

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XLIII, № 4

АПРЕЛЬ



ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. П А В Л О В Ы М в 1917 г.

Главный редактор Д. А. Бирюков (Ленинград)

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

Члены редакционной коллегии:

П. К. Анохин (Москва), С. Я. Арбузов (Ленинград), И. А. Булыгин (Минск), Г. Е. Владимиров (Ленинград), И. И. Голодов (Ленинград), В. Е. Делов (Ленинград), Е. К. Жуков (Ленинград), Н. В. Зимкин (Ленинград), В. С. Ильин (Ленинград), С. П. Нарикашвили (Тбилиси), А. П. Полосухин (Алма-Ата), А. В. Соловьев (Ленинград)

Секретари: Ф. П. Ведяев (Ленинград), Т. М. Турпаев (Москва)

ТОРМОЖЕНИЕ ДВИГАТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ У СПИНАЛЬНЫХ СОБАК В УСЛОВИЯХ ХРОНИЧЕСКОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

II

Г. Н. Несмеянова

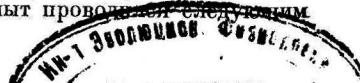
Физиологическая лаборатория АН СССР, Москва

Поступило 19 VII 1956

За последние 3 лет рядом исследователей, работавших на животных с перерезанным спинным мозгом, обнаружены ранее неизвестные свойства его дистального отрезка. Так, Шуррагеру и Кулеру (Shurrager a. Culler, 1940) в острых опытах на собаках путем многократного, сочетанного раздражения двух органов, иннервируемых дистальным отрезком спинного мозга, удалось получить рефлексорные реакции отдельных мышц (например, мышц задней конечности) в ответ на раздражение другого, т. е. „чужого“ им, рецептивного поля, например хвоста. Другие авторы (Kellog, Deese, Pronko, Feinberg, 1947; Deese a. Kellog, 1949) также получили аналогичное явление в полухронических опытах на спинальных собаках. Нами в совместной работе с Н. М. Шамариной (Несмеянова и Шамарина, 1954а, 1954б) в условиях хронического эксперимента на спинальных собаках, бывших под наблюдением в течение многих месяцев, была установлена возможность возникновения «атипических» двигательных реакций. Такие атипические реакции в виде рефлексорных движений какого-либо органа, иннервируемого дистальным отрезком спинного мозга, получались в ответ на раздражение кожи части тела, не являющейся рецептивным полем для этого рефлекса, например движение лап в ответ на раздражение хвоста. Было показано также, что эти реакции обладают большой стойкостью. Так, будучи выработаны и закреплены, они не исчезали в течение многих месяцев и даже лет (1954б). В процессе работы было подмечено, что при значительном ослаблении силы применяемых раздражений в течение ряда последовательных опытов эта реакция заметно ослабевает. Последнее обстоятельство дало основание предполагать, что тормозные процессы в дистальном отрезке спинного мозга, так же как и процессы возбуждения, протекают своеобразно, а именно обладают большой застойностью. В литературе имеются некоторые указания о возможности возникновения торможения в спинном мозге, длящегося часами (Shurrager a. Culler, 1941; P. S. Schurrager a. H. C. Schurrager, 1941). Специальное изучение такого рода торможения позволило бы полнее характеризовать функциональные особенности перерезанного спинного мозга. Этому вопросу и посвящена настоящая работа.

МЕТОДИКА

Исходя из данных о действии монотонных слабых раздражений, вызывающих сон, а также по аналогии с тормозящим действием слабых кожных раздражений, в качестве тормозящего агента были выбраны слабые кожные раздражения, не вызывающие двигательных рефлексов (подпороговые раздражения). Опыт проводился следующим



образом. Собака подвешивалась в ляжках на станок. Раздражения в виде почесывания и поглаживания наносились по 6—10 групп за опыт, в каждой из которых давалось от 10 до 50 раздражений, с перерывами между группами 2—5 мин. Применялась пневматическая регистрация ответных реакций. Опыты ставились 4—6 раз в неделю. Приблизительно в каждый 5-й опыт давались контрольные раздражения обычной надпороговой силы.

Работа проведена на 3 спинальных собаках, длительно живших после операции. Перерезка спинного мозга у двух из них произведена за 3 года, а у третьей (Игрушка) — за 1 год до начала опытов. Область перерезки — 2-й грудной (Белка) и 6-й грудной (Маргышка и Игрушка) позвонки.

Все собаки имели хорошо выраженные спинальные рефлексы и прочно установившиеся атипические двигательные реакции, не исчезающие в течение длительных перерывов в работе. Эти рефлексы состояли в том, что в ответ на почесывание участка кожи боковой поверхности тела, брюха и крестца возникали чесательные движения соответственной лапы или шагательные движения обеих лап, а также движения хвоста. В ответ на прикосновение к подошве возникал экстензорный толчок соответствующей конечности, а у двух собак и движения хвоста. Менее постоянными были движения лап и хвоста в ответ на почесывание бедра.

Проведено две серии опытов с затормаживанием, в которых на трех собаках (Маргышка, Белка и Игрушка) применялись следующие два варианта подпороговых раздражений: 1) слабые почесывания определенного участка рецептивного поля чесательного рефлекса; 2) слабые поглаживания подошвы задней лапы, являющейся рецептивным полем экстензорного толчка.

Наличие и степень заторможенности определялась по состоянию следующих рефлексов: атипических двигательных реакций, чесательного рефлекса с разных участков кожи, шагательного рефлекса и экстензорного толчка.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 1-й серии опытов при раздражении рецептивного поля чесательного рефлекса (правого бока сзади) ранее имевшаяся атипическая реакция хвоста в ответ на почесывание длительно раздражавшегося участка (рис. 1, А) исчезла у всех 3 собак приблизительно после 1500 раздражений, данных в 25—30 опытах. Чесательный рефлекс в ответ на раздражение этого участка также исчез (рис. 1, В). При раздражении других участков можно было выявить ослабленные рефлексы в виде атипической реакции и почесывания. Несколько позже, после 2000—2500 раздражений, нанесенных за 40—50 опытов, исчезла атипическая реакция и значительно ослабел чесательный рефлекс при раздражении всех зон контрольных участков, которыми являлись другие части кожи боковой поверхности (рис. 1, В). Экстензорный толчок в ответ на раздражение подошвы задней лапы продолжал иметь место. Только после 5000—8000 раздражений экстензорный толчок сделался более слабым и непостоянным, а реакция хвоста исчезла. Однако и через 9500—10 000 раздражений, данных в этой серии опытов, экстензорный толчок полностью не затормозился.

В процессе применения слабых раздражений вначале наблюдалось повышение возбудимости данного рефлекса, что выражалось в появлении чесательного рефлекса даже на прикосновение к волосам. В дальнейшем это явление исчезло, сменившись, наоборот, малой реактивностью.

В начале своего возникновения торможение было непрочным. Так, 5-дневный перерыв в работе, проведенный после нанесения 1600 раздражений, привел к восстановлению атипической реакции и чесательного рефлекса. Перерыв же в 10 дней, проведенный на собаках Белка и Игрушка после 4000 раздражений, т. е. когда торможение упрочилось, уже не повлиял на состояние рефлексов. Надпороговое кожное раздражение, применяемое в контрольных пробах, также вначале приводило к возникновению рефлексов, а через 3000 раздражений перестало активировать последние.

Таким образом, в результате этой серии опытов выяснилось, что атипические реакции, а также чесательный рефлекс можно затормозить систематическим применением подпороговых раздражений.

Для выяснения возможности затормаживания более стойких и биологически важных рефлексов, как например экстензорного толчка, рефлекса филогенетически более раннего, чем чесательный, а также чтобы проследить возможность распространения торможения на другие рефлекторные дуги, была поставлена 2-я серия опытов. Систематически раздражавшимся участком кожи в данной серии опытов была подошва правой лапы, являющаяся рецептивным полем экстензорного толчка.

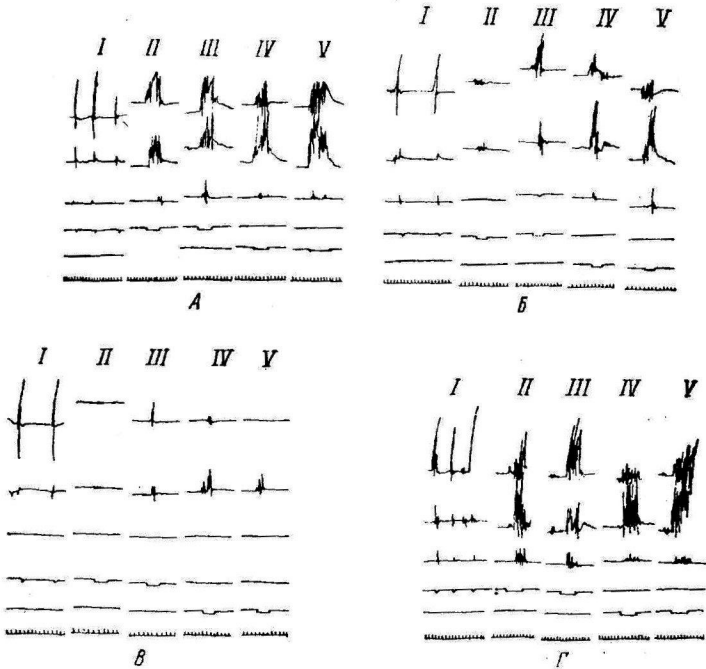


Рис. 1. Торможение спинальных рефлексов (экстензорного толчка и чесательного) в результате слабого почесывания заднего участка правой боковой поверхности тела у собаки Игрушка.

А — рефлексы до затормаживания; Б — после 1400 раздражений; В — после 2400 раздражений; Г — после полутора-месячного перерыва. I — рефлекторный ответ на раздражение правой подошвы; II — правой боковой поверхности тела сзади; III — правой боковой поверхности тела спереди; IV — левой боковой поверхности тела сзади; V — левой боковой поверхности тела спереди. *Сверху вниз*: движения правой лапы, левой лапы, хвоста; следующие две линии — отметка продолжительности чесания; отметка времени (1 сек.).

В качестве контрольных рефлексов были взяты ответные реакции лап на раздражение: 1) боковых поверхностей тела — участков, являющихся рецептивным полем чесательного рефлекса; 2) крестца и брюха, раздражение кожи которых вызывало шагательный рефлекс; 3) кожи бедра, раздражение которой вызывало чесательные движения лапы. Кроме того, велось наблюдение за состоянием атипических реакций хвоста, возникающих в ответ на раздражение этих участков. С целью ускорить возникновение торможения в этой серии за опыт давалось от 250 до 500 раздражений, т. е. значительно большее число, чем в 1-й серии опытов. В 1-й период нанесения раздражений, так же как и в 1-й серии опытов,

наблюдалось повышение возбудимости, когда малейшее прикосновение даже к подушечке подошвы вызывало экстензорный толчок.

Результаты опытов этой серии были следующие. Приблизительно через 3200 раздражений, нанесенных в течение 8—15 опытов, у всех трех собак начала исчезать атипичная реакция хвоста как в ответ на поглаживание подошвы, так и на раздражение кожи боковой поверхности тела, крестца, брюха и бедра, хотя последние не раздражались систематически (рис. 2, *I, II, III* и рис. 3, *I, II*).

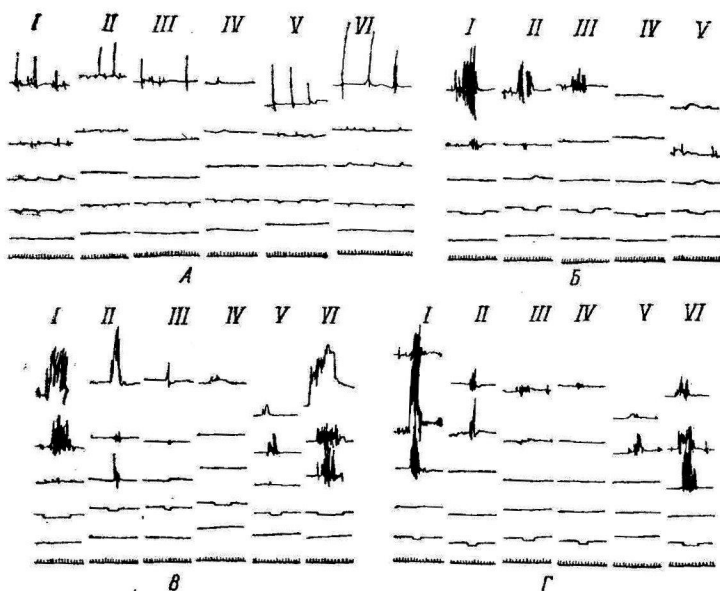


Рис. 2. Торможение спинальных рефлексов в результате слабого поглаживания подошвы правой лапы у собаки Белка. *A* — ответ на раздражение правой подошвы; *B* — правого бедра; *B* — правой боковой поверхности тела спереди; *Г* — левой боковой поверхности тела сзади. *I* — рефлекторный ответ до затормаживания; *II* — после 3200 раздражений; *III* — после 6000 раздражений; *IV* — после 10 000 раздражений; *V* — после перерыва в 40 дней; *VI* — после перерыва в 2.5 месяца. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Возникшее торможение сначала было непрочным, и при применении сильных раздражений реакция хвоста вновь возникала. Одновременно с торможением атипичной реакции чесательный рефлекс ослабел и проявились его особенности. Вместо маятникообразных движений на фоне флексии бедра и колена появились слабые маятникообразные движения на фоне резко выраженной экстензии. Через 5000—6000 раздражений торможение атипичных реакций сделалось довольно прочным, чесательный рефлекс также почти исчез, а шагательный резко ослабел. Экстензорный толчок правой лапы к этому времени также значительно ослабел (рис. 2, *III* и рис. 3, *II*). Впервые он исчез у собаки Белка в 20-м опыте, после 8000 раздражений, а у собаки Игрушка в 31-м опыте, после 10 000 раздражений (рис. 2, *IV*; рис. 3, *III*). Торможение экстензорного толчка было непрочным, несколько повторных раздражений вновь его вызывали, правда в ослабленном виде. Однако последующие даже незначительные перерывы в работе вели к повторному затормаживанию этого рефлекса. Продолжение опытов не вызвало стойкого торможения экстензорного толчка, хотя было дано 13 500 раздражений в 37 опытах на собаке Белка и 17 000

раздражений в 52 опытах на собаке Игрушка. Достигнуть торможения экстензорного толчка у собаки Мартышка вообще не удалось, так как после 4000 раздражений у нее началась течка, растормозившая рефлексы, а затем кожное заболевание шеи, вызывавшее зуд, что помешало развитию торможения. Ей было дано 11 300 раздражений в 34 опытах.

2-я серия опытов показала, что у собак с перерезанным спинным мозгом применением подпороговых раздражений можно затормозить даже такой типичный спинальный, биологически необходимый рефлекс, как экстензорный толчок. Но для затормаживания его пришлось дать в 4 раза больше раздражений, чем для затормаживания чесательного рефлекса, и все же торможение его было непрочным. Распространение торможения на другие рефлекторные дуги происходит с большой легкостью. Так,

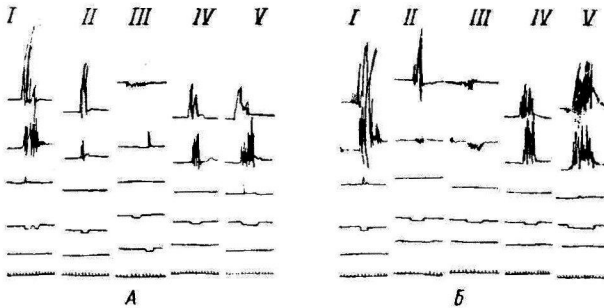


Рис. 3. Торможение спинальных рефлексов в результате слабого поглаживания подошвы правой лапы у собаки Игрушка.

A — ответ на раздражения крестца; *B* — ответ на раздражения брюха. *I* — до затормаживания; *II* — после 5100 раздражений; *III* — после 10 700 раздражений; *IV* — после полуторамесячного перерыва; *V* — после перерыва в 2.5 месяца. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

например, в данном случае первыми затормозились рефлексы, рецептивное поле которых не раздражалось, и последним — тот рефлекс, который подвергался систематическому раздражению.

После окончания описанных опытов с затормаживанием рефлексов проводилось дальнейшее наблюдение. В 1-й серии опытов торможение чесательного рефлекса и атипических реакций с его рецептивного поля продолжалось до 1.5 месяца. Возникающий чесательный рефлекс в начале, через 1 месяц, имел измененный характер, так же как и в определенной стадии торможения, а именно он происходил на фоне экстензии. Через 1.5 месяца рефлексы нормализовались (рис. 1, *Г*).

Во 2-й серии опытов первые раздражения, примененные через 1 месяц и 10 дней, показали, что все рефлексы, кроме экстензорного толчка, были еще заторможены, последний же, хотя и был заторможено, но непрочно, он возникал через несколько повторных раздражений. Дальнейший перерыв вновь углублял его торможение. Чесательный рефлекс начал возникать через 1.5 месяца, сначала, как и в 1-й серии, в форме экстензии. Атипическая реакция хвоста в ответ на раздражение подошвы совсем не возникала, а в ответ на раздражение боковой поверхности тела, крестца и брюха — лишь иногда и очень слабо. Полное растормаживание произошло лишь через 2.5 месяца, когда появились все рефлексы (рис. 2, *V*, *VI*; рис. 3, *IV*, *V*).

Восстановленные рефлексы при этом во всех случаях были чрезвычайно ярко выражены и постоянны, чего не было до затормаживания.

Чесательные движения происходили на фоне резкой флексии суставов, подобно чесательным движениям нормальной собаки. Однако такое состояние продолжалось в течение 1-го месяца. Затем активность рефлексов снизилась, а после 2-й серии опытов удалось наблюдать последующие две волны торможения, наступившие спонтанно, примерно через 1 месяц одна после другой, и длившиеся каждая около 1 месяца.

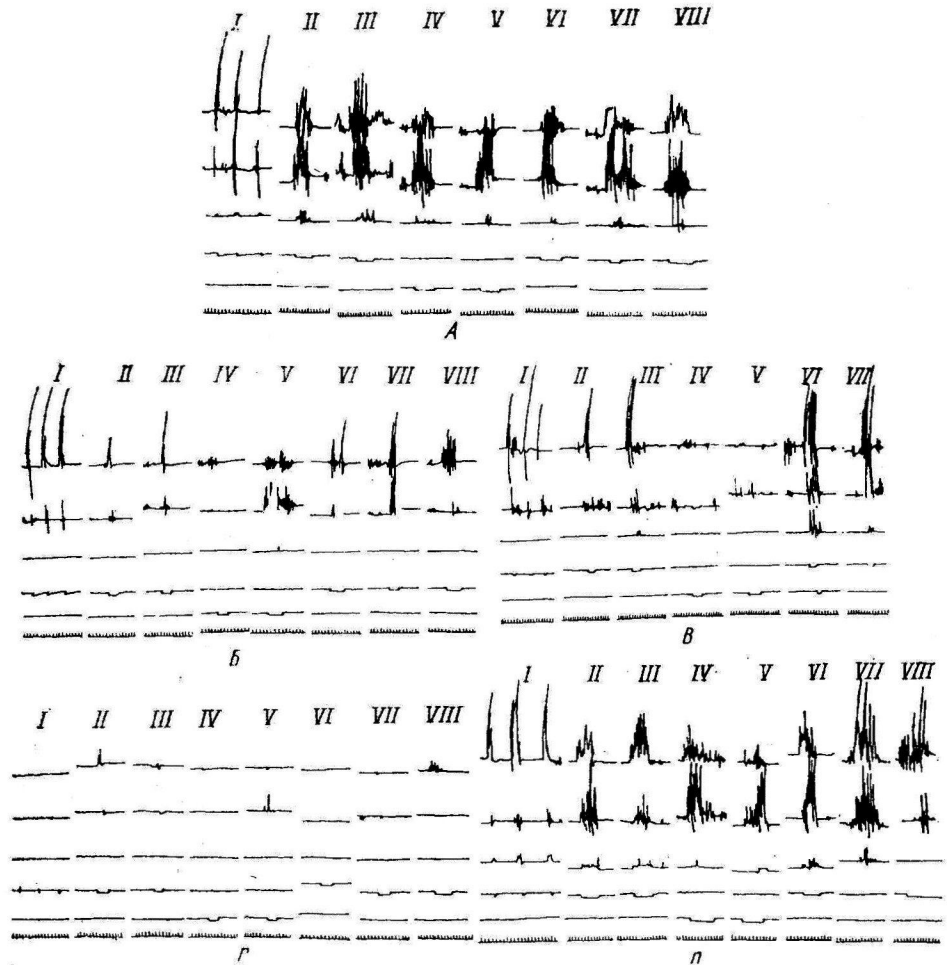


Рис. 4. Торможение спинальных рефлексов у собаки Мартышка. А — до затормаживания; Б — после 3300 раздражений; В — после 10 000 раздражений; Г — после перерыва в 2,5 месяца; Д — спустя еще 2 месяца. I — раздражение правой подошвы; II — правой боковой поверхности тела сзади; III — правой боковой поверхности тела спереди; IV — левой боковой поверхности тела сзади; V — левой боковой поверхности тела спереди; VI — крестца; VII — брюха; VIII — правого бедра. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Заслуживает внимания протекание рефлекторных реакций у собаки Мартышка, оставленной в покое с расторможенными рефлексами после дачи 11 000 раздражений (рис. 4, А, Б, В). В течение 2 недель она была вылечена от кожного заболевания верхней части туловища, вызывавшего зуд, который содействовал растормаживанию рефлексов, и оставлена в покое. Оказалось, что через 2 месяца все рефлексы у нее были заторможены, даже экстензорный толчок не появлялся от повторных сильных раздражений (рис. 4, Г). Только через 2,5 месяца рефлексы на-

чали появляться и после растормаживания оказались весьма активными (рис. 4, Д). Последующая волна торможения у нее наблюдалась, как и у других собак. По-видимому, торможение, вызванное слабыми раздражениями, было снято возбуждением, возникшим от течи и зуда, но после удаления этих причин, вызвавших возбуждение, торможение вновь проявилось и даже углубилось без нанесения дополнительных раздражений. Это углубление торможения, как бы инерция возникающего состояния, наблюдалось в ряде других случаев с отдельными рефлексами и является, видимо, характерным для физиологических процессов перерезанного спинного мозга.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Является ли наблюдавшееся исчезновение рефлексов торможением, или оно может быть объяснено простым понижением возбудимости? Судя по ряду признаков, характеризующих возникающее состояние как последовательный, определенный в своей характеристике цикл, его надо отнести к категории торможения. Показатели для этого следующие:

1. Подпороговые систематические раздражения ведут к исчезновению атипических реакций и даже спинальных рефлексов, между тем как длительный, до 4 месяцев, перерыв в работе с собакой не влечет за собой исчезновения даже атипических реакций.

2. Как атипическая реакция, так и чесательный рефлекс и экстензорный толчок, будучи заторможены, восстанавливаются через известный промежуток времени. При этом они делаются значительно более выраженными.

3. Применение сильного раздражения в начальной стадии торможения, когда последнее еще недостаточно, вызывает восстановление рефлексов, а в более поздних стадиях, когда торможение укрепляется, не вызывает этого восстановления.

4. В начальной стадии торможения иногда наблюдается явление положительной индукции, выражающееся в усилении других рефлексов, например экстензорного толчка контралатеральной лапы; в более глубоких стадиях торможения это явление исчезает (Несмеянова, 1955).

Таким образом, здесь наблюдается исчезновение рефлексов от активного вмешательства, причем в начале возникновения торможения имеет место положительная индукция, а также растормаживание рефлексов от сильного раздражения. После длительного перерыва заторможенные рефлексы появляются вновь, при этом с большей силой, чем раньше. Все это позволяет рассматривать наблюдаемое явление как торможение.

Отличительной особенностью наблюдавшихся нами ранее физиологических процессов в перерезанном спинном мозге является их застойность. Как уже указывалось, наносимое извне раздражение как бы «застывает» в спинном мозге в виде повышенной возбудимости центров и держится там неопределенно долго. Оказалось, что вызванное подпороговыми раздражениями торможение, так же как и возбуждение, обладает застойным характером и, возникнув, оно держится в нем месяцами.

Второй особенностью торможения в дистальном отрезке спинного мозга является необыкновенная легкость, с которой оно распространяется, охватывая другие рефлекторные дуги. На самом деле, в 1-й серии опытов оказались заторможенными рефлексы, возникающие с различных участков рецептивного поля, как подвергавшегося раздражению, так и не подвергавшегося ему. Экстензорный же толчок, видимо, не успел затормозиться лишь из-за недостаточного количества данных раздражений. Во 2-й серии опытов картина распространения торможения была более выраженной, так как рефлексы с контрольных, не раздражавшихся участков, а именно — со всех участков рецептивного поля чесательного рефлекса, крестца, брюха и бедра затормозились даже скорее, чем экстензорный толчок, рецептивное поле которого раздражалось. Здесь наблюдается зависимость в последовательности торможения от физиологических особенностей рефлекса и от их значения для организма, а не от того — какое рецептивное поле раздражалось.

Взгляд Э. А. Асратяна (1953) о возможности существования охранительного торможения во всех отделах ц. н. с. в настоящей работе находит свое подкрепление, так как торможение, возникшее от слабых раздражений, по его биологическому значению следует отнести к типу охранительного торможения.

Наблюдавшееся Шуррагером угашение реакции *m. semitendinosus* в ответ на раздражение хвоста, возникающее от повторных раздражений последнего и длящееся несколько часов подряд, имеет некоторое сходство с наблюдаемым нами торможением. Хотя эти результаты получены авторами в условиях острого опыта, когда в результате травмы физиологические процессы в ц. н. с., особенно в дистальном отрезке спинного мозга, резко изменены, тем не менее совпадающие результаты, полученные ими в ряде опытов, позволяют думать, что способность к развитию стойкого торможения в спинном мозге возникает вскоре после отделения его от головного.

Торможение спинномозговых рефлексов, возникающее от подпороговых раздражений, несмотря на свою примитивность, напоминает сонное торможение коры больших полушарий мозга. Можно думать, что некоторые функции спинного мозга собаки в силу лишения его корректирующих воздействий сверху быстро становятся своеобразными и в отдаленной степени напоминают некоторые функции головного мозга. Возможно, что здесь в соответствии с представлениями Л. А. Орбели (1949) о ретроградных функциях центральной нервной системы проявляются свойства, которые были когда-то присущи спинному мозгу, но затем подавлены дальнейшими наслоениями.

Сохранение нервных связей между передней и задней частями тела спинальной собаки через симпатические цепочки, а также наличие плюросегментарной иннервации заставляют задуматься о том, принимали ли участие эти нервные связи в описанном выше явлении растормаживания рефлексов у собаки Маргышка во время течки и кожного заболевания шеи?

Ответить на этот вопрос в настоящей работе, к сожалению, не представляется возможным. Можно предположить только, что основную роль здесь играло имевшее место во время течки выделение гормонов (гипофизарного, фолликулина и др.), способствовавшее изменению функционального состояния дистального отрезка спинного мозга. Не исключена при этом и настройка центральной нервной системы, в частности в дистальном отрезке спинного мозга, которая может создаваться симпатической нервной системой, как это было установлено Л. А. Орбели и его сотрудниками.

ВЫВОДЫ

1. В спинном мозге собаки после разобщения его с верхними отделами центральной нервной системы в хронических условиях путем систематического применения подпороговых кожных раздражений можно вызвать стойкое торможение ряда спинальных рефлексов. Торможение, возникающее от подпороговых кожных раздражений, легко передается на другие рефлекторные дуги.

2. Скорость затормаживания того или иного рефлекса зависит от его физиологических особенностей и биологического значения для организма, а также времени возникновения, но не от того, какое рецептивное поле подвергается тормозящим раздражениям. Чем более филогенетически ранним и биологически сильным является рефлекс, тем он труднее тормозится. Так, легче всего тормозятся атипические двигательные реакции, затем — чесательный рефлекс и труднее всего — экстензорный толчок. В пределах однородных рефлексов раньше тормозится тот, чье рецептивное поле систематически раздражалось.

3. Возникшее и закрепленное рядом повторных раздражений торможение спинальных рефлексов обладает застойным характером, оно удерживается в спинном мозге от 1.5 до 2.5 месяцев, после чего на смену ему приходит повышенная рефлекторная активность.

4. Особенности торможения, возникающего в перерезанном спинном мозге от систематического применения подпороговых кожных раздражений, дают основание полагать, что эта форма угнетения рефлекторной деятельности имеет некоторую аналогию с сонным торможением, возникающим в головном мозге от применения монотонных слабых раздражений.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. Медгиз, 1953.
Несмеянова Т. Н., ДАН СССР, 105, № 3, 610, 1955.
Несмеянова Т. Н. и Н. М. Шамарина, ДАН СССР, 96, № 3, 673, 1954а;
97, № 3, 547, 1954б.
Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. Изд. АН СССР, 1949.
Deese J. a. W. Kellog, J. Comp. Physiol., 42, 3, 157, 1949.
Kellog W. N., J. Deese, N. H. Pronko, a. M. Feinberg, J. of Exper.
Psychol., 37, № 2, 99, 1947.
Shurrager P. S. a. E. Culler, J. exp. Psychol., 26, № 2, 133, 1940; 28, № 4,
287, 1941.
Shurrager P. S. a. H. C. Shurrager, J. exp. Psychol., 29, № 3, 217, 1941.

INHIBITION OF MOTOR REFLEX IN SPINAL DOGS UNDER
CONDITIONS OF CHRONIC EXPERIMENTATION

By T. N. Nesmeianova

From the Physiological laboratory. Academy of Science of the USSR, Moscow.

The investigation was undertaken in order to establish whether reflex movements of the hind limbs in spinal dogs can be inhibited under the influence of reiterated sub-threshold stimulations. Repeated gentle scratching of the same area within the receptive field for the scratch reflex was the inhibitory stimulation used in the first series of experiments. In the second, it was light stroking of the sole of a hind foot, which is the receptive field for the extensor thrust.

Cutaneous stimulation was followed by disappearance of atypical reflex movements, and somewhat later the scratch reflex was also considerably inhibited. After longer periods, inhibition of the extensor thrust was also obtained.

The inhibition thus established and reinforced as a result of a long series of stimulations persisted over a long period. Reflex movements were not observed to appear earlier than 1.5 to 2 months in dogs, which had been at rest after establishment of experimental inhibition. After 2.5 months, activity of reflexes became somewhat higher and more constant than it had been initially.

It may be assumed, that the origin and nature of spinal reflex inhibition developing as a result of sub-threshold cutaneous stimulations are somewhat similar to cerebral inhibition in sleep and that it belongs to a type of defense inhibition.

ЭЛЕКТРОГРАФИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ К ВОПРОСУ О ПАРНОСТИ РАБОТЫ ПОЛУШАРИЙ

Т. С. Наумова

Лаборатория электрофизиологии Научно-исследовательского
института мозга, Москва

Поступило 16 XI 1954

В лаборатории И. П. Павлова было обнаружено, что тактильные условные рефлексy, выработанные на одной стороне тела собаки, воспроизводятся без предварительной выработки на другой стороне ее тела (Красногорский, 1911; Фурсиков, 1923; Розенталь, 1923; Быков и Сперанский, 1924). Однако до настоящего времени характер и механизмы взаимоотношения полушарий выяснены недостаточно и требуют дальнейших исследований.

Настоящее сообщение касается данных, которые были получены при исследовании электрографического выражения процессов, протекающих в симметричных участках коркового конца двигательного анализатора при замыкании. Замыкание создавалось воздействием звуковых и световых раздражений на кролика, у которого воздействием постоянного тока был создан доминантный очаг в корковом конце двигательного анализатора — участке представительства одной из конечностей. О замыкании судили по появлению движения этой конечности на звуковые и световые раздражения. Работа является продолжением исследования, начатого в лаборатории В. С. Русинова (Новикова, Русинов и Семиохина, 1952).

Опыты проводились на кроликах. Всего поставлено 23 эксперимента. Методика исследования описана в ранее опубликованной статье (Наумова, 1956). Занись электрограмм велась чернильно пишущим электроэнцефалографом.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Ранее сообщалось, что постоянный ток, который прикладывался к корковому концу двигательного анализатора для создания доминантного очага, вызывал различные изменения электрической активности поляризуемой области, выражавшиеся в изменении ритма и амплитуды электрических колебаний. Как выяснилось (в настоящей работе), при этом в участке двигательной области другого полушария, симметричном поляризуемому, можно наблюдать изменения электрических потенциалов, аналогичные появляющимся в поляризуемом участке (9 опытов). Сходство ЭГ симметричных участков наблюдалось и в тех 10 опытах, когда постоянный ток не вызывал видимых изменений электрических колебаний. Лишь в 4 опытах сходство ЭГ поляризуемой и симметричной областей наблюдать не удалось.

Сходство или различие (в разных опытах) ЭГ симметричных двигательных областей наблюдалось и при действии на организм звуковых

раздражений, сопровождающихся двигательной реакцией животного (замыканием). Примеры этих соотношений демонстрируются на рис. 1, 2, 3, 4.

На рис. 1. представлен опыт, где при анодизации (запись II) правой двигательной области можно было видеть появление сходных изменений в поляризуемом участке двигательной области коры правого полушария и в симметричном участке левого полушария (I). Эти изменения и тут и там выражались в появлении дыхательной ритмики (3/4—1 колебание

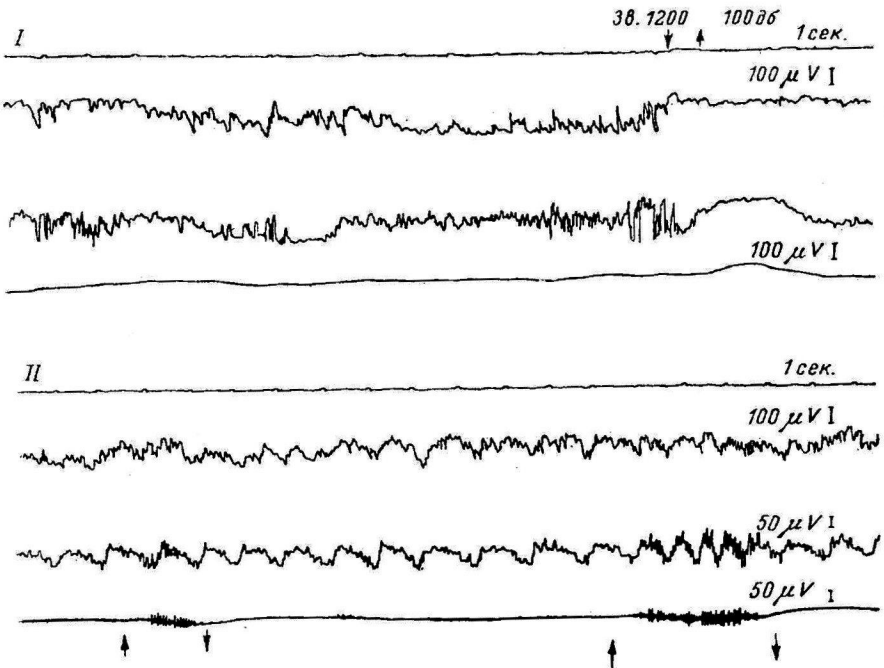


Рис. 1. Сходные изменения ЭЭГ симметричных двигательных областей при двигательной реакции на звук одной конечности.

I — отсутствие двигательной реакции на звук до поляризации; II — двигательная реакция на звук левой лапы, в корковом представителе которой (правой двигательной области) анодизацией (800 μ) был создан доминантный очаг. Запись сделана через 1 час 23 мин. после начала поляризации. *Сверху вниз*: отметка времени и раздражения; ЭЭГ левой двигательной области; ЭЭГ правой двигательной области; ЭМГ левой лапы. На этом и на других рисунках стрелками обозначены начало и конец раздражения.

в 1 сек.) в сочетании с более частыми колебаниями (7—10 в 1 сек.). Звуковые раздражения сопровождалось движением передней конечности на стороне, противоположной поляризации, и в обеих областях вызывали повышение амплитуд как более быстрых, так и более медленных компонентов ЭЭГ, а также повышение ритма тех и других. Ритмика быстрых колебаний приближалась к 14—16 в 1 сек., а дыхательных — к 1.5—2 в 1 сек. В поляризуемой области в момент движения конечности амплитуда быстрых колебаний достигала 500 μ v, медленных — 1500 μ v. В симметричной области эти величины достигали соответственно 100 μ v и 150 μ v. До поляризации (запись I) звуковые раздражения сопровождались снижением амплитуд электрических колебаний симметричных двигательных областей.

В опыте, который представлен на рис. 2, изменения в ЭГ левой и правой двигательных областях при действии тока на левую двигательную об-

ласть были близки по местной активности (записи *II*, *III*). В ЭГ симметричных двигательных областей поляризация вызвала некоторое возрастание ритма электрических колебаний и более частое следование ритми-

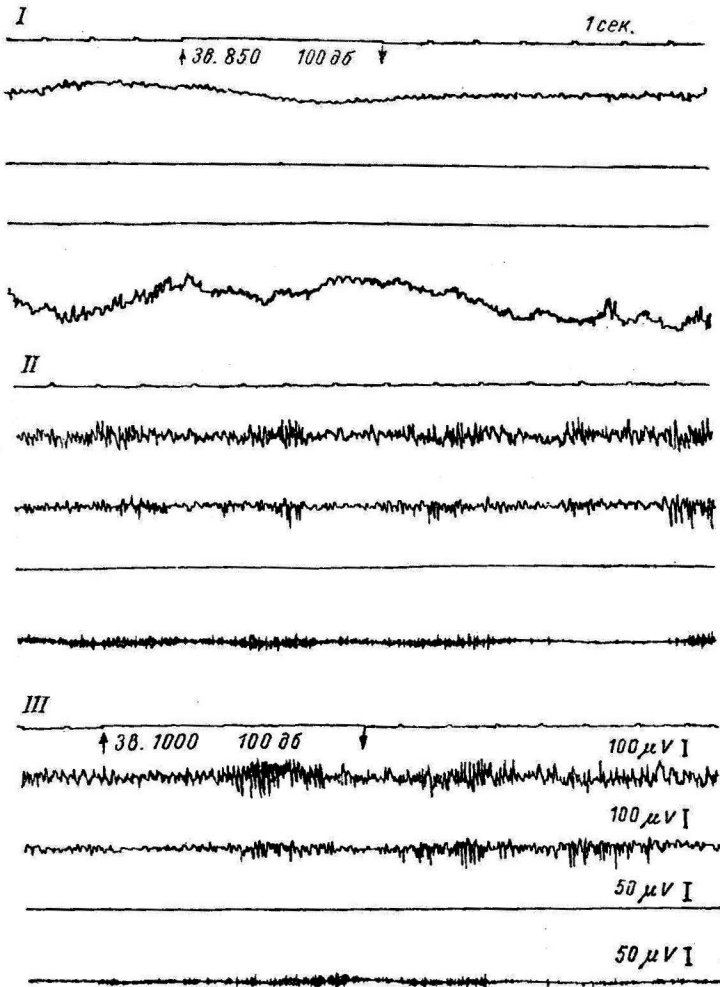


Рис. 2. Сходные изменения ЭГ симметричных двигательных областей при двигательной реакции одной конечности на звук. *I* — отсутствие двигательной реакции на звук до поляризации. *Сверху вниз*: отметка времени и раздражения; ЭГ левой двигательной области; ЭМГ правой лапы; ЭМГ левой лапы; ЭГ правой двигательной области. *II* — «спонтанное» возникновение токов действия на ЭМГ правой лапы. Запись сделана через 4 мин. после начала анодизации (882 μ А) левой двигательной области. *Сверху вниз*: отметка времени и раздражения; ЭГ правой двигательной области; ЭГ левой двигательной области; ЭМГ левой лапы; ЭМГ правой лапы. *III* — непосредственное продолжение записи *II*. Реакция на звук правой передней конечности, в корковом конце которой (левой двигательной области) была создана доминанта.

ческих вспышек активности, чем это имело место до поляризации (запись *I*). Каждой такой ритмической вспышке соответствовало «спонтанное» движение конечности (запись *II*). Единственным отличием ЭГ поляризуемого участка являлась его меньшая активность по амплитудным показателям

в интервалах между ритмическими вспышками. На звук (запись III) происходило движение передней конечности на стороне, противоположной поляризации, сопровождавшееся появлением вспышек активности в этих областях.

Вспышки эти представляли группы волн с частотами 13—15 в 1 сек. и амплитудами до 100—150 μv . До поляризации (запись I) звук вызывал снижение амплитуд электрических колебаний в обеих двигательных областях.

На рис. 3 приведены фрагменты опыта, в котором постоянный ток вызвал (запись II) различные изменения в поляризуемом (кривая I)

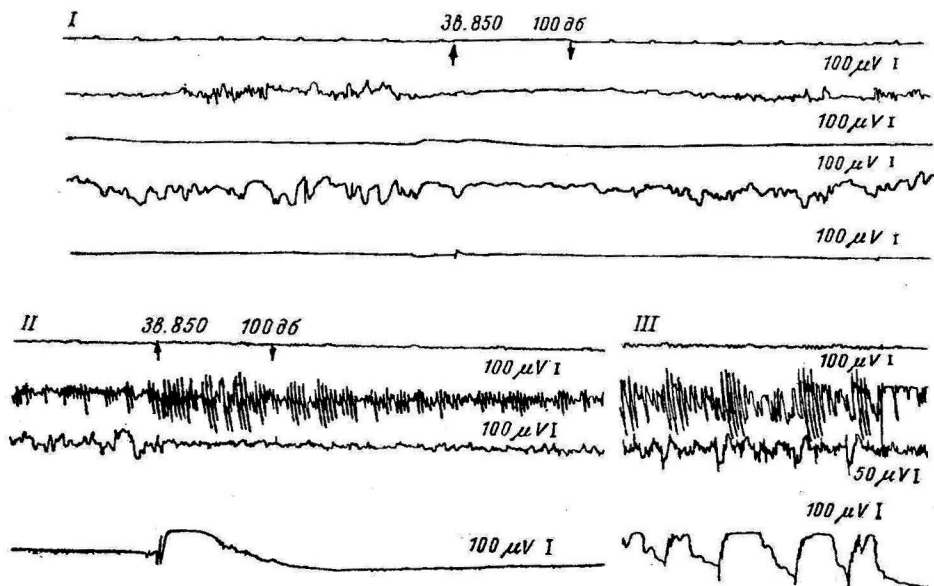


Рис. 3. Противоположные изменения амплитуды колебаний в ЭЭГ симметричных двигательных областей при движении на звук задней конечности. Значительное возрастание уровня возбуждения в доминантном очаге (корковом представительстве передней конечности).

I — отсутствие двигательной реакции на звук до поляризации. *Сверху вниз*: отметка времени и раздражения; ЭЭГ правой двигательной области; ЭМГ левой лапы; ЭЭГ левой двигательной области; ЭМГ правой лапы. II — двигательная реакция на звук задней левой конечности на фоне анодизации (294 μA) коркового представительства передней левой конечности в правой двигательной области. Запись сделана через 1 час 16 мин. после начала поляризации. *Сверху вниз*: отметка времени и раздражения; ЭЭГ правой двигательной области; ЭЭГ левой двигательной области; ЭМГ левой задней лапы. III — продолжение записи II. Запись сделана при развитии судорожного приступа через 1 час 21 мин. после начала анодизации.

и симметричных участках (кривая 2) коры. Поляризация в месте своего приложения вызвала значительное возрастание ритма (до 17—19 в 1 сек.) электрических колебаний по сравнению с наблюдавшимися до поляризации (запись I). В симметричной области наблюдалось лишь некоторое снижение электрической активности без заметного изменения ее ритмики. Звуковые раздражения вызывали движение преимущественно задней конечности, противоположной поляризуемому полушарию, но в реакцию вовлекалась и конечность, одноименная поляризуемому полушарию. При звуковых раздражениях ЭГ двигательных областей обоих полушарий отличались в момент движения конечностей, главным образом по амплитудным показателям. Как видно на записи II этого рисунка, звуковые раздражения, вызывающие двигательную реакцию задней

конечности, сопровождалось увеличением амплитуд колебаний в поляризуемом участке правого полушария до 500—900 μv и их падением в симметричном участке двигательной области левого полушария до 30—50 μv . До поляризации звук вызывал снижение электрической активности (запись I). Некоторое сходство ЭГ симметричных областей в этом опыте наблюдалось при поляризации лишь в момент наступления судорог (запись III), когда в симметричной двигательной области появлялись колебания, несколько похожие на наблюдаемые в поляризуемой области.

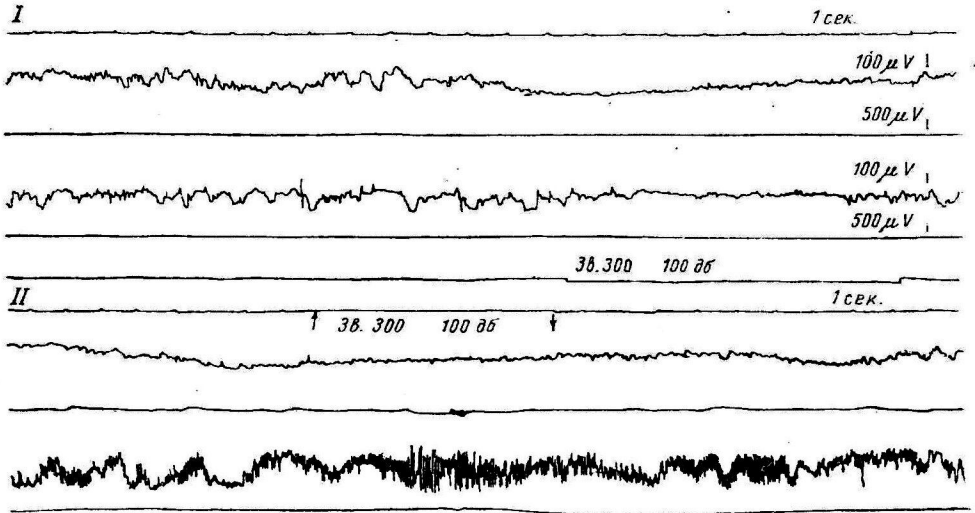


Рис. 4. Противоположные изменения (по амплитуде) колебаний в ЭЭГ симметричных двигательных областей при движении на звук правой передней конечности. Значительное возрастание уровня возбуждения в доминантном очаге (правой двигательной области).

I — отсутствие двигательных реакций на звук до поляризации. *Сверху вниз*: отметка времени; ЭЭГ левой двигательной области; ЭЭГ правой лапы; ЭЭГ правой двигательной области; ЭЭГ левой передней лапы; отметка времени и раздражения в записи. II. Длительная реакция на звук правой передней лапы на фоне анодизации (200 μ) правой двигательной области. Запись сделана через 11 мин. после начала поляризации. *Сверху вниз*: отметка времени и раздражения, ЭЭГ левой двигательной области, ЭЭГ правой лапы, ЭЭГ правой двигательной области, ЭЭГ левой передней лапы.

В обеих областях появлялись вспышки активности, связанные с каждым судорожным движением конечностей.

В опыте, представленном на рис. 4, можно видеть, что поляризация вызвала изменения электрической активности, очень сходные с наблюдавшимися в предыдущем опыте. А именно — в участке своего приложения, правой двигательной области (кривая 3 записи II), поляризация вызвала появление колебаний, следующих в ритме 18—17 в 1 сек., а в симметричной области левого полушария (кривая 1 той же записи) — некоторое снижение активности по сравнению с наблюдавшимися до поляризации (запись I). Звуковые раздражения на фоне поляризации анодом привели в ЭГ правой поляризуемой двигательной области к увеличению (до 500—600 μv) амплитуд колебаний, следующих в ритме 16—17 в 1 сек., а в симметричном участке левого полушария — к их снижению (до 10—20 μv). На звуковые воздействия происходило движение преимущественно передней конечности, одноименной с поляризуемым полушарием. До поляризации (запись I) звук вызывал снижение электрической активности обеих двигательных областей.

Подтверждение того факта, что при известных условиях замыкание может сопровождаться реакцией симметричного эффектора, было получено и в обстановке условнорефлекторного эксперимента на одной из подопытных собак, по кличке Милка. У этого животного были выработаны условные оборонительные рефлексy: звонок 1, поднимающийся белый круг — положительные; звонок 2, поднимающийся белый треугольник — тормозные. Подкрепление прерывистым электрическим током порогового значения давалось на левую переднюю лапу. В силу типологических особенностей высшей нервной деятельности этого животного условные рефлексy были чрезвычайно неустойчивы. С целью упорядочения условнорефлекторной деятельности решено было применить более сильное подкрепление. Сила тока была увеличена до появления болевой реакции животного, сопровождавшейся взвизгиванием. С момента применения этого сильного подкрепления у Милки положительное значение приобрели как тормозные условные сигналы, так и ранее не применявшиеся раздражители.

Особенно был интересен тот факт, что на все раздражения, приобретающие условнорефлекторное значение, наступало движение не левой (подкрепляемой), а правой конечности.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Во всех приведенных опытах поляризация в месте своего приложения вызывала возрастание ритма электрических колебаний. Степень этого возрастания в разных опытах варьировала. Возрастание ритма электрических колебаний в поляризуемой области под влиянием постоянного тока, как отмечалось в ранее опубликованной статье, рассматривается нами как повышение лабильности в очаге электротона.

Движение на звук конечности, корковое представительство которой подвергалось поляризационному воздействию, происходило лишь в том случае, когда возрастание ритма колебаний было умеренным (рис. 1 и 2), что соответствует, по нашему мнению, оптимальному состоянию лабильности.

Звуковые раздражения, сопровождавшиеся двигательной реакцией, вызывали дополнительное возрастание ритма, а часто и амплитуд электрических колебаний поляризуемой области. Возрастание ритма электрических колебаний рассматривается нами как дополнительный подъем лабильности в корковом рефлекторном центре при замыкании временной связи.

Появление сходных изменений в симметричных участках двигательных областей полушарий при замыкании очевидно свидетельствует о том, что в этих областях происходят однозначные сдвиги функционального состояния. Однако, несмотря на сходство ЭГ симметричных двигательных областей, при действии звуковых раздражений происходит движение той конечности, корковое представительство которой подвергается поляризационному воздействию. Это объясняется, видимо, тем, что поляризация оказывает более сильное влияние в месте непосредственного ее приложения, хотя и не вызывает заметных изменений в ЭЭГ. Последнее, возможно, является результатом того, что применявшаяся регистрирующая аппаратура недостаточно тонка, чтобы выявить имеющиеся различия в ЭГ симметричных областей. В пользу этого предположения говорит тот факт, что в ряде случаев в поляризуемой области можно было наблюдать появление колебаний значительно более высоко амплитудных и иногда более высоко частотных, чем в симметричном участке другого полушария.

В тех опытах, где поляризация вызывала значительное (до 15—19 в 1 сек.) возрастание ритма колебаний, когда колебания приобретали вид

синусоиды, а звуковые раздражения сопровождалось движением симметричной конечности, корковое представительство которой непосредственно не подвергалось поляризации (рис. 3 и 4), замыкание характеризовалось противоположными изменениями амплитуды колебаний в симметричных областях. Ритм колебаний и в этих случаях менялся в обеих двигательных областях в одном направлении, т. е. в сторону его возрастания, что свидетельствовало о подъеме лабильности в этих областях в момент замыкания. Появление противоположных изменений амплитуды колебаний в симметричных точках двигательных областей коры в этом случае можно рассматривать с точки зрения Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского (1950) как проявление реципрокных отношений между центрами при наличии в одном из них более высокого уровня возбуждения. Очевидно, наличие такого высокого уровня возбуждения в доминантном очаге создает пессимальные условия для вызова двигательной реакции здесь представленного эффектора, но способствует появлению реакции симметричного эффектора, корковое представительство которого находится в состоянии, оптимальном для замыкания.

ВЫВОДЫ

1. Изучение электрических потенциалов коры головного мозга кролика, у которого постоянным током в корковом представительстве одной из конечностей был создан доминантный очаг, показало, что при осуществлении двигательной реакции этой конечности на звук (замыкание временной связи) ЭГ симметричных двигательных областей были сходными.

2. Если звук сопровождался двигательной реакцией других эффекторов, ЭГ симметричных двигательных областей характеризовались противоположными изменениями амплитуды колебаний. Это явление имело место, когда поляризация вызывала значительное возрастание уровня возбуждения (значительное возрастание частоты колебаний) в очаге электрона.

3. Полученные данные свидетельствуют о том, что характер взаимоотношения полушарий находится в зависимости от уровня их возбуждения.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков К. М., Русск. физиолог. журн., 7, в. 1—6, 294, 1924.
 Быков К. М. и А. Д. Сперанский. Русск. физиолог. журн., 7, № 1—6, 351, 1924.
 Введенский Н. Е. и А. А. Ухтомский. Рефлексы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва. 28, СПб., 1909; Учение о координационной деятельности нервной системы. 15, М., 1950.
 Красnogорский Н. И. О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализаторов в коре больших полушарий у собак. Дисс., 165, СПб., 1911.
 Наумова Т. С., Физиолог. журн. СССР, 42, № 4, 361, 1956.
 Новикова Л. А., В. С. Русинов и А. Ф. Семиохина, Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 6, 844, 1952.
 Павлов И. П., Полн. собр. тр., 3, 603, М.—Л., 1949.
 Розенталь И. С., Арх. биолог. наук, 23, в. 1—3, 13, 1923.
 Фурсиков Д. Е., Арх. биолог. наук, 23, в. 1—3, 3, 1923.

ELECTROGRAPHIC DATA PERTAINING TO THE PROBLEM OF BILATERAL (PAIRED) ACTIVITY OF CEREBRAL HEMISPHERES

By T. S. Naumova

From the laboratory of electrophysiology, Institute of Brain Research, Moscow

ОБ ОДНОМ РЕФЛЕКТОРНОМ МЕХАНИЗМЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОЛОЖЕНИЯ ГРУДНОЙ КЛЕТКИ

Н. В. Данилов

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Рига

Поступило 20 I 1956

Дыхательная мускулатура грудной клетки выполняет многообразные функции. Среди них отметим функцию вентиляции легких, звукообразование (голос) и участие в кровообращении. Выполнение разнообразных функций обеспечивается наличием сложной иннервации мускулатуры грудной клетки. Последнее обнаруживается многочисленными, экспериментально вызванными рефлексными на дыхательную мускулатуру. А. Н. Крестовников (1938) наблюдал повышение тонуса диафрагмы у децеребрированных кошек на той стороне, куда поворачивалась их голова. Тонус диафрагмы изменяется при рефлексных с органов брюшной и грудной полости.

В своих исследованиях мы обратили внимание на зависимость положения грудной клетки от состояния кровотока в крупных венах. Ряд подобных исследований проводился посредством онкографии крупных вен.

Наш онкограф (рис. 1) для вен состоит из короткого цилиндра (2) с продольной щелью для проведения вены (1) и трубки (3), соединяющей онкограф с регистрирующей капсулой. После введения вены в онкограф продольная щель онкографа закрывается полоской мягкой резины (4). Концы онкографа соприкасаются со стенкой вены, и этим создается необходимая герметичность пространства. Наиболее отчетливые записи получают при помощи фоторегистрации, однако можно получать хорошие записи с помощью обычной мареевской капсулы с шпичком, сделанным из волоска. Типичная запись приведена на рис. 2.

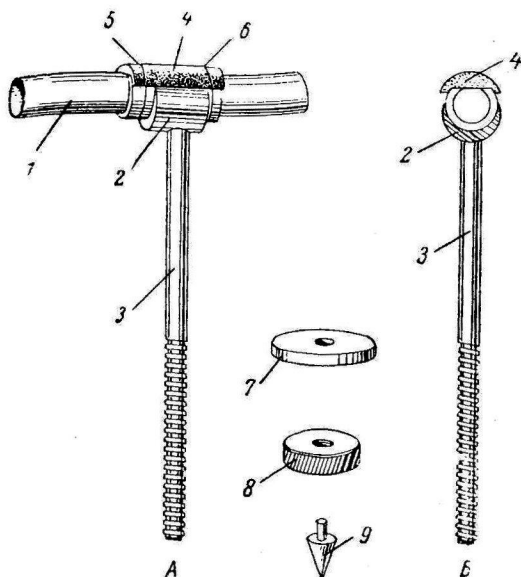


Рис. 1. Онкограф для вен.

А — онкограф с веной (1); 2 — расширенная часть онкографа; 3 — соединительная трубка; 4 — резиновая накладка для закрытия продольной щели в онкографе; 5 и 6 — лигатуры; 7 — шайба; 8 — гайка; 9 — острый вкладыш для проведения трубки через брюшную стенку. Б — вид онкографа в профиль.

Приведенная запись показывает понижение артериального кровяного давления при слабом раздражении каротидного нерва у ваготомированной собаки. В условиях падения артериального давления значительно увеличивается объем нижней полой вены в брюшной полости и возрастает амплитуда пневмограммы. Как только объем нижней полой вены возвратился к исходному уровню, амплитуда пневмограммы уменьшилась. Изменения дыхательной и сердечно-сосудистой систем являются результатом синхронных процессов, протекающих в соответствующих центрах головного мозга в ответ на слабое раздражение каротидного нерва. Вероятно, отмеченные изменения в записи дыхания и кровообращения также являются результатом ряда рефлексов, имеющих цепной характер и в известной степени возникающих с рецепторов сосудов.

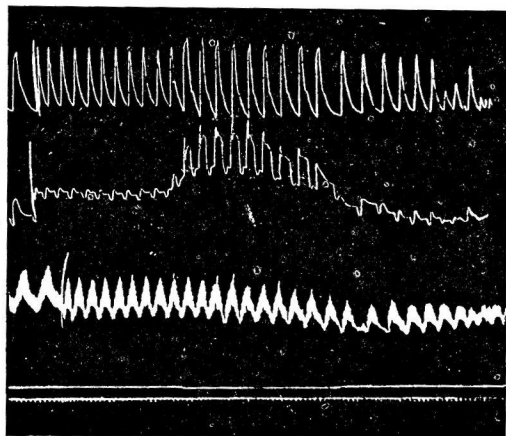


Рис. 2. Взаимосвязь дыхания и кровообращения. Морфинно-хлороформенно-спиртовой наркоз. Раздражение левого каротидного нерва (р. к. 100) после двусторонней ваготомии. Вес собаки 13 кг.

Сверху вниз: пневмограмма; онхограмма нижней полой вены в брюшной полости; кровяное давление в бедренной артерии; отметка раздражения; отметка времени в секундах.

увеличение объема нижней полой вены в брюшной полости сопровождалось значительным повышением венозного давления, то мы вправе были бы ожидать увеличения пульсовых размахов кровяного давления, чего в действительности не имеется. Следовательно, в описанном опыте расширение вены определено преимущественно падением тонуса венозной стенки. Вслед за прекращением раздражением каротидного нерва объем нижней полой вены стал уменьшаться. Так как и при этом пульсовые размахи кровяного давления не увеличились, то можно допустить, что в этот момент повышение уровня артериального кровяного давления произошло в результате постепенного сужения артериол. В результате притока крови в вены уменьшился. Вероятно, в этот момент тонус венозной стенки также стал возвращаться к исходному уровню.

В других опытах составлялось изменение объема нижней полой вены и характера дыхания при вагусной остановке сердечных сокращений. Просматривая ряд полученных кривых, удалось установить связь между наполнением вен и глубиной дыхания. В этом отношении характерным примером служит усиление глубины дыхания в момент переполнения крупных вен при кратковременной остановке сердечных сокращений (рис. 3).

В приведенной записи отчетливо видно как увеличенному объему нижней полой вены соответствует глубокое дыхание, а уменьшенному объему вены — ослабленное дыхание. Так как известно, что глубокое дыхание увеличивает присасывающее действие грудной полости и вместе с этим уменьшает кровенаполнение вен брюшной полости и на периферии, то трудно предположить, что в рассматриваемом случае причиной явления служило бы изменение дыхания, а следствием было бы переполнение вен брюшной полости.

На основании косвенных показателей приведенная запись свидетельствует о тонусе венозной стенки нижней полой вены. Наши рассуждения в этом отношении сводятся к следующему. Если бы

В приведенной на рис. 3 кривой прежде всего обращает на себя внимание повышение нижнего уровня пнеймограммы при переполнении нижней полой вены. В момент максимального наполнения нижней полой вены изменились соотношения между величиной вдоха и выдоха. В результате пнеймограмма несколько поднялась. При критически низком уровне артериального кровяного давления объем нижней полой вены увеличился и вслед за этим произошел глубокий вдох и за ним еще два дыхательных движения. Когда же возобновились сердцебиения и нижняя полая вена разгрузилась, на некоторое время прекратилось дыхание.

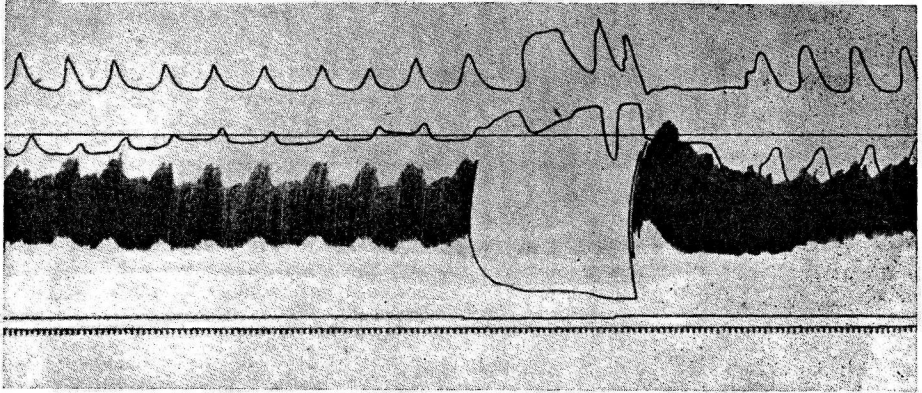


Рис 3. Изменение дыхания в ответ на переполнение нижней полой вены при вагусной остановке сердца. Морфийно-хлороформенно-спиртовой наркоз. Вес собаки 8 кг. Обозначения те же, что на рис. 2.

Об изменении положения грудной клетки свидетельствует пнеймограмма, записанная обычным способом посредством манжетки, надетой вокруг груди.

В данной постановке опыта имело место не только переполнение вен и соответствующей капиллярной сети, но и резкое падение кровяного давления. Последнее обстоятельство ограничивает возможность толкования рефлекторного влияния вен и в некоторой мере капилляров на характер дыхательных движений. Для улучшения постановки опыта решено было в дальнейшем экспериментально создавать венозный застой при одновременном обеспечении нормального уровня артериального кровяного давления. Чтобы уменьшить количество звеньев в сложной цепи рефлексов, опыты проводились в условиях слабой кураризации собаки, при искусственном дыхании и вскрытой грудной клетке. Брюшная полость не вскрывалась. Переполнение нижней полой вены и прилегающих к ней сосудов вызывалось зажатием ее над диафрагмой. Для поддержания на нормальном уровне высоты артериального кровяного давления в правую наружную яремную вену вливалась дефибринированная (с температурой 39°) кровь под постоянным давлением (0.5 м вод. ст.) из сосуда Мариотта.

Как видно из представленной записи (рис. 4), после зажатия нижней полой вены и дополнительной гематрансфузии максимальное кровяное давление оставалось на достаточно высоком уровне (103 мм рт. ст.). Это дает основание говорить об удовлетворительном кровоснабжении мозга. Таким образом, главным изменением в кровообращении было: переполнение вен в брюшной полости, застой в приводящих капиллярах и усиление кровотока в венах от наружной яремной вены до сердца. В этих условиях с самого начала зажатия нижней полой вены, судя по

уменьшению фазы выдоха, грудная клетка приподнялась. Основание пнеймограммы заняло более высокий уровень. После разжата нижней полой вены грудная клетка опустилась. Самостоятельные дыхательные

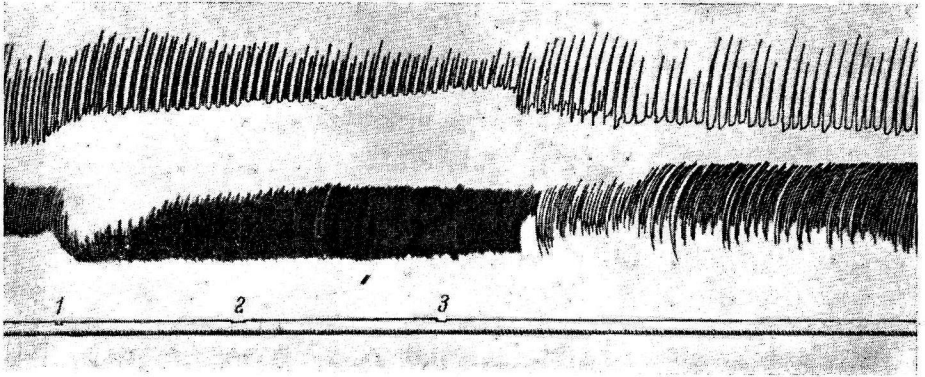


Рис. 4. Продолжительное поднятие грудной клетки при переполнении бассейна нижней полой вены в брюшной полости. Морфий, $\frac{1}{2}$ дозы кураре. К искусственному дыханию присоединяются естественные движения грудной клетки. Вес собаки 18 кг.

Сверху вниз: пнеймограмма, записанная посредством манжетки, надетой вокруг груди; кровяное давление в бедренной артерии; отметка раздражения; отметка времени в секундах. 1 — в правую наружную яремную вену вливается дефибрированная кровь (39°) из сосуда Мариотта; 2 — над диафрагмой зажата нижняя полая вена; 3 — нижняя полая вена разжата, прекращена гематрансфузия.

движения прекратились. Продолжалось искусственное дыхание. Описанный опыт повторялся многократно с прежним результатом.

Приведем еще одну запись, где весьма отчетливо было записано возвращение грудной клетки к исходному положению при разжати вены (рис. 5).

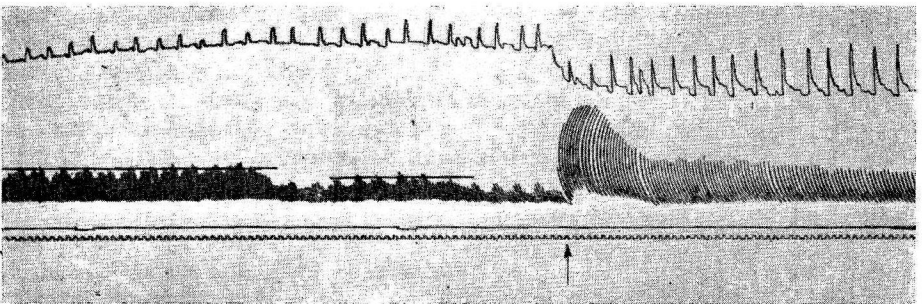


Рис. 5. Изменение пнеймограммы при разжати (стрелка) переполненной нижней полой вены. Вес собаки 14 кг. Морфий, $\frac{1}{2}$ дозы кураре. Обозначения и условия опыта те же, что на рис. 4.

Как видно из представленной записи, при разжати нижней полой вены (отмечено стрелкой) грудная клетка опустилась. Не исключена возможность, что ее возвращению способствовала не только разгрузка вен, но и переполнение сердца и артерий.

В одном из наших опытов изменение уровня пнеймограммы произошло при одном легком механическом раздражении (поглаживание пинцетом) нижней полой вены под печенью.

Итак, изменение кровотока рефлекторно изменяет характер дыхательных движений. Приведенный материал показывает, что переполнение вен брюшной полости и замедление кровотока в приводящих капиллярах вызывает рефлекс, состоящий в том, что грудная клетка на некоторое время приходит в положение вдоха, хотя ритмические движения ее не прекращаются. Описанный рефлекс с вен на дыхательную мускулатуру мог бы быть назван как **дыхательный рефлекс разгрузки вен**.

Рефлекс с сосудов на дыхательную мускулатуру имеет существенное значение. В результате его усиливается доставка к сердцу крови, увеличивается систологический объем крови и повышается уровень среднего артериального давления. Вероятно, в известных случаях ограничения движения скелетной мускулатуры, возникновение зевоты также может иметь своей причиной переполнение вен. Это предположение становится тем более вероятным, что Б. А. Долго-Сабуровым (1948) и другими авторами описаны чувствительные окончания, имеющие прямое отношение к венозной стенке.

ЛИТЕРАТУРА

- Гончаров П. П., Бюлл. exper. биол. и мед., *11*, в. 2, 144, 1941.
Данилов Н. В. Рефлексы с вен, далеко расположенных от сердца. Дисс., Ташкент, 1941.
Долго-Сабуров Б. А., Бюлл. exper. биол. и мед., *25*, в. 1, 39, 1948.
Крестовников А. Н., Физиолог. журн. СССР, *24*, 757, 1938.
Сергиевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих животных. Медгиз, 1950.

ON A REFLEX MECHANISM INFLUENCING THE POSITION OF THE THORAX

By *N. V. Danilov*

The relationship between some circulatory conditions and respiratory activity was investigated in dogs. It was found that intraabdominal venous congestion results in an alteration of the type of respiration. The thoracic cage assumes a position of partial inspiration without interrupting its rhythmical excursions. This response of respiratory muscles induced by a reflex from abdominal veins, may be termed a respiratory venous decongestion reflex.

ИЗМЕНЕНИЕ ИНТЕРОЦЕПТИВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПРИ ГИПЕРКАПНИЧЕСКОМ СОСТОЯНИИ ОРГАНИЗМА

А. В. Погребкова

Лаборатория интероцептивных условных рефлексов Института физиологии
им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

Поступило 31 XII 1956

Изучению влияния углекислоты на организм посвящено большое количество работ. В 1911 г. П. М. Альбицкий, изучая прямое и «обратное» действие углекислоты, доказал наличие прямой зависимости степени углекислого отравления от длительности воздействия и концентрации ее. Продолжая работы П. М. Альбицкого, И. И. Голодов в 1946 г. установил, что изменения, происходящие в организме при вдыхании углекислоты, обусловлены ее специфическим действием на центральную нервную систему, нарушения которой возникают в первую очередь. Автором отмечены извращения реакции организма при гиперкапнии на экстероцептивные раздражения.

В дальнейшем, в исследованиях Э. Ш. Айрапетьянца и В. Н. Зворыкина (1952), Т. В. Поповой (1952) и других были установлены аналогичные извращения и интероцептивных рефлексов при гиперкапническом состоянии. Авторы исследовали влияние повышенного содержания углекислоты во вдыхаемом воздухе на баро- и механорецепцию кишечника, мочевого пузыря и желудка.

Задачей настоящей работы явилось изучение характера интероцептивных реакций с хеморецепторов кишечника и селезенки при гиперкапническом состоянии организма.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на 26 кошках под неглубоким уретановым наркозом. Дыхание животного осуществлялось через трахеальную канюлю, соединенную с вдыхательным и выдыхательным клапанами. К вдыхательному клапану через 3-ходовой кран присоединялись мешки Дугласа, один из которых содержал обычный воздух, другой — смесь воздуха с углекислотой. На протяжении одного опыта концентрация углекислоты была постоянной, в различные же опытные дни мы варьировали ее в пределах 9.5—14%. Продолжительность вдыхания смеси воздуха с углекислотой была от 1 до 20—25 мин. Исследуемый нами орган (в 23 опытах изучалась рецепция тонкого кишечника и в 3 — селезенки) перфузировался. Перфузия производилась обычным способом: через сосуды селезенки или отрезка тонкого кишечника, сохраняющего с организмом лишь нервную связь, непрерывно протекал теплый раствор Тироде. Скорость перфузии составляла 60—75 капель в минуту. Во время опыта перфузируемый участок был погружен во вскрытую брюшную полость, которая сверху прикрывалась салфетками, смоченными физиологическим раствором, и обогревалась. В качестве раздражителей применялись растворы ацетилхолина (ACh) и KCl (1.0 мл), вводимые в перфузат. Производилась запись давления в *art. carotis* и дыхания.

Опыт проводился в следующем порядке. Первоначально выяснялась концентрация раствора ACh или KCl, необходимая для вызова четкого изменения (несколько выше порогового) кровяного давления при дыхании обычным воздухом (контроль).

Затем дыхание воздухом переключалось на дыхание смесью, обогащенной углекислотой, и через различные промежутки времени после этого в перфузат вводились те же раздражители: АСh или КСl. Интервалы между отдельными раздражениями брались такие, при которых влияния предыдущих раздражений на последующие, при дыхании обычным воздухом, не отмечалось. Действие раздражителей проверялось и в восстановительном периоде после вдыхания углекислоты. В течение одного опыта животное дышало воздухом, обогащенным углекислотой, не более 3—4 раз (за исключением специальных исследований, где гиперкапническое состояние воспроизводилось 5—6 раз) с интервалами около 1½ часов.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Вдыхание воздуха, содержащего 10—14% углекислоты, через 15—20 сек. после начала обычно вызывало гипервентиляцию, выражающуюся главным образом в увеличении амплитуды дыхательных движений. Однако через 8—15 мин., при продолжающемся вдыхании углекислоты, наблюдалось уменьшение амплитуды дыхательных движений, а иногда и урежение их. Еще раньше, чем появлялась гипервентиляция, уровень кровяного давления обычно несколько повышался, а через 1—2 мин.

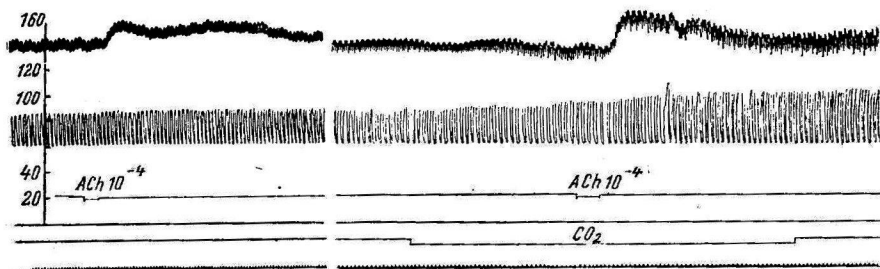


Рис. 1. Увеличение интероцептивных рефлексов при кратковременном вдыхании смеси, содержащей 10% CO_2 .

Сверху вниз: кровяное давление; дыхание; отметка раздражения; нулевая линия; отметка вдыхания воздуха, обогащенного CO_2 , отметка времени (1 сек.).

По оси ординат — кровяное давление в мм рт. ст.

снижался до очень низких цифр, после чего следовал либо постепенный, либо (что было чаще) мгновенный подъем его почти до исходной величины. В период снижения кровяного давления пульсовые и дыхательные волны резко увеличивались.

Введение в сосудистое русло кишечника или селезенки растворов АСh и КСl в начальной стадии гиперкапнии, как правило, вызывало отчетливое усиление, по сравнению с контролем, реакции кровяного давления. Изменений со стороны дыхания, за редким исключением, отметить не удавалось. Так, например, в опыте № 13 введение 1 мл раствора АСh 10^{-4} при дыхании обычным воздухом, т. е. в контроле, вызывало повышение артериального давления на 14 мм рт. ст. (рис. 1). Кратковременное вдыхание воздуха, содержащего 10% CO_2 , сопровождающееся увеличением легочной вентиляции, в данном случае не изменило уровня артериального давления. Однако через 40 сек. после начала вдыхания смеси реакция на введение того же объема раствора АСh 10^{-4} оказалась увеличенной вдвое.

На повышение возбудимости в первый период вдыхания воздуха, содержащего 10—14% CO_2 , указывают и факты значительного снижения пороговых концентраций растворов АСh и КСl. Примером сказанного может служить приведенная на рис. 2 кимограмма опыта № 12.

Концентрация раствора АСh 10^{-5} при перфузии отрезка кишечника в контроле являлась пороговой для получения рефлекса на артериальное давление, но уже через

1 мин. после начала вдыхания смеси, содержащей 12% CO_2 , реакция на введение $\text{ACh } 10^{-6}$ (раздражителя, который в контроле не вызывал изменения уровня артериального давления) оказалась значительно выше реакции на раствор $\text{ACh } 10^{-5}$ в контроле.

Одновременно наступило увеличение легочной вентиляции.

Усиление рефлексов с хеморецепторов кишечника и селезенки в начальных стадиях гиперкапнии в дальнейшем, при продолжающемся вдыхании смеси воздуха с углекислотой, сменяется их угнетением.

При вдыхании воздуха, содержащего 10—14% CO_2 , угнетение интероцептивных рефлексов обычно начинало проявляться уже через 3—4 мин. после начала вдыхания газовой смеси и усиливалось по мере углубления гиперкапнического состояния. Возобновление дыхания обычным воздухом после 20—25 мин. дыхания гиперкапнической смесью в большинстве опытов не сразу приводило к нормальным соотношениям

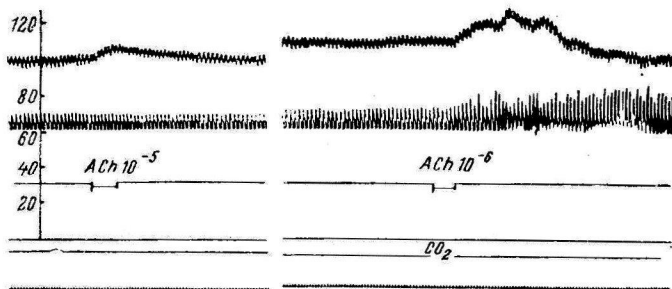


Рис. 2. Повышение возбудимости в начальной стадии гиперкапнии.

Обозначения те же, что на рис. 1.

между величиной раздражения и ответной реакцией. Интероцептивный рефлекс обычно еще в течение 20—30 мин., а иногда и больше оставался в той или иной мере сниженным.

Приводим данные из соответствующего опыта (№ 25, рис. 3). Рефлекс с кишечника при введении 1 мл раствора $\text{ACh } 10^{-5}$ в контроле выразился в подъеме уровня кровяного давления на 20 мм рт. ст. (а); через 20 сек. после начала вдыхания смеси, содержащей 10.8% CO_2 , этот же раздражитель вызвал повышение кровяного давления на 24 мм рт. ст. (б) на фоне значительного увеличения пульсовых колебаний артериального давления с последующим снижением его уровня и увеличением амплитуды дыхательных движений. Однако через 4 мин. при некотором урежении дыхания рефлекс на введение раствора $\text{ACh } 10^{-5}$ снизился (в) — он измерялся 16 мм рт. ст., а еще через 7 мин. интероцептивный рефлекс с хеморецепторов кишечника был почти полностью угнетен (г). Прекращение поступления в организм углекислоты не сразу восстановило этот рефлекс: через 4 мин. после начала вдыхания обычного воздуха реакция на $\text{ACh } 10^{-5}$ была едва заметной (д), через 15 мин. измерялась 12 мм рт. ст. и только через 18 мин. она соответствовала реакции, полученной в контроле.

Таким образом, фазовые изменения рефлекторных реакций при гиперкапнии — первоначальное повышение, а затем угнетение их — установленные в деятельности анализаторов внешнего мира (Голодов, 1946), оказались присущи и функционированию внутреннего анализатора, что показано одними авторами (Айрапетьянц и Зворыкин, 1952; Попова, 1952) при раздражении механо- и барорецепторов мочевого пузыря, кишечника и желудка, а нами — на хеморецепции кишечника и селезенки.

Подобный характер интероцептивных реакций при гиперкапническом состоянии организма наблюдался лишь в тех случаях, когда углекислота

в опыте применялась 1—2 раза. Совсем иные соотношения были выявлены при многократном (3—5 раз) применении углекислоты (с перерывами в 1.5—2 часа). В этом случае порог чувствительности рецепторов кишечника или селезенки к ACh или KCl в первые минуты вдыхания воздуха, содержащего 10—14% углекислоты, либо не изменялся по сравнению с контролем, либо даже повышался. Но затем, по мере углубления гиперкапнии, пороги эти значительно снижались, т. е. наблюдалась картина, прямо противоположная той, которая выявлялась при одно-двукратном воспроизведении гиперкапнии. Так, например, в опыте № 23 (рис. 4)

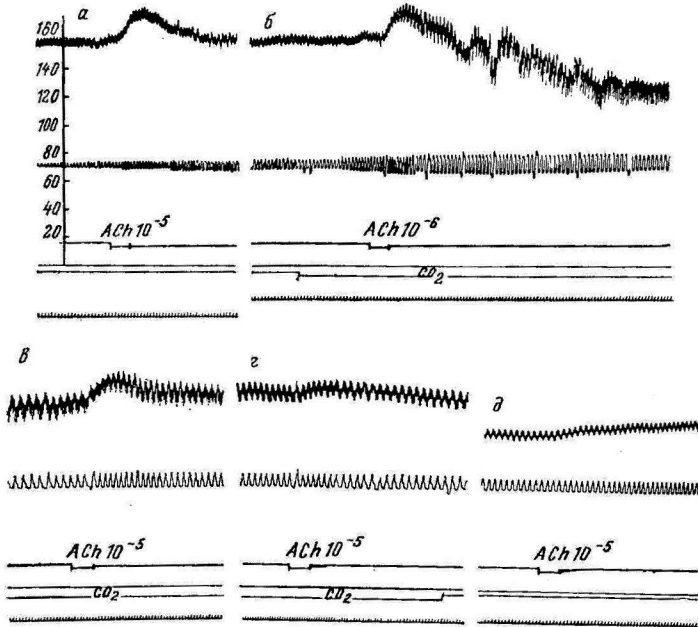


Рис. 3. Угнетение интероцептивных рефлексов при углублении гиперкапнического состояния.

а — контроль; б, в, г — через 20 сек., 4 мин., 11 мин. после начала и д — через 4 мин. после окончания вдыхания CO₂.
Обозначения те же, что на рис. 1.

через 25 сек. после начала вдыхания воздуха, содержащего 11% CO₂ (4-е применение углекислоты), величина рефлекса на введение в сосуды кишечника 0.25% раствора KCl не изменилась по сравнению с контролем (10 мм рт. ст.). Однако через 4.5 мин. реакция на этот же раздражитель уже усилилась почти вдвое (18 мм рт. ст.), а через 8.5 мин. она измерялась 20 мм рт. ст. Через 3.5 мин. после прекращения поступления углекислоты величина рефлекса на введение 0.25% KCl снова соответствовала величине подъема артериального давления в контроле. Указанное изменение характера течения интероцептивных рефлексов при гиперкапнии наблюдалось почти во всех опытах, где гиперкапническое состояние вызывалось несколько раз. Указанное повышение возбудимости по мере углубления гиперкапнии, вероятно, является также фазовым, которое должно смениться более глубоким угнетением рефлекторных реакций. Надо полагать, что создаваемые нами гиперкапнические состояния, несмотря на длительные в нашем опыте перерывы, оставляют в центральной нервной системе некоторые изменения, которые, суммируясь, приводят к возникновению парабриотических стадий. Иными сло-

вами, интероцептивные раздражения в условиях нашего опыта приходят в уже функционально измененную центральную нервную систему, находящуюся после многократных воздействий углекислоты в «состоянии своеобразного собственного возбуждения» (Введенский, 1953), что является в совершенно измененных (по мере углубления гиперкапнии) рефлексах с хеморецепторов кишечника.

В некоторых случаях вышеупомянутое состояние настолько углублялось, что приводило к более резким нарушениям обычной рефлекторной

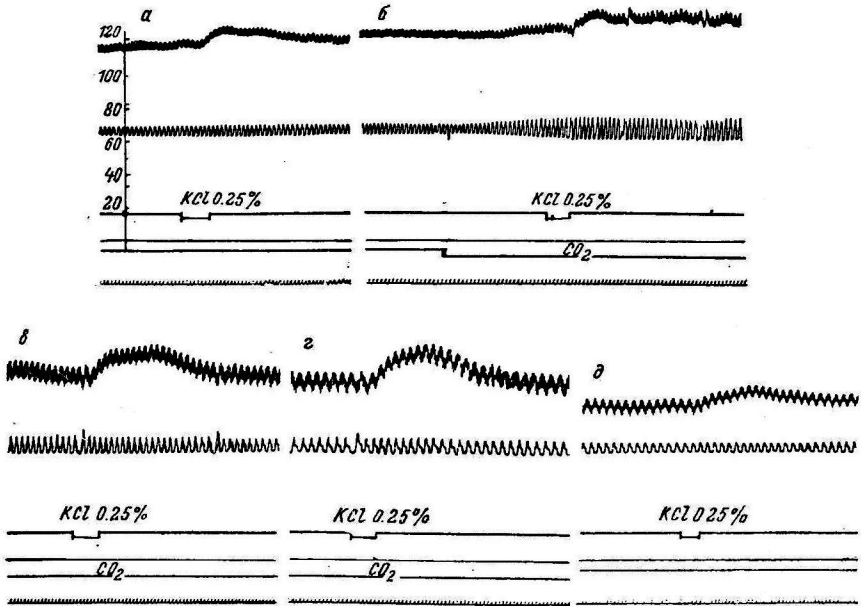


Рис. 4. Фаза повышения интероцептивных рефлексов по мере углубления гиперкапнии после неоднократных длительных применений смеси воздуха с углекислотой.

a — контроль; *б, в, г* — через 25 сек., через 4.5 мин., через 8.5 мин. после начала и *д* — через 3.5 мин. после окончания вдыхания CO_2 . Обозначения те же, что на рис. 1.

деятельности организма. Введение в перфузат ACh или KCl при дыхании воздухом нормального состава после многократных применений углекислоты начинало вызывать не соответствующие данному раздражению побочные реакции: рвотные движения, рвоту, мочеиспускание, что ни разу не наблюдалось в иных условиях опыта. Так, например, в опыте № 25 введение ACh 10^{-4} через 18 мин. после последнего применения для дыхания смеси, содержащей 12.6% CO_2 , одновременно с повышением артериального давления сопровождалось возникновением рвотных движений, которые через минуту вновь повторились, затем последовало мочеиспускание, а еще через 40—50 сек. началась рвота.

Нам кажется, что подобные факты могут в какой-то мере послужить объяснением тех случаев в клинике, когда рвотные и другие, часто патологические, рефлекторные акты возникают без, казалось бы, прямой на то причины. Длительно существующее патологическое состояние организма, возможно, в этих случаях настолько извращает нервную регуляцию функций, что эту «неадекватную» реакцию — в данном случае рвотный акт — может вызвать раздражение, не имеющее прямого к нему отношения, падающее на интероцепторы.

ВЫВОДЫ

1. Характер рефлексорных реакций с хеморецепторов кишечника и селезенки при гиперкапнии изменяется. Изменения эти зависят не только от концентрации CO_2 во вдыхаемом воздухе и длительности ее воздействия, но и от исходного состояния организма (в частности, от глубины нарушений, обусловленных многократным применением углекислоты).

2. После неоднократных применений углекислоты может возникнуть патологическое состояние организма, которое, при дыхании воздухом нормального состава, проявляется в искажении нервной регуляции функций, в вовлечении в обычный рефлекс с интероцепторов необычных, побочных, в данном случае патологических рефлексорных актов.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Г. и В. Н. Зворыкин, в сб.: Вопросы физиологии интероцепции, в. 1, 24, изд. АН СССР, 1952.
- Альбицкий П. М. Об обратном действии или «последействии» углекислоты и о биологическом значении углекислоты, обычно содержащейся в организме. СПб., 1911.
- Введенский Н. Е., Полн. собр. соч., 4, 1953.
- Голодов И. И. Влияние высоких концентраций CO_2 на организм. Изд. ВМА им. С. М. Кирова, Л., 1946.
- Попова Т. В., в сб.: Вопросы физиологии интероцепции, в. 1, 455, изд. АН СССР, 1952.

ALTERATION OF INTEROCEPTIVE REFLEXES IN HYPERCAPNIC STATES

By *A. V. Pogrebkova*

From the laboratory of interoceptive reflexes, I. V. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

The influence of breathing air containing 10—12 per cent carbon dioxide upon circulatory and respiratory effects of chemoreceptive reflexes from bowel and spleen was investigated in perfusion experiments upon anaesthetized cats.

Considerable changes were observed in the pattern of reflex responses from chemoreceptors during hypercapnic states. They depend on CO_2 content of the air and on the duration of its inspiration, as well as upon the initial condition of the animal.

After repeated administration of CO_2 , a pathologic condition may set in when the nervous control of functions is found to be upset on breathing normal air and the usual response to stimulation of interoceptors involves the appearance of extraordinary effects of a pathologic nature.

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ У СОБАК ПРИ ДЕЙСТВИИ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ

Ю. Н. Успенский

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Астрахань

Поступило 6 I 1956

В настоящей работе излагаются результаты исследования некоторых функций пищеварительных органов при экспериментальной лучевой болезни у собак.

В литературе имеется немало указаний на то, что нарушения функций органов пищеварительного тракта занимают видное место в общем комплексе симптомов лучевой болезни, однако вопрос о механизме возникающих нарушений не является еще вполне ясным и изученным (Гемпельман, Лиско и Гофман, 1954; Гамалея и Донской, 1954; Краевский, 1954; Побединский, 1954; Пигалев, 1954; Куршаков, 1954; Киселев, Сиверцев и Бузина, 1955; Перепелкин, 1955, и др.).

Не останавливаясь на обзоре литературы, укажем только, что из описания клинических случаев и экспериментальных исследований указанных автором видно, что нарушения в деятельности пищеварительных органов (как морфологические, так и функциональные) не только отягощают общее состояние облученных животных, но и являются, по-видимому, этиопатогенетическими в отношении вторичных изменений в других органах и системах и, что важнее всего, являются нередко источником осложнений и непосредственной причиной смерти животного.

Анализ литературного материала по изучению лучевой болезни у людей и животных приводит к мысли о зависимости возникающих в организме общих изменений от степени нарушения функций пищеварительных органов. Так, например, отмечаемое почти всеми авторами резкое истощение пострадавших, а равно и подопытных животных обуславливается, как можно предполагать (наряду с другими причинами), понижением всасывательной способности кишечника и слабой усвояемостью пищевых веществ. Последнее, как показали наши исследования, связано с недостатком или отсутствием в пищеварительных соках необходимых для переваривания пищи ферментов, что, в частности, затрудняет полноценную переработку и усвояемость белковых веществ (Разенков, 1937, 1938). Это может способствовать и усугублять в какой-то мере развитие гипопротемии и других нарушений процессов обмена, которые, как известно, возникают при облучении в результате физико-химических изменений в биологических субстратах. Наряду с понижением всасывательной способности кишечника по отношению к пищевым веществам отмечается повышение проницаемости в кровь через стенку кишечника микробов и токсинов, что подавляюще действует на функцию кровяных органов, обуславливает падение гемопоза и все связанные с этим общие изменения в организме, вплоть до развития сепсиса. Как показали специальные исследования, бактерицидные свойства крови снижаются, о чем можно заключить по росту при посевах *Bact. Perfringens* и *Coli communis*.

Проникновение микробов через стенку кишечника обуславливается, по-видимому, нарушением функции барьерных систем в результате слушивания слизистой и обнажения подслизистого слоя, что было выявлено нами (Ю. Н. Успенский и Н. Г. Фельдман) при аутопсии у собак, погибших от лучевой болезни.

Исходя из изложенного, представляет большой интерес и практическое значение изучения некоторых основных функций пищеварительных органов на экспериментальных биологических моделях лучевой болезни.

Данная работа проводилась на кафедре нормальной физиологии в комплексе с кафедрами биохимии, гистологии, микробиологии, нервных болезней. Материал, полученный на этих кафедрах, приводится лишь частично,

Лучевая болезнь вызывалась рентгеновским облучением собак при следующих технических условиях: 160 кв. 4 мА, 0,45 Cu-Al фильтра,

КФР — 30 см. без тубуса. Облучение центрировалось на брюшную полость. Доза 660 р (22 р/м), продолжительность облучения 30 мин. Животные фиксировались в станке лежа на спине. Станок помещался на трахаскопе в горизонтальном положении. Две собаки были облучены с тубусом в дозе 600 р.¹

Сразу после облучения у всех 10 собак возникала рвота, резкая слабость, отказ от еды. На 2—3-й день некоторые животные не проявляли признаков болезни, другие были вялые, плохо ели. Изредка наблюдался жидкий стул и учащенное, но в то же время затрудненное мочеотделение. Нарастание клинических симптомов отмечалось у всех собак с 4—3-го дня; животные не могли ходить и стоять в станке. Наблюдалась постоянные тенезмы, частый кровавый стул, жажда. 2 собаки из 10 погибли на 5-й день, две — на 18-й, одна — на 22-й день, остальные живы (около двух месяцев), но находятся в состоянии резкого истощения. Картина красной крови (исследования П. Е. Эльгорт) характеризовалась постепенным снижением содержания гемоглобина с 65—70% до 40—35% и уменьшением количества эритроцитов до 2—1.7 млн. РОЭ повышалась до 70—80 мм в час; у некоторых собак, наоборот, РОЭ вначале понижалась до 6—4 мм, и лишь со 2-й недели отмечалось прогрессивное увеличение. Отмечалось также у 2 собак увеличение ретикулоцитов — до 8—10 на 1000 эритроцитов — против 5—6 на 1000 в норме. У других животных ретикулоциты отсутствовали, либо количество их колебалось на уровне 1—2—3 на 1000. У собак, погибших на 5-й день после облучения, в картине крови не отмечалось заметных изменений, кроме РОЭ, которая оказалась пониженной до 2—3 мм в час. Исследования сахара крови выявили волнообразный характер изменений. Непосредственно после облучения уровень сахара равнялся 98—195 мг%. В последующие дни он повышался до 140, затем колебался в пределах 70—80 мг%. Со стороны белой крови отмечалось вначале небольшое повышение лейкоцитов, до 8—10 тыс., у некоторых животных на 15—20-й день после облучения наблюдался сдвиг влево, в последующем у всех собак отмечалась лейкопения до 2000—2300—2700.

Исследование секреторной деятельности слюнных желез у 4 собак с выведенным протоком околоушных желез (по Глинскому), проведенное совместно с И. Г. Шварцер и Т. А. Тимофеевой, показало следующее. В первые 3—4 дня после облучения отмечается резкое торможение секреции с 4—5 мл до 2,3—0,7 мл в ответ на 2-кратное раздражение сухарным порошком. Затем количество слюны за опыт возрастает до 6,7—8 мл и колеблется на этом уровне в среднем 5—10 дней, после чего постепенно понижается до исходного уровня или снова снижается до 2—3 мл и затем вторично повышается до 6—7 мл (у 2 собак).

Под влиянием ионизирующего излучения изменяется и трофическая функция слюнных желез. Об этом свидетельствуют данные по изучению качественных показателей слюны (опыты И. В. Шварцер, Т. А. Тимофеевой и др.). Так, например, у всех собак с фистулами по Глинскому отмечалось появление в слюне амилазы (которая в норме, как известно, в слюне собак отсутствует), а именно: у одной собаки — на 7-й день после облучения, у другой — на 13-й день, у двух — на 18-й день. Амилаза выявлялась у всех собак в течение 2—5 дней, после чего исчезала. У одной собаки амилаза выявлялась в слюне дважды за месяц наблюдения. Ферментативная сила слюны 8—64 ед. по Вольгемуту. Отмечены изменения также и в соотношениях органических и неорганических веществ в слюне, хотя общий плотный остаток как до, так и после облу-

¹ Облучение производилось заведующим рентгеновским кабинетом К. Г. Аслановым, который также является участником комплексной работы.

чения колебался на приблизительно постоянном уровне — 0.9—1.3 мг в 1 мм слюны. Так, если в норме у собак соотношение органических и неорганических веществ составляло 3 : 1, то после облучения это соотношение было 3 : 2—3 : 2.5. Установить зависимость между количеством слюны и ее качественным составом нам не удалось. Указанные изменения в плотном остатке отмечались как в периоды гипосаливации, так и в дни усиления секреции. Можно предполагать, что увеличение неорганических веществ в слюне обуславливается нарушением водно-солевого баланса с одновременным изменением трофической функции слюнных желез.

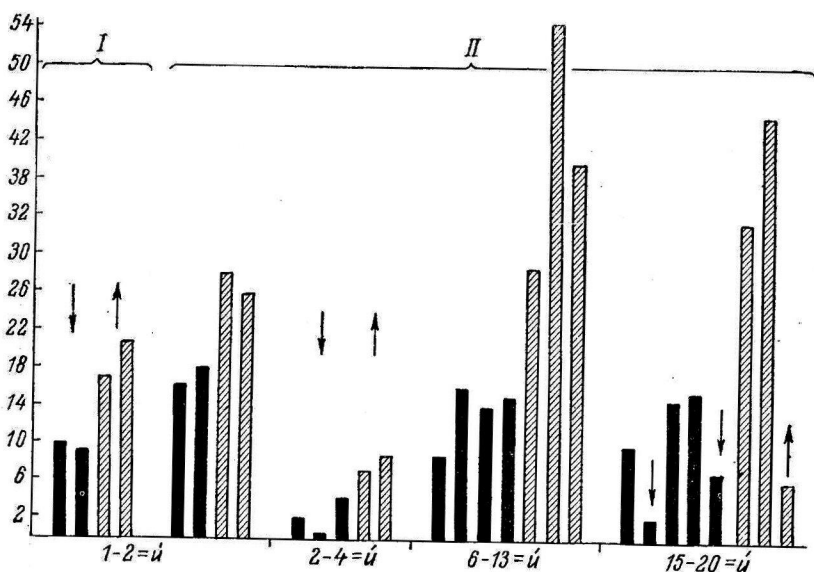


Рис. 1. Желудочная секреция до (I) и после (II) ионизирующего облучения (количество сока натошак 0—4—5 мл).

По оси ординат — количество желудочного сока в мл за час; по оси абсцисс — дни после облучения. Черные столбики — секреция у собаки с павловским желудочком; штриховые столбики — секреция у собаки с фистулой Басова. Стрелка вниз — спонтанная секреция вверх — на хлеб и на алкоголь.

Нарушения секреторной деятельности желудочных желез носили у всех собак такой же закономерно волнообразный характер. Так, например, у собак с желудочком по Павлову (4 собаки), а также у 2 собак с фистулой Басова отмечалась непосредственно после облучения «спонтанная» желудочная секреция кислого сока, затем 1—3 дня резкое торможение секреции на хлеб или на 100 мл 10%-го алкоголя (Per rectum) с 12—15 мл до 2—2.5—1.0—10 мл за час у собак с павловским желудочком и с 15—22 мл до 3—4 мл за час у собак с фистулой Басова. Кислотность сока при этом была следующая: общ. кисл. = 0.242—0.144% против 0.386—0.350% в норме; своб. солян. кислота = 0.072—0.108—0.144% против 0.216—0.288—0.324% до облучения. В последующем (3—4 дня) снова отмечалась «спонтанная» секреция слабо кислого желудочного сока, достигающая до 55—70 мл за час у собак с фистулой Басова и до 8—15 мл за час из изолированного павловского желудочка. Затем снова 1—2 дня наблюдалось значительное угнетение желудочных желез и далее опять обильная «спонтанная» секреция анацидного желудочного сока (рис. 1).

Переваривающая сила сока уже со 2—3-го дня после облучения снижалась с 3.5—3.25 мм до 1—0.5 мм по Метту.

Есть основание полагать, что столь значительное падение ферментативной активности желудочного сока обуславливается не отсутствием в соке катализатора, т. е. свободной HCl, а отсутствием самого фермента — пепсина, который исчезает в результате разрушения его при облучении, или, вернее всего, это обуславливается угнетением главных клеток желудка, которое, по данным наших опытов, предшествует угнетению обкладочных. При определении переваривающей силы сока мы всегда добавляли соляную кислоту, однако переваривание белковых палочек было незначительное.

Закономерный характер изменений отмечался и при изучении моторной функции желудка (опыты Ю. Н. Успенского, Н. П. Гончаренко и Ф. С. Каримовой). В частности, при изучении голодной периодики у 3 собак после облучения отмечалось укорочение периода покоя (а иногда и полное его отсутствие в течение 1.2—2 часов) и усиление голодной периодики. При этом кривая сокращений была неодинаковая: то малозубчатая с единичными подскоками, то, наоборот, амплитуда сокращений превышала норму в 1½—2 раза. Установить какую-либо строгую зависимость во взаимоотношениях между моторной и секреторной функциями желудка нам не удалось. Однако из сопоставления данных секреции и моторики видно, что в те дни, когда моторная деятельность желудка была заторможена, отмечалась обильная «спонтанная» секреция неактивного сока. Когда же наступало торможение секреторной деятельности, голодная периодическая функция усиливалась. По-видимому, обильное «спонтанное» выделение в полость желудка жидкости, не содержащей ни ферментов, ни кислоты, является результатом усиленной экскреции и одновременно трансудации, что осуществляется, как можно полагать, без участия или при слабом участии мускулатуры желудка. Предположение это вытекает из опытов с введением под кожу собакам нейтральрота (одновременно с дачей алкоголя — *per rectum*) и ускоренного его появления в желудочном содержимом (через 25—30 мин., вместо 45—60 мин. у контрольных). Кроме того, как будет показано ниже, в желудочном содержимом (как на раздражитель, так и в спонтанном) отмечалось при этом повышенное содержание белка, тогда как количество белка в сыворотке крови значительно уменьшалось.

Со стороны желез тонкого кишечника у 2 собак с изолированными кишечными петлями по Тири наблюдалось в начале (3—8 дней) усиление секреции на механический раздражитель (резиновый дренаж): с 6—8 мл до 10—15 мл за час, затем резкое торможение — до 2—3 мл за час. Весьма интересные данные получены на тех же животных по изучению белка и белковых фракций в сыворотке крови и пищеварительных соках (опыты А. В. Афанасьевой).

Как уже было указано выше, работами И. П. Разенкова и его сотрудников (В. М. Рубель, Ю. Н. Успенский и др.) показано, что органы пищеварительного тракта участвуют в процессе межтучного обмена белков, жиров и углеводов. Показано также, что усвояемость организмом этих пищевых веществ, а главное белков, находится в прямой зависимости от функционального состояния органов пищеварения.

В литературе мы не нашли каких-либо указаний о динамике белкового состава пищеварительных соков при лучевой болезни, данные же о белковом составе сыворотки крови очень противоречивы.

Исходя из вышеизложенного, мы и поставили перед собой задачу изучить динамику белка и белковых фракций в сыворотке крови и в пищеварительных соках с одновременным выявлением роли пищеварительных органов в белковом обмене при лучевой болезни.

Таблица 1

Колебания в содержании белка и его фракций в сыворотке крови после облучения

	Доза 660 р						Доза 600 р									
	собака Желтый			собака Смирный			собака Черный			собака Белый						
	Б%/	А%/	Г%/	А/Г	Б%/	А%/	Г%/	А/Г	Б%/	А%/	Г%/	А/Г	Б%/	А%/	Г%/	А/Г
Норма	7.98	5.98	2.0	2.99	5.8	4.26	1.57	2.71	5.6	3.91	1.67	1.36	6.3	4.36	1.94	2.24
1-й день	6.53	4.52	2.01	2.25	3.77	2.6	1.17	2.22	5.25	4.0	1.25	3.2	6.08	4.95	1.13	4.37
2-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	5.19	3.89	1.3	2.99	6.08	4.81	1.27	3.80
3-й »	6.47	4.58	1.89	2.43	4.83	3.08	1.75	1.76	—	—	—	—	—	—	—	—
4-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	5.13	3.52	1.61	2.18	6.06	4.16	1.9	2.19
5-й »	7.58	5.48	2.1	2.61	5.49	4.19	1.3	3.22	—	—	—	—	—	—	—	—
7-й »	6.99	4.99	2.0	2.49	5.25	3.79	1.46	2.6	5.07	3.49	1.58	2.21	6.41	4.74	1.67	2.84
9-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	5.25	4.24	1.01	4.2	6.47	4.92	1.55	3.17
10-й »	6.76	5.10	1.66	3.07	5.77	4.36	1.41	3.1	—	—	—	—	—	—	—	—
14-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	5.25	3.91	1.34	2.92	6.41	4.92	1.49	3.8
15-й »	6.99	4.99	2.0	2.49	5.37	3.75	1.62	2.32	—	—	—	—	—	—	—	—
16-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	5.31	4.14	1.17	3.54	6.41	4.89	1.52	3.21
18-й »	6.41	4.0	2.01	1.99	5.71	3.79	1.92	1.97	Погибла			Погибла				
21-й »	6.88	5.08	1.80	2.82	5.67	3.61	1.76	2.05	Погибла на 22-й день.			Погибла				
24-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	Погибла на 22-й день.			Погибла				
30-й »	6.88	4.67	2.21	2.12	—	—	—	—	Погибла на 22-й день.			Погибла				
	Наблюдение продолжается															

Примечание: Б% — % содержания в сыворотке крови белка, А% — % альбумина, Г% — % глобулина, А/Г — альбумино-глобулиновый индекс.

Исследования проводились на 4 собаках до облучения, в период развития лучевой болезни и (у выживших) в период реконвалесценции. Белки определялись рефрактометром, белковые фракции — нефелометром.

Как видно из рис. 2 и табл. 1, количество белка в сыворотке на следующий день после облучения снижается, и тем более резко, чем больше доза облучения. Уменьшение количества белка в сыворотке при меньших дозах облучения (600 р с тубусом) идет за счет снижения глобулинов при нарастании А/Г индекса, а при больших дозах (660 р без тубуса) — за счет альбуминов при снижении А/Г индекса.

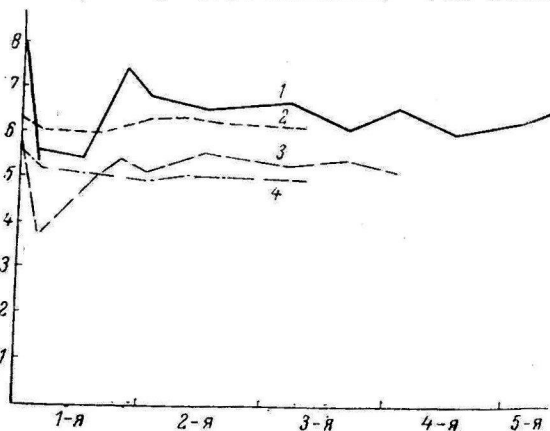


Рис. 2. Изменения в содержании белка сыворотки крови при лучевой болезни.

По оси ординат — белок в %; по оси абсцисс — недели после облучения. 1 — данные, полученные у собаки Желтый; 2 — у собаки Бельчик; 3 — у собаки Смирный; 4 — у собаки Черный.

В последующие дни количество белка в сыворотке крови постепенно возрастает, оставаясь ниже уровня его до облучения.

Лишь у собаки Бельчик за несколько дней до гибели уровень белка в сыворотке был несколько больше, чем до облучения.

В противовес изменениям белкового состава крови в слюне после облучения большой дозой (660 р) можно отметить нарастание количества

Таблица 2

Колебания в содержании белка и его фракций в желудочном соке после облучения

	Доза 660 р				Доза 660 р							
	собака Смирный				собака Бельчик				собака Черный			
	Б ⁰ / ₀	А ⁰ / ₀	Г ⁰ / ₀	А/Г	Б ⁰ / ₀	А ⁰ / ₀	Г ⁰ / ₀	А/Г	Б ⁰ / ₀	А ⁰ / ₀	Г ⁰ / ₀	А/Г
Норма	0.6	0.38	0.22	1.73	1.16	0.74	0.42	1.76	0.92	0.52	0.4	1.3
1-й день	0.57	0.41	0.16	2.56	0.57	0.37	0.2	1.48	—	—	—	—
2-й »	—	—	—	—	1.1	0.74	0.36	2.05	—	—	—	—
3-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8	0.51	0.3	1.7
4-й »	1.16	0.8	0.36	2.2	1.16	0.81	0.35	2.31	—	—	—	—
6-й »	1.16	0.77	0.39	2.35	—	—	—	—	1.34	0.93	0.41	2.27
8-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	0.81	0.5	0.31	1.61
9-й »	1.63	1.04	0.59	1.76	1.63	1.0	0.68	1.59	—	—	—	—
10-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	1.22	0.89	0.33	2.69
11-й »	0.58	0.43	0.15	2.86	1.63	1.16	0.47	2.48	—	—	—	—
15-й »	—	—	—	—	—	—	—	—	1.27	0.89	0.38	2.34
17-й »	—	—	—	—	1.63	1.22	0.41	—	0.82	0.52	0.3	1.73
21-й »	0.41	0.29	0.12	2.42	Погибла на 18-й год				Погибла на 18-й день			
	Погибла на 22-й день.											

Примечание. Б⁰/₀ — белка, А⁰/₀ — альбумина, Г⁰/₀ — глобулина, А/Г — альбумино-глобулиновый индекс.

белка с 0.42—0.6% до 1.1—1.18%. За день до гибели количество белка в слюне значительно уменьшается, тогда как в сыворотке крови — нарастает.

В желудочном соке также удалось отметить (табл. 2) нарастание количества белка в период развития лучевой болезни как за счет альбуминов, так и за счет глобулинов и, наоборот, резкое падение белка в спонтанном желудочном соке к моменту гибели животного в противоположность нарастанию белка в сыворотке крови (собаки Смирный и Черный).

Таким образом, при лучевой болезни у собак наряду с развитием общей гипопроотеинемии в пищеварительных соках (в слюне и желудочном соке) количество белка значительно повышается. Исходя из концепций И. П. Разенкова, можно полагать, что наряду с другими причинами гипопроотеинемия связана с нарушением функций органов пищеварительного тракта и, в частности, с понижением их переваривающей и всасывательной способности, что нарушает нормальную переработку белка и его фракций в пищеварительном канале.

Анализируя полученные данные, можно заключить, что изменения в секреторной деятельности пищеварительных органов носят у всех собак закономерно волнообразный характер: то усиление, то значительное торможение секреции. Однако, несмотря на идентичность в характере и направленности нарушений и прямую связь таковых с динамикой развития лучевой болезни, в деятельности изучаемых нами органов выявляются и некоторые своеобразия, обуславливаемые спецификой их анатомической структуры и особенностями их регуляторных механизмов. Так, например, в то время, как секреция слюнных и желудочных желез в первые 3—5 дней после облучения резко тормозилась, что связано, очевидно, с соответствующей реакцией центральной нервной системы и, в частности, с угнетением вегетативной нервной системы, секреция кишечных желез значительно усиливалась. Это объясняется, по-видимому, тем, что деятельность кишечных желез, регулируемая в основном центральной нервной системой и гуморальным путем, осуществляется в сочетании с сохранившимися более древними механизмами регуляции — интрамуральной нервной системой, влияние которой при угнетении центральных механизмов выявляется в более заметной форме. Это и выразилось в наших опытах в усиленной секреции в ответ на механическое раздражение кишечной петли дренажем. Первоначальные изменения в деятельности всех пищеварительных органов следует рассматривать, по-видимому, как рефлекторную реакцию на облучение, а не как результат непосредственного воздействия проникающей радиации на органы брюшной полости. Доказательством тому могут служить резкие сдвиги в первый же день после облучения в деятельности слюнных желез, которые в наших опытах не являлись местом непосредственного приложения лучистой энергии. Следовательно, нервная система ранее других тканей вовлекается в общий процесс и определяет характер деятельности в регулируемых ею органах, в частности в пищеварительных.

Что касается механизма спонтанной секреции желудочного сока, то таковая в основе своей, по-видимому, имеет различное происхождение и обуславливается различными причинами.

В наших опытах, как можно заключить из анализа материала, в объяснении спонтанной секреции были вскрыты три причины: секреция, экскреция и трансудация, проявляющиеся как одновременно, так, возможно, и отдельно друг от друга.

Сопоставление лучевой болезни по дням течения и картины крови с функцией пищеварительных органов показывает, что наиболее выраженные изменения в гемопоэзе совпадают с особо резкими нарушениями в работе органов пищеварительного тракта.

Дальнейшее изучение этого вопроса поможет более детально вскрыть механизмы возникающих при лучевой болезни нарушений в пищеварительных органах, выявить их роль в динамике развития общих изменений в организме и наметить пути к разработке практических мероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

- Гамалея А. Н., М. Д. Донской, Военно-мед. журн., № 10, 9, 1954.
 Гампельман Л., Г. Лиско и Д. Гофман. Острый лучевой синдром. М., 1954.
 Киселев П. Н., Ш. Могилёвский и Л. С. Когли. Бюлл. экспер. биол. и мед., 27, № 3, 1949.
 Киселев П. Н., В. Н. Сиверцева, П. Л. Бузина, ЖМЭИ, № 12, 54, 1955.
 Краевский Н. А., Советск. мед., № 10, 3, 1954.
 Куршак Н. А., в кн.: Биологическое действие излучения, 137, М., 1954.
 Перепелкин С. Р., Тр. VIII съезда физиолог., биохим., фармакол., 473, Киев, 1955.
 Пигалев И. А., в кн.: Биологическое действие излучения, 76, М., 1954.
 Побединский М. А. Лучевые осложнения при рентгенорадиевой терапии. М., 1954.
 Разенков И. П., в сб.: К механизму регуляции деятельности пищеварительных желез, М., 1937; Новые данные по физиологии и патологии пищеварения. М., 1948.
 Рубель В. М., в кн.: Рефераты научных работ АМН СССР, 45, М., 1947.
 Успенский Ю. Н. Реактивность пищеварительных желез при общих возникающих в организме патологических процессах. Дисс., 1946; Новое в физиологии пищеварения. Изд. «Правда», 1949.

EFFECTS OF IONIZING RADIATION UPON ACTIVITY OF DIGESTIVE ORGANS IN DOGS

By *Y. N. Uspenski*

From the department of physiology, Medical Institute, Astrakhan.

After preliminary operations, performed for observing alimentary functions, 10 dogs were exposed to local irradiation of the abdomen. Single doses of 660 r were followed by a series of fluctuations in the activity of all digestive organs. There was an abrupt fall in salivary gland secretion, followed by a 1½—2 fold increase. Two or three weeks after irradiation, salivation was gradually decreasing to initial rates. The appearance of amylase in saliva was noted, and the contents of ash in the solid fraction had risen.

In dogs with Pavlov pouch and Bassov fistula, gastric secretion was observed to rise immediately after exposure; 2—3 days later it was suppressed. Profuse spontaneous secretion of inactive gastric juice set in after the first week had elapsed. On some days gastric secretion in response to bread or alcohol was completely inhibited. Periodic hunger activity of the stomach was characterized by shortened intervals of rest, whereas the force of contractions was increased. Secretion of intestinal glands, observed in dogs with Thiry fistulae, rose to 1½ of its initial volume at first, after which its rate was greatly reduced.

Protein contents and protein fractions of saliva and of gastric juice were high, while total serum protein was reduced.

Four of the 10 dogs died; the others were slow to recover from severe emaciation.

ФЕРМЕНТНЫЙ СОСТАВ И НЕКОТОРЫЕ СВОЙСТВА СОКА ТОЛСТОГО КИШЕЧНИКА

И. Б. Куваева

Лаборатория физиологии пищеварения института питания АМН СССР, Москва

Поступило 23 XII 1955

Секреторные процессы, протекающие в толстом кишечнике, изучены недостаточно. Имеющиеся данные получены в основном при изучении слепой кишки. Г. Б. Берлацкий (1903), Н. Д. Стражеско (1904) показали, что сок слепой кишки состоит из комочков «слизи» и жидкой части, имеет щелочную реакцию и содержит эрепсин и амилазу, а также в незначительном количестве инвертазу и мальтазу. В этот период было распространено представление о том, что «комочки» кишечного секрета играют роль материала, служащего остовом для кала. Поэтому при химическом исследовании сока они не учитывались и все определения ферментов проводились только в жидкой части секрета. Позднее данные Берлацкого и Стражеско нашли себе подтверждение при исследовании кишечного сока человека. Наблюдения А. В. Риккль и Е. П. Глинской (1935) над больным, у которого в процессе хирургического лечения образовался изолированный отрезок восходящей части толстой кишки, показали выделение из этой части кишечника хлопьев «слизи» и жидкой части секрета щелочной реакции. В соке была обнаружена, помимо ранее открытых ферментов, слабо активная липаза. Райт, Флори и Дженингс (Wright, Florey a. Jennings, 1938, 1941) нашли, что секрет colon дегеребрированных кошек не содержит энтерокиназы, инвертазы, эрепсина и липазы; однако в нем присутствуют амилаза и дипептидаза.

При изучении секреторных процессов в тонких кишках в Лаборатории физиологии пищеварения Института питания АМН СССР (Шлыгин, Фомина) было установлено, что кишечные ферменты — энтерокиназа, фосфатаза, сахараза, пептидаза и липаза выделяются в составе «слизистых» комочков, которые, по данным той же лаборатории и Лаборатории патоморфологии Института питания АМН СССР (Разумов), представляют собой оторванные распадающиеся клетки кишечного эпителия.

Представлялось необходимым проследить содержание в секрете ферментов количественными методами и выяснить, не имеет ли место и в толстом кишечнике такой же ферментоотделительный процесс, как и в тонком. Для разрешения этого вопроса нами было предпринято исследование не только жидкой части секрета толстых кишок, но и его «слизистых» комочков.

МЕТОДИКА

Работа проводилась на 4 собаках, каждая из которых имела 2 изолированных отрезка по Тири: у 2 животных были сделаны изолированные отрезки 12-перстной и слепой кишок и у 2 других животных — 12-перстной и средней части толстых кишок. Животные находились на полноценном смешанном рационе, принятом в Институте питания. Опыт ставился через 18—20 час. после кормления. Сок собирался в течение 5 час. с помощью воронки и подвешенной пробирки. Ферменты — энтерокиназа, щелочная фосфатаза, пептидаза, липаза, сахараза и амилаза — определялись методиками, принятыми, а частью и разработанными в лаборатории физиологии пищеварения. Фосфатаза определялась по расщеплению фенолфталейнфосфата натрия; сахараза — по разложению 8%-го раствора сахара с дальнейшим поляриметрированием; пептидаза — по разложению 5%-го раствора пептона с последующим титрованием 0.2 М КОН в 90°-м спирте; липаза — по разложению трибутирина с дальнейшим титрованием 0.1 N КОН в 50°-м спирте; энтерокиназа — по активированию препарата трипсиногена в виде сухой поджелудочной железы коров и с последующим наблюдением

над переваривающим и створаживающим казеин действием; амилаза — по Вольгемуту с внесением фосфатного буфера pH 6.8, содержащего также 0.5% NaCl.

Более подробное описание этих методик можно найти в статьях Г. К. Шлыгина (1950), Л. С. Фоминой (1951, 1952) и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Опыты показали, что без местного механического раздражения слепой кишки из нее при секреции выделяется очень небольшое количество сока: у собаки № 1 — от 0.1 до 0.2 г за 1 час, у собаки № 2 — от 0.04 до 0.1 г (по данным 10 опытов). Сок состоит из прозрачной жидкости и серовато-желтоватых комочков с примесью студенистой прозрачной слизи; причем соотношение жидкой части и «слизистых» комочков чаще всего 1 : 1.

Сок отделяется периодически, периоды секреции сменяются периодами покоя. Эти периоды нередко не совпадают полностью с таковыми в duodenum, но количество их за 5 час. чаще всего одинаково (рис. 1).

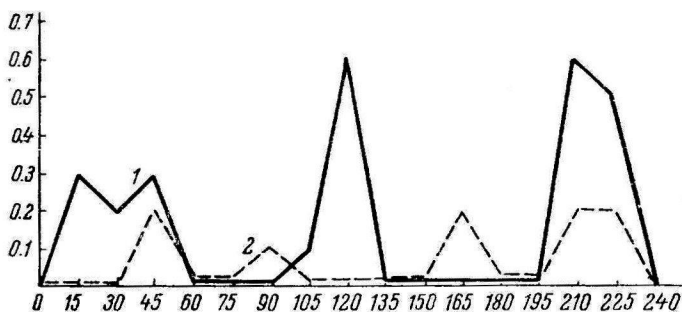


Рис. 1. Количество сока (за каждые 15 мин.) у собаки с изолированными отрезками 12-перстной (1) и слепой (2) кишок.

По оси ординат — количество сока (в мл); по оси абсцисс — время (в мин.).

Из отрезка средней части толстых кишок у собаки № 3 выделяется от 0.03 до 0.13 г сока за 1 час. Нужно отметить, что были дни, когда за 5 час. сок совсем не отделялся. У собаки № 4 из такого же отрезка за 1 час выделяется от 0.08 до 0.27 г сока. Часто этот секрет по количеству равен нескольким каплям прозрачной жидкости, или выделяются лишь «слизистые» комочки.

Мы наблюдали в секрете средней части толстых кишок 3 разновидности «слизистых» комочков.

1. Серовато-желтоватые комочки очень похожи на таковые в соке слепой кишки, иногда они имеют вид серовато-желтоватых плотных тяжей. Они представляют собой отторгнутый эпителий, по-видимому, уплотненный в продольных складках слизистой толстого кишечника. Подобные комочки (собака № 4) или уплотненные тяжи (собака № 3) представляют собой нормальный секрет толстого кишечника. Морфологические исследования указанных «слизистых» комочков проведены нами совместно с Э. М. Гаджиевой. Подробные данные об этом будут приведены в специальном сообщении.

2. Прозрачная стекловидная слизь, являясь секретом бакаловидных клеток, присутствует в сравнительно большом количестве только непосредственно после операции, а затем отделяется в меньшем, но все же заметном количестве.

3. Отдельные слепки, достигающие по весу 1.5—3 г и имеющие вид сероватых глыбок с резким каловым запахом. Они отделяются изредка и, вероятно, представляют собой наслаение отторгнутых эпителиальных клеток, задержавшихся в просвете отрезка. Подобные же слепки наблюдали Риккль и Глинская в секрете изолированной кишки человека.

В секрете слепой кишки мы никогда не наблюдали отделения слепков, а прозрачная студенистая слизь отделяется только в составе серовато-желтоватых комочков в небольшом количестве. По-видимому, более силь-

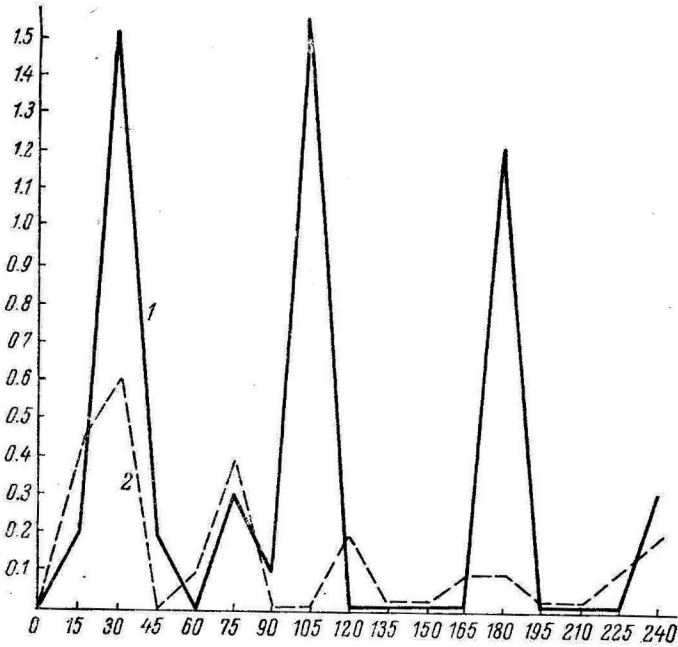


Рис. 2. Количество сока (за каждые 15 мин.) у собаки с изолированными отрезками 12-перстной кишки (1) и средней части толстой кишки (2).

Обозначения те же, что на рис. 1.

ная моторика в отрезке слепой кишки обуславливает и более регулярное отделение его содержимого.

У собаки № 4 секрет из отрезка средней части толстых кишок отделяется периодически с теми же особенностями, что и в слепой кишке (рис. 2).

У собаки № 3 чаще всего выделялись плотные тяжи, их отделение очень растянуто, и судить о наличии периодичности более трудно.

Наряду с наблюдениями над периодической секрецией нами были поставлены опыты с применением местного механического раздражения. Для этого в изолированный отрезок вводилась мягкая резиновая трубочка. Количество отделяющихся из слепой кишки «слизистых» комочков при местном механическом раздражении остается без изменения, а из средней части толстых кишок увеличивается в 5—10 раз по сравнению с секрецией без местного раздражения. Возможно, что это зависит от задержки «слизистых» комочков в просвете отрезка: при вставлении трубочки этот задержавшийся секрет может выделяться.

Количество жидкой части секрета при механическом раздражении в обоих участках толстого кишечника увеличивалось в 5—10 раз.

Жидкий секрет представляет собой совершенно прозрачную жидкость, рН которой колеблется в пределах от 8.5 до 9.0, что согласуется с данными, полученными на людях О. В. Вернке и М. М. Левиным (1935).

комочках. Пептидаза и липаза в жидкой части секрета обоих участков толстого кишечника применявшимися методами были обнаружены только в виде следов. Сахараза не обнаружена ни в жидкой части секрета, ни в «слизистых» комочках.

Из приведенных данных следует, что основная масса фосфатазы, пептидазы и липазы содержится в «слизистых» комочках. Отсюда можно предположить, что ферментоотделительный процесс в толстом кишечнике носит тот же характер, что и в тонком, и состоит в отторжении клеток энтероцитов, вырабатывающих ферменты. В просвете кишок клетки распадаются и ферменты переходят в химус. Поэтому мы определяли содержание ферментов в гомогенате, а затем рассчитывали количество отделяющихся ферментов за 1 час и содержание ферментов в 1 г «слизистых» комочков.

Как видно из табл. 3, количество отделяющегося секрета из слепой кишки при периодической секреции за 1 час колеблется от 0.04 до 0.26 и в среднем в 5 раз меньше, чем в 12-перстной, при этом количество жидкой части в 10 раз, а количество «слизистых» комочков в среднем в 2 раза меньше, чем в секрете 12-перстной кишки.

Количество ферментов — фосфатазы, пептидазы и липазы, отделяющихся за 1 час в секрете слепой кишки, было в 20, а иногда в 25 раз меньше, чем в секрете 12-перстной кишки.

Мы приводим цифры, непосредственно полученные в опыте. Следует иметь в виду, что при оперировании животных отрезки 12-перстной и средней части толстых кишок брались одинаковой длины (12—14 см); слепая кишка изолировалась полностью и составляла приблизительно $\frac{2}{3}$ длины изолированного отрезка 12-перстной кишки. Для более точного сопоставления секреции из слепой кишки по сравнению с другими изолированными отрезками нужно внести соответствующие коррективы, исходя из указанных размеров этих отрезков кишок.

Из той же таблицы видно, что количество фосфатазы в 1 г «слизистых» комочков слепой кишки в среднем в 15 раз меньше, чем в 1 г «слизистых»

Таблица 3

Количество ферментов в г «слизистых» комочков (в условных единицах) и за 1 час секреции из различных участков кишечника при периодической секреции (собака № 2)

Ферментный состав	Отделение секрета за 1 час				Содержание ферментов в 1 г «слизистых» комочков			
	слепая кишка		12-перстная кишка		слепая кишка		12-перстная кишка	
	пределы колебаний	среднее	пределы колебаний	среднее	пределы колебаний	среднее	пределы колебаний	среднее
Фосфатаза	96—380	187	1350—8100	5070	500—3620	2107	11000—54000	32500
Пептидаза	5.1—9.1	7.0	39.8—398	114.9	42.0—95.9	69.8	239—1199	616
Липаза	1.6—5.0	3.0	22.2—132	64.0	25.0—105.6	56	180—600	378
Сок	0.04—0.26	0.15	0.28—1.94	0.75	—	—	—	—
Жидкая часть	0.0—0.13	0.06	0.15—1.62	0.57	—	—	—	—
Слизистые комочки	0.04—0.13	0.09	0.06—0.32	0.18	—	—	—	—

комочков 12-перстной кишки, и составляет чаще всего 2000 ед. Количество пептидазы и липазы в первых комочках в среднем в 10 раз ниже, чем во вторых, и составляет в среднем соответственно 69 и 56 ед. Нужно отметить, что вследствие малого количества сока пептидаза и липаза применявшимися методиками часто не обнаруживались. Аналогичные результаты были получены на собаке № 1.

Количество отделяющегося за 1 час секрета средней части толстых кишок не отличалось существенно от такового в секрете слепой кишки. Скорость отделения фосфатазы в секрете средней части толстых кишок была в 35 раз, а пептидазы и липазы — в 10 раз меньше скорости отделения тех же ферментов в соке 12-перстной кишки.

Содержание фосфатазы, пептидазы и липазы в 1 г «слизистых» комочков секрета средней части толстых кишок характеризуется приблизительно теми же величинами, что и в «слизистых» комочках слепой кишки (табл. 4). Определение амилазы в секрете слепой и средней части толстых кишок показало наличие этого фермента в виде следов (до 24 ед.).

Таблица 4

Количество ферментов в 1 г «слизистых» комочков (в условных единицах) и за 1 час секреции из различных участков кишечника при периодической секреции (собака № 4)

Ферменты и составные части сока	Отделение секрета за 1 час				Содержание ферментов в 1 г «слизистых» комочков			
	средняя часть толстых кишок		12-перстная кишка		средняя часть толстых кишок		12-перстная кишка	
	пределы колебаний	среднее	пределы колебаний	среднее	пределы колебаний	среднее	пределы колебаний	среднее
Фосфатаза	33.7—1340	232	6120—12260	8670	940—8930	2690	16290—72000	39870
Пептидаза	3.6—21.8	12	58—123.6	90.5	36.2—109	68.3	156—1060	452
Липаза . . .	3.8—9.4	6.6	35.7—102.1	59.1	47.56.4	51.7	121—695	280
Сок	0.05—0.27	0.17	0.4—0.94	0.69	—	—	—	—
Жидкая часть . . .	0.0—0.11	0.09	0.25—0.65	0.45	—	—	—	—
Слизистые комочки	0.02—0.25	0.08	0.09—0.39	0.24	—	—	—	—

Помимо определения ферментов в гомогенате секрета средней части толстых кишок, полученного при периодической секреции, нами было исследовано содержание ферментов в жидкой части и в каждом из видов «слизистых» комочков, свойственных этому секрету. Полученные данные показали, что жидкая часть секрета средней части толстых кишок содержит небольшое количество фосфатазы, пептидазы и липазы. Эти ферменты, по-видимому, вымываются из распадающихся клеток «слизистых» комочков (табл. 5).

Стекловидная часть «слизистых» комочков пропитывается жидкой частью секрета и характеризуется тем же содержанием ферментов, что и жидкая часть сока. Изредка отделяющиеся темные «слепки» содержат фосфатазы, причем в 10 раз больше, чем обычные серовато-желтоватые слизистые комочки, и в 100 раз больше, чем жидкая и стекловидная части секрета. Содержание пептидазы и липазы в слепке также значительно выше, чем в обычном секрете. Сахароза при многократных исследованиях секрета как слепой, так и толстых кишок нами не обнаружена. Однако в слепке было найдено 32.5 ед. ее. Этот факт, а также описанное в лите-

Таблица 5

Содержание ферментов в жидкой части и в разных видах «слизистых» комочков секрета средней части толстых кишок. Данные 3 опытов для каждого компонента секрета в условных единицах на 1 г (собаки №№ 3 и 4)

Ферменты	Жидкая часть						Стекловидная часть			Серовато-желтоватые слизистые комочки			Темные «слепки»		
	56	280	301	380	235	450	1890	7500	2010	21800	68000	19500			
Фосфатаза	16.3	0.0	6.2	0.0	0.0	—	47.7	62	36.2	189	589	401.7			
Пептидаза	13.5	3.0	4.1	3.3	0.0	0.0	56.	133	—	248.5	294	119.8			
Липаза	0.0	0.0	—	0.0	0.0	—	0.0	—	0.0	32.5	—	—			

ратуре наличие сахаразы в секрете слепой кишки можно объяснить тем, что некоторые количества этого фермента способна вырабатывать кишечная микрофлора (Михлин и Геймерг, 1954). Это объяснение кажется тем более вероятным, что при морфологическом исследовании в слепках обнаружено значительное количество микробов.

В связи с тем, что в литературе (Верпке и Левин, 1935) имеются отдельные указания на присутствие якобы в соке толстой кишки энтерокиназы, нами было проведено несколько определений этого фермента по методу Г. К. Шлыгина (1952). В качестве препарата трипсиногена нами было использовано сухое вещество поджелудочной железы крупного рогатого скота. Для обнаружения слабой энтерокиназной активности мы увеличили сроки активации и опыты ставились в 2 вариантах.

1) «Слизистые» комочки секрета слепой или средней части толстых кишок гомогенизировались с небольшим количеством воды (в соотношении 1 : 4; 1 : 5; 1 : 6). Затем к 1 мл гомогената добавлялось 2 капли 0.2 м фосфатного буфера с рН 7.16 и 0.03 г. сухого вещества поджелудочной железы. Смесь помещалась в термостат при 37° на 3 часа, после чего определение велось как обычно по методике определения энтерокиназы.

2) Так как энтерокиназа в «слизистых» комочках 12-перстной кишки собак содержится в виде предшественника (киназогена), который превращается в энтерокиназу под влиянием трипсина, то мы попытались обрабатывать сок толстых кишок следующим образом: к 1 мл гомогената «слизистых» комочков добавлялось 0.8 мл самоактивировавшегося трипсина, 0.25 мл 0.7 N аммиачного буфера с рН 8.9 и 1.9 мл воды. Смесь помещалась в термостат на 2 часа, после чего обычным способом определялась энтерокиназа. Все исследования «слизистых» комочков слепой и средней части толстых кишок, проведенные по 1-му и 2-му вариантам, дали отрицательные результаты (данные 8 опытов). Это свидетельствует об отсутствии энтерокиназы и ее предшественника в секрете толстых кишок.

ВЫВОДЫ

1. Секрет толстых кишок (слепая и средняя часть толстой), состоящий из жидкой части и «слизистых» комочков, в отсутствие местного раздражения у собак отделяется периодически.

2. Жидкая часть сока, отделяемая в большем количестве при местном механическом раздражении, чем при периодической секреции, сравнительно бедна ферментами и представляет собой весьма щелочную жидкость с рН от 8.5 до 9.

3. Основная масса ферментов, так же как и в тонких кишках, выделяется в составе «слизистых» комочков. Это свидетельствует о том, что ферментоотделительный процесс в толстом кишечнике носит тот же характер, что и в тонком.

4. Секрет толстых кишок содержит в значительном количестве щелочную фосфатазу и в небольшом количестве пептидазу, липазу и амилазу.

5. Энтерокиназа в секрете толстых кишок отсутствует.

6. Находимые в секрете толстых кишок в ряде случаев небольшие количества сахаразы могут быть объяснены присутствием микроорганизмов, способных вырабатывать этот фермент.

ЛИТЕРАТУРА

- Берлацкий Г. Б. Материалы к физиологии толстых кишок. Дисс., СПб., 1903.
 Вернке С. В. и М. М. Левин, Физиолог. журн. СССР, 18, 2, 266, 1935.
 Михлин С. Я., Тез. докл. на сесс. Инст. питания АМН СССР, 18, М., 1959.
 Михлин С. Я. и В. Г. Геймеерг, Вопр. питания, 13, в. 6, 27, 1954.
 Разумов М. И., Вопр. питания, 11, в. 4, 18, 1952.
 Риккль А. В. и Е. П. Глинская, в сб.: Нервно-гуморальные регуляции в деятельности пищеварительного аппарата человека, 95, 1935.
 Стражеско Н. Д. К физиологии кишок. Дисс., СПб., 1904.
 Фомина Л. С., Тр. АМН СССР, 13, Вопр. питания, в. 1, 130, 1951.
 Фомина Л. С., С. Я. Михлин и Г. К. Шлыгин, Биохимия, 17, в. 2, 434, 1952.
 Шлыгин Г. К., Биохимия, 15, в. 6, 509, 1950; Усп. совр. биол., 33, в. 1, 16, 1952.
 Florey H. W., R. D. Wright and M. A. Jennings, Quart. J. Exper. Physiol., 28, 207, 1938; Physiol. Rev., 21, N 1, 36, 1941.

INTESTINAL ENZYMES AND SOME PROPERTIES OF LARGE BOWEL SECRETIONS

By *I. B. Kuvaeva*

From the laboratory of physiology of digestion, Institute of Nutrition, Moscow

In the absence of local stimulation, periodic secretion of liquid fraction and of mucous clumps may be observed in the large bowel (caecum and mesocolon) of the dog. Local mechanical stimulation is accompanied by secretion of a greater quantity of the liquid fraction, which has a relatively low enzyme content and a distinctly alkaline reaction (pH 8.5—9.0).

Most of the enzymes secreted by the colon are contained in the mucous clumps. This points to a close similarity between processes of enzyme secretion by the small and the large bowels. Considerable quantities of alkaline phosphatase are found in colonic secretion; peptidase, lipase and amylase are found in small quantities. No enterokinase has been detected in large bowel secretions. The presence of small quantities of saccharase occasionally observed in colonic secretions may be related to the occurrence of microorganisms producing this enzyme.

О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ ТОНУСОПОДОБНЫМИ И ПОЗНОТОНИЧЕСКИМИ СОКРАЩЕНИЯМИ

Л. Н. Зефирова

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Казань

Поступило 30 VII 1955

Тонусоподобные и познотонические сокращения являются признанными моделями естественной тонической деятельности скелетных мышц на периферическом нервно-мышечном препарате. Исследователи, изучавшие тонусоподобные или познотонические сокращения, указывали на большое сходство (Свердлов, 1933; Горшков и Гусева, 1934; Макаров, 1935, 1939), а иногда и на тождественность этих форм сократительной деятельности (Жуков, 1935; Шарипова и Жуков, 1954). Однако вопрос о соотношении между ними специально не обсуждался. Поэтому перед нами и встала задача сравнительного разбора данных сокращений. Эта задача значительно облегчалась тем, что в предыдущих работах мы исследовали как те, так и другие сокращения (Зефирова и Кибяков, 1954, 1956).

Оба вида сокращений характеризуются плавностью нарастания, большой слитностью, относительной неустойчивостью и небольшой величиной развиваемого мышцей напряжения. Хотя тонусоподобные сокращения получаются только в условиях альтерации нерва или мионеврального соединения, а познотонические сокращения могут быть получены и без альтерации, однако альтерация способствует получению и этих последних (Болдырев и Квасов, 1934; Горшков и Гусева, 1935; Зефирова и Кибяков, 1956).

Но наряду с чертами сходства разбираемые сокращения имеют и ряд существенных отличий. Так, если при тонусоподобном сокращении ответ на одиночные раздражения нерва отсутствует, то при познотонических сокращениях одиночные сокращения имеются, правда, значительно уменьшенные. Познотонические сокращения, плавные и округленные, не имеют длительного латентного периода и начинаются некоторым начальным вздрагиванием. При познотонических эффектах отсутствуют изменения вязко-пластических свойств, столь характерные для тонусоподобных сокращений: после прекращения раздражения мышца полностью расслабляется (рис. 1 и 2). В то время как тонусоподобные сокращения в типичной форме получаются лишь на так называемых «тонических» мышцах лягушки (Верещагин и Жуков, 1947; Верещагин, 1948), познотонические имеют место на мышцах и холоднокровных (Goldscheider, 1891; Горшков и Гусева, 1935; Введенский, 1952) и теплокровных животных (Briscoe, 1931; Горшков и Гусева, 1934, и др.).

Особенно же отчетливые различия выступают в опытах на животных, у которых предварительно за 5—9 дней до опыта полностью или частично удалялась поджелудочная железа. Согласно данным А. В. Кибякова и его сотрудников, такое оперативное вмешательство ведет к нарушению образования в организме ацетилхолина, по-видимому, вследствие рас-

стройства фосфолипидного обмена (Кибяков и Узбеков, 1950). В этих условиях тонусоподобные сокращения изменяются и исчезают (Зефиров и Кибяков, 1954), а познотонические получаются легче и лучше (Зефиров и Кибяков, 1956). Все это указывает на то, что механизмы разбираемых сокращений являются весьма различными.

В данной статье рассматриваются познотонические и тонусоподобные сокращения, получаемые для удобства сравнения одинаковым методом — путем альтерации нерва постоянным током.

МЕТОДИКА

Опыты на теплокровных животных (кошке) производились под легким ингаляционным наркозом. Объектом исследования служила четырехглавая мышца—бедренный нерв. Исследуемая мышца оставалась полностью интактной и находилась в условиях естественного кровообращения. Регистрация сокращений производилась по движению конечности, предварительно полностью денервированной.

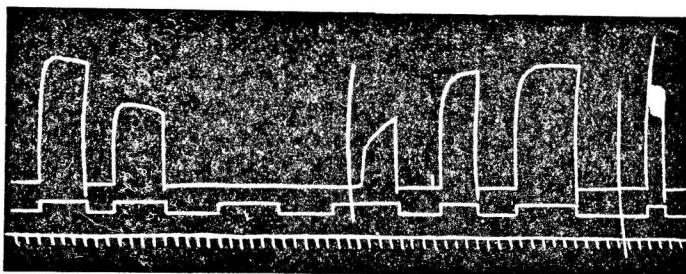


Рис. 1. Изменение сократительных эффектов при альтерации нерва постоянным током. Четырехглавая мышца — бедренный нерв кошки. Частота раздражения во всех случаях — 12 раз в 1 сек., сила — 3.0 шкалы неонепрерывателя при пороге 1.1 деления шкалы.

Сверху вниз: миограмма; отметка раздражения; отметка времени (5 сек.)

Опыты на лягушках (*R. ridibunda*) проводились на изолированном нервно-мышечном препарате: икроножная мышца—седалищный нерв. В ряде опытов исследовался нервно-мышечный препарат портняжной мышцы. Регистрация производилась в изотонических условиях.

Раздражающие электроды помещались на нерве между широко расставленными неполяризуемыми электродами (ближе к мышце—катод). Для раздражения служили разряды неоновой прерывателя. Как правило, применялись оптимальные раздражения сравнительно небольшой частоты, которая вызывала отчетливый зубчатый тетанус. В цепь альтерирующего постоянного тока включался реохорд и микроамперметр.

Альтерация нервного ствола теплокровных постоянным током вызывает превращение зубчатого тетануса в типичное познотоническое сокращение. При дальнейшем углублении альтерации высота познотонических эффектов уменьшается и затем раздражение не вызывает уже никакого эффекта. При ослаблении альтерирующего тока познотонические сокращения восстанавливаются. Выключение альтерации ведет к появлению снова зубчатых тетанических эффектов. Рис. 1 показывает уменьшение и исчезновение познотонических сокращений при усилении альтерации и восстановление их при ослаблении альтерирующего тока (первое одичное вздрагивание). Выключение альтерации (второе вздрагивание) ведет к появлению тетанического эффекта, аналогичного начальному. Частота и сила раздражения во всех случаях одна и та же (частота — 12 раз в 1 сек., сила — 3.0 шкалы неонепрерывателя).

Опыты, проведенные на теплокровных, таким образом показали, что на нервно-мышечном приборе кошек имеют место две формы сократительной деятельности: тетаническая и познотоническая. Тонусоподобные сокращения, которые описаны для холоднокровных, здесь не наблюдаются.

При альтерации нерва холоднокровных также имеет место последовательное изменение сократительных эффектов. По мере развития альтерации характер первоначального тетануса изменяется. Быстрота нарастания его несколько уменьшается, а слитность увеличивается. С углублением альтерации и уменьшением высоты сокращений эти изменения выступают еще более отчетливо и сокращение делается удивительно схожим с познотоническими сокращениями теплокровных. Так же, как и в случае последних, одиночные раздражения в эту стадию альтерации еще вызывают отдельные вздрагивания, правда, весьма уменьшенные. Эти слитные сокращения наблюдаются также и на нетонических мышцах лягушки (*m. sartorius*) и в тех случаях, когда отсутствуют тонусоподобные эффекты. Так, на рис. 2 показано изменение характера сокращения икроножной мышцы при альтерации нерва. То же раздражение до альтерации, а также с дистальных от альтерированного участка электродов дает отчетливо зубчатый тетанус. Тонусоподобные сокращения в этом опыте не были получены.

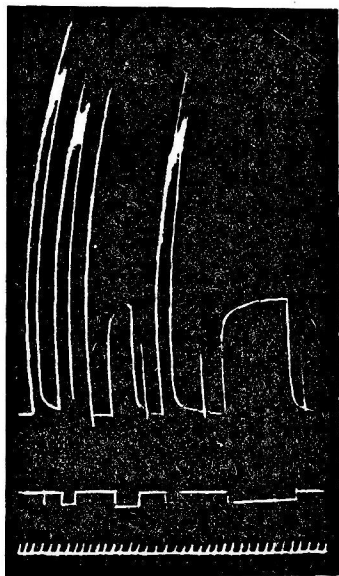


Рис. 2. Характер сокращений икроножной мышцы лягушки до и во время альтерации седалищного нерва постоянным током. Два первых сокращения записаны до альтерации, третье и пятое — во время альтерации, четвертое — с дистальных от альтерированного участка электродов. Частота раздражения везде — 7 раз в 1 сек., сила — 1.0 шкалы неоперывателя при пороге тетанизирующего раздражения 0.4 деления.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Частота раздражения везде — 9 раз в 1 сек., сила тока — 1.0 шкалы неоперывателя. Тонусоподобный эффект получен при силе 5.0, т. е. для получения тонусоподобных эффектов пришлось значительно увеличить силу раздражения. Между пробами тетанизации производились пробы одиночных раздражений, которые перед получением тонусоподобных сокращений остались безрезультатными.

Аналогичные отношения показывает и рис. 4. В процессе альтерации происходит изменение типично двухкомпонентной кривой сокращения, вызванного краткой тетанизацией значительной интенсивности (частота — 25 раз в 1 сек.; сила — 10.0 шкалы неоперывателя). Тетанический пик уменьшается, а тонический компонент укорачивается и одновременно

Таким образом, по характеру нарастания, слитности, относительно малому напряжению (высота эффектов меньше, чем соответствующих тетанических), отсутствию пластического последствия, а также наличию на нетонических мышцах и при отсутствии тонусоподобных сокращений эти эффекты вполне тождественны познотоническим сокращениям мышц теплокровных.

Однако в ряде случаев можно наблюдать, что при дальнейшем углублении альтерации, после исчезновения ответа на одиночные раздражения, характер сокращений еще изменяется и тетанизация вызывает уже типичные тонусоподобные эффекты. На рис. 3 показаны сократительные эффекты при прогрессирующем углублении альтерации нерва.

увеличивается в высоту. Характер подобных изменений установлен и описан Е. К. Жуковым (1948). Приблизительно в то время, когда пик и тонический компонент сливаются в одно сокращение, продолжительная тетанизация вызывает познотоническое сокращение. При дальнейшем углублении альтерации, когда пик и вообще эффекты краткой тетанизации полностью исчезают, подобная длительная тетанизация вызывает тонусоподобный эффект.

На кривой тонусоподобного сокращения (рис. 4) можно отметить еще одно явление: механическое растягивание мышцы, «сбивание», вызывает сначала уменьшение уровня сокращения с частичным восстановлением, а позднее — уничтожение сокращения, несмотря на продолжающуюся.

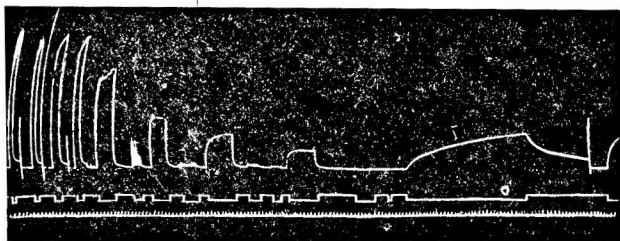


Рис. 3. Эффекты раздражения при прогрессирующем углублении альтерации нерва постоянным током. Икроножная мышца—седалищный нерв лягушки. Частота раздражения везде одинакова — 9 раз в 1 сек., сила тока — 1.0 шкалы неоперывателя при пороге тетанизирующего раздражения 0.4 деления. Тонусоподобное сокращение получено при 5.0 делениях шкалы.

Обозначения те же, что на рис. 1.

раздражение. Это свидетельствует о том, что активное укорочение, развитие напряжения при тонусоподобном сокращении довольно кратковременно и дальнейшее поддержание сокращения обусловлено повышением вязко-пластических свойств мышцы, которые легко преодолеваются при «сбивании». Изометрическая регистрация при этом прямо показывает последовательное уменьшение напряжения мышцы, в то время как при изотонической регистрации кривая остается без изменений (Верецагин, Жуков и Леушина, 1950).

Таким образом, на мышцах лягушки мы можем наблюдать три формы сокращений, переходящих при альтерации друг в друга: тетанус—познотонические сокращения — тонусоподобные.

Формальное различие между познотоническими и тонусоподобными сокращениями сводится, таким образом, к тому, что последние получаются при более глубокой степени альтерации, когда исчезает ответ на одиночные раздражения. Однако последнее обстоятельство указывает и на принципиальное отличие, которое заключается в том, что познотонические сокращения возникают на фоне сниженной вследствие альтерации лабильности, а тонусоподобные сокращения на фоне исчезнувшей проводимости для одиночных раздражений. Итак, необходимым условием для появления тонусоподобного сокращения является повышение лабильности альтерированного участка нерва в процессе тетанизации, т. е. усвоение ритма.¹

¹ Этот процесс, как известно, зависит от частоты раздражения, поэтому при одной и той же глубине альтерации редкое раздражение может вызвать типичное тонусоподобное сокращение, а более частое, вызывающее более значительное повышение лабильности, — сокращение познотонического или тетанического характера (см. Зефилов и Кибяков, 1954).

Однако повышение лабильности при тонусоподобных сокращениях является сравнительно небольшим и не достигает уровня, соответствующего познотоническим эффектам и тем более тетаническим, и в дальнейшем сменяется прогрессирующим ее снижением. Это двухфазное изменение лабильности отражается в динамике развития и последующего снижения развиваемого мышцей напряжения. В случае познотонических эффектов лабильность хотя и понижена, но, однако, позволяет развитие сократительного эффекта, отличающегося большой слитностью. Увеличение лабильности в последнем случае привело бы к превращению познотонических сокращений в тетанические, т. е. при познотонических эффектах является необходимым не повышение лабильности, а удержание ее на низком уровне.¹ Следовательно, хотя познотонические и тонусоподобные сокращения протекают на фоне сниженной лабильности, но в случае последних это снижение должно быть более глубоким, и для развития сокращения необходим процесс предварительного ее повышения. Отсюда основные различия между тонусоподобными и познотоническими сокращениями заключаются в уровне лабильности и в характере ее изменения.

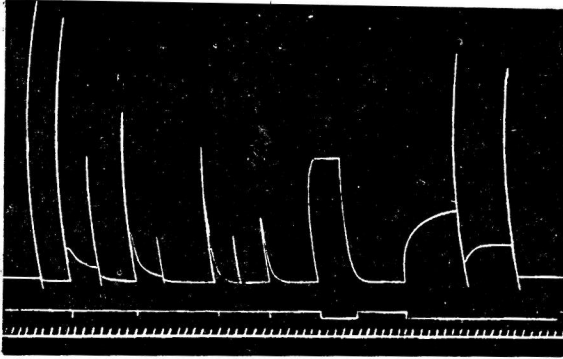


Рис. 4. Изменение эффектов тетанизации при альтерации нерва постоянным током. Икрожная мышца—седалищный нерв лягушки. Частота и сила раздражения при всех раздражениях одна и та же: 25 раз в 1 сек., 10.0 шкалы неоперывателя при пороге 0.9 делений. Меняется лишь продолжительность раздражения.

Обозначения те же, что на рис. 1.

холина является одним из необходимых факторов повышения лабильности. Недостаток этого химического агента, вызванный оперативным выключением поджелудочной железы, сказывается на тонусоподобных и познотонических эффектах по-разному. В то время как развитие первых, связанное с обязательным повышением лабильности, оказывается невозможным, вторые, протекающие в условиях сниженной лабильности, получаются легче и лучше.

Для разбираемых форм мышечной деятельности характерна также различная выраженность вязко-пластических свойств. Возрастание вязко-пластических свойств, характерное для тонусоподобных сокращений, совпадает с наличием чрезвычайно низкого уровня лабильности, т. е. с развитием определенной фазы стационарного возбуждения. Повышение лабильности, хотя бы до уровня, соответствующего познотоническим сокращениям, ведет к подавлению вязко-пластических свойств. Возможно, в этом выражаются антагонистические отношения между фазной (тетанической) и стационарной активностью. Выраженность вязко-пластических

Как показали наши предыдущие исследования и тонусоподобных сокращений скелетных мышц лягушки, и познотонических сокращений мышц теплокровных, достаточное образование ацетил-

¹ Это, однако, не исключает того, что при познотонических сокращениях может иметь место некоторое изменение лабильности и, в частности, повышение ее, чем и объясняется, по-видимому, явление «настраивания», заключающееся в том, что в некоторых случаях познотоническое сокращение продолжает в течение длительного времени иногда ступенчато нарастать.

изменений также связана с различной способностью мышц к развитию стационарного возбуждения в условиях естественной их стимуляции. Изменение способности различных мышечных элементов к развитию стационарного возбуждения составляет, по-видимому, существенную черту эволюции нервно-мышечного прибора.

Процесс развития стационарного возбуждения также, очевидно, связан с участием ацетилхолина. Не говоря уже о том, что вязко-пластические свойства ряда мышц резко изменяются при действии фармакологического или «нервного» ацетилхолина, наши исследования показали, что снижение лабильности при малой интенсивности стимуляции, а также при альтерации нерва или мионеврального соединения ускоряется и облегчается при нарушении синтеза ацетилхолина. В отсутствии ацетилхолина понижается устойчивость нерва и мионеврального соединения к альтерирующим агентам и ускоряется процесс снижения лабильности и развития пессимальной реакции. Таким образом, и развитие стационарного возбуждения и особенно соотношение между его фазами также зависят от образования и действия ацетилхолина.

ВЫВОДЫ

1. При прогрессирующей альтерации нерва одного и того же препарата икроножной мышцы лягушки можно последовательно получить тетанус—познотоническое сокращение—тонусоподобное, в зависимости лишь от глубины альтерации. Причем получение тонусоподобных эффектов требует, как правило, значительного усиления применяемого раздражения.

В аналогичных условиях на мышцах теплокровных животных наблюдаются лишь тетанические и познотонические сокращения.

2. Тонусоподобные и познотонические сокращения представляют собой качественно различные формы сократительной деятельности, обусловленные количественными различиями исходных уровней лабильности, характером ее изменений и выраженностью вязко-пластических свойств.

а) Для тонусоподобных сокращений характерны очень низкая лабильность нервно-мышечного прибора и необходимость предварительного ее повышения приходящими к альтерированному участку нерва импульсами. В механизме тонусоподобных сокращений значительную роль играет стационарное возбуждение мышечных элементов, которое выражается в изменении вязко-пластических свойств.

б) Для познотонических сокращений свойственны более высокая лабильность, но меньшая, чем при тетанусе, удержание ее на этом уровне и отсутствие изменений вязко-пластических свойств.

В описанных случаях изменения лабильности обусловлены альтерацией нерва постоянным током и взаимодействием альтерированного участка нерва с приходящими импульсами.

3. Различия между тонусоподобными и познотоническими сокращениями особенно отчетливо выступают в условиях нарушения образования в организме ацетилхолина, вызванного предварительным оперативным выключением поджелудочной железы. В то время как тонусоподобные сокращения изменяются и исчезают, познотонические получаются легче и лучше.

Это связано с участием ацетилхолина в процессе повышения лабильности нервно-мышечного прибора и в изменении вязко-пластических свойств мышцы, характерных для тонусоподобных эффектов. Снижение лабильности, необходимое для познотонических сокращений, не требует ацетилхолина, и при его уменьшении этот процесс облегчается.

ЛИТЕРАТУРА

- Болдырев В. Б. и Д. Г. Квасов, Тр. Физиолог. инст. ЛГУ, 14, 112, 1934.
 Введенский Н. Е., Полн. собр. соч., 3, 17, Л., 1952.
 Верещагин С. М., Физиолог. журн. СССР, 34, № 1, 73, 1948.
 Верещагин С. М., Е. К. Жуков, Физиолог. журн. СССР, 33, № 3, 1947.
 Верещагин С. М., Е. К. Жуков и Л. И. Леушина, Физиолог. журн. СССР, 36, № 5, 673, 1950.
 Горшков С. И. и Е. А. Гусева, Тр. Физиолог. инст. ЛГУ, 14, 78, 1934;
 Тр. Лен. общ. естествоисп., 64, 371, 1935.
 Жуков Е. К., Тр. Лен. общ. естествоисп., 64, 407, 1935; Физиолог. журн. СССР, 34, № 2, 217, 1948.
 Зефирова Л. Н. и А. В. Кибяков, Физиолог. журн. СССР, 40, № 2, 183, 1954;
 42, № 6, 470, 1956.
 Кибяков А. В. и А. А. Узбеков, Бюлл. exper. биол. и мед., 29, № 3, 202, 1950.
 Макаров П. О., Тр. Лен. обл. естествоисп., 64, 319, 1935; 67, 1939.
 (Свердлов С. М.) S w e r d l o f f S. M., Pflüg. Arch., 232, 574, 1933.
 Шарипова Р. Р. и Е. К. Жуков, Физиолог. журн. СССР, 40, № 4, 445, 1954.
 Briscoe G., J. Physiol., 71, 292, 1931.
 Goldscheider, Zschr. f. klin. Medicin, 19, 164, 1891.

ON THE RELATIONSHIP BETWEEN TONUS-LIKE AND POSTURAL TONIC CONTRACTIONS

By *L. N. Zefirova*

From the department of physiology, Medical Institute, Kazan.

Although there is some similarity between tonus-like and postural tonic effects, they represent qualitatively different forms of contractile activity. Both may be obtained upon the same nerve-muscle preparation; they are distinguished according to the degree of nerve alteration, by different levels of lability and modes of its variation, as well as by plastic viscosity.

When liberation of acetylcholine has been suppressed by preliminary pancreatectomy, tonus-like contractions are modified or absent, whereas postural tonus contractions are increased and are more readily obtained. This depends on the part played by acetylcholine in raising the lability of a nerve-muscle unit and in modifying the plastic properties of the muscle, which are prerequisites of tonus-like effects. The decrease of lability underlying postural tonic contractions does not depend on acetylcholine and its suppression facilitates the process.

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ СОКРАТИТЕЛЬНЫХ БЕЛКОВ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКОН РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ

А. В. Стрелина, И. И. Иванов и Е. К. Жуков

Кафедра биохимии Ленинградского педиатрического медицинского института и Лаборатория эволюционной физиологии Ленинградского государственного университета

Поступило 4 VII 1956

Одним из нас несколько лет тому назад было выдвинуто представление о наличии в тонических мышцах особого белка, обеспечивающего поддержание длительного, неустойчивого тонического противодействия растяжению. Этот белок в противоположность актомиозину не дает с аденозинтрифосфорной кислотой (АТФ) характерных реакций и отличается от актомиозина по своему фракционному составу (Иванов, 1949, 1950; Иванов и Блохина, 1955). Указанное представление было выдвинуто на основании данных, полученных при изучении гладкой мускулатуры птиц, а также поперечно-полосатых мышц млекопитающих в эмбриогенезе и на ранних стадиях постнатального развития (Иванов и Киселева, 1948; Иванов и Касавина, 1948). Как известно, те и другие производят сокращения тонического характера, между тем как поперечнополосатые мышцы взрослых животных по своим функциональным свойствам могут быть тоническими, тетаническими или смешанными (Жуков и Леушина, 1948; Жуков 1956).

В настоящей работе мы попытались собрать новые факты зависимости между функциональной характеристикой мышечной структуры и свойствами ее сократительных белков и выяснить, не обеспечивается ли тоническая деятельность соматической мускулатуры взрослых животных белком, не идентичным актомиозину.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводилось на одиночных мышечных волокнах лягушки (*Rana temporaria*) в осенне-зимний сезон и моллюсков беззубки и перловицы (*Anodonta* и *Unio*) в весенний сезон. Для исследования было выгодно избрать те мышцы, из которых можно изолировать как чисто тонические, так и тетанические мышечные волокна. У лягушки этому требованию отвечает подвздошно-малоберцовая мышца — *m. ileofibularis*, в которой различают центральный тонический пучок и боковые, тетанические участки. У моллюсков задний заpirательный мускул так же выполняет двойственную физиологическую функцию и состоит из тонического (наружного белого) и тетанического (внутреннего желтого) пучков.

Из двух поставленных в работе вопросов прежде всего предстояло выяснить, существует ли зависимость между характером физиологического сокращения одиночного мышечного волокна и характером реакции его сократительных белков на АТФ. В связи с этим каждое одиночное мышечное волокно сначала подвергалось раздражению индукционным током (частота 5 в 1 сек., сила на 10 см индукционной катушки выше пороговой) в специальной камере (Жуков и Леушина, 1948). Сокращение мышечных волокон регистрировалось на движущейся киноплёнке. После оценки характера сокращения, то же самое волокно испытывалось в отношении его реакции на АТФ. Кусочек волокна, вырезанный из срединной его части, предварительно вымачивался

в бидистиллированной воде в течение 2 час. Затем он погружался в раствор Сент-Дьёрдьи, к которому через 10 мин. добавлялся 1%-й нейтральный раствор АТФ в отношении 3 : 1. До и после воздействия АТФ контуры кусочка зарисовывались с помощью рисовального аппарата под микроскопом при малом увеличении. Подсчитывалось укорочение кусочка в процентах по отношению к исходной его длине. Из мышц моллюсков выделялись нити, соответствующие по размерам одиночным волокнам скелетных мышц лягушки; сократительная функция этих нитей при раздражении индукционным током нами не исследовалась. Реакция на АТФ испытывалась так, как указано выше.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

I. Тонический пучок подвздошно-малоберцовой мышцы

Среди одиночных волокон тонического пучка *m. ileofibularis* можно встретить такие, которые в ответ на электрическое раздражение дают типичное тонусоподобное стойкое неутомимое сокращение. Особенно интересно отметить существование таких волокон, для которых неутомимость сокращения сочетается с весьма незначительной его величиной. В полном соответствии с характером физиологического сокращения эти волокна лишь незначительно реагируют на раствор АТФ (укорочение равно 2%).

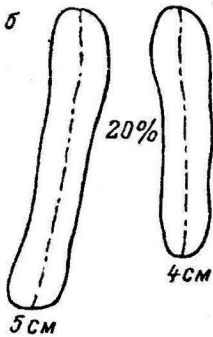
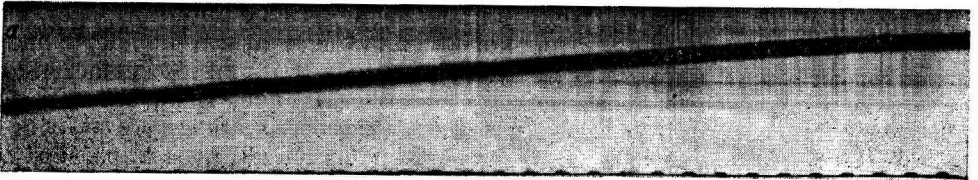


Рис. 1. Миограмма тонусоподобного сокращения волокна из тонического пучка *m. ileofibularis* на раздражение индукционным током (а) и контуры кусочка того же волокна под микроскопом до и после воздействия АТФ (б). а — увеличение в 28 раз, б — увеличение в 56 раз. (Опыт № 14).

У других волокон подъем сокращения более заметен. Эти волокна и на добавление АТФ сокращаются сильнее (в опыте № 15 — на 5%, в опыте № 16 — на 9%). Эта же закономерность наблюдалась и в опыте № 14, где сокращение выражено еще больше, причем оно также имеет явно тонический характер. При действии АТФ это волокно сократилось на 20% (рис. 1).

Таким образом, на волокнах тонического пучка можно обнаружить всю гамму количественных вариаций тонусоподобных сокращений. Всегда волокна с малой величиной сокращения дают слабую реакцию на воздействие АТФ, в волокнах с более заметным сокращением усиливается и реакция на АТФ.

Как мы уже указывали, в тоническом пучке имеются не только тонические, но и фазно работающие волокна. На рис. 2 представлена миограмма такого, по-видимому, тетанического волокна. При частоте раздражения 5 в 1 сек. это волокно дает не слитное тоническое укорочение,

а ряд дискретных одиночных сокращений. В ответ на воздействие АТФ такие волокна укорачиваются на 40% и выше.

На основании приведенного материала создается вполне определенное впечатление о наличии прямой зависимости между характером физиологического сокращения и реакцией волокон на АТФ, т. е. содержанием

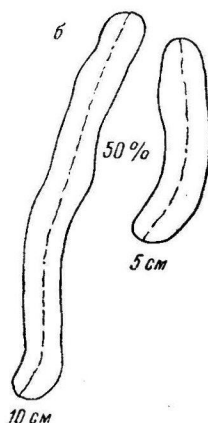
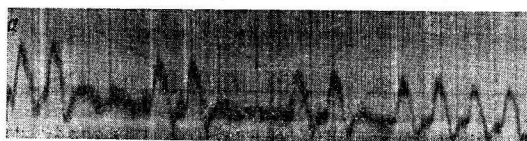


Рис. 2. Миограмма фазных сокращений волокна из тонического пучка *m. ileofibularis* на раздражение индукционным током (а) и контуры кусочка того же волокна под микроскопом до и после воздействия АТФ (б). а — увеличение в 7 раз, б — увеличение в 56 раз. (Опыт № 21).

в ткани белков актомиозинового комплекса. Для волокон, обнаруживающих типичные тонические свойства, характерна слабая реакция на АТФ; при быстрых сокращениях тетанического типа реакция на АТФ становится сильной. Как известно, в настоящее время общепринятым является представление, согласно которому в феномене сокращения мышечного волокна фаза укорочения связана с изменением внутренней структуры актомиозина, реагирующего с АТФ с превращением АТФ в АДФ. Поддержание же сокращения на установившемся тоническом уровне может осуществляться, как мы думаем, и без достаточно заметного участия актомиозина, по-видимому, за счет изменения свойств другого мышечного белка. Эти изменения в структуре субстрата тонического противодействия растяжению, по-видимому, не связаны со сколько-нибудь значительными энергетическими затратами.

Обнаружившееся соответствие между физиологическими свойствами мышечных волокон и их реакцией на АТФ позволило нам в последующих опытах не заниматься анализом сократительных особенностей того или другого волокна при раздражении его индукционным током, а ограничиться изучением их реакции на АТФ. Эти наблюдения проводились как на одиночных волокнах тонического пучка *m. ileofibularis*, так и на воло-

Таблица 1

Влияние АТФ на одиночные волокна подвздошно-малоберцовой мышцы лягушки

Группа	% укорочения волокна при действии АТФ	Количество волокон	% этих волокон от общего количества исследованных
Тонический пучок			
1	0	8	10.2
2	1—20	21	26.9
3	21—40	35	44.9
4	41—50	14	18.0
Тетанические боковые части			
1	0	1	1.3
2	1—20	5	7.3
3	21—40	30	42.7
4	41—67	34	48.7

нах из тетанических частей этой мышцы. Аналогичные исследования проводились также на нитях из тонического и тетанического пучков заднего запирающего мускула моллюсков *Anodonta* и *Unio*. В серии опытов на подвздошно-малоберцовой мышце были использованы волокна от 21 лягушки (♂ и ♀). Полученные результаты представлены на рис. 3 и в табл. 1, в которой все исследованные волокна, в зависимости от характера реак-

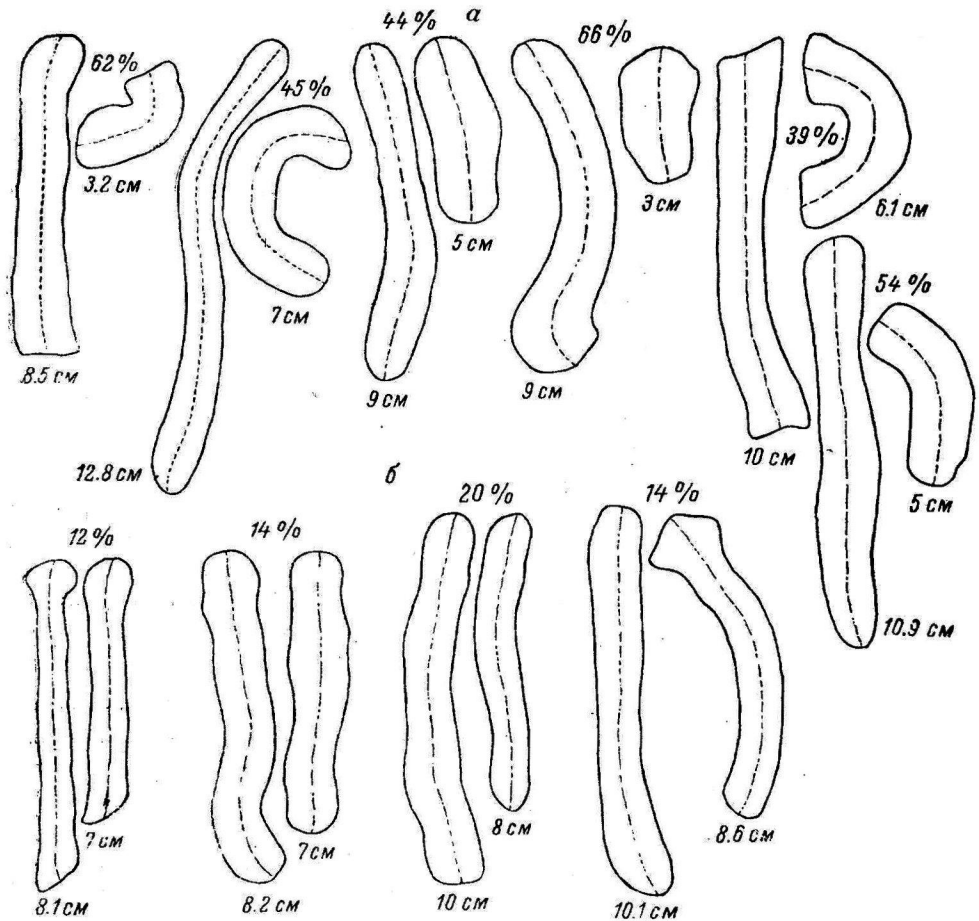


Рис. 3. Контурные волокон из тетанического (а) и тонического (б) пучков *m. ileofibularis* лягушки под микроскопом. Увеличение в 56 раз. (Опыт № 24).

ции их с АТФ, отнесены к одной из следующих 4 групп: 1) отсутствие реакции, 2) укорочение от 1 до 20%, 3) от 21 до 40% и 4) от 41 до 50%.¹

Как следует из табл. 1, укорочение волокон из тонического пучка под влиянием АТФ колеблется в пределах от 0 до 50% исходной величины. Хочется обратить внимание на наличие волокон, которые совсем не реагировали на АТФ. Таких волокон обнаружилось около 10% от общего количества исследованных. По-видимому, то незначительное количество актомиозина, которое имеется в этих волокнах, не удастся обнаружить нашей методикой. Максимальное укорочение волокон тонического пучка достигало 50%. Таким образом, и эти эксперименты показали, что тонический пучок *m. ileofibularis* не является однородным; наряду с волокнами, слабо реагирующими на АТФ (тоническими) здесь имеется большое ко-

¹ В дальнейшем в выводах первые две группы объединены в одну.

личество волокон, довольно сильно реагирующих на АТФ, таких, которые, согласно вышеописанным наблюдениям, дают дискретные фазные сокращения. Дополнительной иллюстрацией к сказанному могут служить опыты, проведенные не на одиночных волокнах, а на группе волокон этого пучка. До действия АТФ все волокна пучка имеют одинаковую длину, являются более или менее прямыми. После прибавления АТФ наряду с сократившимися прямыми волокнами можно видеть небольшое количество волокон, собранных в гармошку. Эти волокна, если и прореагировали на АТФ, то значительно слабее других (опыты №№ 21, 25).

II. Тетанические боковые части подвздошно-а-лоберцовой мышцы

Эксперименты проводились на волокнах, полученных от 17 лягушек (δ и φ). Результаты суммированы в табл. 1.

Табл. 1 показывает, что и в боковых частях *m. ileofibularis*, как и в тоническом пучке, имеются волокна с различной степенью реактивности на действие АТФ. Максимальное укорочение волокон в этих пучках достигало

Таблица 2

Влияние АТФ на изолированные мышечные нити запирающего мускула беззубки и перловицы

Группа	% укорочения волокна при действии АТФ	Количество волокон	% этих волокон от общего количества исследованных
Тонический пучок			
1	0	6	9.6
2	1—20	18	29.1
3	21—40	11	17.8
4	41—72	27	43.5
Тетанический пучок			
1	0	—	0
2	1—20	1	2.5
3	21—40	2	7.6
4	41—71	35	89.8

67% (в тоническом пучке—50%). Однако по сравнению с тоническим пучком боковые части представляют собой совокупность более однородных волокон. Здесь основная их масса (около 50%) реагирует на АТФ весьма активно, что характерно для типичных тетанических волокон. Слабо реагирующих на АТФ тонических волокон всего лишь около 10%. Рис. 4, А наглядно иллюстрирует различие в составе волокон тонического пучка и боковых частей *m. ileofibularis*.

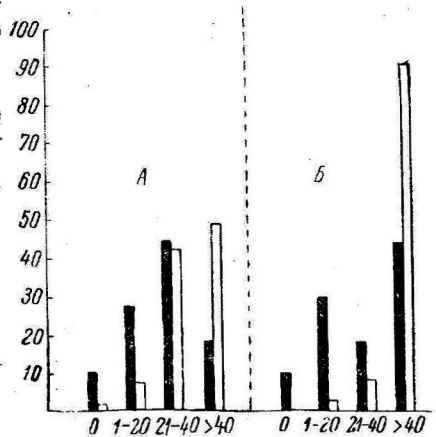


Рис. 4 Диаграмма качественного состава волокон тонического (черные столбики) и тетанического (белые столбики) пучков: А — *m. ileofibularis* лягушки, Б — запирающего мускула беззубки и перловицы

По оси абсцисс — % укорочения волокна при действии АТФ; по оси ординат — % этих волокон к общему количеству исследованных.

III. Задний запирающий мускул *Anodonta* и *Unio*

Как отмечалось, у моллюсков в тоническом и тетаническом пучках запирающего мускула изолировались не одиночные волокна, а мышечные структуры, соответствующие по толщине одиночным волокнам лягушки. Так как результаты для обоих видов моллюсков аналогичны, мы

сочли возможным объединить их в табл. 2 и представить в виде рис. 4, Б.

Приведенные данные с очевидностью показывают, что и у представителей беспозвоночных — моллюсков выявляется дифференцированная реакция мышечных волокон на АТФ. Значит и здесь также имеются различные сократительные белки, приспособленные для фазной деятельности и для тонуса. При этом обращает на себя внимание тот факт, что тетанический пучок почти целиком состоит из мышечных структур, весьма активных в отношении АТФ. Вместе с тем несомненно, что тонический пучок запирающего мускула моллюсков может быть только условно отнесен к числу чисто тонических структур. В действительности этот «тонический» пучок обладает способностью осуществлять не только запирающую функцию, но и достаточно быстро сокращаться.

ВЫВОДЫ

1. Существует прямая зависимость между характером физиологического сокращения и характером реакции мышечных волокон на АТФ.

По отношению к АТФ мышечные структуры можно подразделить на 3 группы: а — проявляющие значительную активность (сокращающиеся при действии АТФ более чем на 40%), б — дающие более слабую реакцию на АТФ (сокращающиеся от 21 до 40% к исходной длине) и в — мышечные структуры с еще менее выраженной реакцией на АТФ, которая в ряде случаев становится едва заметной или вообще не выявляется (сокращение от 0 до 20%).

Волокна группы а по типу физиологического сокращения соответствуют тетаническим, группы б — смешанным, группы в — тоническим.

2. В тонических пучках поперечнополосатых мышц лягушки и в запирающих мышцах моллюсков присутствуют волокна всех трех типов. Однако процент чисто тонических волокон, слабо сокращающихся при взаимодействии с АТФ и, очевидно, содержащих незначительное количество актомиозина, в этих пучках значительно выше, чем в тетанических участках. Тетанические участки мышц характеризуются, напротив, высоким содержанием волокон, дающих хорошо выраженную сократительную реакцию с АТФ, обусловленную высоким содержанием актомиозина.

3. Подтверждается, что неутомляемый тонус (запирательная функция) поперечнополосатых соматических мышечных волокон амфибий и тонических волокон, входящих в состав мышц моллюсков, осуществляется, по-видимому, при участии белка, не идентичного актомиозину.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов И. И., Бюлл. exper. биол. и мед., 5, 321, 1949; Химическая динамика мышц и подвижных клеток. Медгиз, 1950.
 Иванов И. И. и В. Д. Блохина, Биохимия, 20, в. 5, 292, 1955.
 Иванов И. И. и Б. С. Касавина, ДАН СССР, 60, в. 3, 417, 1948.
 Иванов И. И. и Е. Г. Киселева, ДАН СССР, 60, в. 1, 81, 1948.
 Жуков Е. К. Исследования о тонусе скелетных мышц. Медгиз, 1956.
 Жуков Е. К. и Л. И. Леушина, ДАН СССР, 62, в. 425, 565, 1948.

SOME PROPERTIES OF CONTRACTILE PROTEINS IN DIFFERENT TYPES OF STRIATED MUSCLE FIBERS

By *A. V. Strelina, I. I. Ivanov and E. K. Zhukov*

From the department of biochemistry, Paediatric Medical Institute, and the laboratory of evolutionary physiology, University, Leningrad

As a result of experiments with striated muscles of the frog and obturators of mollusci it may be stated:

I. There is a direct relationship between the type of the physiological contraction of a muscle and reactivity of its fibers to adenosine-triphosphate. Muscular structures may be classed under three groups according to their reactivity to ATP:

1) highly reactive to ATP (responding by contractions amounting to over 40 per cent)

2) displaying 21—40 per cent contractions in the presence of ATP.

3) displaying slight reactions, or failing to react to ATP (0—20 per cent contractions). As judged by their physiological contractility, group 1 fibers belong to the tetanic type, those of group 2 — to a mixed type, and those of group 3 — to the tonic type.

II. Fibers belonging to all of the three types are present in tonic muscle bundles. Most of these fibers, however are purely tonic, their reactivity to ATP is low and they evidently have a low actomyosin content. On the other hand, most of the fibers forming tetanic zones of muscle, display high reactivity to ATP, due to a high actomyosin content.

III. It has been confirmed, that tonic activity (obturatory function) of striated muscle fibers of amphibia and of tonic fibers present in muscles of mollusci, depends on a protein, which does not seem to be identical to actomyosin.

УСЛОВНЫЙ МИГАТЕЛЬНЫЙ РЕФЛЕКС У КОЗ

М. М. Валдма

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

Поступило 24 I 1956

В ходе разработки проблем, связанных с применением способа дойки К. М. Лецко и зоотехника А. И. Машковой — способ повышения жирности молока коров путем одноминутных обмываний сосков и вымени непосредственно перед доениями горячей водой 53–56° (см.: Закс, Егорова, Ниукканен и Оленов, 1952), нами изучалось влияние термических раздражений вымени на молочную продуктивность, газообмен и минутный объем сердца у коз. Мы столкнулись с фактами различных реакций отдельных подопытных животных на одинаковые раздражители. Индивидуальные особенности коз побудили нас перейти к изучению высшей нервной деятельности, чтобы в какой-то степени сравнивать этих животных между собой по особенностям высшей нервной деятельности и сопоставить эти характеристики с результатами опытов по изучению влияния термических раздражений вымени.

С этой целью мы при консультации И. А. Барышникова, В. К. Красуского и И. И. Короткина использовали условные мигательные рефлексы, протекающие весьма быстро и тем самым позволяющие быстро провести экспериментальную работу. Для изучения высшей нервной деятельности у разных видов сельскохозяйственных животных использование мигательного рефлекса имеет еще следующее преимущество. В естественных условиях глаза у разных видов сельскохозяйственных животных почти в одинаковой мере подвергаются воздействию движения воздуха, и в зависимости от этого при выработке условных мигательных рефлексов безусловным раздражителем для всех видов сельскохозяйственных животных может служить один и тот же естественный раздражитель — вдувание воздуха в глаз. Это позволяет изучать высшую нервную деятельность у разных видов сельскохозяйственных животных в одинаковых условиях.

МЕТОДИКА

Трудность объективной регистрации мигательных движений долго препятствовала использованию мигательного рефлекса для изучения высшей нервной деятельности. Разработке методик посвящен целый ряд исследований. Краткий обзор результатов этих исследований приведен в работе И. И. Короткина (1949). Из всех методик наиболее приемлемой для нашей цели явилась методика механо-пневматической регистрации мигательных движений, разработанная И. И. Короткиным (1949) в лаборатории Ф. П. Майорова. Точность и в то же время простота этой методики позволили нам использовать ее для изучения высшей нервной деятельности коз.

Для регистрации мигательных движений был изготовлен «мигательный приборчик» (рис. 1), прикрепляемый к уздечке. Струя воздуха, применяемая в качестве

безусловного раздражителя, направлялась в глаз животного через стеклянную пипетку, прикрепленную к уздечке (рис. 2, 3).

Условными раздражителями служили свистки, дающие разные тона. Во время опыта животное стояло в станке.

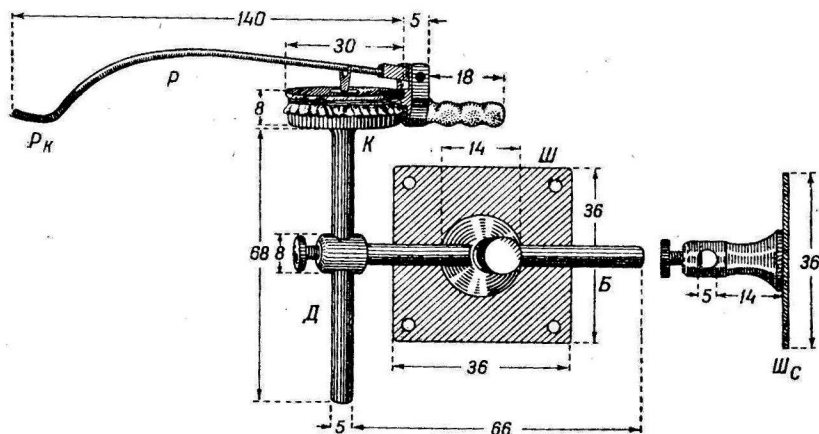


Рис. 1. Схема «мигательного приборчика», изготовленного из меди. Ш — штатив, прикрепляемый к уздечке; К — маревская капсула, снабженная держателем капсулы (Д) и рычагом (Р); Б — болт, соединяющий маревскую капсулу с штативом; Р_к — изогнутый кончик рычага капсулы, приклеиваемый к веку животного; Ш_с — штатив сбоку. Цифры — размеры деталей в мм.

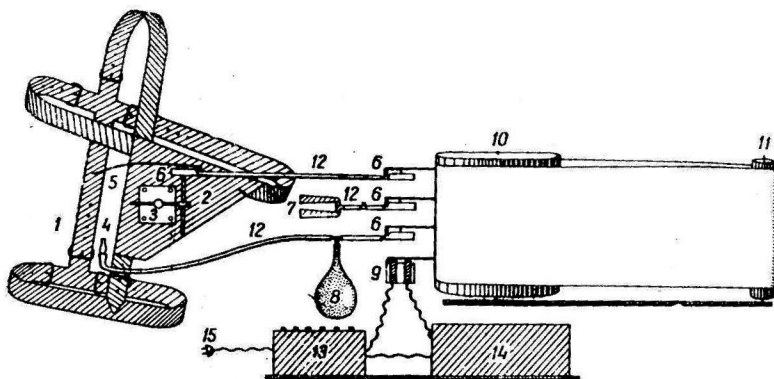


Рис. 2. Схема регистрирующей системы.

1 — уздечка, снабженная пряжками для прикрепления ее к козам с различной величиной головы; 2 — резиновая пластинка на уздечке для прикрепления «мигательного приборчика»; 3 — штатив «мигательного приборчика»; 4 — стеклянная пипетка для направления струи воздуха в глаз животного; 5 — рычаг «мигательного приборчика»; 6 — маревские капсулы; 7 — условные раздражители; 8 — резиновая груша для вдувания воздуха в глаз животного; 9 — электромагнитный отметчик времени; 10 — кимограф; 11 — удлинитель ленты кимографа; 12 — резиновые трубки; 13 — автомат-прерыватель постоянного тока; 14 — источник постоянного тока; 15 — контакт для получения переменного тока.

Время изолированного действия условных раздражителей — 2 сек. На 3-й сек. действия условного раздражителя включался безусловный раздражитель — путем однократного сжатия резиновой груши воздух вдувался в глаз животного. Интервал между применениями условных раздражителей — 30 сек.

Условные раздражители в опыте применялись 8—15 раз, а при выработке дифференцировки и при переделке условных рефлексов — 25—30 раз. Дифференцировочный раздражитель применялся между двухкратными подкреплениями условного рефлекса, а при переделке условных рефлексов действие обоих условных раздражителей чередовалось.

Опыты проводились ежедневно по утрам, с 9 до 12 часов, следующим образом: после фиксации животного в станке надевали на него уздечку с «мигательным при-



Рис. 3. Голова животного с «мигательным приборчиком».

борчиком». Не раздражая глаз животного, регулировали положение рычага приборчика так, чтобы его конец стоял близко к веку открытого левого глаза и близко к вертикальной линии внутреннего угла глаза (рис. 3).

При помощи менделеевской замазки осторожно приклеивали кончик рычага на веко таким образом, чтобы рычаг не мешал движениям века. Резиновые трубки, соединявшие «мигательный приборчик» и пипетку с мареевскими капсулами на штативе, приклеивались при помощи менделеевской замазки на спине животного. Экспериментатор, находящийся на расстоянии 1 м от животного, держал одной рукой свистки, а другой — резиновую грушу и в зеркале, поставленном на столе, наблюдал за поведением животного. После опыта осторожно освобождался рычаг с века, снималась уздечка и животное освобождалось из станка.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Как видно из табл. 1, условный мигательный рефлекс образовался у коз довольно быстро.

При выработке условного рефлекса коза Ласточка вела себя очень беспокойно. Она часто переступала с ноги на ногу и почти всегда реагировала на условный раздражитель, кроме мигания, еще и энергичными движениями головы. Движения головы наблюдались и у козы Белки, а коза Чернявка стояла на станке совершенно спокойно. Козы Белка и Ласточка реагировали на условный раздражитель частыми интенсивными мигательными движениями, а коза Чернявка — отдельными мигательными движениями или прищуриванием век.

При выработке дифференцировки (табл. 2) у коз Белки и Ласточки исчезла общая двигательная реакция, а у Ласточки значительно уменьшался и положительный условный рефлекс. У Чернявки условный рефлекс увеличивался (рис. 4, а, б, в).

Таблица 1

Скорость образования положительного мигательного рефлекса

Кличка животного	Количество сочетаний условного раздражителя	
	до появления условного рефлекса	до упрочнения условного рефлекса
Белка	2	6
Ласточка	2	8
Чернявка	3	32

Таблица 2

Скорость выработки дифференцировки

Кличка животного	Количество применений дифференцировочного раздражителя	
	до появления дифференцировки	до упрочнения дифференцировки
Белка	17	22
Ласточка	6	46
Чернявка	20	51

При переделке сигнального значения условных раздражителей (табл. 3) у всех коз значительно быстрее отрицательный условный раздражитель приобрел значение положительного условного раздражителя.

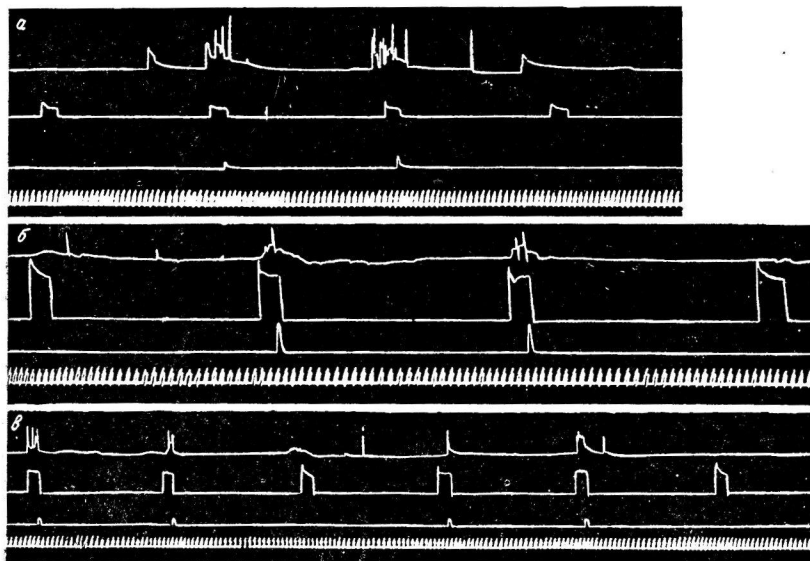


Рис. 4. Кимограммы опытов.

a — наличие положительного условного рефлекса и дифференцировка у козы Белки (опыт № 4). *б* — выраженные условные рефлексы и относительная дифференцировка у козы Ласточки (опыт № 5). *в* — характер рефлекторных ответов на положительный и дифференцировочный раздражители у козы Чернявки (опыт № 5). *Сверху вниз*: движения век; отметка условного, безусловного раздражителей; отметка времени в секундах.

Образование условного мигательного рефлекса, выработка дифференцировки и переделка сигнального значения раздражителей происходили значительно быстрее у коз Белки и Ласточки по сравнению с козой Чернявкой. В начале переделки условных рефлексов условные раздражители

у коз Белки и Чернявки часто вызывали общую двигательную реакцию, которая у козы Ласточки почти не наблюдалась.

Удлинение времени действия положительного условного раздражителя приводило у всех коз к более выраженной «мигательной реакции» на положительный условный раздражитель, а также вызывало общую двигательную реакцию. В меньшей степени это наблюдалось у козы Ласточки. При этом у козы Белки наблюдалось некоторое растормаживание тормозного условного рефлекса, в одном случае животное реагировало движением век и на отрицательный условный раздражитель. У коз Ласточки и Чернявки наблюдалось во время применения отрицательного условного раздражителя более интенсивное открывание глаз.

Таблица 3

Скорость переделки сигнального значения положительных и отрицательных раздражителей

Кличка животного	Количество сочетаний ранее отрицательного условного раздражителя с безусловным		Количество изолированных применений ранее положительного условного раздражителя	
	до появления условно рефлекторной реакции на применение раздражителя	до полной переделки сигнального значения раздражителя	до первого отсутствия мигательной реакции на применение раздражителя	до полной переделки сигнального значения раздражителя
Белка . . .	3	19	28	99
Ласточка .	3	33	14	77
Чернявка .	4	90	46	120

наково реагировать на положительный и отрицательный условные раздражители. Коза Чернявка во время первого длительного применения тормозного условного раздражителя прищуривала глаза и после четырехкратного длительного применения этого раздражителя реагировала на положительный условный раздражитель также только прищуриванием глаз.

Более быстрое образование условных рефлексов и их переделка у коз Белки и Ласточки свидетельствуют о большей подвижности их нервных процессов по сравнению с подвижностью нервных процессов у Чернявки. Наиболее быстрое образование и переделка условных рефлексов у Ласточки говорит о сравнительно большой подвижности ее нервных процессов. По сравнению с Ласточкой более быстрое упрочнение условных рефлексов и переделки сигнального значения раздражителей у козы Белки свидетельствует о большей силе ее нервных процессов. Уменьшение величины условно-рефлекторных реакций у Ласточки при выработке дифференцировки и при переделке условных рефлексов, неустойчивость условных рефлексов при чередовании положительного и отрицательного условных раздражителей — все это доказательство того, что у коз Чернявки и Белки нервные процессы более сильные, чем у Ласточки. Растормаживание тормозного условного рефлекса у коз Белки и Ласточки при удлинении действия условных раздражителей говорит о преобладании у них процесса возбуждения над процессом торможения.

Таким образом, мы получили характеристику нервных процессов каждой козы. У Белки и Ласточки нервные процессы более подвижны, чем у Чернявки, наиболее же подвижны нервные процессы у Ласточки. По сравнению с Ласточкой у Чернявки и Белки нервные процессы более сильные; у Белки и Ласточки по силе преобладает процесс возбуждения.

Изучение высшей нервной деятельности коз позволило выяснить, почему животные различно реагируют на нагревание вымени непосредственно перед доениями: у одних животных положительный эффект в молочной продуктивности больше, у других меньше, а у третьих обнаруживается ясно отрицательный эффект.

Полученные данные позволяют предполагать, что подопытные козы, обладающие более сильными, уравновешенными и инертными нервными процессами, положительную реакцию на нагревание вымени дают позже, но эта реакция устойчивая. Козы, обладающие более подвижными нервными процессами с преобладанием процесса возбуждения, под влиянием посторонних раздражителей во время нагревания вымени дают отрицательную реакцию. При этом величина этой реакции оказывается тем более незначительной, чем более сильные и менее подвижные нервные процессы у животного. У более слабой вариации этих животных целесообразно применить для нагревания вымени температуру не выше 45—48°, у других же животных — не выше 51°. После угашения ориентировочной реакции эти животные реагируют на нагревание вымени не менее эффективно, чем другие животные.

Таким образом, результаты описанных опытов свидетельствуют о необходимости индивидуального подхода к каждому животному при применении нагревания вымени перед доением как способа повышения молочной продуктивности. Они указывают на то, что разработка проблем повышения продуктивности сельскохозяйственных животных должна проводиться в связи с изучением типа их высшей нервной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Закс М. Г., А. А. Егорова, Л. А. Ниукканен и Ю. М. Оленов,
Сов. зоотехния, 7, № 9, 14, 1952.
Короткий И. И., Физиолог. журн. СССР, 35, № 4, 467, 1949.

CONDITIONED BLINKING REFLEX IN GOATS

By *M. M. Valdma*

From the laboratory of physiology of farm animals, I. P. Pavlov Institute of Physiology,
Leningrad

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

ПРОСТОЙ ПРИБОР ДЛЯ РЕГИСТРАЦИИ СЛЮНООТДЕЛЕНИЯ У СОБАКИ В УСЛОВИЯХ СВОБОДНОГО ПЕРЕДВИЖЕНИЯ

В. Рюдигер

Физиологический институт Университета им. Гумбольдта, Берлин

Поступило 20 XII 1956

Во многих лабораториях, применяющих условнорефлекторный метод исследования высшей нервной деятельности животного, в последнее время стараются создавать такие условия опыта, которые оказываются более приближенными к естественным условиям среды, чем в классических экспериментах. Так, например, в наши дни часто кажется уже недостаточным изучать условнорефлекторную деятельность животного лишь на основании изменений секреторной функции слюнных желез.

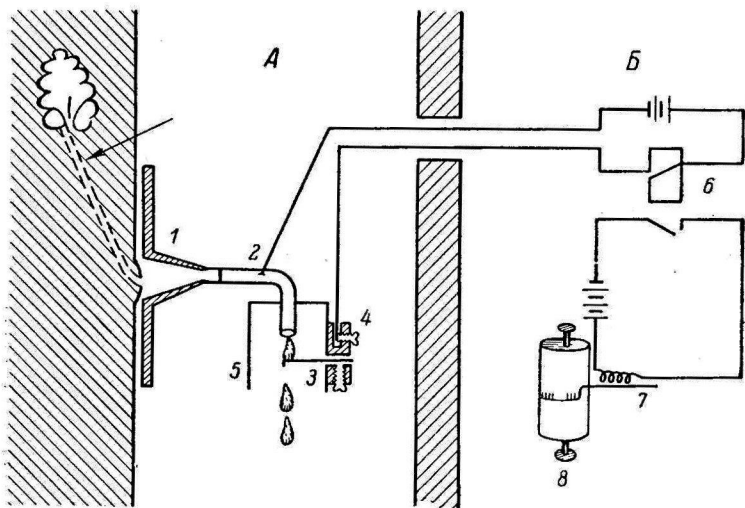


Рис. 1. Схема регистрирующей установки.

А — камера; В — комната экспериментатора. 1 — воронка капсулы; 2 — отводная трубка; 3 — контактная проволока; 4 — металлическая шина; 5 — корпус капсулы; 6 — реле; 7 — электромагнитный отметчик; 8 — кимограф.

Чтобы связать два важных критерия условнорефлекторного пищевого возбуждения, а именно выделение слюны и двигательную реакцию, следовало бы создавать и соответствующие новые установки для их регистрации. В литературе, если не считать некоторых более старых опытов, данных по этому вопросу не имеется. Механические системы регистрации при трансмиссии воздушно-водяным путем по Ганике—Купалову или более новая модификация по Линдаур—Лукач (1954) мало пригодны для регистрации в опытах со свободным передвижением животного. Инертность этих систем, рав-

ная 0.5—1 сек., является слишком большой по отношению к скорости двигательных реакций. Кроме того, применение этих систем на собаках, бегающих по комнате, приводит к искажениям регистрации, так как соединительные трубки подвергаются чрезмерным движениям.

Однако этих недостатков можно избежать, применяя регистрацию при помощи электрических контактов, сконструированных в последнее время для опытов с усло-

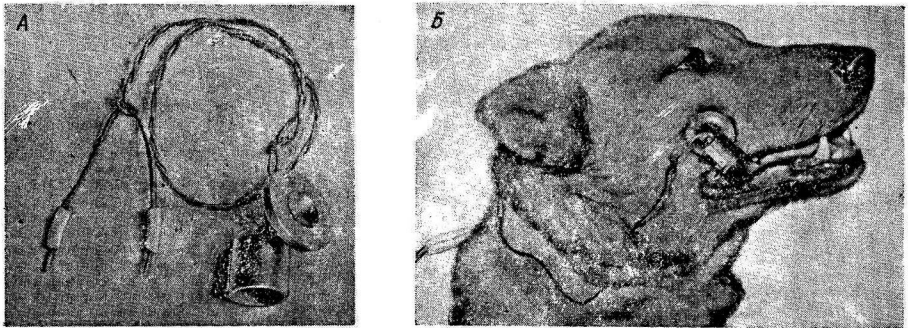


Рис. 2. А Общий вид регистрирующей капсулы, Б вид капсулы в рабочем состоянии.

ными рефлексами и прикрепляемых на морде собаки тем же способом, как и обычный слюнный баллон (Голубых и Савчук, 1955; Мадарас и Бауер, по личным сообщениям авторов). Однако при испытании этих конструкций мы обнаружили некоторые недостатки их, что и побудило нас искать упрощения этого способа.

Сконструированный нами контактный прибор (рис. 1) состоит из слюнной капсулы (1) с металлической капельной трубкой (2), контактной проволоки из платины (3), находящихся точно под отверстием трубки на расстоянии 2.5 мм. Платиновая проволочка прикреплена к металлической шине (4). Диаметр проволочки 0.1 мм. Капсула с защитным кольцом (5) изготавливается из органического стекла или из полиамидовой пластмассы. Материалом для изготовления капельной трубки является серебро или медь. Слюнная капсула удобна и маловесомая, ее размеры: максимальный диаметр капсулы 28 мм, диаметр защитного кольца 16 мм, капельной трубочки 2.5 мм. Вместе с проводами, подключаемыми к ошейнику длиной 30 см, весь прибор весит приблизительно 15 гр.

Напряжение тока, необходимое для замыкания контакта капли слюны, возникает при применении простого телеграфного реле (4 в). Реле пускает в ход или электромагнитный отсчетчик, или электромагнитный счетчик. От беспроблочной передачи, испытанной Мадарасом и Бауером, мы отказались потому, что результат этого способа регистрации в обстановке, когда собаки бегают по небольшой комнате, не соответствует техническим затратам. Двойной электрический провод, прикрепленный на мягкую резиновую ленту, несколько не затрудняет движений подопытных животных (рис. 2, А и Б).

Образование пены в капсуле можно предотвратить, если предварительно извлечь из капсулы остаточный воздух. Регистрация при помощи предюжного нами прибора получается четкой и при достаточно сильных движениях головы собаки. В наших опытах постоянно регистрировались дыхание животного, двигательная и секреторная реакции (рис. 4).

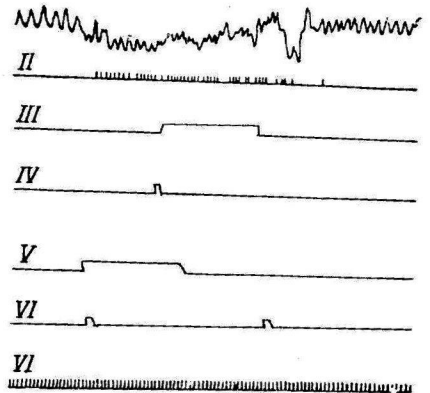


Рис. 3. Типичная регистрация опыта (запись чернилами).

I — дыхание; II — капли слюны; III — время еды; IV — включение кормушки; V — условный раздражитель; VI — двигательная реакция (поднятия на лестницу из нескольких ступенек, ведущую к месту корма); VII — отметка времени (1 сек.).

ЛИТЕРАТУРА

Голубых Л. И. и В. И. Савчук. Физиолог. журн. СССР, 41, № 1, 116, 1955.
Линдаур В. В. и В. А. Лукач, Физиолог. журн. СССР, 40, № 2, 224, 1954.

SIMPLE APPLIANCE FOR CONTINUOUS RECORD OF SALIVATION IN UNRESTRAINED DOGS

By W. Rüdiger

From the Physiological Institute, Humboldt University, Berlin

ЗАПИСЬ ВНУТРИЧЕРЕПНОГО И АРТЕРИАЛЬНОГО ДАВЛЕНИЯ С ПОМОЩЬЮ ПРЯМОЙ ПЬЕЗОГРАФИИ

А. И. Науменко

Поступило 4 VI 1955

Кафедра физиологии 1-го Медицинского института им. И. П. Павлова, Ленинград

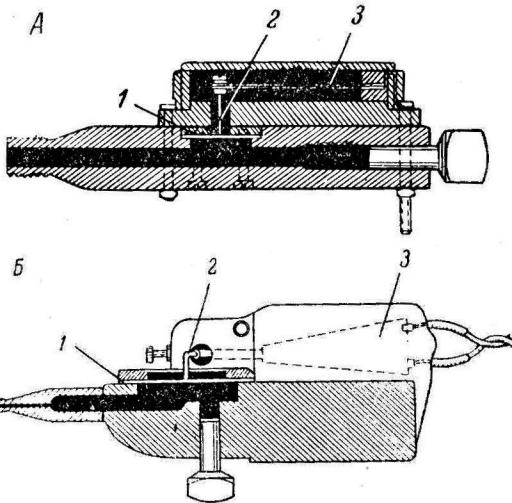
Явление пьезоэлектрического кварца (пьезоэлектричество) нашло широкое применение во многих отраслях науки и техники, в том числе в физиологии. Большая заслуга в этом принадлежит французским исследователям. Пьезографию применяли при своих исследованиях многие советские исследователи с 1942 г. (см., например,

Лепешинская, 1943; Правдич-Неминский, 1950; Гринштейн, Брагин, Горид, 1954, и др.). Но среди этих работ мы не встретили таких, которые касались бы применения прямой пьезографии для исследования внутричерепного кровообращения. Так как физиологические условия кровообращения таковы, что скорость кровотока должна непрерывно испытывать весьма быстрые изменения, влекущие за собой такие же быстрые и медленные изменения режима давления, то мы попытались применить прямую пьезографию для одновременной регистрации внутричерепного и артериального давления. Электрические колебания, возникающие в результате давления на пластинку пьезоэлектрического датчика, усиливаются и регистрируются на осциллографе. Они пропорциональны измеряемым давлениям и являются, таким образом, точными. Нами были сконструированы пьезоэлектрические манометры — один для регистрации внутричерепного давления, другой для регистрации давления в артериях. Пьезоэлектрические манометры изготовлены из органического стекла (плексигласа); крепление пьезокристаллов (сегнетовые пластинки) хорошо видно на схемах рис. 1. Так как давление внутри черепа невелико (по нашим данным, не превышает 1—2 мм вод. ст.), то толщина мембраны пьезоэлектрического манометра для черепной полости должна быть не более 25—30 микрон.

А — пьезоэлектрический манометр для ввинчивания в черепно-мозговую полость: 1 — мембрана (0.03 мм, бронза), 2 — металлический штифт, 3 — пьезокристалл (сегнетовый). Б — пьезоэлектрический манометр для введения в артерию: 1 — мембрана (0.1 мм, бронза), остальные обозначения те же, что на рис. А.

Рис. 1

Опыты ставились на кошках под 2%-м миналовым наркозом. Трепанация черепа животного производилась с одной стороны, твердая мозговая оболочка не повре-



ждалась. В трепанационное отверстие (диаметром 5 мм) ввинчивался пьезоэлектрический манометр, который заполнялся физиологическим раствором и закрывался пленкигласовой пробкой. Второй пьезоэлектрический манометр ввязывался в бедренную артерию. Запись производилась с помощью двухканального катодного осциллографа при усилении 60—80 децибелл. Приводим пьезограмму *ar. femoralis*, на которой хорошо выражена дикротическая волна, появляющаяся через 0.15 сек. после систолы (рис. 2).

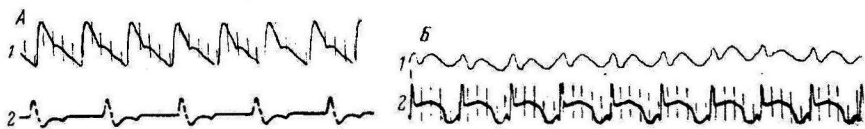


Рис. 2.

A — пьезограмма артерии *a. femoralis*, записанная при помощи Т-образной канюли (1), — усиление 70 дб, время 1 сек.; запись с помощью ввязывания канюли в *a. femoralis* (2). *B* — одновременная запись внутричерепного (1) и артериального (2) давления, усиление 80 и 60 дб, время 0.1 сек.

Одновременная запись внутричерепного и артериального давления показывает, что пьезограммы обе имеют пульсирующий характер, причем внутричерепные пульсации синхронны с деятельностью сердца (рис. 2б).

Не вдаваясь в подробности анализа этих пульсовых колебаний (что будет сделано в дальнейшем), надо признать, что данный метод регистрации внутричерепного давления вполне пригоден для изучения некоторых вопросов мозгового кровообращения.

ЛИТЕРАТУРА

- Гринштейн А. М., Н. Н. Брагин и В. С. Горид, *Клин. мед.*, 32, в. 9, 13, 1954.
 Лепешинская В. Н. Пьезоэлектрические приборы с сегнетовой солью. Ленинград, 1943.
 Правдич-Неминский В. В., *ДАН СССР*, 25, 1950.

DIRECT PIEZOGRAPHIC RECORDING OF INTRACRANIAL ARTERIAL PRESSURE

By *A. I. Naumenko*

From the department of physiology, 1-st Medical Institute, Leningrad

ОБ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ НА ВРАЩАЮЩЕМСЯ ОБЪЕКТЕ

В. Х. Гуревич

Лаборатория физиологии зрительного анализатора Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

Поступило 2 III 1956

Разработка объективных методов исследования функций организма во время его движения и, в частности, вращения, особенно важна для изучения физиологии вестибулярного и зрительного анализаторов. Обе эти области физиологии в последнее время получают новый стимул в связи с развитием скоростных, в особенности воздушных, средств передвижения. Дальнейшей разработки требуют, в частности, некоторые специальные вопросы взаимосвязи кинестетических и зрительных функций организма. Между тем, наиболее объективные и точные электрофизиологические исследования на вращающемся объекте продолжают сталкиваться с методическими трудностями. Мы не могли найти в литературе примеров таких исследований, за исключением работы швейцарских авторов Монье и Лауэ (Monnier, Laue, 1953), в которой при записи лаби-

ринтного нистагма у кролика во время вращения использовался метод электроокулографии (Monnier, Hufschmidt, 1950). Но путь, избранный Монье и Лауэ, в силу его громоздкости вряд ли найдет широкое распространение. Чтобы избежать скользящих контактов, авторы подвергали вращению (вместе с животным) всю осциллографическую аппаратуру на вращающемся столе диаметром 1.5 м. Другим примером методических трудностей, возникающих в подобных работах, может служить исследование Худ и Пфальца (Hood, Pfaltz, 1954). Эти авторы для счета движений глаз у кролика при лабиринтном нистагме во время вращения разработали специальное устройство, обеспечивающее оптическую компенсацию и позволяющее экспериментатору видеть глаз животного неподвижным.

Сказанное показывает, как распространено мнение, что в силу малой величины потенциалов применение скользящих контактов в электрофизиологии исключается или крайне осложнено. Между тем, уместно напомнить, что в радиотехнике переменные сопротивления со скользящими контактами используются без помех в качестве регуляторов усиления в цепи модулирующих сеток, где уровень действенных сигналов также чрезвычайно мал.

На использовании современных переменных радиосопротивлений для электрофизиологических целей и основывается излагаемая методика.

Принципиальное устройство переменных радиосопротивлений отечественного производства типа «Омега», которыми мы пользовались, таково, что скользящий по кольцевидному сопротивлению проволочный движок с одной стороны припаян к наружному концу контактной плоской пружины из бронзы. Внутренняя часть скользящей контактной пружины имеет подковообразную форму и отогнута книзу, так что после монтажа оба ее конца постоянно, независимо от угла поворота находятся в прочном электрическом контакте с металлическим кольцом, к которому они прижаты; последнее, в свою очередь, находится в соединении с центральным пластинчатым концом, выходящим наружу. Таким образом, независимо от угла поворота колебания потенциала проводятся через металлический контакт, причем механическая устойчивость этого контакта обеспечивается не только давлением, но и наличием у пластинки, на которой закреплена пружина, трех точек опоры: двух концов контактной пружины (на металлическом кольце) и загиба проволочного движка (на кольцевидном сопротивлении).

Устройство скользящего контакта после изменений в конструкции переменного сопротивления показано на рис. 1. Насаженная на ось металлическая пластинка (1) со своего свободного конца укорочена; тем самым снято ограничение угла поворота в связи с вращением конца пластинки (1) в ту или другую сторону до упоров в крышечке прибора (не показано). Разрыв в кольцевидном сопротивлении (6) заполнен точно пригнанной пластинкой (8), которая, как и выступавшие части заклепок на концах кольцевидного сопротивления (6), хорошо сравнена с ним по поверхности. Вследствие этого при вращении оси и скользящих контактов на любой угол три основные точки опоры продолжают сохранять постоянный контакт. Движение пластинки, несущей пружину (2, 3) и движок (7), протекает плавно, без толчков или скачков.

Проводником (4), припаянным с одной стороны к насаженной на ось пластинке (1), а с другой — к наружному концу (2) скользящей контактной пружины, замыкается электрическая цепь от оси через пластинку (1), контактную пружину (2, 3), скользящий контакт и металлическое кольцо (5) к выходной центральной концевой пластинке (9). Это — основной путь прохождения тока в цепи объекта через наш прибор. Переходное сопротивление этого пути ничтожно мало и не меняется при любых поворотах оси. При этом контактная пружина (2, 3) через движок (7) контактирует и с кольцевидным сопротивлением (6). Соединяющиеся с последним концевые пластинки (10) можно либо оставлять незамкнутыми, либо соединять друг с другом проводником или с центральной пластинкой (9). В последнем варианте, который предпочтителен с точки

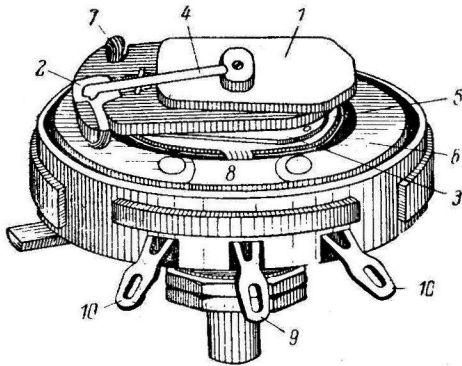


Рис. 1. Устройство скользящего контакта.

1 — насаженная на ось металлическая пластинка; 2 — наружный конец скользящей контактной пружины (СКП); 3 — внутренняя часть СКП; 4 — проводник, соединяющий насаженную на ось пластинку (1) с наружным концом (2) СКП; 5 — контактное кольцо; 6 — кольцевидное сопротивление; 7 — проволочный движок, скользящий по кольцевидному сопротивлению (6) и другим своим концом припаянный к наружному концу (2) СКП; 8 — опорная пластинка; 9 — концевая пластинка, соединенная с контактным кольцом опоры (5); 10 — концевые пластинки, соединенные с кольцевидным сопротивлением (6).

зрения возможной «наводки», путь тока через движок (7) коротко замкнут через скользящий контакт. Но и в других двух вариантах биотоки от объекта к усилителям и осциллографу протекают по основному пути через скользящую металлическую контактную пружину (2, 3) и металлическое кольцо (5) без отвлечения через движок (7) и кольцевидное сопротивление (6).

На рис. 1 наш прибор представлен в форме, допускающей сцепление его оси (через изоляционную муфту) непосредственно с концом главной оси вращающегося столика, кресла или барабана, на котором помещается физиологический объект, в то время как корпус прибора закрепляется на неподвижной основе. Для второго отведения еще один такой же прибор может аналогичным образом закрепляться на другом конце главной оси или полуоси. При наличии более чем двух отведений от вращающегося объекта целесообразно цельные торцевые оси приборов заменять полыми сквозными. Такая конструкция позволяет последовательное сцепление осей приборов (в любом числе) в продольную цепь, ведомую главной осью, с которой сцепляется ось первого звена. При этом в связи с условиями электрического отведения муфты сцепления должны изготовляться из изоляционного материала и корпуса приборов должны также быть изолированы друг от друга; провода к последующим контактам (по одному проводу на каждый контакт) прокладываются в сверлениях осей.

Технически трудно обеспечить точность вращения плоскости с объектом и ее оси относительно неподвижной основы, на которой закрепляются корпуса приборов со скользящими контактами. Поэтому сцепления должны быть гибкими и допускать при вращении небольшие отклонения и отставания осей приборов друг от друга и от ведущей их главной оси.

На рис. 2 представлен фотоснимок лабораторной установки, изготовленной согласно этим принципам и апробированной нами в течение двухлетней работы. Застекленный вращающийся барабан (1) кверху заканчивается дугой и центрированной осью, с которой резиновыми муфтами (9) последовательно гибко сцеплены полая ось скользящего контакта (8) и цельная ось скользящего контакта (7). Корпуса приборов, а с ними и контактные металлические кольца (рис. 1, 5) закреплены неподвижно на раме (3) через изоляционные планки (10). При всей своей гибкости муфты сцепления все же не допускают значительного отставания во вращении скользящих контактов; вследствие этого крутильный момент, испытываемый проводами (13), мал, что обеспечивает их сохранность. Барабан снизу закреплен на флянце, который переходит в ось, приводимую во вращение приводом от шкива на стержне (2).

Ось со своего нижнего конца также сцеплена со скользящими контактами (8, 7), с той только разницей против верхнего устройства, что здесь изолированные корпуса контактов закреплены не на специальной раме, а на металлической планке между ножками столика, в центре которого вращается главная ось с флянцем и барабаном.

На рис. 3 приводятся примеры электроокулограмм и электроэнцефалограмм, полученных в хронических опытах на животных во время вращении (без наркоза).

На рисунке можно видеть, что даже при большом усилении, которым мы пользовались для регистрации электроэнцефалограммы у морской свинки, нормальный ход записи нигде не нарушается артефактами вследствие изменений контактного сопротивления.

Нет сомнения, что предлагаемое устройство скользящих контактов может быть с успехом использовано также для электрофизиологических исследований на человеке во время вращения.

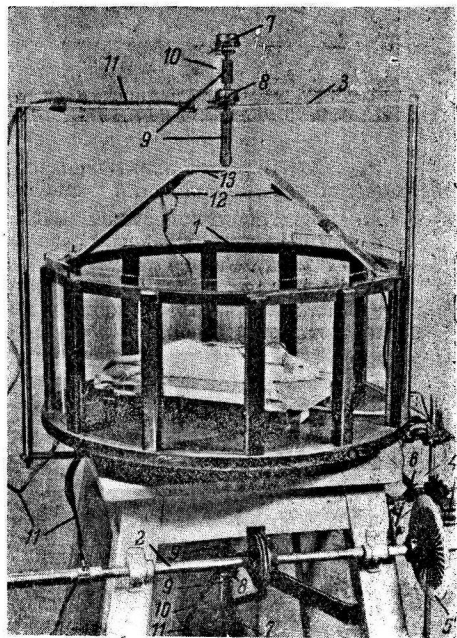


Рис. 2. Общий вид установки.

1 — вращающийся застекленный барабан с животным; 2 — стержень для вращения барабана со шкивами и рукояткой; 3 — неподвижная рама; 4 — осветитель отметки вращения; 5 — круг с секторами; 6 — фотоэлемент; 7 — скользящие контакты; 8 — скользящие контакты с полой осью; 9 — муфты гибких сцеплений; 10 — изоляционные планки; 11 — провода к осциллографу; 12 — гнезда и провода к объекту; 13 — провода к скользящим контактам.

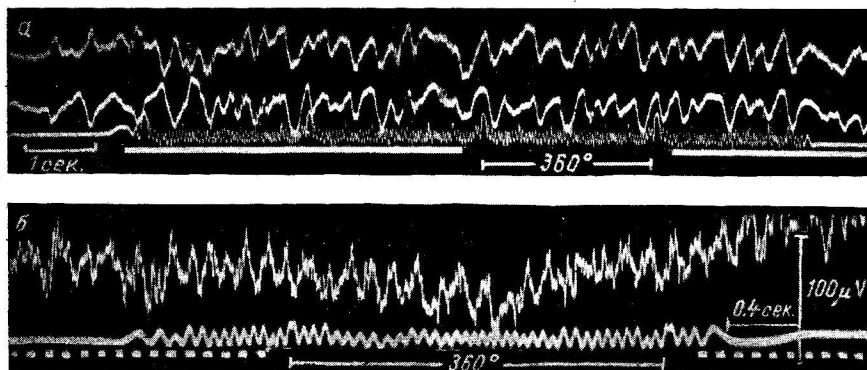


Рис. 3. Примеры электрофизиологических записей, полученных во время вращения животных в хронических опытах.

а — электроокулограммы (ЭОГ) лабиринтного нистагма при вращении в направлении от левого глаза к правому у 35-дневного щенка (опыт от 29 IV 1954). *Сверху вниз*: ЭОГ левого глаза; ЭОГ правого глаза (отклонение кривых вверх — движение глаз влево, вниз — вправо); отметка вращения. *б* — электроэнцефалограмма (ЭЭГ) взрослой морской свинки при отведении биопотенциалов через кость (опыт от 11 II 1956). *Сверху вниз*: ЭЭГ; отметка вращения.

ЛИТЕРАТУРА

- Hood J. G., C. R. Pfaltz, J. Physiol., 124, № 1, 130, 1954.
 Monnier M., N. H. Hufschmidt, Helvet. Physiol. Acta, 8, № 1, 30, 1950.
 Monnier M., H. Laue, Arch. f. exper. Path. u. Pharmac., 217, 1, 82, 1953.

ON ELECTROPHYSIOLOGICAL INVESTIGATIONS PERFORMED DURING ROTATION OF SUBJECT

By *B. Kh. Gurevitch*

From the laboratory of visual analyser, I. P. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

РАСЧЕТНАЯ ЭЛЕКТРОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИНЕЙКА

А. Медеяновский

Кафедра патологической физиологии 1-го Московского ордена Ленина медицинского института им. И. М. Сеченова

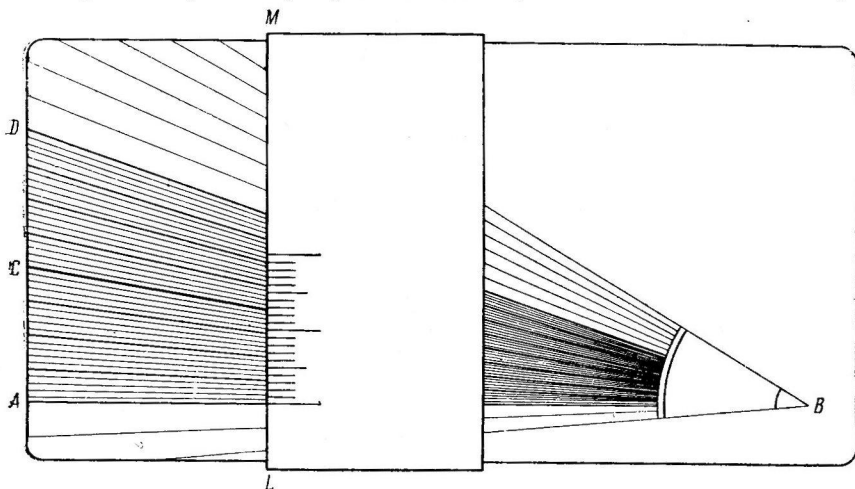
Поступило 18 VII 1956

Расчетная электрографическая линейка состоит из прямоугольной планшечки со шкалой и охватывающей ее обоймы (см. рисунок). Шкала представляет собой пучок прямых, расходящихся из точки *В*. Линия *АВ* параллельна длиннику планшечки. Точки пересечения линий пучка с левым краем планшечки делят расстояния *АС* и *СД* на равные отрезки (по 20).

Передвижение обоймы, охватывающей планшечку, дает возможность подыскать такое положение края обоймы (линии *ML*, перпендикулярной *AB*) относительно шкалы, при котором высота калибровочного импульса (например, 1 мв при регистрации ЭКГ) будет равна отрезку, отсекаемому на *ML* лучами *ВА* и *ВС*. Благодаря тому, что этот отрезок разделен на 20 равных частей пучком прямых, по нему можно производить измерения амплитуд соответствующих элементов осциллограммы непосредственно

в долях калибровочного напряжения (в мв). Аналогичным приемом, базируясь на отметках времени, можно производить обмеры осциллограммы и по оси времени.

Линейка может быть изготовлена из обыкновенной рентгеновской пленки, освобожденной от эмульсии, или любой другой достаточно тонкой прозрачной пластмассы с последующим прочерчиванием на ней линий с помощью патефонной иглы или другого острья и закраской прочерченных линий тушью или какой-либо иной краской.



Расчетная электрографическая линейка.
Объяснении в тексте.

Визирная обойма изготавливается из непрозрачной фотопленки с эмульсией, склеенной концами и плотно охватывающей шкалу. Место склеивания удобнее располагать у края шкалы.

Для параллельной оценки величины измеряемых зубцов и интервалов в мм на поверхности обоймы, прилегающей к обрезу, могут быть нанесены миллиметровые деления.

Для работы с прозрачной линейкой описываемого типа удобен наклонный столик со стеклом, покрытым для предохранения глаз от избытка света белой бумагой. На столик во время работы помещается изучаемая запись и измерительная линейка.

COMPUTING ELECTROGRAPHIC SCALE

By *A. Medelianovski*

From the department of physiology, I. M. Setchenov Medical Institute, Moscow

К МЕТОДИКЕ УДАЛЕНИЯ ЗАДНИХ СТОЛБОВ СПИННОГО МОЗГА

Л. С. Гамбарян

Лаборатория интероцептивных условных рефлексов Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

Поступило 16 IV 1956

В связи с различными задачами физиологического эксперимента исследователь нередко прибегает к изолированному повреждению задних столбов спинного мозга. Просматривая научную литературу по этому вопросу, можно убедиться, что клиническая картина нарушений функций у собак после повреждения задних столбов, по данным различных авторов, различна. Если по описанию одних исследователей изолированное повреждение задних столбов приводит к незначительным, быстропроходящим локомоторным нарушениям (атаксия), то по данным других — к длительным и глубоким нарушениям моторных, сенсорных и вегетативных функций (параличи, анесте-

зия кожи, нарушение терморегуляции, мочеиспускания и т. д.). Совершенно очевидно, что наиболее достоверными из описанных данных должны считаться те из них, которые дополнены морфологическим анализом. Однако в силу тех или иных причин исследователю не всегда удается произвести морфологический анализ, и в этом случае все результаты эксперимента опираются на предполагаемую правильность произведенной операции. Но в последнем случае должен быть унифицированный способ оперирования, апробированный морфо-физиологическим анализом. Имея в виду сказанное и учитывая возрастающий интерес к изучению функций спинного мозга при повреждении задних столбов (Amassian, 1950; Morin, 1955; Дурмишьян, 1955, и др.), мы приводим описание техники операции удаления задних столбов спинного мозга в том его решении, которое было подсказано практикой нашей многолетней работы в лаборатории Э. Ш. Айрапетьянца.



Рис. 1. Крючок для отслаивания мягкой мозговой оболочки.

удаления дужек позвонков для открытия доступа к спинному мозгу, делается по общепринятому способу. Строго по средней линии над остистыми отростками производится разрез кожи и подкожной клетчатки. Длина разреза зависит от того, на протяжении скольких сегментов будут удаляться задние столбы спинного мозга. Двумя параллельными разрезами, производимыми по обеим сторонам остистых отростков, отсекают все фасциальные и мышечные ткани, прикрепленные к ним. Начавшееся кровотечение останавливают тугой марлевой тампонадой пространства, образовавшегося по обеим сторонам остистых отростков. Остановив кровотечение, крючками отводят мышцы в сторону и широким распорителем с остистых отростков и дужек позвонков отслаивают все мягкие ткани. Во избежание кровотечения отслойку тканей следует производить по возможности тупо, поднадкостнично. После этого ножом рассекаются межостистые связки, и изогнутыми под углом щипцами Листона удаляют остистые отростки, скусывая их у самого основания. Затем щипцами Люэра осторожно скусывают дужку одного из позвонков, открывая

Операция состоит из двух этапов: ламинэктомии и собственно удаления задних столбов.

Ламинэктомия, т. е. операция

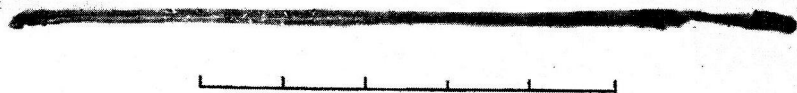


Рис. 2. Задние столбы спинного мозга, удаленные в нижнем грудном отделе. Внизу — Масштабная линейка.

отверстие в позвоночный канал. От этого отверстия так же осторожно, чтобы не сдавить спинной мозг, удаляют дужки остальных позвонков. Теми же кусачками сглаживают все неровности костного дефекта. Костное кровотечение останавливается воском или марлевой тампонадой. Вслед за этим удаляется эпидуральная клетчатка, покрывающая спинной мозг.

Вскрыв спинномозговой канал, глазными пинцетами приподнимают твердую мозговую оболочку (*dura mater*) и маленькими остроконечными ножницами делают на ней небольшой надрез, из которой обильно выходит спинномозговая жидкость. Удалив ликвор, ножницами Шмидена удлиняют разрез твердой мозговой оболочки вверх и вниз строго по средней линии. У концов разреза на твердой мозговой оболочке делаются поперечные насечки, и края *dura mater* отводятся (выворачиваются) наружу. При этом в операционном поле виднеется спинной мозг, покрытый нежной, богатой сосудами мягкой мозговой оболочкой (*pia mater*).

Ответственной частью операции является освобождение ткани спинного мозга от плотно прилегающей к ней *pia mater*. Для этого по средней линии в мягкую оболочку мозга вкалывается коротенькое острое изогнутое под прямым углом крючка (рис. 1). Его внутренним острым краем разрезают мягкую мозговую оболочку по всему длиннику операционного поля. Этой манипуляцией несколько задевается и белое вещество спинного мозга, что, однако, не влияет на результат операции, так как повреждается ткань, подлежащая удалению. Разрез мягкой мозговой оболочки обычно сопровождается кровотечением, которое останавливается прикладыванием к поверхности мозга марлевых шариков. Остановив кровотечение, тупым путем (наружной поверх-

ностью крючка) края *ria mater* отводятся в латеральном направлении до места вхождения задних корешков. Задние корешки хорошо выделяются в виде пучков белых нитей, отходящих от мозга в дорзо-латеральном направлении и служат ориентирами в ходе операции. Задние столбы занимают область между указанными правыми и левыми корешками и выделяются своей белизной. У верхнего края раны острие крючка вводит в ткань мозга по *sulcus lateralis posterior*, т. е. по линии вхождения задних корешков, и направляют к медиальной линии, приподнимая задние столбы. Приподнятую ткань перерезают ножницами. Захватив глазными пинцетами каудальный конец разреза, подтягивают его. Задние столбы при этом легко отслаиваются. У ниж

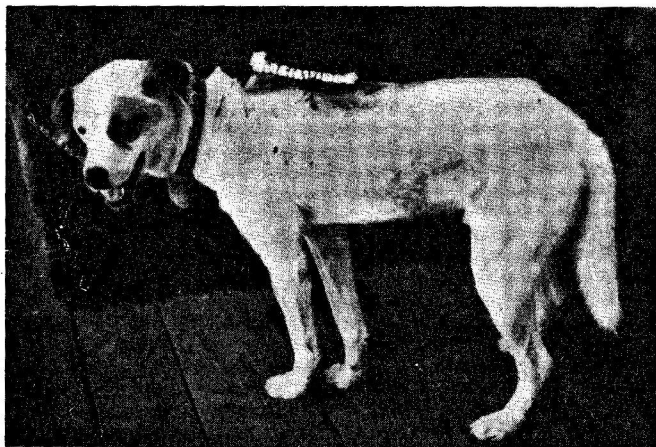


Рис. 3. Собака на следующий день после удаления задних столбов спинного мозга.

него края теми же ножницами отсекают ткань, и задние столбы извлекают наружу (рис. 2). Отслаивание задних столбов затрудняется в том случае, когда недостаточно хорошо отделяется от мозга мягкая мозговая оболочка. Удалив задние столбы и просушив марлевым шариком рану, проверяют степень и полноту удаления ткани. При полном удалении на дне образовавшейся канавки видно серое вещество, в то время как на извлеченной ткани нет серого вещества или имеются лишь его следы. После тщательного просмотра раны послойно зашиваются мышцы и кожа. Твердая мозговая оболочка не зашивается. С профилактической целью в область операционной раны вводится раствор пенициллина и на рану накладывается повязка в виде марлевого валика.

При гистологическом анализе как удаленной ткани, так и поперечника спинного мозга установлено, что описанным способом удается полностью удалить задние столбы спинного мозга.

После операции по описанному способу собаки, выйдя из наркоза, могут стоять и ходить, пользуясь всеми конечностями (рис. 3), однако при ходьбе наблюдается лишь некоторая атактичность в конечностях (Гамбарян, 1955). Если у животных наблюдаются явления резкого угнетения рефлекторной деятельности спинного мозга (парезы, арефлексия и т. д.), то это говорит о более экстенсивном повреждении поперечника спинного мозга. Животные после описанной операции не нуждаются в специальном послеоперационном уходе.

ЛИТЕРАТУРА

- Гамбарян Л. С., ДАН СССР, 105, 6, 1955.
 Дурм и шьян М. Г. О механизмах эффектов афферентных раздражений. Медгиз, 1955.
 Amassian V., Federat. Proceedings, 9, № 1, 1, 1950.
 Morin F., Am. J. of Physiology, 183, № 2, 1955.

TECHNIQUE FOR RESECTION OF DORSAL COLUMNS

By L. S. Gambarian

From the laboratory of conditioned interoceptive reflexes, I. P. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

ЮБИЛЕЙНЫЕ ДАТЫ

ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ ЧЕРНИГОВСКИЙ

(К 50-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

В феврале 1957 г. исполнилось 50 лет со дня рождения одного из выдающихся советских физиологов — Владимира Николаевича Черниговского.

Научная деятельность В. Н. Черниговского началась вскоре после окончания Медицинского факультета Пермского государственного университета. С 1930 по 1932 г.



В. Н. Черниговский работает ассистентом Кафедры физиологии Оренбургского ветеринарного института под руководством проф. В. П. Петропавловского. В последующие годы он — ассистент Кафедры физиологии Свердловского медицинского института, которая возглавлялась тогда проф. В. В. Паринным.

Этот период работы был исключительно плодотворным для научной деятельности В. Н. Именно тогда окончательно складываются его творческие устремления.

Важным обстоятельством в жизни Владимира Николаевича было то, что, переехав в Ленинград, он вступил в дружный коллектив ученых, разработавших под руководством К. М. Быкова теорию кортико-висцеральных соотношений. В. Н. сумел внести большой вклад в это общее дело, сосредоточившись на проблеме сигнализации с рецепторов внутренних органов в различные отделы центральной нервной системы, иначе говоря — на проблеме безусловных интерецептивных рефлексов.

На этих немногих страницах трудно дать сколько-нибудь подробную характеристику научного творчества Владимира Николаевича и еще труднее отразить важную роль многих других исследователей, работавших в тех же направлениях, что и юбиляр. Но необходимо подчеркнуть, что значительные успехи, достигнутые за

последние годы в большой проблеме кортико-висцеральной физиологии и патологии, являются результатом труда многих советских физиологов и прежде всего школы К. М. Быкова.

Работы Владимира Николаевича, так же как и исследования К. М. Быкова, В. Е. Делова, Э. Ш. Айрапетьянца обнаружили мощные рефлекторные влияния на кровообращение и дыхание при химической стимуляции рецепторов перикарда, селезенки, тонкого кишечника, почки и рефлексы с сосудистых барорецепторов этих органов получили общее признание. Их значение чрезвычайно велико в первую очередь для всей системы современных представлений о сигнализации с внутренних органов. Вместо отдельных разрозненных работ, в результате многочисленных исследований, вышедших из школы К. М. Быкова, начали вырисовываться контуры физиологических механизмов системы «внутренней чувствительности», существование которой предсказывали Сеченов и Павлов.

Уже в это время Владимир Николаевич обращается к изучению тонких механизмов хеморепцепции. Эти работы завершаются опубликованием в 1943 г. ныне широко

известной монографии «Афферентные системы внутренних органов», за которую ее автору присуждается премия им. И. П. Павлова.

Многочисленные последующие работы Владимира Николаевича, его учеников и сотрудников были направлены на дальнейшее изучение рефлексогенных зон различных внутренних органов и систем (поджелудочная железа, печень, костный мозг, лимфатические узлы, яичник, щитовидная железа, мочевого пузыря и др.).

Еще в первых исследованиях Владимир Николаевич показал, что раздражение рецепторов внутренних органов вызывает рефлекторные сдвиги в различных органах и системах. Он сформулировал положение о существовании собственных и сопряженных реакций интероцептивных полей, мысль о том, что существуют и проявляются прежде всего специальные связи между определенными чувствительными эффекторными аппаратами, наряду с которыми могут выявляться рефлекторные влияния на многие другие функции. В связи с разработкой этой идеи в круг исследования вовлекаются различные эффекторные системы. Особенно обстоятельной и систематической разработке были подвергнуты интероцептивные влияния на деятельность скелетных мышц. Эти исследования представляли попытку Владимира Николаевича и его сотрудников подойти к изучению взаимоотношения внутренней и внешней сигнализации в острых, а впоследствии в хронических опытах.

Открытие реценции селезенки, костного мозга и других органов системы крови привели Владимира Николаевича к необходимости систематического изучения роли интероцепции в регуляции образования, разрушения и распределения форменных элементов крови. В течение ряда лет группа сотрудников под руководством Владимира Николаевича углубленно разрабатывала этот важный для теоретической и клинической медицины вопрос. Были воспроизведены и изучены экспериментальные анемии, возникающие после денервации различных рефлексогенных зон, накоплен большой материал, касающийся рефлекторных изменений картины крови и роли высших отделов центральной нервной системы в функции органов системы крови. Эти и другие исследования были обобщены Владимиром Николаевичем в совместной с А. Я. Ярошевским монографии «Вопросы нервной регуляции системы крови».

В течение многих лет и особенно в последние годы Владимир Николаевич сосредоточивается на исследовании основных закономерностей, определяющих физиологические процессы в периферическом и центральном конце интероцептивной рефлекторной дуги.

Специальное внимание уделяется основным закономерностям протекания рефлексов, вызванных длительным раздражением интероцепторов, исследуется роль и значение различных отделов спинного и головного мозга в осуществлении безусловных интероцептивных рефлексов.

Многие годы в коллективе Владимира Николаевича разрабатывается вопрос о механизме хеморецепции, вскрываются особенности действия различных химических раздражителей, изучается связь возбуждения хеморецепторов с обменом веществ, исследуются закономерности перехода интерорецепторов из деятельного состояния в тормозное.

Многочисленные опыты с изменением функционального состояния центров и периферии, предпринимавшиеся при исследовании механизмов интероцепции, приводят Владимира Николаевича к необходимости включить в круг исследований те проявления интероцепции, которые наблюдаются в условиях заболевания организма. Этому способствует глубокий интерес Владимира Николаевича к вопросам клинической медицины. Из его лабораторий выходят экспериментальные исследования, в которых, так же как и в работах Быкова, Курцина, Айрапетьянца, устанавливается участие интероцептивных рефлексов в патогенезе ряда заболеваний, производится экспериментальная оценка их компенсаторной и защитной роли, делаются попытки повлиять через их посредство на патогенетическую картину болезни (острый отек и токсическое воспаление легких, некоторые формы судорог, нарушения деятельности сердца, атеросклероз, туберкулезная инфекция, экспериментальный холецистит и панкреатит).

Особое внимание Владимира Николаевича привлекают проблемы патологии сердечно-сосудистой системы. Ему принадлежит инициатива в создании одной из экспериментальных «моделей» гипертонической болезни. Под его руководством были выполнены работы, показавшие роль иннервационного аппарата почек в тех звеньях патогенетического механизма экспериментальных гипертоний, которые прежде считались чисто гуморальными.

Владимир Николаевич изучал роль нервной системы в развитии околного кровообращения, что позволило ему, совместно с Н. В. Разовским, предложить один из методов патогенетической терапии облитерирующего эгдоартерита, применяемый при лечении этого тяжелого страдания.

В последние годы внимание Владимира Николаевича вновь сосредоточивается на тщательном и более глубоком анализе основных закономерностей интероцептивной рефлекторной дуги. Экспериментальному анализу, так же как и в первых исследованиях В. Е. Делова, подвергаются рефлекторные эффекты и электрическая активность в эффекторных и афферентных волокнах нервов внутренних органов и специально — представительство последних в коре больших полушарий. Ряд работ

Владимира Николаевича и его учеников посвящен изучению участия интероцептивной сигнализации в формировании поведения высших животных.

Владимир Николаевич обращался к экспериментальной разработке актуальных вопросов специальной физиологии.

Исключительная работоспособность Владимира Николаевича, перу которого принадлежит около ста научных исследований, позволила ему сочетать напряженный научный труд с преподавательской и организаторской деятельностью.

С 1942 по 1953 г. Владимир Николаевич состоял профессором, а затем начальником Кафедры физиологии Военно-Морской медицинской академии. Ряд лет он одновременно с этим руководил лабораторией в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР.

С 1952 г. Владимир Николаевич избирается директором Института физиологии АМН СССР, а после слияния Института физиологии и Института патологической физиологии — директором Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР, в котором возглавляет Лабораторию общей физиологии. Как директор института он отдает много сил сплочению большого коллектива физиологов и патологов, направляя их усилия на решение актуальных вопросов теоретической и практической медицины.

С 1953 г. Владимир Николаевич — вице-президент Академии медицинских наук СССР. В течение ряда лет Владимир Николаевич является редактором журнала «Бюллетень экспериментальной биологии и медицины».

В 1955 г. Владимир Николаевич избирается членом правления Всесоюзного общества физиологов, фармакологов и биохимиков, а в 1956 г. — председателем Московского отделения общества.

Велики заслуги Владимира Николаевича как внимательного, заботливого и требовательного руководителя научной молодежи. Под его руководством выполнено значительное число докторских и кандидатских диссертаций.

Научная общественность высоко оценила заслуги Владимира Николаевича Черниговского перед советской физиологией — он избран действительным членом АМН СССР и членом-корреспондентом АН СССР.

Владимир Николаевич находится в расцвете творческих сил и полон новых творческих замыслов.

Редакционная коллегия совместно с коллективом Института нормальной и патологической физиологии Академии медицинских наук СССР горячо поздравляют Владимира Николаевича с его 50-летием и желают ему долгих лет, здоровья, неутомимой работоспособности, дальнейших творческих успехов.

VLADIMIR NIKOLAEVITCH TCHERNIGOVSKI

(ON HIS 50TH BIRTHDAY)

СЪЕЗДЫ И КОНФЕРЕНЦИИ

ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ НА XX МЕЖДУНАРОДНОМ КОНГРЕССЕ ФИЗИОЛОГОВ

В. Г. Самсонова

Физиологии рецепции внешних раздражений было посвящено 4 секционных заседания конгресса, где было обсуждено 60 докладов по органам чувств, 45 из них по физиологии зрения, 15 по физиологии слуха и по другим видам рецепции (вкус, обоняние, кожная рецепция). Один доклад был поставлен на симпозиуме, рассматривавшем проблему «Генеза сенсорного импульса».

На Конгрессе были широко представлены работы по электрической активности одиночных нервных элементов на всех уровнях анализаторных систем, начиная от рецепторов и кончая корковыми элементами. Много докладов было посвящено суммарной электрической активности анализаторов и абсорбции спектра зрительными пигментами.

Для удобства ознакомления с докладами они сгруппированы нами следующим образом: электрофизиология центральных и периферических отделов анализаторов, далее биохимические исследования и затем остальные вопросы физиологии органов чувств.

ФИЗИОЛОГИЯ ЗРЕНИЯ

Электрофизиология центральных частей зрительного анализатора

Одним из наиболее интересных вопросов, затронутых на секции, был вопрос (до последнего времени один из наименее ясных) о специфичности реакции нервных элементов мозга на световое раздражение. Реагируют ли клетки центральных частей зрительного тракта только на силу и длительность светового раздражителя, или они отвечают избирательно и на специфические свойства света, например на его цветность?

На эту тему было сделано несколько докладов. Маргарита Леннокс (M. Lennox, Дания) изучала ответы одиночных элементов верхней трети оптического тракта на раздражение вспышкой света различной длины волны, длительности, интенсивности и частоты, а также на электрическое раздражение оптического нерва. Электрические ответы одиночных элементов, зарегистрированные с помощью микроэлектродов толщиной меньше 0.5 м, сопоставлялись с суммарным электрическим ответом этого отдела зрительного анализатора, полученным с помощью грубого электрода 0.3 мм.

Леннокс обнаружила избирательную реактивность одиночных элементов центральных частей зрительного анализатора к цвету раздражителя. У большинства элементов при стимуляции синими излучениями порог был ниже, частота спайков оп-элементов выше, а латентный период длительнее, чем при стимуляции красными излучениями. Она же показала, что одиночные элементы верхней трети оптического тракта отвечали на свет или разрядом импульсов, или прекращением активности и возникновением разряда на темноту, т. е. они отвечали так же, как одиночные элементы сетчатки и одиночные волокна зрительного нерва, однако, в противоположность данным Гранита, оп-off-эффектом отвечала лишь ничтожная часть элементов, а чистые оп- и чистые off-элементы встречались одинаково часто, причем тип ответа каждого элемента был постоянным и не зависел от параметров раздражителя.

Ингвар (D. Ingvar, Швеция) также обнаружила в центральных зрительных путях механизмы, обеспечивающие различие не только яркости, но и длины волны, показав повышенную чувствительность этих путей к синей и зеленой частям спектра.

Докладчица отметила, что кривые спектральной чувствительности сетчатки часто совпадали с кривой зрительного пурпура, однако иногда их максимум оказывался смещенным в синюю часть спектра.

Таким образом, современные экспериментальные данные, полученные электрофизиологическим методом, позволяют считать вопрос о наличии избирательной реакции верхних отделов зрительного анализатора на специфические раздражения решенным положительно.

Не менее новой является попытка проследить за отражением следовых эффектов в изменении электрической активности верхней трети зрительного тракта, сделанная Хьюз (J. Hughes, США) в его работе с «постетанической потенциацией» в слуховой и зрительной системах. При раздражении оптического нерва кошки записывались потенциалы в коленах теле и зрительной коре. Автор обнаружил, что после многократной стимуляции наступает волнообразное колебание амплитуды потенциалов — сначала субнормальная, затем сверхнормальная, а потом вновь субнормальная реакция, длившаяся до 7 мин. Эта реакция имела место во всех верхних отделах зрительного анализатора. Она интересна своей длительностью, которая соответствует последовательным образом и может иметь отношение к психическим реакциям.

На секции физиологии зрения рассматривался вопрос о реакции элементов зрительной коры на перемежающуюся световую стимуляцию. Грюссер и Крейцфельд (O. Grüsser u. O. Creutzfeldt, ФРГ) изучали частоту слияния мельканий по реакции одиночных нейронов и по суммарному ответу оптической коры на изолированном большом мозге кошки. Авторами установлено, что частота слияния мельканий, регистрируемая по реакции отдельных нейронов, растет с усилением освещения (при 30° лк она равна 12.5 ± 2 ; при 500 лк 18 ± 1.5).

С увеличением частоты мельканий вплоть до слияния растет скрытый период реакции В-нейронов (соответственно ретинальным оп-элементам); он не меняется или падает у D-нейронов (off-элементы) и у E-нейронов (on-off-элементы) варьирует различно. Первичные поверхностно-положительные потенциалы на электроэнцефалограмме сливаются при тех же частотах мелькания, которые соответствуют максимальной частоте слияния в отдельных нейронах, а слияние вторичных волн (поверхностно отрицательных) происходит при 5—12 в/сек. в зависимости от интенсивности раздражителя.

В работе Крейцфельда (O. Creutzfeldt, ФРГ) этот же вопрос подвергнут еще более углубленному и тонкому изучению. В частности, в ней рассматривается зависимость реакции одиночных нейронов и электроэнцефалограммы от адекватности и неадекватности раздражителя.

Вопросу о реакции зрительной области коры на перемежающуюся световую стимуляцию сетчатки человека и кошки была посвящена работа Ван Гофа (M. Van Hof, Голландия). Автором показано, что ниже определенного предела длительности вспышки света отсутствует off-эффект, а оп-эффект не наступает, пока длительность интервалов между вспышками не достигнет критической величины.

На Конгрессе с докладом на тему о представителстве сетчатки в оптической доле лягушки выступил Газе (R. Gaze, Швеция). Глаз животного помещался в центре периметра, по которому перемещался неоновый источник размером в 15'. С помощью микроэлектродной техники записывались мульты и одноэлементные ответы коры, по которым было установлено, что нижняя назальная часть сетчатки проецируется в заднеушной части, нижневисочная — в переднеушной, верхняя назальная — в задненаружной и верхневисочная — в передненаружной части оптической доли. Проекция центральной части сетчатки не была столь точно выявлена.

Из чисто биофизических работ, выполненных при помощи микроэлектродной техники, следует упомянуть о докладе Лютго и Муральта (H. Luttgau u. A. Muralt, Швейцария), сделавших тончайшие измерения порогов токов действия, скорости подъема и понижения фаз токов действия и рефрактерного периода в одиночных узлах Ранвье при раздражении их монохроматическими ультрафиолетовыми излучениями различных длин волн. Авторы полагают, что установленное ими линейное падение скорости нарастания тока действия в зависимости от времени освещения является мерой изменения проницаемости активной мембраны, а повышение порога — мерой фотохимической активности излучения.

На секции физиологии зрения обсуждался вопрос о соответствии суммарной электрической активности мозга и потенциалов, снимаемых с одиночных нервных элементов коры. В упомянутой выше работе Грюссера и Крейцфельда такое соответствие было установлено для частоты слияния первичных поверхностно-положительных потенциалов на электроэнцефалограмме и частоты слияния потенциалов в отдельных нейронах.

Были представлены ряд докладов, в которых рассматривалось соответствие электрических ответов сетчатки и мозга на световую стимуляцию. Кобб и Доусон (W. Cobb u. G. Dawson, Англия) изучали форму и длительность потенциалов затылочной области у человека, вызванных ярко освещенными поверхностями. Ими установлено, что суммарная активность затылочной области коры наступает через 25 мсек. после вспышки яркостью 10^3 фут ламбертов, производимой перед темноадаптированным глазом.

Кресителли и Гарднер (C. Cressitelli u. E. Gardner, США), стимулируя сетчатки животных цветными раздражителями, сравнивали электроретинограммы с ответами зрительной области коры животных, обладающих чисто палочковой (морские свинки)

и чисто колбочковой сетчаткой (белки). Они исследовали временные отношения между ретинограммами и вызванными корковыми потенциалами в их корреляции с различными длинами волн стимулирующего света. Эти доклады свидетельствовали о том, что при стимуляции адекватными раздражителями наблюдается некоторое соответствие между электрическими ответами сетчатки и мозга. В то же время при воздействии неспецифическими агентами этого соответствия, по-видимому, нет. Виссер (P. Visser, Голландия) изучал изменение электроретинограммы и электрической активности стриарной области на «изолированном мозге» кошки при введении NaN_3 в рингеровском растворе. Введение умеренных доз этого препарата приводило к быстрому и кратковременному увеличению разности потенциалов между роговицей и задней частью глаза.

Электрофизиология сетчатки

На секции физиологии зрения были широко представлены работы по изучению потенциалов одиночных элементов и по суммарной электрической активности сетчатки применительно к различным функциям зрения.

Было сделано несколько докладов о спектральной чувствительности сетчатки. Мотокава (K. Motokawa, Япония) сообщил о своих работах по изучению реактивности отдельных элементов сетчатки к монохроматическим излучениям. Потенциалы записывались микроэлектродами размером 0.3—0.8 м с сетчатки карпа при помощи усилителя постоянного тока. По данным автора, потенциал покоя был равен 30—50 мв; при освещении глаза появлялся рецепторный потенциал (ток действия), равный 5—40 мв, что согласуется с данными Светихина. Однако в большом числе случаев этот потенциал оказывался обратного направления даже при величине, равной 10—30 мв. Весьма существенно, что направление рецепторного потенциала иногда менялось на обратное в зависимости от длины волны стимулирующего света.

Кривые спектральных ответов одиночного элемента сетчатки строились: 1) по величине рецепторных потенциалов в ответ на раздражения спектральным излучением той или иной длины волны равноэнергетического спектра; 2) по измерению спектральной чувствительности при ступенчатом изменении λ на 10 м μ . В обоих случаях обнаружено 4 вида рецепторов с максимумом ответов на λ 650, 600, 550 и 470 м μ . Каждая кривая ответов имела сложную форму — основной максимум и три других подъема. Последние совпадали с перечисленными точками спектра.

На основании своих опытов Мотокава приходит к предположению, что рецепторная клетка содержит 4 вида фоточувствительных веществ и характеризуется веществом с наибольшей концентрацией.

Армингтон и Бирсдорф (J. Armington a. W. Biersdorf, США) исследовали на двух испытуемых влияние хроматической адаптации на электроретинограмму. Последняя записывалась при помощи электродов, вделанных в контактную линзу. Относительная спектральная чувствительность определялась с помощью набора интерференционных фильтров для каждого состояния адаптации и при различных уровнях яркости.

В случае, когда электроретинограмма вызывалась мелькающими (20 вспышек в сек.) монохроматическими раздражениями, налагавшимися на непрерывно экспонированную адаптационную поля, не было обнаружено никаких хроматических эффектов.

В том же случае, когда адаптирующее поле исчезало одновременно с предьявлением длительно действующего тестирующего раздражителя, был обнаружен эффект хроматической адаптации, приводившей к значительному и специфическому угнетению спектральной чувствительности. Кривые спектральной чувствительности дали три хорошо выраженных максимума: около λ 500, 550 и 620 м μ , причем хроматическая адаптация вызывала понижение соответствующего максимума. Однако обе примененные методики исследования не позволили выделить соответствующие компоненты при коротких длинах волн.

Эти работы принципиально важны для физиологии зрения, ибо если они верны, то заставляют пересмотреть существующие представления об особенностях реакции сетчатки на цветные раздражения.

На Конгрессе был также рассмотрен интересный вопрос о соответствии изменения электроретинограммы человека и восприятия им светового раздражения различной яркости. Ашер (H. Ascher, Англия) сообщил о своей работе по изучению человеческой электроретинограммы при воздействии различными уровнями яркости. Электродом служила контактная линза с серебряной пластиной. Вспышка света, равномерно освещавшая все поле зрения, длилась $1/20$ сек. При низких яркостях амплитуда положительной волны b была пропорциональна \log интенсивности световой вспышки, но при увеличении интенсивности света выше $10^{2.5}$ порога ретинограммы амплитуда волны b оставалась неизменной.

Существенно, что вспышка воспринималась испытуемым при интенсивностях меньших, чем это надо для появления ретинограммы, а ощущение увеличивающейся яркости соответствовало повышению интенсивности света вплоть до самых высоких уровней ($10^{5.5}$ выше порога ретинограммы). Таким образом соответствия между вос-

приятие яркости и изменением волн b электроретинограммы установлено не было. В то же время волна a наблюдалась при любых из примененных в опыте яркостях и возрастала по амплитуде до самых высоких интенсивностей света.

По электрическим ответам одиночных элементов сетчатки была исследована чувствительность различных зон сетчатки к белому свету. Вагнер и Вольбаршт (H. Wagner a. M. Wolbarsht, США), регистрируя электрические потенциалы отдельных аксонов ганглиозных клеток сетчатки, построили карту точек, обладающих одинаковой чувствительностью к белому пятну, размером 0.05 мм. Установлены области с максимальной чувствительностью и постепенным ее падением по мере удаления от центра.

На секции возникла большая дискуссия о месте генерации электрической активности в сетчатке, так как был представлен ряд экспериментальных работ, содержащих противоречивые выводы.

Гонелла, Корню и Бенуа (J. Gonella, L. Cornu, P. Benoit, Франция) анализировали ретинограмму лягушек путем одновременной регистрации обычной электроретинограммы и так называемой внутренней ретинограммы — т. е. внутрисетчаточной отрицательной волны, получаемой с помощью микроэлектродов. Опыты велись на открытом звуклеированном глазе лягушки после отравления его различными ядами. Изменение формы электроретинограммы по мере отравления стрихнином привело авторов к предположению, что волны b и d электроретинограммы являются выражением отрицательной внутрисетчаточной волны. Это предположение было подтверждено последующими опытами, в которых приложение тока надлежащего направления и интенсивности (сила тока на внутреннем аноде больше 100 μ A) обратимо подавляло отрицательную волну внутренней ретинограммы и сохраняло обычную форму суммарной электроретинограммы. Результаты этих опытов позволили авторам прийти к выводу, что возникновение электрической активности обусловлено многими источниками, что опровергает существовавшую до этого гипотезу Светихина о том, что электроретинограмма вызывается только фоторецепторами.

Дени (P. Denis, Бельгия) доложил о действии различных фармакодинамических агентов на электроретинограмму крыс. Его опыты говорят в пользу того, что ретинограмма обязана своим происхождением биохимическим процессам во всей сетчатке.

В то же время Светихин, Фернандес-Моран и Ионассон (G. Svaetichin, H. Fernandez-Moran a. R. Ionasson, Венесуэла) сообщили о результатах электрофизиологического и электронномикроскопического изучения сложного глаза насекомых. Авторы пришли к следующим выводам: 1) потенциал действия генерируется в базальной части фоторецепторов, 2) потенциал покоя связан с базальной частью сетчатки. Интересны данные этих авторов о том, что тип структуры пластинчатых дисков в фоторецепторах подобен таковому в фоторецепторах теплокровных.

Пиренн (M. Pirenne, Англия) привлек функциональные особенности off-элементов сетчатки для анализа механизма остроты зрения. Он полагает, что благодаря колебательным движениям глаза в фиксационной паузе изображение черного объекта падает на тот участок сетчатки, который до этого подвергался фоновому освещению, и это может приводить к возбуждению off-элементов, реагирующих, как известно, электрической активностью на выключение освещения.

Хэйг (C. Haig, США) попытался приложить данные Хартлайна к рецептивным полям человеческой сетчатки и пришел к выводу, что и у человека в каждом из исследованных участков сетчатки наблюдались суммационные явления фоторецептирующих элементов, объединяемых одной ганглиозной клеткой. Хэйг подтвердил закон Рикко для малых площадей, а неприложимость его к большим площадям объяснил изменением плотности фоторецептирующих элементов на единицу поверхности. Такое сопоставление правильно, но оно не является новинкой, это делали много раньше другие исследователи, в частности автор настоящей статьи (1948).

Исследования зрительных пигментов

На Конгрессе были широко представлены новые исследования фоточувствительных пигментов сетчатки. Наибольший интерес вызвал доклад Екатерины Тенсли (E. Tansley, Англия), посвященный изучению спектров поглощения в отдельных зрительных рецепторных клетках. Микроскопические препараты «переживающих» отдельных фоторецепторных элементов готовились путем удаления сетчатки в темной комнате с последующим погружением ее в каплю 1% метилцеллюлозы в изотоническом растворе pH_7 . При такой обработке многие клетки отрываются и свободно плавают в среде. Делались микрофотографии клетки до и после обесцвечивания. При фотографировании препарата, облучавшегося последовательно 10 монохроматическими излучениями, делалось сравнение плотности различных снимков. Таким путем были получены кривые поглощения одиночных палочек, но ошибка метода оказалась довольно велика. Второй способ заключался в том, что через клетку пропускался белый свет, затем он рассеивался призмами в окуляре микроскопа. Получалась фотография спектра с лежащим на нем изображением клетки. Таким образом, поглощение любой длины волны клеткой определялось по одной пластинке. Было исследовано свыше 50 клеток. Ширина

спектра одиночных клеток оказалась той же, что и при определении зрительного пурпура в растворе дигитанина, но максимум кривой оказался на λ 530 μ , в то время как в растворе он был на λ 519 μ . Это смещение сходно с данными Рапштона для периферии человеческой сетчатки и данными Ардена для взвесей палочек лягушки.

Результаты частичного обесцвечивания различными монохроматическими излучениями показали, что в палочках есть только один пигмент. В опытах наблюдалось увеличение абсорбции за пределами λ 600 μ , не обнаруживаемое в экстрактах. Это поглощение было фоточувствительным. Опыты с неполным первым обесцвечиванием заставляют предполагать, что в переживающей рецепторной клетке можно под действием света получить желтое вещество, поглощающее на λ 430 μ и само по себе фоточувствительное.

Весьма интересен был доклад Дартнелла (H. Dartnall, Англия) о спектральной чувствительности, рассматриваемой как функция, зависящая от разности в активности двух фоторецепторных механизмов. Автор показал, что зрительный пурпур (с максимумом кривой на λ 519 μ) состоит из двух фотопигментов: первого с максимумом на λ 523 μ — его содержится в зрительном пурпуре 92%, а второго с максимумом на λ 502 μ — 8%. Это находится в соответствии с данными Уолда, установившего, что после обесцвечивания сетчатка темноадаптированных животных содержит витамина A_2 95%, а витамина A_1 5%. В то же время кривая спектральной чувствительности имеет максимум на λ 550—560 μ и второй максимум на λ 510 μ . Если же брать пигменты в равной пропорции, то эта кривая сходна с разностью между абсорбционными кривыми пигментов. Разностная кривая имеет максимум на λ 558 μ , на λ 465 μ и 0 на λ 510 μ . Автор предполагает, что 2 пигмента расположены в разных функциональных группах фотоэлементов, связанных между собой с помощью горизонтальных клеток.

Дентон (E. Denton, Англия) привлек внимание к вопросу об организации зрительных пигментов и продуктов их обесцвечивания в палочках сетчатки, изучавшегося дихроическим методом (по Шмидту).

Вульф, Абрахамсон, Адамс и Линшитц (V. Wulf, E. Abrahamson, R. Adams, H. Linschitz, США) доложили о фотохимических изменениях в родопсине и ретинене, происходящих в дегазированном растворе при его обесцвечивании вспышкой света от 300 до 800 джоулей в течение 50 μ /сек.

На пике фотовозбуждения раствора родопсина максимум поглощения был на λ 600 и 430 μ . Через 100 μ сек. поглощение в красной области спектра исчезало, а в синей оставалось с максимумом около λ 500 μ . Последний максимум сохранялся в течение 5 м/сек., но с меньшей амплитудой и сдвигом в сторону коротких волн. Выцветание росло вплоть до 2 мин.

Фотовозбуждение промежуточного раствора ретинена в дегазированном метилциклогексане дало обесцвечивание с максимумом на λ 300 μ , а поглощение с максимумом на λ 450 μ .

Как обесцвечивание раствора, так и его спектральное поглощение заметно ухудшались при засвечивании на воздухе. Длительность обесцвечивания и поглощения ретинена были равны около 100 м/сек.

Уил (R. Weale, Англия) предложил новый метод для прижизненного исследования зрительного пигмента. Глазное дно децеребрированной кошки освещается $1/5$ сек. ксеноновой дугой. Свет, отраженный от глазного дна, проецируется на входную щель фотоспектрографа. На одной пластинке делается до 14 спектрофотографий. Длительность, интенсивность и спектральный состав обесцвечивающего света можно изменять. Каждая пластинка калибрована — это позволяет определять восстановление и обесцвечивание пурпура с точностью не меньшей, чем при старых методах.

Электрофизиологии и фотохимии зрительного анализатора было уделено внимание и на симпозиуме по генезу сенсорного импульса, где Р. Гранит сделал обобщающий доклад на тему «Абсорбция и нервная передача видимого спектра». Докладчик сначала упомянул об одном из важных разделов физиологии зрения, касающемся центростремительной регуляции сетчатки, — вопроса об обратных коллатералах в оптическом нерве и о своих новых экспериментальных материалах, свидетельствующих о наличии возбуждающих и тормозных эффектов в ретинальных ганглиозных клетках.

Далее Гранит перешел к основной части своего доклада: первичному механизму возбуждения, который он считает чисто фотохимическим.

Он сопоставил данные о спектральной чувствительности сетчатки, полученные электрофизиологически, с материалами по измерению зрительных пигментов и данными о разностных порогах у человека. В частности, он коснулся своих материалов по доминаторам и модуляторам, подчеркнув, что в связи с вариабильностью электрических ответов одиночных элементов необходимо учитывать средние результаты опытов на многих волокнах. Основное время докладчик уделил подробному изложению новейших данных о зрительных пигментах.

Основываясь на работе Дартнелла (показавшего возможность разложения пигмента с максимумом на λ 530 μ на 3 пигмента с максимумами на λ 533, 510 и 550 μ), на работах Ардена (установившего максимум абсорбции во взвешенном переживающем рецепторе на λ 544 μ) и на материалах, показывающих смещение максимума в длин-

новолновую часть спектра в случае измерения абсорбции одиночного фотозлемента по сравнению с максимумом, получаемым в растворе пигмента (Арден, Добровольский, Ионсон Тенсли), Гранит пришел к выводу, что при существовавших до последнего времени способах извлечения пигментов из сетчатки происходил отбор некоторых видов пигментов. Гранит установил совпадение некоторых максимумов кривых спектральной чувствительности, определенных в переживающих фоторецепторах и в модуляторах, полученных им электрофизиологически.

Докладчик видит подкрепление своих данных по модуляторам в работе Уила по абсорбции спектральных излучений зрительными пигментами и в изложенных выше работах Леннокс и Ингвар. Конец доклада Гранит посвятил доказательству, что кривые абсорбции зрительных пигментов, полученные новейшими методами, близки к кривым спектральной чувствительности, полученным электрофизиологическим путем.

Электрофизиология и фотохимия зрительного анализатора были в центре внимания работы секции по физиологии зрения (по остальным вопросам физиологической оптики было представлено значительно меньше докладов).

Жиулио (L. Giulio, Италия) исследовал скотопический порог при поляризованном свете у человека. Автор обнаружил полную пространственную суммацию подпороговых всплеск в области сетчатки, равной 30'. Кроме того, он установил, что у человека нет избирательной чувствительности палочкового аппарата сетчатки к поляризации света в том случае, когда луч света идет параллельно оси палочек.

Мак Ферланд (R. McFarland, США) привел материалы, касающиеся воздействия гипоксии и гипогликемии на световую чувствительность.

Ван Гемерт (A. Van Gemrt, Голландия) остановился на физической основе закона Вебера, базируясь на своих опытах по исследованию абсолютных и разностных порогов. Согласно его данным, ошибка определения порогов пропорциональна интенсивности стимула.

Отдельные доклады были посвящены нейрофизиологии роговицы — Веддель и Лил (G. Weddel a. P. Lele, Англия), эндокринному механизму зрительного аппарата Тюск (J. Fusques, Франция), световой чувствительности *Dendrocoelum lacteum* Марриот (F. Mariot, Англия). Было прочитано 2 доклада по психофизиологии восприятия — Дршель и Ланге (H. Drischel u. C. Lange, ФРГ), о влиянии непроизвольных и вынужденных движений головы на зрительный акт для физиологии органов чувств — Бергштрем (R. Bergström, Финляндия) и о значении акта внимания.

Несколько интересных докладов было посвящено вопросу прижизненного определения зон центральной нервной системы, связанных с движениями глаз и мигательным рефлексом. Папатеодору, Вагман, Кригер и Бендер (C. Paratheodorou, J. Wagmann, H. Krieger a. M. Bender, США), применяя стереотоксическую методику и электрические раздражения различных участков теменной и височной долей в «изолированном мозге» обезьян, изучали движения глаз при такой стимуляции. Аналогичная работа была доложена Хайд и Элиассон (J. Hyde a. S. Eliasson, США), которые стимулировали током большое число областей мозга — промежуточный, средний, передний мозг, мозжечок, вестибулярные ядра и др.

Кобб и Сирс (W. Cobb a. F. Sears, Англия), сопоставляя скрытые периоды мигательного рефлекса ретинограммы и энцефалограммы, возникающего в ответ на различные раздражения, пришли к заключению, что дуга мигательного рефлекса не замыкается через кору головного мозга.

Резюмируя доклады по физиологии зрения, сделанные на Конгрессе, надо отметить, что наибольшее число сообщений касалось электрофизиологии органа зрения. Для зарубежной физиологии стало привычным оценивать разнообразные функции зрения по изменению электрической активности. Очень велик был удельный вес работ, выполненных на одиночных нервных элементах того или иного отдела зрительного пути. Около половины всех заслушанных по электрофизиологии докладов касалось экспериментальных материалов, полученных с помощью микроэлектродной техники, доведенной до высокой степени совершенства. Новое слово сказано и в области фотохимии глаза.

Большая часть докладов, сообщенных на секции, представляла новизну и интерес.

На этом фоне доклад корифея электрофизиологии сетчатки Гранита был неудачен. Естественно было ожидать именно от него новых крупных экспериментальных материалов в этой области исследований. Он же ограничился сопоставлением данных по электрофизиологии и фотохимии глаза. Такое сопоставление не является новым — у нас в Союзе оно было сделано несколько лет назад.

На секции некоторые концепции Гранита были подвергнуты критике, остро обсуждалась его трехкомпонентная теория электроретинограммы.

ФИЗИОЛОГИЯ СЛУХА

В большей части работ, доложенных на секции физиологии слуха, также были использованы электрофизиологические приемы исследования, позволившие вскрыть некоторые новые стороны деятельности органа слуха.

Один из наиболее интересных докладов был сделан Галамбосом (R. Galambós, США) на тему «Физиологическое исследование нисходящих слуховых путей». С помощью физиологических экспериментов автор исследовал систему и функциональные особенности нисходящих волокон в слуховом анализаторе кошки, которые до этого были изучены лишь анатомически. Он показал, что раздражение электрическими импульсами волокон оливокохлеарного пучка, связывающего верхнюю оливу с контрлатеральной улиткой, вызывает понижение притока импульсов, возникающих на периферии при раздражении звуком. Вторая серия опытов была поставлена на животных с хронически вживленными электродами в условиях свободного поведения. Потенциалы, вызываемые звуковым раздражением, регистрировались в кохлеарном ядре, внутреннем коленачатом теле и слуховой коре. Электрический ответ был мал или отсутствовал у животного, подвергаемого одновременно зрительному раздражению; был средней величины, когда животное было адаптировано к наносимому звуку, и большим, когда звук являлся сигналом болевого раздражения.

Катцuki, Суми и Ушияма (J. Katsuki, F. Sumi a. H. Uchiyama, Япония) сообщили о некоторых особенностях электрических ответов слуховых нейронов кошки на звуковые раздражения. Электрическая активность регистрировалась в кохлеарном нервном пучке, кохлеарном ядре, трапецевидном теле, нижней части четверохолмия, внутреннем коленачатом теле и в мозговой коре.

Изучались ответы одиночных элементов, получаемых либо от аксонов (большинство), либо от тела нейронов. Последние отличались медленными, градуированными потенциалами и большими потенциалами покоя (свыше 50 мV). Все спайки были положительными, моно или двухфазными, от 1 до 5 мV. Спонтанные разряды чаще наблюдались в периферических частях и много реже в центральных.

На сильные звуковые стимулы периферические нейроны отвечали в широком диапазоне частот, а центральные лишь на значительно более узкую зону раздражений. Зоны ответов определялись при стимуляции длительными или короткими чистыми тонами. В верхних проекциях адаптация к звуку наступала значительно быстрее — большинство элементов отвечало только на начало раздражения. Были обнаружены элементы, затормаживавшиеся при стимуляции, и чистые off-элементы.

Авторы обнаружили взаимодействие электрических ответов на два звуковых раздражения даже в самых периферических областях звукового анализатора — электрический ответ на один звук тормозился другим звуком.

Кiang и Гольдштейн (N. Kiang a. M. Goldstein, США) исследовали ответ слуховой коры на короткие тоны и шумы. Грубые электроды помещались в «низкочастотных точках» I и II зоны слуховой коры анестезированной кошки. Пороги электрических ответов определялись для чистых тонов и для коротких шумовых сигналов. Изучались кривые зависимости частоты ответов от пороговой интенсивности. Результаты опытов анализировались авторами с точки зрения пространственного распределения и частотной последовательности, как наиболее общих механизмов восприятия звуков.

Хьюз (J. Hughes, США) показал, что после повторного раздражения звуком наступает повышенная реактивность слуховой системы, длящаяся около 2 минут после прекращения подачи звука. Она выявлена в опытах на людях путем определения порога слышимости и электрофизиологически в опытах на кошках при отведении потенциалов от круглого окна. В последнем случае наблюдалось волнообразное колебание амплитуды электрического ответа.

Таким образом, в перечисленных докладах исследовались механизмы анализа звуковых раздражений. По изменению электрической активности одиночных нейронов или по суммарной активности различных звеньев звукового анализатора экспериментально установлены следующие основные факты: 1) в том случае, когда звуковой раздражитель приобретает сигнальное значение, происходит усиление электрической активности различных отделов слуховой системы; 2) процессы, развивающиеся в нисходящих слуховых нейронах, могут регулировать величину проходящего по классическому афферентному пути сигнала; 3) обнаружено взаимодействие электрических ответов на два звуковых раздражения даже в самых периферических областях звукового анализатора, а на звуковые и световые раздражения такое взаимодействие установлено на более высоких уровнях звукового анализатора — электрический ответ на один сигнал тормозится другим сигналом; 4) показано, что по мере перехода к более высоким уровням звукового анализатора, диапазон частот, на которые возникает электрический ответ нейрона, суживается; 5) обнаружена сенсбилизация к звуку после повторных звуковых раздражений, длящаяся около 2 минут.

В докладе Кашцuki было уделено много внимания особенностям самих электрических ответов отдельных нейронов и отдельных частей этих нейронов на звуковые раздражения. Виртуозность этих мастеров микроэлектродной техники позволила им прецизионно изучать ответы отдельных частей нейронов.

На эту же тему был сделан доклад Эйлером, Магун и Риччи (С. Euler, H. Magoun a. G. Ricci, США). Эйлер касался характеристики потенциалов, вызванных в слуховой коре стимуляцией электрическим током внутреннего коленачатого тела анестезированной кошки. Полученные результаты позволили авторам предположить, что анатомическое, дендритное распространение импульсов от тела клетки имеет небольшое

значение для определения формы и характеристики потенциалов, возникающих в слуховой коре в ответ на раздражение среднего коленчатого тела.

Результаты опытов показали, что поверхностно-отрицательная фаза обязана своим происхождением распространению возбуждения к нейронам, локализующимся поверхностно в коре, а не распространению к поверхности вдоль апикальных дендратов нейронов, ответственных за предшествующую поверхностно-позитивную фазу.

Фришкопф (L. Frishkopf, США) производил корреляционный анализ мозговых потенциалов при условии «покоя» и звуковой стимуляции у человека. В звукоизолированной камере исследовались токи покоя, а затем наносились звуки различной длительности и интенсивности.

Остальные 4 доклада, сделанные на секции физиологии слуха, касались некоторых других проблем физиологической акустики и биофизики.

Один доклад был по кибернетике. Он был озаглавлен «Вероятностный подход к изучению электрической активности слуховой нервной системы» и касался информации по математической модели. Автор доклада Розенблит (W. Rosenblith, США) сообщил, что для изучения ответов, полученных грубыми электродами от различных образований и от разных точек слуховой системы, можно воспользоваться математической моделью. Автор полагает, что, используя счетные машины, можно многое получить для предсказания поведения нейронов.

Кипер (J. Kuiper, Голландия) исследовал соотношение между амплитудой стимула и вольтажем микрофонного эффекта, обязанного своим происхождением току, проходящему вокруг клеток лабиринта. Результаты его опытов позволяют предполагать, что в происхождении микрофонного эффекта вовлечен ацетилхолин.

Дюйф (J. Duyff, Голландия) изучал бинауральный эффект и делал попытку его компенсации. Автор исследовал различие во времени, необходимое для компенсации эффекта, определяемого различием в интенсивности, показал, что компенсация неточна.

На секции физиологии слуха был представлен один доклад по патофизиологии — работа Уолша (E. Walsh, Швеция), в которой различными приемами изучались различия в определении направления звука (в вертикальном направлении) при поражениях головного мозга.

ФИЗИОЛОГИЯ ВКУСА, ОБОНЯНИЯ, КОЖНАЯ РЕЦЕПЦИЯ

На секции было сделано 3 доклада по изучению физиологии вкуса и 3 по кожной рецепции.

Один из докладов по физиологии вкуса представляет значительный общий интерес для физиологии органов чувств. Он был сделан Кохен, Ландгрэн, Штром и Цотерманом (M. Cohen, S. Landgren, L. Strom and J. Zotterman, Швеция) по вопросу о кортикальных ответах на электрическое и адекватные раздражения языка у кошек.

Потенциалы записывались с помощью микроэлектродов, погружаемых по ступеням через 0.2 мм на глубину 3 мм ниже поверхности коры. Поток афферентных импульсов по *chorda tympani* записывался с области среднего уха. Были установлены группы волокон с различными порогами и скоростями проведения.

Путем надлежаще подобранной силы раздражения удалось сопоставить кортикальные потенциалы с ответами этих групп афферентных элементов. Сделан вывод, что наиболее значительная поверхностно-положительная фаза вызываемого кортикального потенциала создается активностью не во вкусовых, а в тактильных клетках. Этот потенциал был использован при составлении карты кортикальных вкусовых проекций. Запись велась экстрацеллюлярно примерно от 50 тактильных клеток. Они большей частью располагались на глубине около 1 мм и никогда не отвечали на вкусовые раздражения. Электрическим раздражением тригеминальной части язычного нерва, так же как и *chorda tympani*, удавалось возбудить много тактильных клеток. Они дают характерную картину активности с короткой начальной вспышкой, за которой после паузы, длящейся 50 мсек., появляется длительный повторный разряд. Это была типичная картина электрической активности для большинства корковых тактильных клеток.

Пока авторами найдено только 5 клеток вкусовой зоны, отвечающих на вкусовые стимулы, — они мельче тактильных, расположены довольно глубоко в коре (на 2 мм) и отвечают на раздражение солью, кислотой, горечью и водой, но не отвечают на прикосновение. Рядом с ними находятся тактильные клетки. Была найдена одна клетка, которая специфически отвечала на охлаждение языка, но не на его согревание и не на вкусовые раздражения.

Цотерман (J. Zotterman, Швеция) с помощью микроэлектродов изучал наличие «водного» вкуса у различных млекопитающих. Он показал, что на раздражение водой возникает электрический ответ у кошки, собаки, свиньи, кролика, у крыс же нет волокон, возбуждаемых водой. Автор анализирует вопрос о специальных водных рецепторах у разных млекопитающих животных.

На этой же секции был заслушан специальный доклад Бурн и Баради (G. Bourne and A. Baradi, Англия) о гистохимической локализации энзимов в органах вкуса и обоняния.

Из докладов по кожной рецепции интересна работа Хенсель (Н. Hensel, ФРГ) по исследованию потенциалов действия в ответ на различные температурные раздражения изолированного кожного рецептора акулы — ампулы Лоренцини. Автору удалось обнаружить, что этот рецептор тонко реагирует на температурные раздражения изменением электрической активности. При постоянной температуре одиночное волокно дает длительный разряд, частота импульсов максимальна ($65 \text{ имп./сек.}^{-1}$) между 15 и 23° . При более высоких и низких температурах частота падает, доходя до нуля при температуре ниже 2 и выше 34° . Установлена высокая чувствительность электрической активности ампулы к изменению температуры — при ее увеличении на 0.1° число импульсов увеличивается на 7 сек.^{-1} , а при ее понижении на 0.1° — на $20 \text{ имп./сек.}^{-1}$. Применение тепловых воздействий в активной области одиночного волокна ампулы доводит частоту импульсов до 180 в сек.¹

Харди и Хендлер (J. Hardy a. E. Hendler, США) доложили о радиометрических измерениях температуры кожи человека в сопоставлении с температурными ощущениями. В опытах использован новый тип радиометра с точностью $\pm 0.0001^\circ \text{C}$, которым измерялась t° кожи в течение 20 мин. Одновременно испытуемый давал словесный отчет. В докладе показано, что t° кожи широко варьирует, изменяясь до 0.2°C за 5—10 сек., при этом никаких температурных ощущений не возникает. Непрерывное изменение уровня кожной t° даже в пределах $\pm 0.001^\circ \text{C/сек.}$ вызывает температурное ощущение. Интересно, что словесное воздействие указанием, что будет тепло, сопровождается повышением температурного уровня кожи, а сигнал холода — его понижением.

В работе Штерн и Хуквич (P. Stern u. S. Hukovic, Югославия) показана зависимость болевых ощущений от содержания гистамина в коже.

Доложенные на Конгрессе работы по кожной рецепции показали тончайшую чувствительность к температурным изменениям кожи человека и позволили выявить у рыб очень высокую реактивность к температурным изменениям. Эта высокая реактивность может являться своеобразным «пеленгом», позволяющим рыбам легко обнаруживать кормовые базы.

PHYSIOLOGY OF ANALYSERS AT THE XX INTERNATIONAL PHYSIOLOGICAL CONGRESS

By V. G. Samsonova

О РАБОТЕ ЛЕНИНГРАДСКОГО ОБЩЕСТВА ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ ИМ. И. М. СЕЧЕНОВА В 1956 ГОДУ

Число членов Ленинградского общества в 1956 г. составляло 514 человек.

Наибольшее число из них — 300 человек — входило в секцию физиологии, 80 — в секцию биохимии, 72 — фармакологии и токсикологии, 39 — физиологии труда и физического воспитания и 23 человека в секцию физиологии сельскохозяйственных животных.

За год было проведено 67 научных заседаний, на которых было обсуждено 166 докладов.

На пленарном и секционных заседаниях был всесторонне обсужден вопрос о задачах общества в свете решений XX съезда КПСС. 10 секционных заседаний было проведено совместно с медицинскими обществами и научными учреждениями Ленинграда, а также с Сельскохозяйственным научным обществом. В ряде заседаний принимали участие работники практики — врачи, зоотехники, ветврачи.

7—10 марта 1956 г. Общество провело Советание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы.¹

26—28 ноября 1956 г. в Ленинграде же состоялось XVII совещание по проблемам высшей нервной деятельности (организованное Правлением по поручению Центрального совета Общества), в котором приняли участие до 600 человек физиологов различных городов Советского Союза. В течение 3 дней было заслушано 43 научных доклада, посвященных изучению механизмов высшей нервной деятельности (в. н. д.), исследованиям по физиологии и патофизиологии в. н. д. человека и животных, по онтогенезу и сравнительной физиологии в. н. д., по изучению кортико-висцеральных отношений, выяснению влияния различных внешних факторов среды на в. н. д., по

¹ Работа этого Советания освещена в статье Д. Бирюкова и Ф. Ведяева, опубликованной в № 7 Физиологического журнала СССР за 1956 г.

изучению анализаторов, электрической деятельности мозга, локализации функций в коре больших полушарий и др. В докладах было представлено много содержательных, оригинальных исследований с новыми методическими подходами к изучению в. н. д. животных и человека.

На пленарном заседании были заслушаны и обсуждены доклады о задачах общества в свете решений XX съезда КПСС. В обстоятельных сообщениях на эту тему Н. В. Голикова, Г. Е. Владимирова и Н. В. Лазарева был дан анализ современного состояния исследовательской работы в области физиологии, биохимии и фармакологии и намечены пути улучшения работы общества.

Ряд докладов был посвящен итогам работы международных конгрессов и конференций. В докладах К. М. Быкова, Е. М. Крепса и С. В. Аничкова были охарактеризованы работы, доложенные на XX Международном конгрессе физиологов.

На двух пленарных заседаниях, посвященных памяти И. П. Павлова, выступили: Л. А. Орбели («Некоторые стороны развития учения И. П. Павлова»), Е. М. Крепс, А. В. Тонких и П. С. Купалов.

На пленарном заседании, посвященном памяти В. В. Савича, с докладами выступили: Е. Н. Сперанская, Н. Ф. Баранова и Г. И. Цобалло.

Эндокринной регуляции функций («Влияние на эндокринные железы веществ, действующих на нервную систему») были посвящены доклады С. В. Аничкова и его сотрудников В. С. Ильина и Г. В. Титова («О механизме гормональной регуляции индивидуального энзиматического звена обмена клетки»).

Большой интерес вызвали доклады приезжавших в Ленинград иностранных ученых: Эдриана (Англия) — «Об электрофизиологических исследованиях обонятельных нервов и центров»; Гэддма (Англия) — «Об окситриптине и его фармакологическом действии на центральную нервную систему»; Гасто (Франция) — «Об электрофизиологическом изучении условных рефлексов»; Вичер (США) — «О новых работах по боли и анальгезии», Боскэ (Франция) — «Об исследованиях легких и реакции их на инородные тела»; проф. Цанг (Франция) — «О новых данных по физиологии и патологии крови» (с демонстрацией кинофильмов).

Значительно улучшилась деятельность секции физиологии. В течение года секция провела 18 заседаний, на которых было заслушано 53 доклада, посвященных различным вопросам физиологии центральной нервной системы, нервно-мышечной физиологии, физиологии сердечно-сосудистой системы, вопросам эндокринологии, физиологии пищеварения, электроэнцефалографии и новым методикам исследования.

Впервые в истекшем году секция провела специальные заседания, посвященные вопросам общей электрофизиологии и электроэнцефалографии. Большое количество участников этих заседаний и острая полемика в прениях свидетельствуют о большом интересе ленинградских физиологов к этой области исследований.

Специальное заседание, проведенное совместно с Ленинградским отделением Общества эндокринологов, было посвящено 45-летию научно-исследовательской деятельности заслуженного деятеля науки проф. А. В. Тонких.

Одно из своих заседаний секция физиологии посвятила обсуждению докладов студентов старших курсов ленинградских вузов.

Неплохо работала и секция биохимии.

На 13 заседаниях этой секции было заслушано и обсуждено 28 докладов, из которых 4 имели обзорный характер и явились результатом работ крупных лабораторных коллективов (доклад Ю. М. Гефтер по проблеме обмена веществ при гипертонии, А. М. Паршина — о белках и опухолях, В. С. Самсонова — об успехах применения ионообменной хроматографии, Н. Н. Яковлева — о биохимических закономерностях тренировки). 20 докладов было посвящено результатам экспериментальных исследований, 2 — ознакомлению членов секции биохимии с итогами II Международного нейрохирургического симпозиума (Г. Е. Владимиров) и Международной конференции по нервной регуляции метаболизма и активному транспорту ионов (Н. Н. Яковлев). Е. М. Крепс поделился своими впечатлениями о биохимических докладах, сделанных на XX Международном конгрессе физиологов. Памяти И. М. Сеченова был посвящен доклад А. П. Бресткина. В связи с 10-летием со дня смерти А. Н. Баха был заслушан доклад о его жизни и творчестве (Ю. М. Гефтер).

На заседаниях секции биохимии были доложены и обсуждены результаты новых исследований по обмену веществ головного мозга, биохимии мышечной работы, углеводному обмену сердечной мышцы при гипотермии и гипоксии. От имени коллектива авторов И. И. Иванов сделал доклад об особенностях белков тонической и нетонической мускулатуры.

Наряду с общими вопросами биохимии в работе секции были отражены результаты научных исследований в области медицинской химии.

Вопросы методического характера были затронуты во многих докладах — П. Э. Горна, Е. Зезерова, Г. Е. Самсонова и др.

Как видно из изложенного, в истекшем году работа секции биохимии значительно активизировалась, что связано с общим расширением биохимических исследований и с развитием биохимической науки в Советском Союзе.

Секция фармакологии и токсикологии в 1956 г. провела 11 заседаний. Одно из них было посвящено обсуждению студенческих работ. 12 из 30 заслушанных на этих секциях докладов было посвящено вопросам фармакологии ц. н. с. и 11 — фармакологии нервной регуляции физиологических функций.

О фармакологии новых советских лекарственных препаратов докладывали И. И. Барышников, Б. И. Левшин, Е. А. Снегирев, В. М. Виноградов.

Экспериментальной фармакотерапии был посвящен доклад Г. И. Филистович, вопросам токсикологии — выступления Л. К. Мирук и Г. А. Пташника.

Доклады на заседаниях секции вызвали оживленный обмен мнениями.

Члены секции принимали активное участие в организации в г. Тарту Конференции, посвященной вопросам связи между структурой и действием фармакологических средств, и выступили на этой Конференции с большим количеством работ.

Секция физиологии сельскохозяйственных животных в 1956 г. провела 9 заседаний, на которых было заслушано 18 докладов. 7 из них касались вопросов физиологии лактации, 5 — физиологии обмена веществ, питания и пищеварения у сельскохозяйственных животных.

По вопросам физиологии размножения было проведено заседание совместно с сельскохозяйственным научным обществом, на котором были заслушаны доклады: И. А. Бочарова и И. А. Барышникова. По вопросам физиологии в. н. д. выступили 3 докладчика: В. Б. Савватеев, В. В. Пономаренко и А. Ф. Башмурин. Их сообщения вызвали оживленные прения.

Секция принимала активное участие в организации и проведении Всесоюзной конференции сельскохозяйственных вузов по физиологии животных. На этой Конференции члены секции сделали 14 докладов.

Секция физиологии труда и физического воспитания провела 7 заседаний, на которых было заслушано 20 докладов, посвященных вопросам состояния ц. н. с., нервно-мышечного аппарата, сердечно-сосудистой системы при спортивных и трудовых процессах, а также вопросам методики исследования.

3 заседания были проведены совместно с биохимической и физиологической секциями и с отделением Ленинградского врачебного общества работников по физической культуре.

Изучению нейродинамики при выполнении физических упражнений были посвящены доклады А. А. Аскнази, Б. А. Ашмарина.

Оживленными были заседания с докладами, посвященными функциональным пробам (В. Т. Стовбун) и исследованию физических упражнений с лечебной точки зрения (В. К. Добровольский).

Из приведенного краткого обзора видно, что научно-организационная работа Общества в 1956 г. значительно усилилась. Однако необходимо отметить, что наряду с положительными моментами в его работе имелись недостатки. В частности, в истекшем году ослабла работа Общества по пропаганде естественнонаучных знаний. Количество научно-популярных лекций, прочитанных членами Общества в 1956 г., по сравнению с предыдущими годами резко снизилось, что, по-видимому, объясняется уменьшением интереса слушателей к прежней тематике лекций. Очевидно, необходимо пересмотреть прежнюю тематику лекций и пополнить ее новыми актуальными вопросами.

Недостаточной в истекшем году была работа Общества по рецензированию новых учебников и монографий. Мало было заседаний, посвященных методологическим и дискуссионным вопросам, недостаточно широким был обмен опытом по преподаванию физиологии, биохимии и фармакологии.

Б. В. Павлов

ACTIVITIES OF THE I. M. SETCHENOV SOCIETY OF PHYSIOLOGISTS,
BIOCHEMISTS AND PHARMACOLOGISTS OF LENINGRAD IN 1956

By *B. V. Pavlov*

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Т. Н. Несмеянова. Торможение двигательных рефлексов у спинальных собак в условиях хронического эксперимента	301
Т. С. Наумова. Электрографические данные к вопросу о парности работы полушарий	310
Н. В. Данилов. Об одном рефлекторном механизме изменения положения грудной клетки	317
А. В. Погребкова. Изменение интероцептивных рефлексов при гиперкапническом состоянии организма	322
Ю. Н. Успенский. Деятельность пищеварительных органов у собак при действии ионизирующего излучения	328
И. Б. Куваева. Ферментный состав и некоторые свойства сока толстого кишечника	336
Л. Н. Зефиоров. О соотношении между тонусоподобными и познотоническими сокращениями	344
А. В. Стрелина, И. И. Иванов и Е. К. Жуков. Об особенностях сократительных белков скелетных мышечных волокон различных типов	351
М. М. Валдма. Условный мигательный рефлекс у коз	358

Методика физиологических исследований

В. Рюдигер. Простой прибор для регистрации слюноотделения у собаки в условиях свободного передвижения	364
А. И. Науменко. Запись внутричерепного и артериального давления с помощью прямой пьезографии	366
Б. Х. Гуревич. Об электрофизиологических исследованиях на вращающемся объекте	367
А. Медеяновский. Расчетная электрографическая линейка	370
Л. С. Гамбарян. К методике удаления задних столбов спинного мозга	371

Юбилейные даты

Владимир Николаевич Черниговский (К 50-летию со дня рождения)	374
---	-----

Съезды и конференции

В. Г. Самсонова. Физиология анализаторов на XX Международном конгрессе физиологов	377
Б. В. Павлов. О работе Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова в 1956 году	385



CONTENTS

T. N. Nesmeianova. Inhibition of motor reflex in spinal dogs under conditions of chronic experimentation	301
T. S. Naumova. Electrographic data pertaining to the problem of bilateral (paired) activity of cerebral hemispheres	310
N. V. Danilov. On a reflex mechanism influencing the position of the thoracic cage	317
A. V. Pogrebkova. Alteration of interoceptive reflexes in hypercapnic states	322
Y. N. Uspenski. Effects of ionizing radiation upon activity of digestive organs	328
I. B. Kuvaeva. Intestinal enzymes and some properties of large bowel secretions	336
L. N. Zefirov. On the relationship between tonus-like and postural tonic contractions	344
A. V. Strelina, I. I. Ivanov and E. K. Zhukov. Some properties of contractile proteins in different types of striated muscle fibers.	351
M. M. Valdma. Conditioned blinking reflex in goats.	358

Techniques of physiological experimentation

W. Rüdiger. Simple appliance for continuous record of salivation in unrestrained dogs	364
A. I. Naumenko. Direct piezographic recording of intracranial and arterial pressures	366
B. Kh. Gurevitch. Electrophysiological investigations performed during rotation of subject	367
A. Medelianovskii. Computing electrographic scale	370
L. S. Gambarian. Technique for resection of dorsal columns	371

Personalia

Vladimir Nikolaevitch Tchernigovski (On his 50 th birthday)	374
---	-----

Scientific events

V. G. Samsonova. Physiology of analysers at the XX International Physiological Congress	377
B. V. Pavlov. Activities of the I. M. Setchenov Society of Physiologists, Biochemists and Pharmacologists of Leningrad in 1956	385

ИСПРАВЛЕНИЯ

Рисунки 1 и 2 на стр. 146 «Физиологического журнала СССР» № 2 за 1957 г. следует читать, повернув на 180°.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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.

Статья должна быть написана сжато, ясно и тщательно отредактирована. К статье необходимо приложить ее резюме (1/2 стр.) для перевода на английский язык.

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.

Размер рукописи не должен превышать 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. Все графы в таблицах и сами таблицы должны иметь заголовки; сокращение слов в таблицах не допускается.

Рисунки, диаграммы, фотографии и т. п. посылаются при описи. Подписи к рисункам должны даваться на отдельном листе в двух экземплярах. Фотографии следует присылать обязательно в 2 экземплярах. На обороте рисунков надо дать фамилию автора и название статьи.

При наличии ссылок на литературу желательно 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, 1953; номер тома выделяется подчеркиванием; при указании иностранных журналов следует придерживаться международной транскрипции.

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 выписаны 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.

Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи. В случае возвращения статьи автору на переработку первоначальная дата ее поступления сохраняется за ней в течение срока до 2 месяцев.

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 домашний и служебный адрес, а также имя и отчество полностью.

Рукописи следует направлять по адресу: Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1. Издательство Академии наук СССР. Редакция «Физиологического журнала СССР». Телефон А-2-79-72.