознания: М. В. Ломоносова, Д. И. Менделеева, Чарльза Дарвина, П. Л. Чебышева, В. В. Докучаева и др. Наконец, всем физиологам известно, что труды корифея физиологии Н. Е. Введенского изданы под названием «Собрание сочинений», при этом под редакцией А. А. Ухтомского, равно как и труды А. А. Ухтомского выходят как «Собрание сочинений».

Такое же наименование работ И. П. Павлова рецензент пытается представить как пример ряда «произвольных, неправильных и ничем не оправдываемых действий редактора второго издания — Э. Ш. Айрапетьянца». Следует заметить, что ни одно лицо не может самолично определять название издаваемых в советском государстве произведений классиков науки и что в Академии Наук СССР существует Редакционно-издательский совет, который в своих постановлениях утверждает наименование любого издаваемого в Академии Наук труда.

Необходимо остановиться на одной «творческой» поправке Н. А. Шустина. Вопрос касается известной статьи «Условный рефлекс», включенной И. П. Павловым в шестое издание «Двадцатилетнего опыта...» (см. стр. 722). После определения первой сигнальной системы И. П. Павлов пишет: «Но слово составило вторую, специальную нашу, сигнальную систему действительности, будучи сигналом первых сигналов. Многочисленные раздражения, словом, с одной стороны, удалили нас от действительности, и поэтому мы постоянно должны помнить это, чтобы не исказить наши отношения к действительности. С другой стороны, именно слово сделало нас людьми, о чем, конечно, здесь подробнее говорить не приходится» (разрядка моя, — Э. А.). Как понимает каждый читатель, внимающий в суть и ход мысли И. П. Павлова, дело здесь идет о характеристике второй сигнальной системы, о физиологической трактовке именно слова. К слову И. П. Павлов привлекает внимание, слово является в данном случае предметом его анализа. Однако Н. А. Шустину угодно в этот ясный ход мысли И. П. Павлова вносить отсебятину и исправлять И. П. Павлова, как это сделал кто-то в «Большой Медицинской Энциклопедии» (т. 56, столб. 322—337) и в старом издании «Большой Советской Энциклопедии» (т. 33, столб. 431—446). Так, например, работники обеих энциклопедий, прочитав строки «слово сделало нас людьми» и рассуждая схоластически, решили, что это противоречит известному определению Ф. Энгельса о роли труда в становлении человека. Соответственно редакторы решили «исправить» И. П. Павлова, при этом каждый по своему: БМЭ, не долго думая, взяла и вычеркнула из павловского текста целиком эти строки. Что же касается работников старого издания БСЭ, то они оформили эти строки так: «С другой стороны, труд и связанное с ним слово сделало нас людьми» (разрядка моя, — Э. А.). Иначе говоря, И. П. Павлову приписали то, чего он не писал.

Разумеется, никакого противоречия между определением Ф. Энгельса и И. П. Павлова нет, но без ведома и согласия автора вычеркивать или вписывать слова, как бы они по мнению исправителей ни украшали учебного, — занятие не позволенное. Никто не может сомневаться, что у материалиста И. П. Павлова классическая формула Энгельса о роли труда в создании человека не могла встретить какого-либо возражения. Но тем не менее бесспорным является подлинность факта отсутствия термина «труд» во фразе И. П. Павлова.

Доказательством служит то важнейшее обстоятельство, что при жизни И. П. Павлова статья «Условный рефлекс» появилась только один раз, а именно в августе 1935 г. в «Физиологическом журнале СССР», в специальном выпуске перед 15 Международным конгрессом физиологов, и там текст указанного абзаца (т. 19, стр. 270, 15 сн.) является совершенно идентичным с VI изданием «Двадцатилетнего опыта...».

Редакция III тома «Полного собрания трудов» и «Полного собрания сочинений» поступила правильно, включив статью «Условный рефлекс» без купюр и без добавки, т. е. так, как она была напечатана в шестом издании «Двадцатилетнего опыта...».

Следует сказать еще об одном замечании Н. А. Шустина. Речь идет о V томе, содержащем «Лекции по физиологии», читанные И. П. Павловым в 1911/12 и 1912/13 гг. Эти лекции, как известно, были застенографированы, сохранены проф. П. С. Купаловым, который их сам же расшифровал, систематизировал, и они были впервые изданы в 1949 г. в Издательстве АМН СССР. По рекомендации павловского Научного совета и утверждении РИСО АН СССР «Лекции...» с дополнениями и тщательными исправлениями были включены в «Полное собрание сочинений». Почему же подлинные лекции И. П. Павлова почти по всем разделам физиологии, застенографированные и систематизированные П. С. Купаловым, положившим много труда, чтобы точно передать идеи и мысли И. П. Павлова, не могут войти в «Полное собрание сочинений»? Ведь эти же «Лекции...» уже появились в печати в авторстве И. П. Павлова. Редакция V тома в предисловии ясно и четко предупреждает читателя: «Публикуемые лекции не были просмотрены и записаны И. П. Павловым. Содержание разделов „Физиология центральной нервной системы“ и „Физиология больших полушарий головного мозга“ отражает начальный период гениального творчества И. П. Павлова по высшей нервной деятельности. Исчерпывающее изложение его учения об условных рефлексах — высшей нервной деятельности — представлено в III и IV томах настоящего издания „Полного собрания сочинений“». Так почему же можно издавать эти «Лекции...» отдельной книгой и не встречать возражений, а в то же время этот же труд, выходящий под фамилией И. П. Павлова, нельзя включать в собрание его трудов? Рецензент по той же логике должен был возражать и в отношении, например, стенограммы доклада И. П. Павлова «Проблема сна» (1935 г.), исправленной и опубликованной проф. Н. А. Подкопаевым после смерти автора, или, например, по поводу большинства выступлений И. П. Павлова на заседаниях Общества русских врачей, где во многих случаях они фиксировались протокольно секретарем заседания. Курьезно, что в этой же рецензии предлагается включить в «Полное собрание сочинений» пять различных устных выступлений И. П. Павлова на заседаниях Общества русских врачей, разумеется, не визированных автором, но точно застенографированных. Что же касается возмущения рецензента тем, что эти пять выступлений (высказываний) не вошли в «Полное собрание сочинений», то эти и другие работы И. П. Павлова, обнаруженные в процессе издания «Полного собрания сочинений» и его последнего, VI тома, не должны были задерживать своевременный выход в свет VI тома. Например, Кабинетом истории отечественной физиологии Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР за последние годы зарегистрировано 183 работы (большой частью выступления) И. П. Павлова, еще не вошедшие в полное собрание его сочинений. Весьма вероятно, что список вновь обнаруженных или опубликованных, но не выявленных статей с каждым годом будет увеличиваться, но из этого не следует, что данное, второе издание произведений И. П. Павлова нельзя считать «полным собранием».

В качестве дополнения к разобранной нами основной рецензии Н. А. Шустин в этой же статье дает краткий отрицательный отзыв о «Предметно-тематическом и именном указателе» ко второму изданию «Полного собрания сочинений» И. П. Павлова. Оценка рецензента крайне тенденциозна: «не соответствует действительности», «неквалифицированно», «непродуманно», «формально», «не удовлетворяет» и т. д. В чем же дело — какие ошибки допущены при составлении данного указателя? Оказывается, что нет ссылки на такие высказывания И. П. Павлова, как, например, «о ведущей, регулирующей роли второй сигнальной системы», «о критериях истины», «о верховном принципе причинности», «о зависимости поведения человека и животных от влияния внешней среды» и т. п. Никак нельзя согласиться с таким произвольным определением «терминов», «понятий». Во всяком случае весьма спорно, что подобные слова, фразы, пояснения должны входить в содержание предметно-тематического указателя. Однако независимо от правомочности или необоснованности тех или иных добавлений нельзя не замечать ценности того, что содержится в указателе. Такая рецензия не служит для пользы дела. Составитель указателя А. К. Федорова-Грот и пишущий эти строки как ответственный редактор с радостью восприняли бы всякое добросовестное замечание об улучшении такого рода указателя, что несомненно оказало бы еще большую пользу при обращении к трудам И. П. Павлова.

УСПЕХИ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ В НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКЕ БОЛГАРИИ

Мне посчастливилось побывать в Болгарии дважды — в 1950 и 1954 г. Болгарский народ после освобождения от фашистского ига достиг выдающихся успехов на разных участках социалистического строительства. Подлинный расцвет переживает и наука в Болгарии.

Проведя в стране три недели я имел возможность ознакомиться или вновь посетить некоторые институты и лаборатории. За последние годы выросли и окрепли исследовательские учреждения, более четко определилась тематика и, самое главное, в лаборатории пришли многие способные молодые исследователи, в том числе и студенческая молодежь, значительно усилив сравнительно ограниченную до этого группу специалистов.

Особенно заметны успехи физиологов, работающих в центральных исследовательских учреждениях страны: Институте экспериментальной медицины в Софии и на Кафедре физиологии имени И. П. Павлова Медицинской академии Вылко Червенкова, возглавляемых академиком Ораховцем. Продуктивно работают и другие научные институты столицы.

Научно-исследовательская работа по физиологии развивается не только в специальных институтах, но и на кафедрах высших медицинских заведений. Особенно отрадное впечатление оставило знакомство с Кафедрой физиологии (заведующий доц. Бошев) Медицинской академии имени И. П. Павлова в г. Пловдиве. Работники кафедры сумели благодаря творческой инициативе и энергии осуществить ряд оригинальных исследований. Интересный замысел осуществило руководство академии, организовав центральную (для всей академии) экспериментальную лабораторию, которую возглавляет молодой и энергичный работник Николов.

Каждый из клиницистов или теоретиков располагает возможностью научиться в этой лаборатории основным павловским операциям на собаках, освоить в камере методику условных рефлексов или выполнить по этой методике работу.

Исследования, законченные или идущие в Институте экспериментальной медицины и на Кафедре физиологии Медицинской академии, в значительной части сосредоточены на изучении кровообращения. Представляют интерес разработанные методические приемы хронической автоматической записи кровяного давления. Исследуются различные факторы, определяющие высоту и форму плетизмографической кривой. Перспективна разрабатываемая методика хронической записи с помощью внутрисосудистого термозлемента кровяного тока и его колебаний в разных сосудах.

Значительная группа работ (Ораховец, Начев, Гоцев, Иванов, Жеков, Попов и др.) посвящена исследованиям по физиологии сосудодвигательного центра и природы сосудистого тонуса.

В этом направлении была выполнена в свое время Ораховцем серия исследований в острых опытах. Проводимые наблюдения в настоящее время построены по типу хронических опытов на животных с частично перерезанным спинным мозгом. Используется методика условных рефлексов путем применения плетизмографии передних и задних конечностей собак.

На специально сконструированном столе, приспособленном для пассивных изменений положения тела человека в пространстве, было выполнено исследование по влиянию положений тела на кровяное давление (Ораховец и Гоцев).

Наблюдения проведены над нетренированными лицами, недостаточно тренированными и группой спортсменов и работников цирка. Установлено, что степень колебания систолического кровяного давления в ответ на изменения положения тела тем меньше, чем больше тренированы испытуемые. Величина колебаний кровяного давления может служить показателем степени тренированности испытуемых. Этому же вопросу о значении положения тела посвящено исследование, проведенное Ораховцем, Стефановой и группой участников студенческого научного кружка. В этом случае изучалось влияние положения тела на количество эритроцитов, объем форменных элементов крови (определяемый гематокритом), количество белков в плазме (определяемое рефрактометрически) и др.

Установлено, что в нижних и верхних конечностях, а также в сосудах головы соотношение между форменными элементами крови и плазмой в положении стоя и при спокойном дыхании различно. В этих различиях проявляется влияние гидростатического фактора. При переходе в положение лежа указанные различия выравниваются.

Подробные плетизмографические наблюдения на человеке произвели Стефанова и Братанова. Авторы установили, что у отдельных испытуемых типичны плетизмограммы определенного характера. Они высказывают сомнение в том, что так называемая нулевая плетизмограмма (по Пшонику) обязательна для каждого, и считают, что волнообразные кривые не всегда свидетельствуют о неврозе. С целью установления возможности использования плетизмографии для определения функционального состояния центральной нервной системы человека авторы помимо условных и безусловных сосудистых рефлексов изучают двигательные, слюнные и мигательные рефлексы. Следует отметить, что подобное исследование было осуществлено В. В. Петелиной (Ленинград).

Применяя ножной плетизмограф, Гоцев и Атанасова изучают влияние на кровообращение некоторых гипертонических растворов, используемых в терапии. Изучено влияние хлористого натрия, бромистого натрия, хлористого кальция, декстрозы и др.

Одна из работ посвящена подробному изучению влияния дыхательных движений на плетизмограмму (Даскалов, Милатов, Марков и др.). Изменения плетизмограммы в зависимости от дыхательных движений были отмечены авторами даже при полном прекращении доступа артериальной крови к руке испытуемого. В этих условиях на плетизмограмме возникают дополнительные, несинхронные с дыханием волны. В опытах на животных в условиях денервации было установлено, что влияния дыхательных движений не отражаются на плетизмограмме. Это дало авторам повод считать такие влияния рефлекторными. Изменения объема руки наблюдаются лишь при глубоком вдохе, глубокий же выдох только в малой степени отражается на плетизмограмме.

Изучению влияния различных функциональных состояний коры головного мозга на дыхательные движения посвящены исследования В. Пав-

лова. Автор установил, что применение условных раздражителей изменяет частоты и амплитуду дыхательных движений. Он высказывает предположение, что отмеченные им различия реакций у отдельных собак связаны с их типовыми особенностями. Основную задачу своих исследований автор видит в исследовании изменений характера дыхательных движений при экспериментальном неврозе.

Ряд работ Физиологического отдела Института экспериментальной медицины и Кафедры физиологии посвящен вопросам высшей нервной деятельности человека. К ним относится исследование корковых механизмов двигательных условных рефлексов, образовавшихся на ритмично подаваемые с определенным интервалом сигналы (В. Бакальская). Автор стремился установить характер рефлексов и взаимодействие их при речевом подкреплении и рефлекса на время. По степени выраженности одних или других рефлексов делается попытка оценить и активность второй и первой сигнальных систем.

Изучению влияния продолжительности интервалов между отдельными сочетаниями на скорость образования двигательных пищевых условных рефлексов у людей посвятил свою работу Г. Пенев.

Автору удалось установить на основании многих вариаций опытов, что таким оптимальным интервалом является промежуток около $3\frac{1}{2}$ минут. Найденный оптимальный интервал, при котором наилучше вырабатывается и закрепляется двигательный пищевой условный рефлекс при адекватном раздражителе, может быть использован как показатель подвижности нервных процессов. У разных лиц в зависимости от типологических особенностей он различен.

А. Пенчев поставил перед собой интересную задачу выяснить в наблюдениях над людьми и в опытах на животных, какое значение для образования условных рефлексов имеет изменчивость физической силы условного раздражителя в течение его применения.

Полученные данные показывают, что при меняющейся силе условного звукового раздражителя (зуммер) условные связи у людей образуются скорей, чем при раздражении неизменном в течение его применения.

Автор рассматривает изменчивый по силе в течение применения условный раздражитель как комплексный. Условные связи в этом случае могут образовываться на отдельные компоненты раздражения, которыми являются различные интенсивности раздражителя в отдельные отрезки времени.

Интересные исследования по влиянию новокаина и никотина на высшую нервную деятельность собак проводятся на Кафедре физиологии в г. Пловдиве. Изучение проводится в условиях методики свободных движений П. С. Купалова. Методические приемы, применяемые здесь, улучшены за счет графической регистрации побежки собаки к кормушке и момента поедания ею корма.

Широко развернуты исследования по высшей нервной деятельности человека в Научно-исследовательском институте авиамедицины (директор И. Герчев). В первую очередь должны быть названы работы, направленные на изучение типологических особенностей летного состава. Наряду с использованием анамнестических данных авторы применяют плетизмографию, методику условных двигательных рефлексов, буквенные тесты, ассоциативно-речевую методику, а также фармакологические пробы (бром, первитин).

В указанном институте проводится также изучение в барокамерах влияния гипоксии на высшую нервную деятельность человека и животных на высоте 1000—9000 м и влияние угловых ускорений на организм животных, для чего сооружена специальная центрофуга.

Большая группа исследований направлена на изучение различных функций при невротических состояниях людей. В связи с этим комплексно изучаются координация движений, сердечно-сосудистая система, адаптация зрения к темноте, скрытая близорукость, слуховые восприятия и вестибулярная чувствительность.

Наряду с указанными выше приемами исследования применяются также электрокардиография, рентгенокимография, адаптометрия, аудиометрия и др.

Ряд работ посвящен изучению зрительного анализатора в специфических условиях летного труда (изменения электрочувствительности зрительного анализатора, состояние его при различном освещении в условиях ночных полетов и др.).

Вызывают интерес работы Центрального научно-исследовательского института физической культуры и Высшего института физической культуры имени Георгия Димитрова. Исследования проводятся не только в лаборатории института, но и непосредственно на стадионе, где оборудованы специальные лаборатории. В этих лабораториях широко развернуты исследования по газообмену и утомлению с применением эргографии.

Измеряя газообмен у людей в различных условиях, авторы приходят к заключению, что эти показатели достаточно чувствительны и позволяют проследить за изменчивостью основных корковых процессов. Они пытаются придать оригинальную трактовку эргограмме. Авторы ставят перед собой задачу на основании эргографии, электромиографии и электроэнцефалографии рассматривать зубцы эргограммы и общую изменчивость ее также, как И. П. Павлов рассматривал показатели слюноотделения, используя их для анализа корковых процессов. С этой точки зрения является возможность различные эргограммы отдельных испытуемых отнести к особенностям их типов высшей нервной деятельности.

Относительно природы экспериментально создаваемого утомления авторы предполагают, что в основе ее лежат рефлексy и сложные индукционные отношения, возникающие между клетками коркового представительства работающей и неработающей конечности.

Исследования времени реакций у спортсменов показали, что оно заметно уменьшается по мере улучшения тренированности. Установлено, что время реакции верхних и нижних конечностей у нетренированных значительно различается, по мере укрепляющейся тренировки эти показатели уравниваются.

Важно подчеркнуть, что одной из проблем института является физиология детского спорта.

Широкое стремление трактовать ряд вопросов военно-трудовой гигиены и физиологии в свете учения о высшей нервной деятельности отмечается в работах Научно-исследовательского института военной медицины и гигиены (директор Мицов). В этом плане изучаются проблемы закаливания, тренировки, военного труда (Шишков), в частности стрелковой тренировки (Кротов). Автор положил в основу своих исследований изучение зрительных, дыхательных и двигательных координаций. Весьма перспективными являются радиометодики, разрабатываемые для графической регистрации дыхания, сердцебиений у человека (Л. Басан).

Одним из наиболее молодых научно-исследовательских учреждений Болгарии является Транспортный медицинский институт (директор М. Мирчев). В основу плана проводимого здесь изучения физиологии труда рабочих паровозных бригад (Г. Пенев) положены задачи исследования их высшей нервной деятельности наряду с изучением газообмена, сосудистых рефлексов, утомления и др.

Много и других важных вопросов по физиологии нервной деятельности человека успешно разрабатывается болгарскими учеными. К числу таких исследований следует отнести работу Даскалова, посвященную изучению периодических изменений и реактивности центральной нервной системы у людей в течение дня. Проводя наблюдения над сосудистыми рефлексам, кровяным давлением, газообменом, а также применяя эргографию и электрокардиографию, автор установил, что величина условных и безусловных рефлексов падала в течение 1—1½ часов после завтрака, обеда и ужина. Увеличивалась также продолжительность реакций, понижалось кровяное давление, учащался пульс, обмен веществ повышался. Было отмечено изменение в зубцах ЭКГ: повышался зубец R и уменьшалась высота T.

Влияние характера нагрузки на работоспособность изучал Миларов, применяя методику эргографии. В опытах внезапно или постепенно изменялась нагрузка при неизменном ритме. Отказ от работы вследствие утомления как при внезапной нагрузке, так и при постепенной происходил приблизительно в одно и то же время. При упомянутых условиях постепенная нагрузка давала значительно меньше работы. Работа с большой нагрузкой, при которой не выработано устойчивое состояние (стереотип движений), продолжалась 1 мин., а работа с той же нагрузкой на фоне устойчивого состояния — 6—8 мин. и более.

В тесной связи с предыдущей работой находится исследование аспиранта той же кафедры Белчевой, посвященное эргографическому исследованию значения характера ритма работы при неизменной нагрузке. Автор применял простые ритмы, различающиеся лишь по частоте, и сложные, когда повторялись не отдельные сигналы, а комплексы их. Результаты исследований показали, что применение сложных ритмов оказалось более благоприятным для работы. Результаты ее были выше при применении именно сложных ритмических раздражителей.

Весьма интересны исследования, производимые Пановым в Институте гигиены труда. Автор весьма удачно использовал орто- и клиностатические пробы для оценки взаимоотношений коры и подкорки при утомлении и в стадии «предутомления».

Важно подчеркнуть, что здесь были изучены естественные жизненно присущие человеку реакции, закрепленные определенным корково-подкорковым стереотипом.

Автор установил, что в бодром состоянии сигнализируемое изменение статики (при переходе из стоячего положения в лежащее и обратно) корригирует автоматизм безусловных прессорных и депрессорных сердечно-сосудистых рефлексов, как и реакции зрительного анализатора. В результате этого число сердечных сокращений, величина кровяного давления, темп дыхательных движений и возбудимость зрительного анализатора при положении лежа уменьшаются. При переходе в положение стоя все показатели синхронно повышаются.

В случае утомления коры, доказываемого по величинам зрительной хронаксии, порогам фосфена, изменениям сердечно-сосудистых реакций, кора уменьшает свое коррегирующее влияние и безусловные рефлексы автоматической сердечно-сосудистой и дыхательной регуляций оказываются доминирующими над рефлексами условными.

Оригинальное исследование физиологических и биохимических изменений в крови студентов во время экзаменов провели Гоцев, Иванов, Добрева и Калицын. Ранее было установлено, что во время экзамена у студентов (в подавляющем большинстве — 93%) наблюдается переходящее повышение температуры тела, у некоторых до 38.4°. В настоящее время проводится широкое обследование кровяного давления, пульса,

количества эритроцитов, гемоглобина, количества сахара, хлоридов крови и внутриглазного давления.

Оценке витамина С и соответствующего авитаминоза посвятил свои исследования Николов (г. Пловдив). Эксперименты, проведенные методикой условных рефлексов на морских свинках, показали глубокие нарушения высшей нервной деятельности при авитаминозе. Введение витамина устраняло указанные расстройства. Исследования по условнорефлекторному фагоцитозу проводит Бошев (г. Пловдив). Изучением корковой регуляции гемопоэза занимается Начев (Кафедра физиологии им. Павлова Медицинской академии). Начев и Добрева на этой же кафедре провели интересные исследования над составом крови собак, у которых изолированная петля кишки или сосуды изолированной конечности перфузировались 20%-й глюкозой или 3.5%-м раствором поваренной соли. Помимо взятия крови из яремной вены регистрировалось кровяное давление и дыхательные движения животного. Было установлено, что в крови изменялось содержание глюкозы или поваренной соли (в зависимости от того, чем производилась перфузия). При этом осмотическое давление крови оставалось неизменным. Наблюдались изменения кровяного давления и дыхания. Авторы пришли к заключению, что обнаруженные изменения являются результатом деятельности периферических осморцепторов, рефлекторно поддерживающих неизменность осмотического давления.

Эти же авторы проводят исследования по влиянию на инкреторную деятельность поджелудочной железы вкусовых раздражений сладкими веществами. Трактровка темы производится ими в плане проблемы интероцептивных воздействий на деятельность поджелудочной железы.

Исследование Попова и Иванова посвящено важному вопросу о взаимодействии различных видов условного торможения. Выработывая запаздывающий тормоз, авторы намерены проследить, как повлияет на него применяемое в различные фазы запаздывания выработанное ранее дифференцировочное торможение.

Существенное значение имеют исследования, проводимые по физиологии питания в Институте военной медицины. Ряд важных научнопрактических исследований выполнен в связи с нормированием питания в зависимости от различных условий военного труда. Интересны исследования роли вкусового анализатора в физиологии питания.

Большая работа проведена (Аргиров) по изучению влияния акта еды на различные функции организма человека. Отмечая близость результатов с данными советских физиологов, в частности с данными полученными на животных А. В. Риккль, автор пришел к следующему заключению. Акт еды вызывает повышение легочной вентиляции и поглощения кислорода, понижение дыхательного коэффициента, ускорение пульса и повышение кровяного давления, кожной температуры и количества выделенной мочи с уменьшением ее удельного веса. Эти показатели наряду с оценкой силы пищевых рефлексов (слюноотделение, жевание, глотание, и др.) автор рассматривает как косвенный критерий усвояемости пищи. Хранова (Институт экспериментальной медицины) установила, что избыточное введение в корм для крыс углеводов усиливает у них процессы коркового торможения. Режим, богатый белками и жирами, приводит к усилению коркового возбуждения.

Вызывает большой интерес исследование Ораховца, Главчева, Андрейчевой по влиянию нервной системы на открытую И. П. Разенковым функцию желудочно-кишечного тракта, связанную с его участием в белковом обмене. Опыты проводились на собаках с изолированными желудочками по Павлову или по Гейденгайну.

Установлено, что выводимое с желудочным соком количество белка бывает меньше при сохраненной иннервации и нарастает при ее нарушении. Введение кофеина (при сохранении иннервации) повышает содержание белка в желудочном соке, введение брома — увеличивает. Количество белка в крови в этих же условиях при введении кофеина повышается, а при введении брома понижается. Продолжительное голодание (до 20 дней) вызывает значительное повышение содержания белка в желудочном соке. Переливание изогенной крови в этих условиях снижает содержание белка в желудочном соке до нормального уровня.

Интересные исследования развернуты на Кафедре экспериментальной медицины Института специализации врачей. Часть тем посвящена изучению влияния фитонцидов (чеснока, хрена) на разные функции организма. Значительный интерес представляют исследования Тенчева и Балужева по вопросам радиопатологии. Авторы установили, в частности, что введение кроликам стрихнина после применения смертельной дозы рентгеновского облучения предупреждает развитие лучевой болезни. Кролики, получившие стрихнин перед облучением, гибли наравне с контрольными.

Большой интерес вызывает работа Научно-исследовательского института рыбной промышленности (Морская станция «Аквариум») в г. Сталине. Из числа важных работ, проводимых небольшим коллективом научных сотрудников института, оставляют глубокое впечатление морфо-физиологические исследования доктора Стоянова. Весьма большой материал, собранный им, позволяет сравнить отличия в строении головного мозга разнообразных рыб с особенностями их жизнедеятельности и экологии. Для сравнительно-физиологических сопоставлений эти исследования имеют большое значение.

Данный обзор научных исследований болгарских физиологов явно недостаточен. В нем далеко неполно отражены направление и содержание болгарской физиологической науки. Размеры статьи не позволили остановиться на достижениях таких учреждений, как Научно-исследовательский институт курортологии и физиотерапии, Научно-исследовательский санитарно-гигиенический институт, Кафедры фармакологии (П. Николаев), патфизиологии (Писарев), психиатрии (Узунов) и многие другие. И в этих учреждениях проводятся физиологические или клинко-физиологические исследования подчас большого теоретического значения.

Однако и этот краткий обзор позволяет сделать определенные выводы. Не подлежит сомнению, что болгарская физиология успешно развивается. Развитие ее обеспечивается широким внедрением павловского физиологического учения.

Отличительной чертой развития физиологической науки в Болгарии является внимание к изучению физиологии человека, в частности его высшей нервной деятельности. Положительным следует признать и то, что, развивая методики вивисекционного наблюдения, научные работники Болгарии стремятся широко использовать хронические павловские приемы.

Благоприятное впечатление оставляет то обстоятельство, что большинство исследований направлено на решение задач научно-практического характера (труд, питание, спорт и др.).

Большую работу и действенную помощь в развитии физиологической науки оказывает Павловский совет (председатель проф. Узунов) организованный при Ученом совете Министерства здравоохранения. Широкая пропагандистская редакционно-издательская работа и организация Советом научных дискуссий несомненно благотворно сказались на развитии физиологии в стране.

Нельзя не отметить издание в Болгарии ряда крупных философских работ, трактующих вопросы высшей нервной деятельности (Т. Павлов, Киселиничев), а также ряда популяризаторских изданий.

В заключение я хотел бы сказать о ярких впечатлениях от многочисленных встреч со многими представителями болгарской науки, особенно молодежи. Непосредственное общение, живой обмен мыслями, а подчас и споры, оставили не только неизгладимое впечатление, но и радостную удовлетворенность тем, что научная мысль молодой Болгарской Народной Республики расцветает, прогрессирует и укрепляется.

Дм. Бирюков.

ИЗ ИСТОРИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

ИВАН ПЕТРОВИЧ РАЗЕНКОВ
1888—1954

14 ноября 1954 г. после тяжелой и продолжительной болезни скончался выдающийся деятель медицинской науки и советского здравоохранения, действительный член АМН СССР, заслуженный деятель науки, лауреат Сталинской премии, профессор Иван Петрович Разенков.

И. П. Разенков родился 26 ноября (нов. ст.) 1888 г. в селе Кадыковка Симбирской губернии (ныне Ульяновской области), в семье крестьянина. Юношей он уезжает в г. Симбирск, где, перебиваясь случайными заработками, в упорном труде добывает себе знания. Блестяще сдает экзамены на аттестат зрелости при Симбирской гимназии и в 1910 г. поступает на Медицинский факультет Казанского университета.

С первых же дней пребывания в университете И. П. Разенков выделяется среди студентов незаурядными способностями и страстным стремлением к научным исследованиям. Начиная со 2-го курса, в лабораториях известных ученых Н. А. Миславского и Д. В. Полумордвинова он выполняет ряд научно-экспериментальных работ и в 1913 г. за научное исследование «Роль нижнего брыжеечного узла в иннервации тазовых органов» получает большую золотую медаль.

После успешного окончания университета И. П. Разенков оставляется при нем профессорским стипендиатом (аспирантом).

В 1915 г. И. П. Разенков призывается на военную службу, где в должности военного врача он состоит до 1918 г.

С 1918 по 1922 г. Иван Петрович работает ассистентом на Кафедре физиологии Томского университета (заведующий кафедрой проф. А. А. Кулябко) и возглавляет Кафедру физиологии в институте физкультуры. Здесь он проявляет себя не только талантливым научным исследователем, но и прекрасным педагогом-воспитателем, пользующимся уважением и любовью студентов.

Особенно интенсивно научная работа И. П. Разенкова протекает в Институте экспериментальной медицины в лаборатории И. П. Павлова (1922—1924 гг.). На протяжении короткого периода времени он выполняет ряд большой ценности научных исследований в области физиологии высшей нервной деятельности и физиологии пищеварения. Впервые им в лаборатории И. П. Павлова открывается феномен фазовых состояний в деятельности коры больших полушарий головного мозга. Исследование Ивана Петровича Разенкова явилось исходным началом для систематического изучения экспериментальных неврозов на животных и клинических наблюдений на больных и привело к пониманию патофизиологических механизмов невротических состояний организма. Кроме того, оно установило связь между школами И. П. Павлова и Н. Е. Введенского. В дальнейшем в многочисленных исследованиях учеников и сотрудников И. П. Павлова наблюдалось явление, открытое И. П. Разенковым, и на одном из научных заседаний И. П. Павлов говорил: «... нам пришлось убедиться, что одно из открытий выдающегося покойного физиолога Н. Е. Введенского глубоко справедливо... оказывается, что эти своеобразные фазы (парадоксальная, уравнительная и т. д.) целиком воспроизводятся и на нервных клетках, когда вы сильно напрягаете борьбу между раздражительным и тормозным процессами».

Несмотря на успешное начало исследовательской работы в области физиологии высшей нервной деятельности, находившейся в то время в центре внимания И. П. Павлова и его школы, И. П. Разенков все же свою дальнейшую научную работу в основном посвятил физиологии пищеварения. Находясь еще в стенах лаборатории И. П. Павлова, он проводит ряд исследований по физиологии пищеварения и здесь, так же как и в предыдущих исследованиях, им были получены оригинальные данные, позволяющие по-новому судить о механизме второй фазы желудочной секреции.

В 1924 г., по приглашению дирекции Научно-исследовательского института по изучению профессиональных болезней им. В. А. Обуха в Москве, И. П. Разенков

организует физиологическую лабораторию, богато оснащая ее новейшими приборами и аппаратурой. Вскоре эта лаборатория становится одной из лучших в Советском Союзе, и по объему и размаху ведущихся в ней исследований ее можно было приравнять к научному институту. Лаборатория И. П. Разенкова становится научным центром, притягивающим к себе научных работников, учащуюся молодежь, работников клиники, горящих желанием вести научные исследования под руководством полного кипучей энергии молодого ученого. Сюда стекаются не только москвичи, но и сотрудники периферийных вузов — представители теоретических и клинических дисциплин с намерением выполнить научную работу по интересующим их вопросам или по вопросам, исследованием которых занималась лаборатория И. П. Разенкова. Здесь развертывается в полной силе талант ученого, проявляются его блестящие организаторские способности. Своим страстным отношением к делу, своей могучей волей, преодолевающей все препятствия, которые встречаются на пути, И. П. Разенков увлекает окружающих его учеников и сотрудников на творческий, плодотворный и радостный труд. С раннего утра и до поздней ночи бьет ключом жизнь в лаборатории.

Характерной особенностью научной деятельности И. П. Разенкова является стремление увязывать свою работу с требованиями практики советского здравоохранения, с запросами клиники. Налаживается тесный контакт с практическими и клиническими врачами. Многие вопросы разрабатываются совместно с терапевтами, хирургами, невропатологами, морфологами. Широко эрудированный в области современного естествознания и медицины, безусловно владеющий физиологическим экспериментом и хирургической техникой, полный кипучей энергии и энтузиазма, И. П. Разенков мобилизует коллектив на кропотливое накопление научных фактов. Однако И. П. Разенков не превращается в «архивариуса фактов»: он их творчески обобщает и создает определенные теоретические представления.

Работа лаборатории с самого начала ее организации потекла по нескольким руслам. Согласно профилю института, составной частью которой являлась физиологическая лаборатория И. П. Разенкова, большая систематическая работа развернулась по комплексному исследованию функций организма, подвергающегося воздействию факторов внешней среды качественно различного питания, высокой температуры окружающего воздуха, лучистой энергии (инфракрасных и ультрафиолетовых лучей), химических факторов, встречающихся в производстве (анилина, бензина, свинца, цинка и т. д.).

Параллельные исследования функций всех систем организма — высшей нервной деятельности, центральной и вегетативной нервной системы, сердечно-сосудистой и дыхательной систем, физиологии пищеварения и обмена веществ, биохимии крови, скелетных мышц, гистологический анализ — проводились в эксперименте на животных, в наблюдениях на людях в производственной обстановке, в клинике на больных.

Факты, полученные в результате комплексного изучения изменений функций организма под влиянием условий внешней среды, позволяли И. П. Разенкову создавать определенное теоретическое представление о механизмах их действия, намечать соответствующие меры к устранению или ослаблению вредно отражающихся на организме влияний и после экспериментальной проверки вводить их в практику жизни (например рациональные питьевые режимы в горячих цехах). Результаты исследований лаборатории И. П. Разенкова были использованы также и органами здравоохранения в организации общественного и профессионального питания здорового человека, диетического питания больных, в применении качественно различных пищевых режимов как мощного профилактического и лечебного фактора.

Особое внимание И. П. Разенков уделял физиологии и патологии пищеварения. Исследования в этой важнейшей области павловской физиологии, посвященные теоретической проблеме — регуляторным механизмам функций пищеварительных желез, составляют второе направление в научной деятельности И. П. Разенкова.

Продолжая развивать учение И. П. Павлова в области физиологии и патологии пищеварения, И. П. Разенков ставит и широко разрабатывает проблему о нейрогуморальной регуляции деятельности пищеварительных желез. Он устанавливает зависимость реакции отдельных органов пищеварения (желудка, кишечника, слюнных желез, печени и т. д.) не только от силы и качества раздражителя, но и от исходного функционального состояния самого работающего органа.

В лаборатории И. П. Разенкова впервые наблюдается явление фазовых состояний в деятельности железистого органа (поджелудочной железы), выявляется тесное взаимовлияние и взаимосвязь между отдельными частями пищеварительной системы. Изменения в секреторной работе желудка вызывают изменения в железобразовательной функции печени, и наоборот, изменения физиологических процессов, протекающих в печени, отражаются на деятельности желудка, тонкого кишечника, поджелудочной железы и т. д.

Много исследований И. П. Разенкова посвящено и другим сторонам деятельности пищеварительной системы. Процессы экскреции, всасывания и усвоемости, инкреторная функция, деятельность микрофлоры пищеварительного тракта, двигательная функция его — все эти стороны деятельности пищеварительной системы находят отражение в работах сотрудников Ивана Петровича Разенкова. В его лаборатории окончательно решен вопрос о положительном действии механического раздражителя



И. П. РАЗЕНКОВ.



на желудочную секрецию. Интересны исследования И. П. Разенкова в отношении пищеварительных ферментов и оригинально его понимание зависимости продукции ферментов теми или другими пищеварительными железами от характера их регуляторного механизма.

Серия работ, посвященных витаминам, показывает их трофическое влияние на процессы пищеварения.

Проводятся систематические исследования, устанавливающие тесную связь деятельности пищеварительной системы с обменными процессами организма.

Широко изучается влияние пониженного атмосферного давления на деятельность различных отделов пищеварительного тракта животного организма в лаборатории в условиях барокамеры, на высотах Эльбруса и на самолетах.

Перу И. П. Разенкова принадлежит более 100 научных работ. Под его непосредственным руководством учениками и сотрудниками его было выполнено около 500 научно-экспериментальных исследований. Ряд сборников научных исследований и монографий отражает его многолетний научный плодотворный труд.

И. П. Разенков — не только выдающийся советский ученый-физиолог, но он также и талантливый организатор и руководитель крупных научных учреждений. В 1934 г. он принимает активное участие в организации ВИЭМ, куда вливается и созданная им физиологическая лаборатория. Наряду с интенсивной научной деятельностью он выполняет большую научно-организационную работу. На протяжении 1934—1944 гг. он последовательно несет обязанности директора Московского филиала ВИЭМ, заместителя директора по научной части ВИЭМ. В связи с организацией в 1944 г. АМН СССР И. П. Разенков избирается первым академиком-секретарем Отделения медико-биологических наук, а впоследствии и вице-президентом этой Академии.

Огромную работу проводит Иван Петрович по подготовке научных и врачебных кадров. Прекрасный педагог, любящий молодежь, И. П. Разенков с 1922 г. непрерывно ведет педагогическую работу в вузах.

Он работает ассистентом на Кафедре физиологии Томского университета. В Москве он возглавляет Кафедры физиологии Педагогического института им. К. Либкнехта (1924—1930 гг.), Педагогического института им. В. И. Ленина (1930—1932 гг.). Центрального института усовершенствования врачей (1937—1947 гг.), 1 Московского ордена Ленина медицинского института (1939—1950 гг.).

Много внимания уделял И. П. Разенков молодым научным сотрудникам, аспирантам и докторантам. Под его непосредственным руководством выполнено 42 докторских и 65 кандидатских диссертаций. Ряд его учеников в настоящее время руководит научной и педагогической работой в Москве и на периферии.

Большую и плодотворную работу вел И. П. Разенков и в научных обществах. В течение 25 лет он являлся бессменным руководителем Московского общества физиологов, биохимиков и фармакологов. Много энергии и труда он вложил в дело создания Всесоюзного Общества физиологов, биохимиков и фармакологов; выполняя обязанности председателя, заместителя председателя этого общества, он успешно руководит подготовительной работой по организации ряда всесоюзных съездов физиологов, укрепляет существующие отделения общества, организует новые филиалы его по республикам, областным городам, объединяет их в единую, органически связанную по работе систему.

В 1932 г. в составе делегации СССР И. П. Разенков участвовал в XIV Международном конгрессе физиологов в Риме, а в 1935 г. во время созыва XV Международного конгресса физиологов в Москве состоял членом Организационного комитета.

На протяжении многих лет И. П. Разенков работал заместителем председателя Ученого медицинского совета Министерства здравоохранения СССР, членом Экспертной комиссии ВАК Министерства высшей школы.

И. П. Разенков был редактором и членом редакционных коллегий многих журналов: «Архива биологических наук», «Журнала экспериментальной медицины», «Бюллетеня экспериментальной биологии и медицины», «Физиологического журнала СССР».

Многогранной и плодотворной была деятельность И. П. Разенкова, способствовавшая успешному развитию и процветанию советской медицинской науки.

Нартия и Правительство высоко оценили заслуги И. П. Разенкова. В 1939 г. он получает Павловскую премию. В 1943 г. ему присуждено звание заслуженного деятеля науки, в 1947 г. он удостоен Сталинской премии. В 1953 г. за успешную научную работу в области физиологии ему вручается золотая медаль имени И. П. Павлова. Он награждается двумя орденами Ленина, медалями «За оборону Москвы», «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.», «800-летие Москвы» и знаком «Отличнику здравоохранения».

Светлый облик патриота, талантливого ученика И. П. Павлова, выдающегося ученого, беспартийного большевика, всю жизнь отдавшего делу развития советской медицинской науки, Ивана Петровича Разенкова будет жить в памяти всех знавших его.

О. Шароватова.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Контора «Академкнига»

Имеются в продаже книги:

Везалий Андрей. Строение человеческого тела, в семи книгах (двух томах). Перевод с латинского действ. члена Академии медицинских наук СССР. В. П. Терновского и члена-корреспондента АН СССР С. П. Шестакова, под ред. В. Н. Терновского. Послесловие акад. И. П. Павлова. (Серия «Классики науки»).

Том I (книги 1—2). 1950. 1055 стр. с илл. Ц. 38 р. 40 к. в переплете.

Том II (книги 3—7). 1954. 910 стр. с илл. Ц. 35 р. 40 к. в переплете.

Классическое произведение великого анатома XVI в. Андрея Везалия, публикуемое впервые на русском языке, в свое время открыло новую эпоху в развитии анатомии. Благодаря этому труду анатомия человека была поставлена на почву точного исследования. В первом томе опубликованы первые две книги, содержащие описание костной и хрящевой систем, а также мускулов и связок. Второй (последний) том содержит пять книг, в которых описаны: сосуды, нервы, органы пищеварения и мочеполовые органы, а также сердце и органы чувств. В приложении — статья В. Н. Терновского о жизни и трудах Везалия.

(Продается как комплектами, так и отдельными томами).

Курдин И. Т. Механорецепторы желудка и работа пищеварительного аппарата. (Институт физиологии им. И. П. Павлова). 1952. 349 стр. с илл. Ц. 17 р. 20 к. в переплете.

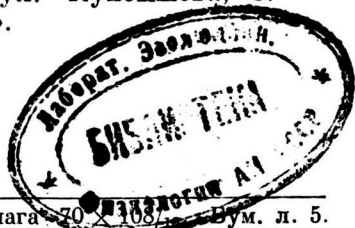
Показана роль механорецепторов желудка в сложнорефлекторной регуляции секреторной функции желудочных желез, а также деятельности слюнных желез, поджелудочной железы, печени и желудочно-кишечного тракта. Рассмотрен новый метод исследования секреторно-моторной функции желудка у человека.

Сперанская Е. Н. Методики операций на собаках и проведения хронических опытов в физиологии (Институт физиологии им. И. П. Павлова). 1953. 250 стр. Ц. 12 р. 85 к. в переплете.

В книге описывается ряд хирургических операций, главным образом на полостных органах собаки, кратко изложены основные методические приемы при проведении хронических опытов, необходимых для наблюдений во время экспериментов на оперируемых животных. Общая часть посвящена выбору и подготовке животных к операции. Затем описываются операции на органах пищеварительного тракта, мочеточниках и почке, эндокринных железах, а также операции на периферическом разделе нервной системы, применяемых при изучении вегетативных процессов.

Книги продаются в магазинах «Академкнига», а также высылаются по почте наложенным платежом.

Заказы направлять по адресу: Москва, ул. Куйбышева, 8.
Контора «Академкнига».



Подписано к печати 9/II 1955 г. М—18554. Бумага 70 × 108. Бум. л. 5.
Печ. л. 13.70 + 2 вклейки. Уч.-изд. л. 14 04. Тираж 5050. Зак. № 1321.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
С. А. Нейфах. Работы В. А. Энгельгардта в области химической динамики клетки. (К 60-летию со дня рождения)	3
И. Р. Петров. Экспериментальное изучение кислородного голодания головного мозга и его значение для клиники	9
Н. И. Николаева. Изменения возбудимости разных областей коры головного мозга при образовании двигательных условных рефлексов	19
П. О. Макаров. Жажда как сложный безусловный рефлекс и изменения возбудимости мозговых центров	25
В. И. Миссюро. Об условнорефлекторном механизме влияния эмоций на работоспособность	31
Д. И. Шатенштейн и Е. Н. Иорданская. К физиологии двигательного анализатора человека	35
А. В. Коробков. Изменение максимальной частоты движений пальца под влиянием движений симметричной конечности	43
А. Н. Крестовников и Т. А. Третилова. Некоторые данные о состоянии нервной системы у фехтовальщиков	48
П. Г. Костюк. Рефлекс растяжения при одиночном мышечном сокращении	55
С. П. Пышина. Влияние хлористого кальция и хлористого калия на тонические спинномозговые рефлексы лягушек	64
Т. М. Турпаев и Т. Г. Путинцева. Участие симпатического отдела нервной системы в компенсаторных реакциях организма при асфиксии, возникающей во время спазма бронхиальной мускулатуры	71
В. В. Фролькис. Изменение сократительной способности сердца при его утомлении и восстановлении	78
Г. И. Цобкалло. Влияние раздражения блуждающего нерва на тканевые факторы свертывания крови	84
Е. С. Мнухина. О потреблении фосфатидов и холестерина при мышечной работе	89
<i>Методика физиологических исследований</i>	
Леон Басан. Новая методика для изучения физиологических процессов во время труда	95
Э. П. Кокорина. Методика двигательных пищевых условных рефлексов у крупного рогатого скота	96
А. М. Фонарев. Методика регистрации мигательных рефлексов у грудных детей	101
Н. Н. Полякова. Простой способ регистрации двигательных оборонительных рефлексов у собаки	103
А. В. Глебовский и Викт. К. Федоров. Методика изучения высшей нервной деятельности животных	104
П. Н. Веселкин. Простая модификация установки для кратковременных определений потребляемого кислорода у мелких животных	108
Л. Э. Горн. Фотометрический метод количественного определения карбоксигемоглобина в крови	112
Л. И. Голубых и В. И. Савчук. Электрический счетчик капель для регистрации слюноотделительных условных рефлексов	116
М. Л. Линецкий и М. И. Мельман. Аппарат, регистрирующий процессы пневмооптическим способом	118
<i>Критика и библиография</i>	
Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь. Еще об измерении возбудимости проводящих тканей	121
Э. Г. Вацуро. Условный рефлекс, временная связь и ассоциация	132
Э. Ш. Айрапетьянц. Что верно и что неверно в рецензиях на издания III и IV томов «Полного собрания сочинений» И. П. Павлова	139
<i>Из истории физиологической науки</i>	
Дм. Бирюков. Успехи развития физиологии в народной республике Болгарии	149
П. Ф. Шароватова. <u>Иван Петрович Разенков 1888—1954</u>	157

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

3. Размер рукописи не должен превышать 0.5 авторского листа (11 машинописных страниц текста). Рукописи большего размера могут присылаться только после предварительного согласования с Редакцией. Число рисунков или таблиц при рукописи не должно превышать пяти.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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