

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XLII, № 10

ОКТАБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1956

ЛЕНИНГРАД

ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Главный редактор Д. А. Бирюков (Ленинград)
Зам. главного редактора Д. Г. Квасов (Ленинград)

Члены редакционной коллегии:

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» В ПАТОЛОГИИ

А. Д. Сперанский

Институт нормальной и патологической физиологии АМН СССР, Москва

Поступило 16 VI 1956

На протяжении многих десятков лет в физиологии обсуждаются вопросы, связанные с пониманием физиологической природы процессов возбуждения и торможения как основных элементов в деятельности нервной системы. На основании многочисленных работ главным образом русских и советских, отчасти и зарубежных, физиологов, имена которых всем известны, оба эти процесса признаны активными. К этому выводу, в первую очередь, пришли корифеи нашей физиологической науки: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский, А. А. Ухтомский.

Однако в патологии и особенно в области большой патологии до последних лет почти не встречалось работ, в которых бы эти термины (возбуждение и торможение) нашли свое действительно «рабочее» место. После Объединенной сессии АН и АМН СССР дело изменилось. Как и в ряде других случаев, практическая медицина первой откликнулась на призыв физиологии учесть ее достижения и применить их в своей повседневной практике. Скажем прямо, что в практической медицине учет физиологической роли процессов возбуждения и торможения больше всего нашел отражение в испытании лечения сном. Теперь же, когда «сонная терапия» получила такое широкое распространение, накопилось много фактов и положительного и отрицательного значения. Отсюда возникла необходимость выяснить, при каких болезнях эту форму терапии следует или не следует использовать. Вопрос этот в настоящее время решается в разных направлениях.

В начальном периоде применения терапии сном его результаты оцениваются преимущественно клинически, т. е. клинико-статистически. Это естественно, ибо в оценке применяемых лекарственных средств без статистики обойтись трудно. Но сколько же времени пройдет, прежде чем статистика выработает необходимые поправки? Не в отборе ли самого снотворного средства, пригодного для той или другой болезни, лежит решение задачи? Для изучения влияния разных снотворных средств на течение тех или иных болезней затрачено немало времени и сил. Наконец, возникло еще одно направление, намеченное еще И. П. Павловым, — связать решение этого вопроса с типами высшей нервной деятельности. Возможно, что это последнее — наиболее верный путь. Любой физиологический процесс, раз начавшись, быстро или медленно, но непременно угасает по мере того, как исчезает необходимость, вызвавшая этот процесс.

Как же может физиологический процесс, чисто формально относимый нами к области патологии, течь иначе? Начнем с того положительного, что дает физиологическое явление «торможения» в патологии и медицине. Любая физиологическая функция не может осуществляться без изменения вещества. Изучение направленности этих изменений — прямая задача физиологии в самом широком понимании этой дисциплины. Однако само



слово «направленность» уже подразумевает не только активное регулирующее участие нервной системы в каждом конкретном акте, но и связь ее со многими другими процессами, одновременно текущими в организме. В патологии это отражено особенно четко. Вопросы возбуждения и торможения требуют здесь не только более точной, но и своеобразной оценки еще и потому, что патология всегда имеет дело с «чрезвычайными» раздражениями (по качеству или условной силе), такими, которые в норме не встречаются или покрываются «физиологической мерой защиты».

Поэтому первойшей задачей профилактической медицины является учет той «физиологической меры», которой можно воспользоваться для предупреждения болезненного процесса. И вот здесь вопрос о торможении должен быть поставлен едва ли не на первое место. Если болезнь уже проявилась, тем более — развилась, значит «физиологическая мера» защиты на данном этапе исчерпана. Мобилизуются иные механизмы. Эти механизмы в норме не используются, находятся как бы под слудом. Но эти физиологические механизмы, также подчинены общим закономерностям жизненных процессов. Проявляются же они по мере необходимости и в определенном порядке, что и составляет последовательную картину развития болезни. Охранительное торможение как физиологическая мера защиты в основном касается высших отделов нервной системы.

Нужно думать, что это есть разная степень возбудимости клеток нервной системы. Иначе как же понять, что один и тот же качественно чрезвычайный раздражитель оказывается недействительным при определенной его силе и становится (для того же случая) тотчас активным при ее повышении?

Попытаемся кратко изложить наши экспериментальные материалы, отобрав из них то, что действительно может быть связано с торможением и в тех формах, когда для объяснения того или иного явления можно этим термином ограничиться.

Начнем с чисто физиологических явлений. Наш сотрудник М. Г. Дурмишьян изучал последовательность восстановления некоторых спинальных рефлексов после частичной или полной перерезки спинного мозга на уровне I-го грудного позвонка. Оказалось, что наркотическая доза амита-л-натрия, примененная у собаки в течение 2 дней (уже в порядке восстановления рефлекторной деятельности спинного мозга) ухудшает процесс этого восстановления. Следовательно, выздоровление здесь связано с иными, скорее всего с компенсаторными механизмами, которые скорее нуждаются не в охранительном торможении, а в стимуляции, через те или иные обходные нервные пути.

Второй пример — также из работ одной нашей лаборатории, руководимой проф. С. И. Франкштейном. В указанной лаборатории наш товарищ кореец Кан Кон Е., помещая кусочек поваренной соли на зрительные чертоги лягушки, изучал влияние этого акта на те формы торможения, которые проявляются не только на функции двигательного аппарата, но и на деятельности многих других органов.

Кроме того, что при аналогичном опыте на сердце видел еще И. М. Семенов, Кан Кон Е. обнаружил ряд других изменений (аритмию, изменения кардиограмм и др.). Приблизительно такие же изменения в этом опыте наблюдались и на дыхании. Отмечалось замедление и периодичность дыхательных движений. Так или иначе — но все это можно также связать с явлениями торможения.

В этих же условиях резко изменялась секреторная и моторная деятельность желудка лягушки. Последней давался в пищу живой мотыль. В нормальных условиях через 24 часа и раньше мотыль превращался в желудке и кишечнике в гомогенную массу. У соответственно подготовленной подопытной лягушки мотыль в желудке в течение того же срока не только сохранял свою структуру и окраску, но часто оставался живым.

В опытах проф. С. И. Франкштейна у интактного животного был получен ряд явлений центрального торможения. Торможение вызывалось раздражением, приложенным не к центрам, а к периферии. Это торможение носило длительный характер, по крайней мере в двигательной сфере. После угашения этих тормозных явлений, спустя много дней и даже недель после внешне совсем угасших последствий периферического раздражения, их вновь можно было выявить в условиях, когда применялась децеребрация (по Шеррингтону).

Сюда же следует отнести и опыты Д. Ф. Плечитого. Он исходил из известных физиологических закономерностей, установивших, что реакция сгибания одних мышц приводит к ослаблению тонуса их антагонистов. Инфекционный или интоксикационный столбняк приводит, в основном, к разгибательной ригидности всех мышц животного, вплоть до опистотонуса. Если смертельную дозу столбнячного токсина ввести в конечность животного (кролика), а затем тут же зафиксировать ее гипсовой повязкой в сгибательном положении, то в огромном большинстве случаев это не только спасает животных от смерти, но даже предупреждает заболевание. Дозы столбнячного токсина в дальнейшем увеличивались даже до 4 ДЛМ. Однако и в этих условиях разница между контролем и опытом была отчетлива, хотя и не все подопытные животные выживали. На основании результатов этих опытов уже теперь можно сказать, что факты чистой физиологии могут быть учтены и использованы не только патологией, но и клиникой. Следует добавить еще одну из серий наших экспериментов — опыты проф. С. И. Лебединской. Эти опыты показывают, что при одной и той же форме периферического раздражения могут быть и задержаны и стимулированы реакции опухолевого роста в зависимости от времени и места применения одного и того же добавочного неспецифического раздражения. Это еще раз свидетельствует о том, что торможение и возбуждение — близкие процессы и что характеризует их лишь конечный эффект. Последний зависит от состояния реагирующего субстрата, что в свою очередь есть функция его новых отношений, которые он приобретает под влиянием воздействий внутренней и внешней среды. За последнее время С. И. Лебединская вскрыла (в опытах на крысах) ряд и других закономерностей опухолевого роста.

Полученные результаты свидетельствуют, что определение типа высшей нервной деятельности крыс в значительной степени позволяет предсказать конечный результат того «специфического» раздражения, которое вносится в организм канцерогенным веществом. И здесь оказалось, что между возбудимым и тормозным типами животных выявляется отчетливая разница.

Все эти данные так или иначе говорят в пользу того, что течение и исход различных патологических процессов связаны с особенностями деятельного состояния нервной системы. Достаточно ли учесть «торможение» как основной фактор полезного вмешательства в любой болезненный процесс и на этом сосредоточить внимание патологов-клиницистов?

Если к возбуждению и торможению отнестись как к двум разным формам проявления одного и того же процесса, то и возникновение и угашение их будут понятны. Иначе нельзя оценить ни один кратковременный или длительно протекающий процесс как процесс физиологический. Но в природе есть еще и другие явления, которые нелегко включить в эту простую схему. Возьмем, к примеру, наши опыты (Острога и Собиевой). Задачей этих опытов было изучение патогенеза анаэробной инфекции. Вначале условно определялась смертельная доза микроба (*vibrium septicum*). Затем нашли место, откуда этот микроб действует наиболее губительно. Оказалось, что это была мышечная ткань. В дальнейшем был испытан ряд приемов, установивших роль периферических частей нерв-

ной системы в развитии этого заболевания. Когда смертельную дозу микроба вводили контрольным белым крысам в мышцы бедра, все животные погибали при соответствующих явлениях. Когда ту же дозу инфекта вводили туда же белым крысам, которым предварительно была произведена деафферентация задних конечностей (путем перерезки ряда задних корешков спинного мозга в поясничном и крестцовом отделах), животные обычно не заболели. Интересно еще и следующее: когда заражение производилось тотчас вслед за деафферентацией, разница с контролем была отчетливая, но не стопроцентная (84% смертности в контроле, 24% — в опыте). Когда между операцией деафферентации и заражением прошло 30 дней, то соотношения были таковы: 93% смертности в контроле и 0% — в опыте.

Как это понять?

Для операции деафферентации у крыс необходимо обнажить заднюю стенку позвоночника, а для этого — перерезать и отслоить часть покрывающих его мышц. Это значит — нанести мышечную травму в области, которая в какой-то степени сохраняла свою иннервацию, так как деафферентация прямо не касалась нервов, снабжающих эту область (перекрытие). Инфект, введенный в деафферентированную зону конечности, как известно, немедленно распространяется по организму и, конечно, достигает поврежденной мышечной зоны в области операционной раны. При этом наносимое здесь им раздражение на месте количественно меньше. Но и в этих условиях мы получаем разницу в эффекте, сравнивая контроль и опыт. Однако какой-то значительный процент подопытных животных заболевает и погибает (24%). Через 30 дней рана во всех своих слоях заживает, и поэтому инфект не может войти в те же отношения с нервными элементами, какие имеют место в случае обнажения их при повреждении мышц.

На этом примере выясняется следующее: если с периферии неадекватное нервное раздражение не поступает в центр, то и вопрос о необходимости торможения его отпадает. Так происходит даже при условии, когда чрезвычайное раздражение в специальной форме и смертельной дозе нанесено на периферию, а инфект в крови и органах находится в вирулентном состоянии и размножается. В данном случае только место первичного раздражения определенных нервных путей было отъединено от соответствующего нервного центра. Этого оказалось достаточным для ликвидации патологического процесса в целом.

Не первый раз в своих сообщениях я делаю особое ударение на первые секунды встречи чрезвычайного раздражителя с соответствующим нервным рецептором. Приведенный материал еще раз свидетельствует о действительном значении этого момента. Играет ли роль в этих явлениях взаимодействие процессов возбуждения и торможения и какую? Можно ли на этом строить общие представления о данном патологическом процессе? Нет ли еще каких-либо реакций, отличающих физиологические явления от тех, которые кончаются болезнью?

Основное сходство процессов физиологических и патологических заключается в том, что первые угасают или тормозятся немедленно вслед за исчезновением в них надобности. Это может происходить быстро — как, например, в акте ходьбы, или более медленно — как в процессе пищеварения. Те же отношения мы имеем и в патологии. Но здесь все начинается не с обычного, а с «чрезвычайного» раздражения по качеству или силе. В любой отрезок времени эти чрезвычайные раздражения падают на организм из среды непрерывным потоком, через кожу, через органы пищеварения и дыхания и другими путями. Однако последствия их остаются непроявленными. Они тормозятся с той же скоростью, как и физиологические акты. Именно физиология стоит здесь на страже про-

филактики патологических процессов, которые благодаря этому не осуществляются. В сущности говоря, весь этот период встречи с чрезвычайным раздражителем подлежит компетенции «чистой» физиологии. Взаимодействие явлений возбуждения и торможения как в норме, так и в патологии играет одинаковую роль. Другое дело, когда чрезвычайный раздражитель произвел функциональную поломку нервных приборов и на некоторое время или навсегда включил в жизненный обиход процессы, не нужные организму в норме.

Впрочем, это следует понимать условно. Так, температура в разные периоды болезни может расцениваться и как положительный, и как отрицательный момент. То же касается абсцесса, переходящего во флегмону и т. д. Еще в большей степени это относится к внутринервным изменениям, создающим активные очаги болезненного раздражения, которые на периферии вторично вызывают возникновение новых местных очагов. В результате происходит генерализация болезненного процесса. Если вникнуть в существо всего комплекса происходящих здесь реакций, то неизбежно потребуются понятие об охранительном торможении пополнить еще и понятием о физиологической профилактике различных неадекватных раздражений, могущих привести к заболеванию.

Чтобы не быть голословным, проиллюстрируем сказанное примерами. Опыты нашего сотрудника В. Н. Попова позволяют одновременно трактовать полученные им результаты с точки зрения сеченовского торможения и одновременно требуют некоторых пояснений. Работая в течение ряда лет с перевивкой кролику опухоли Броун-Пирс в разные места организма, он заинтересовался вопросом метастазирования этой опухоли в условиях первичной инокуляции ее в мозг.

Вот его краткие результаты:

1) 20 кроликам опухоль была перевита в ткань коры головного мозга. Животные были забиты через 35 дней. Обнаружилось, что при этом на месте инокуляции опухоль развилась у 16 животных. Метастазов в других органах нигде **о б н а р у ж е н о н е б ы л о**. 2) 22 кроликам опухоль была перевита в левый боковой желудочек мозга. Эти кролики убиты также через 35 дней. У 18 животных в боковом желудочке опухоль привилась и выросла. Ни в одном другом органе метастазов **о б н а р у ж е н о н е б ы л о**. Оба эти опыта справедливо было бы толковать с точки зрения сеченовского и павловского торможения, возникшего вследствие чрезвычайного раздражения в области высших и средних отделов головного мозга и соответственно проявившегося на периферии.

Поповым же были поставлены и другие опыты: опухоль Броун-Пирс перевивалась кроликам в те же самые места и в той же дозе (кора или левый желудочек мозга). Но через 5 дней после перевивки опухоли Попов произвел этим животным однократную инъекцию 0.5 мл 1%-го раствора формалина в яичко. Через 35 дней с момента перевивки животные были забиты. Результат таков: из 42 кроликов опухоль привилась (на месте прививки) у 37 животных. Из них метастазы в разных органах были обнаружены у 13 кроликов.

Эти факты трудно понять, исходя лишь из учета взаимоотношений процессов возбуждения и торможения высших отделов центральной нервной системы. Несомненно, что здесь имело место чрезвычайное раздражение и повреждение рецепционных частей нервного анализатора на периферии. Именно оно создало новые очаги патологического нервного раздражения в центральных частях анализатора. Это изменило состояние тканей, сделало их доступными приживлению опухолевых клеток. Это же еще раз показало, что клетки перевитой опухоли метастазируют пассивно, всегда и при всех условиях. Но фиксируются и растут они в тканях потому, что под влиянием нервнодистрофического процесса, идущего впе-

реди или рядом, сами эти ткани изменяются, становятся другими в отношении непосредственно падающего на них «специфического» раздражения.

Не ясно ли, что здесь требуется еще какой-то добавочный термин, кроме привычных — возбуждение и торможение. На основе личного изучения фактов я бы считал необходимым включить в принятую терминологию, кроме упомянутых (возбуждение и торможение), еще и термин «извращение». Правда, этот термин еще не отражает какую-либо нервную реакцию, улавливаемую, скажем, инструментально. Но огромное число фактов, полученных в эксперименте и клинике, совершенно ясно об этом свидетельствует. Скорее всего здесь речь будет идти не просто о торможении или возбуждении, взятых изолированно, а о их взаимоотношении и новой качественной характеристике, которая также должна получить свое наименование. Введение в научный обиход этого наименования не столько разъяснит сущность самого явления, сколько наметит пути новых форм исследования. Сотрудник нашего также института М. Ш. Промыслов попытался найти в тканях биохимический эквивалент нервным процессам возбуждения и торможения. Вопросу этому уделяли внимание такие крупнейшие специалисты как академик А. В. Палладин и Г. Е. Владимиров, В. С. Шапот и ряд других. Ими было установлено, что под влиянием длительного возбуждения центральной нервной системы происходит снижение ряда энергетических биохимических факторов в мозгу. Сюда относятся углеводы (гликоген), аденозин-трифосфорная кислота и др. При длительном же фармакологическом сне эти вещества не расходуются в центральной нервной системе.

В данном случае казалось бы просто связать данные, полученные биохимией, с физиологическими явлениями возбуждения и торможения. Ведь дело идет о количественной разнице одних и тех же составных частей. Однако Промыслов, ставя перед собой ту же задачу, уже в процессе работы столкнулся с иными положениями. В тех же условиях эксперимента он обратил внимание на белки и цереброзиды центральной нервной системы. В качестве раздражителей с периферии он избрал микробы (и их токсины) противоположного физиологического действия, а именно: столбнячный микроб, микроб газовой гангрены (оба анаэроба) и дифтерийный микроб (аэроб) и его токсин. В дальнейшем он испытал и ряд фармакологических веществ.

Оказалось, что при дифтерии расходуются преимущественно белки мозга и сохраняются цереброзиды. При столбняке же и газовой гангрене, наоборот, — расходуются преимущественно цереброзиды и сохраняются белки. Было необходимо связать эти данные с тем, что в одних случаях имеет место торможение центральных частей нервной системы (дифтерия), в других — возбуждение (столбняк, газовая инфекция). Ряд других данных М. Ш. Промылова также это подтверждает. Например, одновременное или почти одновременное введение животному одной смертельной дозы обоих этих токсинов (столбнячного и дифтерийного) не усиливало действия каждого из них. Напротив, жизнь этих подопытных животных тянется дольше, а известный процент их (около 20%) выздоравливает. В то же время среди контролей, получивших 1 ДЛМ только одного из этих токсинов, погибают все 100%. Здесь важно подчеркнуть своеобразие всего этого явления в целом.

Два разных раздражителя имели последствием не только количественные, но и качественные биохимические изменения в тканях центральной нервной системы. Если их связывать только с возбуждением и торможением, то что же в каждом случае возбуждается и что тормозится? Если только тормозится какой-либо один процесс, то и сказаться это может либо повышением, либо снижением этого процесса. Если же сама направленность реакции изменяется — это значит, что мы имеем дело

не с торможением, а с иным видом возбуждения, извратившего свой характер под влиянием новых форм стимуляции. Это еще раз подводит нас к понятию нейродистрофического процесса, меняющего не только силу, но и содержание явлений возбуждения.

В заключение необходимо отметить следующее.

Первое — это та большая польза, которую можно получить от того, что физиологическое понятие «торможение» займет свое постоянное место в патологии, сделается обиходным предметом ее и методом исследования.

Второе — это та польза, которую при этом получит самое понятие «торможение». Уже теперь мы должны признать, что этот термин не вполне удачен. Тормозить можно только движение, но тогда торможение не может быть самостоятельным процессом.

Третье — это монистическое представление о возбуждении и торможении, вставшее перед наукой в результате работ советских ученых. Суть его состоит в том, что торможение есть активный процесс, т. е. то же возбуждение, лишь с обратным знаком в эффекторе.

Четвертое — торможение качественно также неодинаково, как и возбуждение и так же способно создавать в тканях разного рода биофизико-химические изменения. Отсюда в патологии возникает потребность внести в оба эти понятия (возбуждение и торможение) некое дополнение, которое позволит внутри каждого из них увидеть своеобразие проявлений. Это особо интересует патологию.

Пятое — патология благодаря всему этому не только воспользуется данными физиологии для своих целей, но дополнит и расширит их. Ее материал всегда связан с чрезвычайными раздражителями или раздражением. То, что физиология просто не находит нужным замечать, — здесь выступает на первый план и уже потому становится новой целью физиологического исследования.

Шестое — вопрос о качестве возбуждения-торможения до сей поры висит в воздухе. Инструментально в физиологии он решается пока отрицательно. Патология никогда с этим не примирится и будет последовательно искать способ более детального изучения форм деятельности нервной системы, чем те, которыми физиология удовлетворяется и сейчас. Пусть это не будет упомянутый мною выше термин — «извращение».

Разрешению всех вопросов, связанных с проблемой торможения, препятствует ставшее модным представление об охранительном торможении чуть ли не как о философском камне, которым мы еще по настоящему не умеем воспользоваться. Но, если торможение есть лишь иная форма возбуждения, то, изучая его, прежде всего следует отказаться от шаблонов. Главный из них — это то, что признав активность обоих нервных процессов, т. е. их монизм, мы на деле изучаем возбуждение, а торможение лишь противопоставляем ему. И сейчас попрежнему в классической физиологии торможение звучит, как угашение каких-то других процессов. Здесь термин «лабильность», выдвинутый впервые Н. Е. Введенским и столько лет защищавшийся А. А. Ухтомским, найдет себе место как в идее монизма, так и в исследовательской практике.

«INHIBITION» IN PATHOLOGY

By *A. D. Speransky*

Institute of Normal and Pathological Physiology, Academy of Medical Sciences of the USSR, Moscow

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ПИЩЕВЫХ И КИСЛОТНЫХ РЕФЛЕКСОВ,
РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО МЕСТУ БЕЗУСЛОВНОГО ПОДКРЕПЛЕНИЯ*И. А. Лапина*Физиологический отдел им. И. П. Павлова Института экспериментальной медицины
АМН СССР, Ленинград

Поступило 4 VIII 1955

Вопрос о взаимодействии условных рефлексов, образованных на основе разных безусловных раздражителей с полости рта, изучался давно. А. З. Былина (1910), исследуя натуральные условные рефлексы, показал, что одномоментная еда мясо-сахарного порошка уменьшает величину последующего кислотного рефлекса. При обратной постановке опытов он нашел, что вливание в полость рта раствора кислоты увеличивает условные рефлексы на мясо-сахарный порошок.

Работая с искусственными условными рефлексами, Я. Е. Егоров (1911) установил, что предварительное вливание сахара в полость рта уменьшает условный рефлекс на сыр, сыр же оказывал задерживающее влияние на условные рефлексы, образованные на почве других безусловных раздражителей (мясо-сахарный порошок, кислота).

А. А. Савич (1913) нашел, что еда мясо-сахарного порошка тормозит условные рефлексы, выработанные на сахар. На основании своих опытов Егоров, Савич и другие авторы сделали вывод о взаимном торможении условных рефлексов, образованных на различные пищевые вещества. В последних работах Н. Е. Василевской (1955) на интероцептивных рефлексах были подтверждены данные С. Б. Хазена (1908), показавшего, что изменение внутренней среды организма (избыток щелочи или кислоты) меняет условно- и безусловнорефлекторную деятельность.

В настоящей работе мы изучали взаимоотношение разных рефлексов, пищевых и кислотных, которые различались также по месту своего подкрепления. Одни были выработаны путем раздражения рецепторов полости рта, другие — слизистой выведенных наружу участков языка.

Работа проводилась на двух собаках, оперированных по методике К. С. Абуладзе (1953). У животных были выведены наружу участки языка и протоки обеих околоушных желез. Регистрация слюноотделения проводилась отдельно слева и справа. Секреция измерялась в делениях шкалы, одно деление которой соответствовало 0.01 мл слюны.

Пищевые рефлексы на еду мясо-сахарного порошка у собак по кличке «Лира» и «Сильва» были выработаны на звуковые раздражители, отставленные на 20 сек. Условная секреция при этом наблюдалась из обеих околоушных желез. После выработки пищевых условных рефлексов мы стали образовывать кислотные условные рефлексы путем раздражения выведенных наружу участков языка.

Ежедневно в начале опыта трижды применялись пищевые, затем использовались кислотные раздражители.

Кислотные условные раздражители применялись следующим образом: один день условный раздражитель подкреплялся смазыванием кислотой правого участка языка, другой день — левого участка языка. Кислотным безусловным раздражителем служит раствор N/3 концентрации соляной кислоты.

Как видно из протоколов опытов (табл. 1), на пищевые условные раздражения — М-120 — условные слюнные рефлекс у собаки Сильва имеются с двух сторон. На бульканье условный рефлекс был главным образом с левой железы, на свисток — с правой. Аналогичные данные были получены на другой собаке (Лиры).

Таблица 1

Условные и безусловные рефлекс у собаки Сильва

Условный раздражитель	Порядковый номер раздражителя	Время изолированного действия раздражителя (в сек.)	Левая околоушная железа		Правая околоушная железа	
			условный рефлекс (в дел. шк.)	безусловный рефлекс (в дел. шк.)	условный рефлекс (в дел. шк.)	безусловный рефлекс (в дел. шк.)
Опыт 2 II 1953						
М-120	37	20	15	266	30	284
»	38	20	54	378	60	379
»	39	20	51	411	52	433
Бульканье	17	20	40	244	25	131
»	18	20	50	299	15	100
»	19	20	60	309	0	94
»	20	20	75	336	0	82
Опыт 3 II 1953						
М-120	40	20	60	293	80	310
»	41	20	96	362	99	371
»	42	20	84	400	81	398
Свисток	69	20	17	164	35	252
»	70	20	0	92	96	362
»	71	20	0	44	100	374
»	72	20	0	49	92	363

Примечание. Метромом подкрепляется едой мясо-сахарного порошка, бульканье — смазыванием кислотой левого участка языка, свисток — смазыванием кислотой правого участка языка. Безусловная секреция отсчитывается суммарно за минуту от начала действия раздражителя. Интервал между раздражителями — 5 мин.

После того, как у собак был получен определенный фон условных и безусловных рефлексов, мы приступили к выработке условного тормоза. Условный тормоз стали адресовать к одному из кислотных условных раздражителей обычным образом. Новый индифферентный раздражитель применялся за 5 сек. до действия положительного условного раздражителя, и эта комбинация затем продолжала действовать вместе в течение 20 сек. Эту комбинацию не подкрепляли вливанием кислоты. Условный тормоз выработался у Лиры с 10-го, у Сильвы — с 15-го его применения. У каждой из собак условный тормоз применялся в опытах через день, так как, как было сказано, он адресовался к условному раздражителю одной стороны.

Таблица 2

Условные и безусловные рефлексы у собак Лира и Сильва в дни, когда применялся условный тормоз (2 II и 19 IV 1953), и в дни, когда он не применялся (3 II и 18 IV 1953)

Условный раздражитель	Порядковый номер раздражителя	Время изолированного действия раздражителя (в сек.)	Левая околоушная железа		Правая околоушная железа	
			условный рефлекс (в дел. шк.)	безусловный рефлекс (в дел. шк.)	условный рефлекс (в дел. шк.)	безусловный рефлекс (в дел. шк.)
Собака Лира						
Опыт 2 II 1953						
Звонок	195	20	23	234	26	224
»	196	20	29	246	38	236
»	197	20	33	245	30	202
Свисток	145	20	16	183	0	21
»	146	20	18	164	0	10
Бульканье + свисток	10	20	0	0	0	0
Свисток	147	20	0	144	0	15
»	148	20	0	139	0	5
Опыт 3 II 1953						
Звонок	198	20	30	264	31	255
»	199	20	49	370	50	364
»	200	20	46	400	37	421
Шум	89	20	10	20	20	133
»	90	20	5	10	15	146
»	91	20	0	12	17	170
»	92	20	0	10	26	183
Собака Сильва						
Опыт 18 IV 1953						
М-120	130	20	24	255	35	272
»	131	20	43	286	41	270
»	132	20	56	309	60	319
Бульканье	85	20	25	319	9	100
»	86	20	37	344	4	81
»	87	20	54	370	0	42
»	88	20	52	360	0	39
Опыт 19 IV 1953						
М-120	133	20	34	310	31	319
»	134	20	49	365	47	348
»	135	20	66	403	70	420
Свисток	143	20	20	103	20	445
»	144	20	8	117	36	350
Звонок + свисток	16	20	0	0	0	5
Свисток	145	20	0	100	15	280
»	146	20	0	77	19	342

Примечание. Звонок и метроном подкреплялись едой мясо-сахарного порошка, свисток — смазыванием кислотой левого участка языка, шум — смазыванием кислотой правого участка языка, бульканье — смазыванием левого участка языка. У собаки Сильва условный тормоз (звонок + свисток) выработан к правостороннему условному раздражителю — свистку, у собаки Лира (бульканье + звонок) к левостороннему раздражителю — звонку. Интервалы между раздражениями — 5 мин.

В табл. 2 приводятся протоколы опытов в дни, когда применялся условный тормоз, и в дни, когда не применялся. В этих опытах условный тормоз вызывал глубокое торможение. О торможении мы судили не только по уменьшенному эффекту в момент применения условного тормоза, но и по последовательному торможению, которое всегда выступало в день применения тормоза и распространялось на кислотные условные рефлексы той же стороны (опыты 2 II 1953, 19 IV 1953).

Вместе с условными значительно уменьшались безусловные рефлексы. Из опытов видно, что нулевой эффект в момент применения условного тормоза имелся и на противоположной стороне. Однако торможение на противоположной стороне имело и отличия, в частности на ней не наблюдалось последовательного торможения. Условные и безусловные кислотные рефлексы противоположной стороны в дни применения условного тормоза и в день его отсутствия оstarались без всяких изменений.

Пищевые условные раздражители М-120 и звонок, применялись в первой половине опыта. Условная секреция на пищевые раздражители от опыта к опыту колебалась, однако эти колебания были одинаковы на каждой стороне. Интересно отметить, что в период выработки условного тормоза условный тормоз, адресованный к кислотному условному рефлексу одной стороны, никак не влиял на пищевые рефлексы (при данной постановке опытов).

Убедившись в том, что пищевые условные рефлексы в начале опыта не меняются от кислотного условного тормоза, мы решили выяснить вопрос: будет ли распространяться последовательное торможение от условного тормоза на пищевые условные рефлексы, образованные с полости рта. Для этого в следующей серии опытов изменили порядок применения условных раздражителей и поставили пищевые условные рефлексы после кислотного условного тормоза.

Переделка стереотипа наступила через 15—20 опытов. При новой постановке опытов выступила другая закономерность. После применения условного тормоза снижались не только кислотные, но и пищевые условные рефлексы, причем последние снижались только на стороне применения условного тормоза (табл. 3).

При такой постановке опытов пищевые условные рефлексы снижаются, причем лишь с одной стороны. Можно было думать, что уменьшение пищевых условных рефлексов зависит от тормозного влияния кислотных рефлексов на пищевые рефлексы. Но против этого предположения говорит падение пищевых рефлексов только на одной стороне. Кроме того, в дни, когда не применялся условный тормоз, условные слюнные рефлексы на пищу оставались прежней величины или даже повышались с обеих сторон, хотя, как и в день условного тормоза, предварительно применялись кислотные условные рефлексы. Для того, чтобы полностью исключить возражения о взаимном тормозном влиянии кислоты и пищевых рефлексов при разном безусловном подкреплении, была проделана новая серия опытов.

Вместо условных рефлексов при подкреплении мясо-сахарным порошком были выработаны условные рефлексы на подкрепление кислотой, вливаемой в полости рта (N/3 концентрация HCl). В этих опытах имелось взаимоотношение одних и тех же кислотных условных рефлексов, различающихся лишь по месту подкрепления — с полости рта или с выведенного наружу участка языка.

Вливание кислоты в полость рта в начале опыта приводило к возрастанию условных и безусловных рефлексов на раздражение кислотой выведенных наружу участков языка. Изменив порядок применения кислотных условных раздражителей, мы получили результаты, аналогичные результатам опытов с пищевыми условными рефлексами. Последо-

вательное торможение условного тормоза распространялось на условные рефлексy, образованные на влияние кислоты с полости рта, но снижало последние также и на стороне условного тормоза.

Таблица 3

Уменьшение пищевых рефлексов после применения условного тормоза у собак Лира и Сильва

Условный раздражитель	Порядковый номер раздражителя	Время изолированного действия раздражителя (в сек.)	Левая околоушная железа		Правая околоушная железа	
			условный рефлекс (в дел. шк.)	безусловный рефлекс (в дел. шк.)	условный рефлекс (в дел. шк.)	безусловный рефлекс (в дел. шк.)
Собака Лира						
Опыт 19 III 1953						
Свисток	180	20	15	94	0	29
»	181	20	12	105	0	8
Бульканье + свисток	21	20	0	0	0	0
Звонок	252	20	0	80	10	119
»	253	20	0	118	15	143
»	254	20	0	134	17	179
Собака Сильва						
Опыт 20 V 1953						
Свисток	173	20	0	100	31	261
»	174	20	0	64	32	304
Звонок + свисток	27	20	0	0	10	0
M-120	175	20	33	250	0	243
»	176	20	25	309	5	270
»	177	20	60	310	30	286

Примечание. Условный тормоз у собаки Сильва (звонок+свисток) выработан к правостороннему условному раздражителю — свистку, у собаки Лира — к левостороннему условному раздражителю — свистку.

Отсутствие взаимного торможения разных безусловных рефлексов можно объяснить тем, что условные рефлексy на пищу и на кислоту были образованы с разных воспринимающих поверхностей.

Исходя из прежних работ, можно в нашем случае говорить о разном участии химического (ротового) анализатора в образовании условного рефлексa с полости или с выведенного наружу участка языка.

ВЫВОДЫ

1. Последовательное торможение, возникшее после применения условного тормоза, выработанного к условному рефлексу при раздражении кислотой участка языка одной стороны, распространяется на условные пищевые и кислотные слюнные рефлексy, которые образованы с другой воспринимающей поверхности — с полости рта.

2. Снижение секреторной реакции слюнных желез происходит односторонне со стороны выработанного условного тормоза.

3. Пищевые и кислотные условные рефлексy, различающиеся по месту безусловного подкрепления, не оказывают взаимного тормозящего влияния друг на друга.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С. Изучение рефлекторной деятельности слюнных и слезных желез. Медгиз, 1953.
 Былина А. З. Простое торможение условных рефлексов. Дисс., СПб., 1910.
 Василевская Н. Е., Физиолог. журн. СССР, 41, 2, 204, 1955.

- Егоров Я. Е. Влияние пищевых условных рефлексов друг на друга. Дисс., СПб., 1911.
- Савич А. А. Дальнейшие материалы к вопросу о влиянии пищевых рефлексов друг на друга. Дисс., СПб., 1913.
- Хазен С. Б. О соотношении размеров безусловного и условного слюноотделительных рефлексов. Дисс., СПб., 1908.

RELATIONSHIP BETWEEN CONDITIONED REFLEXES BASED
ON RESPONSES TO FOOD AND TO ACID OBTAINED FROM
DIFFERENT SITES OF UNCONDITIONED STIMULATION

By *I. A. Lapina*

Department of physiology, Institute of Experimental medicine, Leningrad

It has been found possible to study the relationship between different reflexes in the dogs, operated by the method of Abuladze (symmetric parts of the animal's tongue exposed).

Different conditioned reflexes (to food and to acid) did not inhibit each other when established from the different receptive surfaces — one of them (to food) from the receptive surface of the mouth, others (to acid) from opposite sides of the tongue.

The absence of reciprocal inhibition of food and acid reflexes is explained by the fact that the participation of the chemical mouth analyser of the dog must be different in establishing conditioned reflexes based upon stimulation of the oral cavity or of sides of the tongue.

О ВОССТАНОВЛЕНИИ КОРКОВЫХ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ, НАХОДЯЩИХСЯ В ЛАТЕНТНОМ СОСТОЯНИИ

А. И. Счастный

Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

Поступило 29 IX 1955

Вопрос о судьбе угашенных условных связей и реакций, о том, что делается с онтогенетически старыми условными связями и раздражениями, когда на старые условные связи «накладываются» новые условные реакции, неоднократно привлекал внимание И. П. Павлова.

Ряд работ И. П. Павлова (1923, 1927) и его учеников — В. В. Рикмана (1932), П. С. Купалова (1933), А. Г. Иванова-Смоленского (1938) и его сотрудников, Н. В. Виноградова (1945) — были посвящены этому вопросу.

В. В. Рикман установил, что сильный оборонительный раздражитель, некогда падавший на нервную систему собаки, надолго оставляет след в центрах оборонительной реакции. При соответствующих условиях эти загущающие следы раздражения обнаруживались или в качестве прибавочного рефлекса, сопутствуя пищевой реакции, или в качестве самостоятельных движений, появляющихся в паузах между двумя последовательными пищевыми условными раздражителями на фоне развившегося гипнотического состояния.

А. Г. Ивановым-Смоленским и его сотрудниками — В. К. Фаддеевой, Н. Н. Трауготт, С. Ф. Познанской, Л. С. Блох — было показано, что при угашении двигательной условной реакции (нажатие на резиновый баллон, при помощи которого открывался прибор пищевого подкрепления в ответ на электрический звонок) у ребенка наблюдалось оживление примитивной пищевой реакции в виде усиленного сосания пальца. В опытах, где на один и тот же раздражитель вначале вырабатывалась одна условная реакция (нажатие на баллон), а затем, после угашения ее, вырабатывалась другая (дергание ремешка), угашение последней вызывало появление старой условной реакции в ответ на действие условного раздражения.

Н. В. Виноградовым был констатирован факт оживления прежних следов раздражения запаздывающего условного рефлекса при воспроизведении тех же отношений запаздывания в другом, новом пункте коры. И. П. Павлов, разбирая эти данные на очередной «среде», говорил: «Этот факт должен найти огромное приложение в явлениях субъективного мира. Это старая, но тонкая вещь. Ведь давний психологический закон, что если старое отношение было подавлено новыми условиями, то при новом подчеркивании старых отношений они быстро дают себя знать. Конечно, этот опыт нужно повторить. Так постепенно наша физиология охватывает субъективный мир».¹

¹ Павловские среды, 3, 379, Изд. АН СССР, 1949.

Исследование, проведенное нами, представляет собою дальнейшую экспериментальную разработку этого вопроса.

Работа проводилась на четырех собаках (Тузик, Орел, Кутька, Полкан) по классической павловской и электрооборонительной методикам.

Вначале у собак была выработана система пищевых условных рефлексов (А) на определенный стереотип раздражителей (звонок, свет, касалка положительная (+), касалка тормозная (-), звонок, свет). Стереотип вырабатывался в течение 140—217 опытов. Затем у тех же собак была выработана система электрооборонительных условных рефлексов (Б) на другие раздражители (М-120, темнота, тон I положительный (+), тон II тормозный (-), М-120, темнота). Этот стереотип укрепился в течение 37—52 опытов. Пауза между действием раздражителей в обеих системах была равна 5 мин.; изолированное действие каждого раздражителя пищевой системы равнялось 30 сек., в оборонительной системе — 20 сек. В дальнейшем оборонительная система (Б) была оставлена и мы применили раздражители пищевой системы (А), но среди этих раздражителей на втором месте стали применять один из электрооборонительных раздражителей — М-120, сопровождая его пищевым подкреплением. Этим путем мы переделывали сигнальные значения М-120 из оборонительного в пищевое. Переделка произошла не сразу.

Интерес представляет динамика этого процесса. Вначале действие М-120 вызывало оборонительную реакцию. По мере увеличения количества сочетаний М-120 с пищевым подкреплением действие его вызывало биэффекторную реакцию, т. е. наряду с оборонительной наблюдалась и секреторно-пищевая. Эта биэффекторная стадия держалась в течение нескольких дней, а затем М-120 приобрел исключительно пищевое значение, т. е. переделка произошла полностью.

Полной переделкой сигнального значения М-120 считалось исчезновение условной оборонительной реакции (поднятие лапы) и появление условной секреторной реакции, постоянной по величине, с коротким латентным периодом.

После того, как электрооборонительный условный раздражитель М-120 сделался прочным пищевым, мы, пользуясь экспериментальным приемом, стремились выяснить, что происходит с ранее приобретенными формами деятельности.

С этой целью нами были проведены следующие опыты. В систему пищевых условных раздражителей на первое место были введены два положительных оборонительных раздражителя: тон I (+) и темнота, а затем М-120 (а не звонка, как обычно).

В этих опытах условные электрооборонительные раздражители — тон I (+), темнота — ни током, ни пищей не подкреплялись (табл. 1).

Из приведенного протокола (опыт № 421) видно, что действие М-120 вновь стало вызывать оборонительную реакцию. Так, в опыте № 420 на действие М-120 наблюдалась условная пищевая реакция (выделилось 38 делений слюны), двигательная же реакция отсутствовала. С введением в пищевую систему раздражителей двух оборонительных раздражителей обращает на себя внимание следующий факт: пищевая условная реакция на М-120 была резко заторможенной (выделилось 8 делений слюны), в то же время на его действие восстановилась ранее выработанная оборонительная реакция (собака залаяла, подняла лапу на 9-й сек. и держала поднятой в течение 24 сек.).

Действия последующих условных раздражителей не сопровождалась оборонительной реакцией.

Аналогичный факт был получен нами в опытах на собаке Полкан. Так, величина условного пищевого рефлекса на действие раздражителя, сигнальное значение которого было ранее переделано из оборонительного

Таблица 1¹

Собака Кутька

Время	№ применения условного раздражителя	Условный раздражитель	1 мл изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Латентный период (в сек.)	Величина условного рефлекса (в дел. шк.)	Величина безусловного рефлекса (в дел. шк.)	Двигательная реакция	Примечание
Опыт № 420				22 X 1953				
14 ч. 2 м.	761	Звонок . .	30	2	65	240	Лапу не поднял.	Лает.
	274	М-120 . . .	30	7	38	230	То же.	
	388	Касалка (+)	30	1	73	241	» »	
	329	Касалка (-)	30	7	9	8	» »	
	762	Звонок . .	30	1	78	233	» »	
	513	Свет . . .	30	6	54	230	» »	
Опыт № 421				23 X 1953				
14 ч. 4 м.	—	Темнота . .	20	7	6	—	Лапу не поднял.	Залаял, опустил лапу на 21-й сек. То же. Залаял, опустил лапу на 24-й сек. Не лает.
	—	Тон I (+) .	20	5	5	—	То же.	
	275	М-120 . . .	30	5	8	117	» »	
	389	Касалка (+)	30	2	89	223	Лапу не поднял.	
	320	Касалка (-)	30	1	40	20	То же.	
	763	Звонок . .	30	1	104	217	» »	
514	Свет . . .	30	1	77	250	» »		

в пищевое, была резко снижена. Наряду со снижением величины рефлекса восстановилась ранее выработанная оборонительная реакция (собака на 1-й сек. подняла лапу и держала поднятой в течение 40 сек). Действие других условных раздражителей пищевой системы оборонительной реакцией не сопровождалось.

В опытах на собаке Тузик был использован тот же экспериментальный прием, что и в предыдущих опытах (табл. 2).

Из протоколов видно, что применение раздражителей темноты и тона I (+) не вызывало условной оборонительной реакции (собака лапу не поднимала); в то же время оно тормозным образом сказалось на эффекте того раздражителя, сигнальное значение которого ранее было оборонительным, т. е. на М-120. В опыте № 246 (Тузик) условный рефлекс на стук метронома был равен 50 и 44 делениям, в опытах же с применением в качестве раздражителя темноты и тона I (+) величина на действие М-120 снизилась до 1 и 6 делений (опыт № 247), латентный же период увеличился с 1—2 до 14—29 сек.; кроме этого, у собаки Тузик отмечался отказ от еды

¹ 1 мл слюны соответствует 100 делениям шкалы; касалка (+) — прикреплялась на бедре; касалка (-) — прикреплялась на предплечье.

(опыт № 247). Таким образом, пользуясь этим экспериментальным приемом, мы могли обнаружить ранее выработанные формы реакций, находящиеся в «скрытом» состоянии.

Переделка сигнального значения М-120 из оборонительного в пищевое не уничтожила полностью его оборонительного значения, а способствовала переходу его в латентное состояние.

Таким образом, под действием образованных новых условных связей происходил переход онтогенетических старых связей в скрытое, патентное состояние, которое могло быть выявлено лишь при определенных условиях. В процессе экспериментального исследования нами не только был установлен факт возможности восстановления корковых временных связей, находящихся в латентном состоянии, но и прослежена динамика этого процесса.

Таблица 2¹

Собака Тузик

Время	№ применения условного раздражителя	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Латентный период (в сек.)	Величина условного рефлекса (в дел. шк.)	Величина безусловного рефлекса (в дел. шк.)	Двигательная реакция	Примечание
		Опыт № 246				24 XII 1952		
13 ч. 1 м.	404	Звонок . .	30	1	37	251	Лапу не поднял.	
	55	М-120 . . .	30	1	50	240	То же.	
	225	Касалка (+)	30	3	17	259	» »	
	166	Касалка (-)	30	4	4	10	» »	
	405	Звонок . .	30	1	65	264	» »	
	334	Свет . . .	30	1	25	241	» »	
		Опыт № 247				26 XII 1952		
13 ч. 18 м.	—	Темнота . .	20	3	4	—	Лапу не поднял.	
	—	Тон I (+)	20	18	1	—	То же.	
	56	М-120 . . .	30	29	1	265	» »	Еду взял на 21-й сек.
	226	Касалка (+)	30	3	25	262	» »	
	167	Касалка (-)	30	13	5	5	» »	
	406	Звонок . .	30	2	65	261	» »	
	335	Свет . . .	30	2	21	238	» »	

Отчетливую форму восстановления двигательных условных реакций сменяет менее отчетливая форма, т. е. вместо двигательной реакции (поднятия лапы) наблюдалось только сгибание в лучезапястном суставе, сокращение отдельных мышц задней конечности, незначительное вздрагивание конечности, резкое уменьшение секреторного эффекта при отсутствии видимой оборонительной реакции. Глубина угашения корковых временных связей, т. е. степень переделки одной реакции в другую, препятствует восстановлению старых условных связей.

¹ Примечания такие же, как к табл. 1.

Физиологический механизм наблюдаемых явлений состоит в следующем: возбуждение, возникающее в оборонительном центре от действия оборонительных условных раздражителей, суммируясь со следами возбуждения (находящихся в латентном состоянии) от применения условного раздражителя М-120, достигало такой степени, при которой наступает отрицательная индукция с оборонительного центра на пищевой. Такая степень возбудимости оборонительного центра при одних условиях была достаточной, чтобы вызвать завершённую оборонительную реакцию от М-120, при других условиях — только частичный оборонительный эффект.

В то же время «старые» условные связи, находясь в латентном состоянии, непрерывно взаимодействуют с новыми связями, видоизменяются и только при определенных условиях могут быть выявлены в той или иной форме и в различной интенсивности. Следовательно, выработанные в онтогенезе условные реакции не уничтожаются в связи с образованием новых форм условных связей, а переходят в скрытое состояние.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов Н. В., Тр. физиолог. лабор. им. И. П. Павлова, 12, 2, 1945.
Иванов-Смоленский А. Г., Физиолог. журн. СССР, 24, 8, 1938.
Купалов П. С., Тр. физиолог. лабор. им. И. П. Павлова, 5, 1933.
Павлов И. П. (1923, 1927), Полн. собр. соч., 3, кн. 1, 1951а; 4, 1951б.
Рикман В. В., Тр. физиолог. лабор. им. И. П. Павлова, 4, 1—2, 1932.

RESTITUTION OF OBSOLETE CORTICAL CONDITIONED FUNCTIONS, PERSISTING IN LATENCY

By *A. I. Stchasny*

From the Pavlov Institute of Physiology, Academy of Science of the USSR, Leningrad

ВЛИЯНИЕ АСФИКСИИ И ОБЕСКРОВЛИВАНИЯ НА РЕФЛЕКСЫ СПИННОГО МОЗГА

А. М. Бентелев

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института им. И. П. Павлова,
Ленинград

Поступило 18 VII 1954

В работах И. М. Сеченова (1866, 1891), И. Р. Тарханова (1871), М. Ферворна (Verworn, 1900) указывается на быстрое падение рефлекторной деятельности спинного мозга при обескровливании амфибий. Другие авторы отмечают, что недостаточная доставка кислорода сначала вызывает повышение возбудимости периферической и центральной нервной системы, но затем наступает ослабление ее функциональных свойств и в конце концов — паралич (Ухтомский, 1903; Данилевский, 1915; Петров, 1930; Лившиц, 1949; Асратян, 1953).

Установлен и тот факт, что в отношении анемического поражения возбудимость различных нервных центров представляет градации, причем наименьшей резистентностью к анемии обладает кора больших полушарий головного мозга, а наиболее резистентными являются бульбарные центры и спинной мозг (Сеченов, 1891; Петров, 1930; Неговский, 1943; Асратян, 1953).

Однако градации в чувствительности к анемизации нервных центров на протяжении спинного мозга не изучены. Кроме того, не сопоставлены данные рефлекторных ответов при асфиксии и анемии центральной нервной системы на одном и том же животном.

Настоящая работа имеет целью показать, что различные центры спинного мозга обладают неодинаковой резистентностью к анемизации, что различные способы выключения или недостаточного кровоснабжения спинного мозга, а также асфиксия приводят к сходным изменениям рефлекторной деятельности спинного мозга.

МЕТОДИКА

Работа проводилась на спинномозговых лягушках и кошках с перерезанным спинным мозгом (между 12-м грудным и 1-м поясничным позвонками) и под продолговатым мозгом.

Изучались изменения в рефлекторных ответах длинной мышцы спины при кратковременной асфиксии, при зажатии брюшной аорты и вены, при зажатии сонных артерий, при обескровливании через канюлю из брюшной аорты или из брюшной вены. У спинномозговых лягушек мы вырезали сердце или пересекали аорты.

Рефлекс вызывался раздражением чувствительных кожных нервов спины (I—V люмбальные сегменты). Для раздражения использовались одиночные стимулы прямоугольной формы различной частоты (1—100 гц) от электронного стимулятора. Всего поставлено 25 опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У спинномозговых лягушек после обескровливания при исследовании возбудимости сегментов спинного мозга (4—7-й сегменты) было установлено трехфазовое изменение рефлекторной возбудимости (повышение

возбудимости, понижение возбудимости, рефлекторный паралич). Отчетливо обозначилась также трехфазная смена возбудимости центров спинного мозга ниже места перерезки от орального к каудальному концу его. Была отмечена своеобразная цепная реакция во времени, когда паралич вышележащего центра сопровождался повышением возбудимости нижележащего центра, и т. д.

Такая же закономерность была установлена для каждого сегмента при наблюдении за рефлекторными ответами в макро-интервалах времени после перерезки спинного мозга (наблюдения велись каждый день от момента операции до гибели животного).

Для выяснения полученных фактов мы решили продолжить изучение этого вопроса на кроликах и кошках, расширив методики исследования.

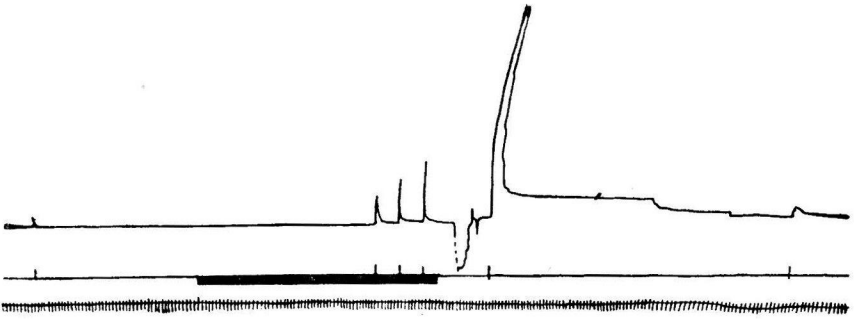


Рис. 1. Изменение рефлексов спинного мозга при асфиксии в течение 60 сек. при раздражении кожного нерва одиночными стимулами пороговой силы (2 ма).

Сверху вниз: рефлекторные ответы длинной мышцы поясницы, отметка раздражения (жирной линией обозначена длительность асфиксии), отметка времени (в сек.).

При кратковременной асфиксии у кошек с перерезанным спинным мозгом (в острых опытах на 1—1.5 мин. прекращалось искусственное дыхание, в хронических опытах — зажатием носовых ходов) уже через 30 сек. возникает повышение величины рефлекторного ответа (в 2—3 раза) и значительное понижение порога возбудимости исследуемого сегмента спинного мозга. Рефлекторный ответ длинной мышцы спины на одиночное раздражение пороговой силы кожного нерва характеризуется в этих условиях отчетливым следовым сокращением. При развитии асфиксии высота рефлекторных ответов на одиночные стимулы и последствие их значительно увеличивались. Например, через 45 сек. после прекращения искусственного дыхания величина рефлекторного сокращения на одиночное раздражение кожного нерва той же силы возрастала в 4—5 раз по сравнению с исходной до остановки дыхания. Через 60 сек. после асфиксии величина рефлекторного сокращения мышцы увеличивалась в 6—7 раз по сравнению с исходной. Через 1.5 мин. после асфиксии, как правило, наступала общая двигательная реакция животного, которая иногда сопровождалась судорожными сокращениями большинства скелетных мышц. При первых признаках наступления общей двигательной реакции асфиксия прекращалась, и при достижении животным исходного фона раздражался тот же кожный нерв. Рефлекторная реакция при этом увеличивалась в 10 раз по сравнению с исходной величиной ее. Следовое сокращение мышцы при этом продолжалось более 60 сек. Через 1.5—2 мин. после прекращения асфиксии величина сокращения мышцы достигала исходной, правда рефлекторная реакция характеризовалась еще выраженным следовым сокращением мышцы на одиночное раздражение той же силы (рис. 1).

При достижении исходных величин рефлекторного ответа после прекращения асфиксии мы последовательно повторяли асфиксию (6—7 раз) на том же животном; показатели в ответах во всех случаях были одинаковыми. Всего было использовано для опытов с этой целью 7 кошек. Нами было замечено, что после прекращения искусственного дыхания кошек

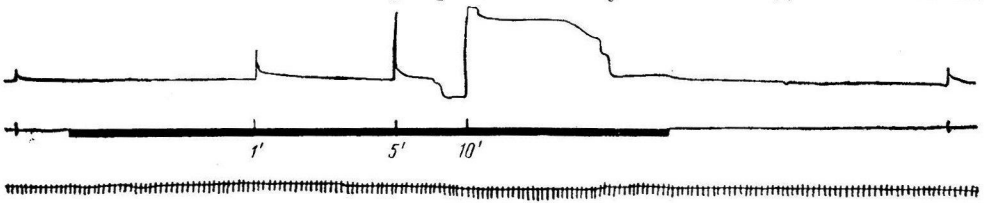


Рис. 2. Изменение рефлекторных ответов спинного мозга у кошки при сдавливании брюшной аорты и вены зажимом.

Сверху вниз: рефлекторные ответы длинной мышцы поясницы при раздражении кожного нерва одиночными стимулами пороговой силы (2 ма), отметка раздражения (жирной линией обозначено сдавливание брюшных сосудов), отметка времени (в сек.).

с перерезанным спинным мозгом на уровне 1-го шейного позвонка отмечается в течение 1—2 мин. ритмичное дыхательное движение грудной клетки. Такое возобновление дыхательных движений грудной клетки, как правило, наступает у молодых кошек.

Прижимая брюшную аорту пальцами через наружные покровы животного на 2—3 мин. в хронических опытах, мы заметили повышение величины рефлекторных ответов и следового сокращения мышцы. Такая же закономерность наблюдалась при сдавлении пальцами обеих сонных артерий на более продолжительное время (4—5 мин.).

Получив такие данные, мы решили провести серию опытов с целью непосредственного обнажения брюшной аорты и вены и последующей перевязки их или сдавливания зажимами. Для этих целей были использованы 4 кошки, причем на них предварительно была уже проведена серия кратковременных остановок искусственного дыхания. При сдавливании брюшной аорты зажимом в течение 10 мин. величина рефлекторного ответа мышцы на одиночный стимул увеличивается в 6—7 раз по сравнению с исходной величиной. Весьма резко возрастает следовое сокращение мышцы, достигая 3—5 мин. (рис. 2). После снятия зажимов с брюшной аорты или вены величина рефлекторного ответа достигает исходной через 5—10 мин.

Во время сдавливания аорты, и некоторое время (5—10 мин.) после ее сдавливания, можно было также отчетливо видеть перемежающееся увеличение и уменьшение величины рефлекторного ответа на одиночный стимул той же силы. При увеличении силы одиночного стимула с 3 до 6 ма нередко можно было видеть неизменность или уменьшение рефлекторного ответа (рис. 3). Эти факты говорят о наличии уравнительной и парадоксальной стадии при нарушении кровоснабжения спинного мозга.

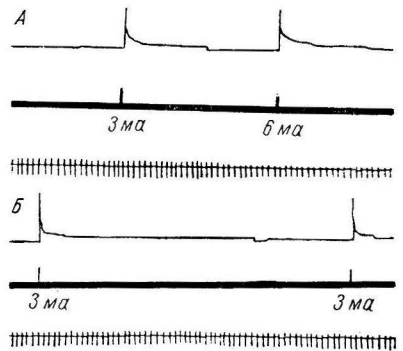


Рис. 3. Уравнительная (А) и парадоксальная (Б) стадии в рефлекторных ответах после сдавливания брюшных сосудов у спинальной кошки при раздражении кожного нерва одиночными стимулами разной силы. *Сверху вниз:* рефлекторные ответы длинной мышцы поясницы, отметка раздражения, отметка времени (в сек.).

Получив такие результаты при асфиксии от сдавливания брюшной аорты и вены, мы решили закончить наши опыты обескровливанием животных. С этой целью предварительно вставлялась канюля либо в брюшную аорту, либо в брюшную вену. До обескровливания несколько раз записывались величины рефлекторных ответов мышцы при раздражении кожных нервов одиночными стимулами (3 ма). Затем через каждую минуту после обескровливания наносились одиночные стимулы на те же нервы той же силы, что и до обескровливания. Оказалось, что через 1 мин. после обескровливания величина рефлекторного ответа увеличивалась в 8—9 раз по сравнению с исходной. Значительно возрастало следовое сокращение мышцы, достигая 20—30 сек. Через 2 мин. после обескровливания величина рефлекторного ответа была в 3—4 раза больше исходной. Через 3 мин. после обескровливания величина рефлекторного ответа уменьшалась еще значительно, и через 4—5 мин. не удавалось получить рефлекторного ответа, несмотря на увеличение силы раздражителя (рис. 4).

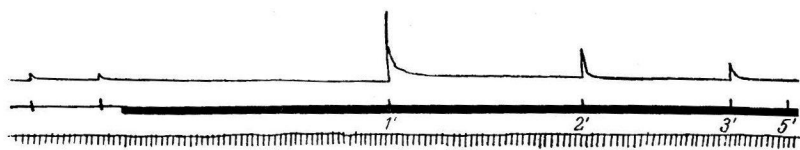


Рис. 4. Изменение рефлекторных ответов длинной мышцы поясницы у кошек после обескровливания.

Сверху вниз: рефлекторные ответы длинной мышцы поясницы до обескровливания и после обескровливания на одиночные стимулы пороговой силы (2 ма), отметка раздражения (жирной линией) обозначено обескровливание, отметка времени (в сек.).

Всего выпускалось 65 мл крови при весе животного 2 кг и 125 мл — при весе более 3 кг. При обескровливании через брюшную вену рефлекторная деятельность спинного мозга сохранялась до 10—12 мин.

Необходимо заметить, что когда наступал рефлекторный паралич исследуемого сегмента спинного мозга, то раздражение кожных нервов нижележащего сегмента вызывало рефлекторную реакцию. Дольше всех сохраняли рефлекторную возбудимость последние люмбальные сегменты спинного мозга.

У лягушек рефлекторная возбудимость спинного мозга после обескровливания сохраняется в течение 90 мин., поэтому на них нам удалось более подробно и четко выяснить последовательность смены паралича вышележащего сегмента с наличием высокой возбудимости нижележащего сегмента.

Сравнивая результаты опытов при асфиксии, анемии и обескровливании, мы находим общие закономерности в изменении характера рефлекторных ответов. Поэтому нам представляется, что прекращение искусственного дыхания (асфиксия) может быть вполне надежным и наиболее удобным методом анемического поражения центральной нервной системы, в том числе и спинного мозга, у теплокровных животных.

Кроме того, опыты с анемическим поражением спинного мозга вполне согласуются с данными о изменении рефлекторных ответов при изучении их в макроинтервалах времени после операции в хронических условиях эксперимента. Более того, данные, полученные на лягушках, согласуются с результатами опытов на кошках, различаясь лишь количественно.

Чем объясняется такая трехфазная смена возбудимости спинного мозга в условиях наших опытов? Повидимому, в начале анемии или асфиксии имеет место раздражающее действие недостатка кислорода на спинномозговые центры.

Возрастающее при раздражении кожных нервов возбуждение суммируется с возбуждением центров спинного мозга, вызванным кислородной недостаточностью, и в результате получается такой высокий эффект в рефлекторном ответе с затянутой следовой реакцией. Уменьшение величины рефлекторного ответа при развитии анемизации или асфиксии, вероятно, связано с парабитическим состоянием центров спинного мозга, и поэтому импульсы, следующие с афферентных нервов, еще больше углубляют его парабитическое состояние.

Последняя стадия парабитоза — тормозная, которая при дальнейшей анемизации переходит в смерть, в первую очередь захватывает сегменты спинного мозга, находящиеся в непосредственной близости к поперечному разрезу его. Поэтому спинной мозг прекращает свою рефлекторную деятельность сверху вниз, от орального к каудальному концу его.

Такова картина изменений рефлекторных ответов спинного мозга, если спинной мозг перерезан под продолговатым мозгом. Однако в хронических условиях опыта, когда спинной мозг пересекается на границе грудного и поясничного отделов, рефлекторный паралич развивается как ниже места перерезки, так и выше перерезки, причем значительно быстрее рефлекторный паралич наступает ниже места перерезки, что указывает определенным образом на трофическое влияние со стороны вышележащих центров на центры спинного мозга.

ВЫВОДЫ

1. Асфиксия или анемия является мощным раздражителем центральной нервной системы.
2. Кратковременная остановка дыхания (асфиксия) может быть с успехом применена как метод анемического поражения спинного мозга.
3. Изменение возбудимости спинного мозга после анемии проходит три фазы: повышение возбудимости, понижение возбудимости и рефлекторный паралич.
4. Такой же последовательной трехфазной смене возбудимости подчинены и участки спинного мозга ниже и выше места перерезки.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А., Физиология ЦНС, стр. 386, М., 1953.
Данилевский В. Я., Физиология человека, II, 1117, 1915.
Лившиц А. В., Физиолог., журн. СССР, 35, в. 1, 1949.
Неговский В. А. Восстановление жизненных функций организма, находящегося в состоянии агонии или в периоде клинической смерти. М., 1943.
Петров И. Р. Кислородное голодание мозга. М., 1930.
Сеченов И. М. Физиология нервной системы, стр. 144, СПб., 1866; Физиология нервных центров, СПб., 1891.
Тарханов И. Р. О влиянии теплоты на чувствующие нервы, спинной мозг и головной мозг необезглавленных и обезглавленных лягушек. Дисс., СПб., 1871.
(Ухтомский А. А.) Uchtomsky A. A., Arch. ges. Physiol., 100, 190, 1903.
Verworn M., Arch. Anat. Physiol., 5, 385, 1900.

EFFECTS OF ANOXIA AND OF BLOOD LETTING UPON SPINAL REFLEXES

By A. M. Bentelev

From the department of physiology, Pavlov Medical Institute, Leningrad.

О МЕХАНИЗМЕ АДАПТАЦИИ РЕФЛЕКТОРНЫХ РЕАКЦИЙ

В. В. Фролькис и А. В. Фролькис

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Киев

Поступило 6 VIII 1955

При длительном действии раздражителя на рецепторное поле наблюдается постепенное ослабление рефлекторной реакции. Это явление получило название «адаптации» рефлексов и было изучено участие в его развитии как рецепторов и чувствительных нервов (Bronk, 1929; Matthews, 1931; Эдриан, 1935; Анохин и Шумилина, 1947; Марусева, 1947; Анохин, 1948; Бокша, 1952, и др.), так и эффекторных аппаратов (Зубков, 1935; Фольборг, 1941, 1947).

Особое значение для изучения проблемы адаптации рефлекторных влияний имеют работы А. М. Уголева, В. М. Хаютина и В. Н. Черниговского (1950), В. М. Хаютина (1951), В. Н. Черниговского и В. М. Хаютина (1952). Эти исследователи показали, что основные изменения, связанные с адаптацией рефлекторных влияний, происходят в нервных центрах. Авторы считают, что при развитии адаптации возникает новый уровень взаимоотношения нервных процессов в центрах. Роль нервных центров в развитии явлений адаптации была показана также В. В. Фролькисом (1954а, б, в).

В настоящем исследовании авторы пытались найти ответ на некоторые вопросы проблемы адаптации рефлекторных реакций.

МЕТОДИКА

Одним из нас (Фролькис, 1954а, б, в) в экспериментах на собаках и кроликах изучалась адаптация рефлекторных реакций на сердечно-сосудистую систему при раздражении различных рецептивных полей. Раздражение рецепторов мочевого пузыря и прямой кишки вызывалось повышением давления в этих полых органах, раздражение рецепторного аппарата каротидного синуса — пережатием сонных артерий, раздражение проприорецепторов — растяжением мышцы, раздражение дыхательных путей — пропусканием через дыхательные пути у трахеотомированных животных струи воздуха с постоянной скоростью и одинаковой концентрацией раздражающих веществ (аммиак, горчичные масла).

Адаптация рефлекторных влияний на сердечно-сосудистую систему изучалась как на здоровых животных, так и в условиях экспериментальной патологии сердечно-сосудистой системы. Изменения состояния сердечно-сосудистой системы и дыхания регистрировались при помощи методов электрокардиографии, пневмографии, сфигмографии и записи кровяного давления в остром и хроническом опыте.

Изучались также явления адаптации рефлекторных влияний с механорецепторов прямой кишки на моторную функцию желудка у здоровых людей и больных гастритом и язвенной болезнью. Наблюдения в стационаре проводились над мужчинами в возрасте от 20 до 30 лет.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для выяснения локализации основных изменений при адаптации рефлекторных влияний нами было проведено несколько серий исследований.

При адаптации рефлекторных влияний с одного рецептивного поля определялся характер рефлекса с других рецептивных полей. Оказалось,

что длительно поддерживаемое состояние адаптации одного рефлекса в значительном количестве случаев сказывается и на характере других рефлексорных влияний. Так, например, раздражение верхних дыхательных путей кролика струей воздуха с нашатырным спиртом приводит к резкому, на 20—80 мм рт. ст., подъему кровяного давления, замедлению ритма сердечных сокращений, остановке дыхания. При длительно продолжающемся раздражении постепенно восстанавливается ритм дыхания, кровяное давление через 5—20 мин. возвращается к исходным величинам. Скорость адаптации при изменении дыхания, кровяного давления и ритма сокращений различны. Раньше всего восстанавливается частота дыханий, затем к исходным величинам возвращается кровяное давление и медленнее всего устанавливается нормальный ритм сокращений сердца.

В 6 опытах из 14 мы наблюдали снижение величины прессорного эффекта от раздражения рецепторов прямой кишки после длительной адаптации рефлексов с верхних дыхательных путей.

Взаимоотношения между различными рефлексорными реакциями при адаптации одной из них могут складываться и по-иному.

Раздражение струей воздуха с нашатырным спиртом нижней части трахеи и бронхов приводило в наших опытах на кроликах к падению кровяного давления от 10 до 40 мм рт. ст. Это же раздражение после адаптации рефлексов с верхних отделов дыхательных путей вызывало падение давления только до 65 мм рт. ст.

К постепенной адаптации изменений кровяного давления и дыхания приводит и раздражение большеберцового нерва током силой на 2—3 см выше пороговой (порог определялся по первым изменениям кровяного давления и дыхания). Продолжение раздражения чувствительного нерва в течение 3—20 мин. приводило к постепенному снижению кровяного давления до исходных величин.

Особый интерес представляет анализ восстановления реакций сердечно-сосудистой и дыхательной системы после раздражения чувствительного нерва и длительного воздействия на рецепторы прямой кишки, мочевого пузыря, каротидного синуса, проприорецепторов мышц. Известные нам работы по изучению развития адаптации посвящены, в основном, описанию ослабления эффекта и почти не затрагивают вопроса о восстановлении рефлексорных реакций. В то же время с позиций работ Г. В. Фольборта и его сотрудников становится ясным, что на основании характера восстановления эффекта можно судить о сущности физиологических процессов, развивающихся в центрах. Об этом свидетельствуют факты различного течения восстановления рефлексорных реакций при сходной картине развития адаптации.

В ходе восстановления различных рефлексорных влияний после их адаптации нами в значительном числе случаев отмечалось отсутствие параллелизма в скорости восстановления реакций на сердечно-сосудистую систему и дыхание. Скорость восстановления исходных величин рефлексорных реакций значительно отличается в разных опытах. В одних случаях через краткий промежуток (15—30 сек.) после достижения адаптации восстанавливается и исходная величина реакции. В других случаях адаптация происходит медленно и изменения кровяного давления достигают исходных величин в течение 7—25 мин. (рис. 1).

В 7 опытах нами наблюдалось изменение прессорной реакции сердечно-сосудистой системы на раздражение чувствительного нерва после адаптации. После адаптации прессорной реакции раздражение большеберцового нерва через определенные интервалы приводило к значительному падению кровяного давления. Через 15—25 мин. депрессорный эффект исчезал и раздражение большеберцового нерва вновь приводило к подъему кровяного давления (рис. 2).

При надавливании на глаз у собак наблюдалось замедление ритма сердца на 10—50% от исходного. Адаптация глазо-сердечного рефлекса достигалась длительным (в течение 5—15 мин.) давлением на глаз. При достижении адаптации после воздействия на один глаз раздражение

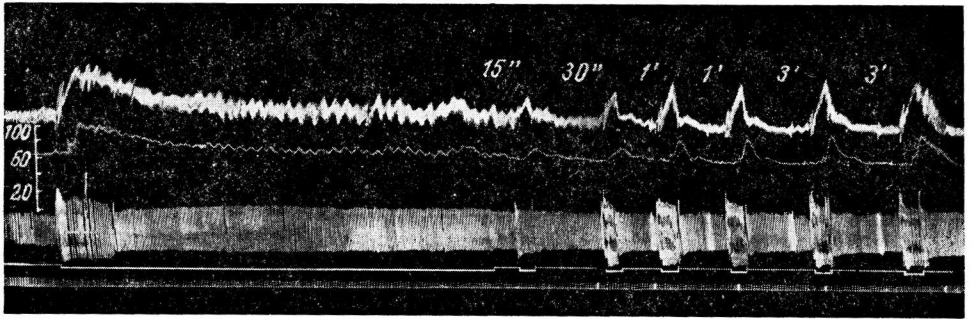


Рис. 1. Адаптация и последующее восстановление рефлекторных изменений в деятельности сердечно-сосудистой системы и дыхания при длительном раздражении большеберцового нерва кролика.

Сверху вниз: запись кровяного давления мембранным манометром, запись кровяного давления ртутным манометром, пневмограмма, отметка раздражения, отметка времени (1 сек.) Пробы на восстановление рефлекторных влияний через 15, 30 сек., 1, 2, 3 мин. Восстановление исходной величины рефлекса через 7 мин. 45 сек.

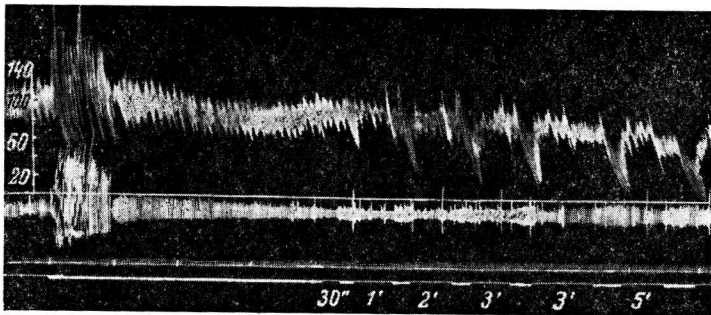


Рис. 2. Изменение рефлекторных влияний на сердечно-сосудистую систему при раздражении п. tibialis после адаптации рефлекса (опыт на кролике).

Сверху вниз: запись кровяного давления мембранным манометром, пневмограмма, отметка времени (1 сек.), отметка раздражения. Раздражение п. tibialis после адаптации пресорного рефлекса приводит к депрессорной реакции. Длительное раздражение п. tibialis до адаптации пресорного рефлекса — 6 мин. Последующие раздражения: через 30 сек., 1, 2, 3, 3, 5, 5 мин.

наносилось на другой глаз. Если этому предшествовала длительная адаптация рефлекса с одного глаза, то раздражение другого глаза вовсе не приводило к замедлению ритма или же замедление было незначительно.

Взаимоотношение различных рефлекторных реакций в ходе адаптации одной из них было показано и в иной постановке исследования.

Длительное раздражение рецепторов верхних дыхательных путей и прямой кишки приводит к адаптации соответствующих рефлекторных

влияний. Нами было прослежено на 14 кроликах, как влияет сильное раздражение большеберцового нерва на характер рефлекторных реакций с указанных рецептивных полей в период развития и при полной адаптации соответствующих рефлексов. В 8 опытах отмечалось, что раздражение большеберцового нерва на фоне полной адаптации рефлексов с верхних дыхательных путей и прямой кишки приводило к ослаблению процессов, связанных с адаптацией. Наступившие после раздражения нерва рефлекторные реакции с рецептивных полей через 2—3 мин. вновь исчезали.

Менее четкие результаты были получены при раздражении большеберцового нерва на фоне длительного (до состояния адаптации рефлекса) воздействия с верхних дыхательных путей и прямой кишки. В 4 опытах мы отметили укорочение времени адаптации рефлекса с прямой кишки при присоединении раздражения большеберцового нерва.

Растяжение прямой кишки у испытуемых в большинстве исследований вызывало изменение моторной деятельности желудка, тормозя или, реже, усиливая ее. В ходе проведенных наблюдений выяснилось, что в тех случаях, когда раздражение механорецепторов вызвало рефлекторно полное торможение желудочной моторики, при продолжающемся раздражении прямой кишки через различные промежутки времени на гастрограмме начинают появляться отдельные перистальтические волны и моторика желудка постепенно восстанавливается. В тех случаях, когда раздражение рецепторов прямой кишки вызывало стимулирующий рефлекс — усиление желудочной моторики, усилившиеся перистальтические движения через некоторое время начинали снижаться, иногда исчезали вовсе. «Время адаптации» рефлекса с прямой кишки на желудок у здоровых людей длится, в основном, примерно 20—35 мин.

Если при восстановившейся в ходе адаптации желудочной моторике вскоре после окончания раздражения прямой кишки (через 5—20 мин.) производилось повторное раздувание ее, то рефлекторная реакция чаще всего не наступала. Рефлекторные влияния с прямой кишки на моторику желудка сказывались лишь при нанесении второго раздражения через больший промежуток времени (40 мин.—1 час). Скорость и характер

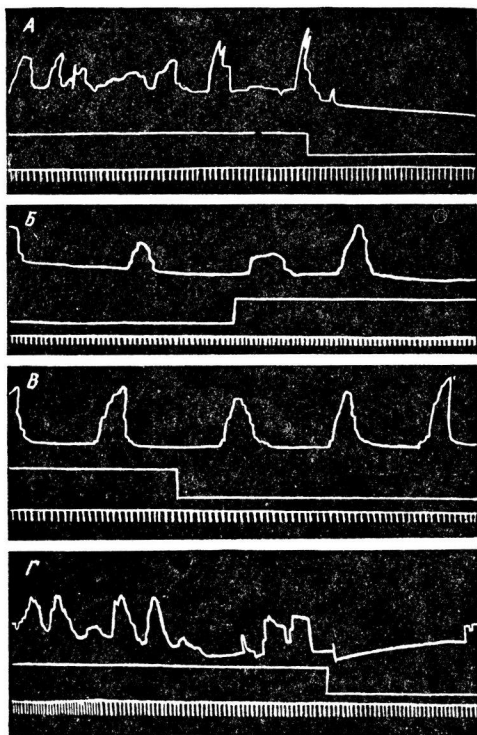


Рис. 3. Адаптация интероцептивного рефлекса с прямой кишки на моторику желудка у больного хроническим гастритом. А — угнетение моторики желудка при раздражении механорецепторов прямой кишки; Б — появление перистальтических волн на фоне продолжающегося раздражения механорецепторов прямой кишки; В — отсутствие рефлекторной реакции при повторном раздражении механорецепторов прямой кишки, нанесенном через 12 мин. после окончания первичного раздражения; Г — угнетение моторики желудка при раздражении механорецепторов прямой кишки, нанесенном через 1 час после первичного раздражения. Сверху вниз: запись сокращения желудка, отметка раздражения, отметка времени (5 сек).

восстановления рефлекторной реакции варьирует в отдельных исследованиях (рис. 3).

В ряде наблюдений первое раздражение interoцепторов прямой кишки не сопровождалось явлениями адаптации, так как, несмотря на длительность этого раздражения, угашение рефлекторной реакции со стороны желудка не наступало. Последующее же раздувание кишки не вызывало рефлекса.

При изучении течения interoцептивных рефлексов с прямой кишки на желудок в условиях хлоралгидратового сна выяснилось, что описанная невосприимчивость к повторным раздражениям во время сна не наблюдалась. Повторное раздувание баллона в прямой кишке сопровождалось повторной рефлекторной реакцией со стороны моторики желудка.

Характер и скорость течения адаптации рефлекторных реакций значительно изменяется при патологических состояниях организма.

Время адаптации рефлекторных влияний с рецепторов прямой кишки на моторную деятельность желудка значительно короче у больных, страдающих язвенной болезнью и хроническим гастритом, чем у здоровых. В 22 случаях у больных хроническим гастритом и язвенной болезнью время адаптации было от 3 до 22 мин.

В соответствии с этим находятся данные о скорости течения адаптации глазо-сердечного рефлекса у 4 собак с экспериментальным инфарктом миокарда. До воспроизведения экспериментального инфаркта время адаптации глазо-сердечного рефлекса у подопытных собак колебалось в пределах 8—16 мин. В течение от 1—7-й недель после перевязки коронарной артерии время адаптации глазо-сердечного рефлекса составляло от 2 до 9 мин. Следует отметить, что наряду с сокращением длительности времени адаптации глазо-сердечного рефлекса величина рефлекса (т. е. степень наступающего замедления ритма сердца) возрастала.

Подобные же результаты получены были при изучении адаптации рефлекторных влияний на сердечно-сосудистую систему после раздражения рецепторов мочевого пузыря, propriорецепторов мышц, каротидного синуса. У кроликов (12 опытов) с экспериментальным миокардитом, наряду с увеличением силы рефлекторной реакции, отмечалось сокращение времени адаптации.

Последняя серия опытов посвящена анализу механизма адаптации безусловных рефлексов на сердце методом условных рефлексов. У 2 собак условный раздражитель (звонок) сочетался с глазо-сердечным безусловным рефлексом. После 15—17 сочетаний регистрировался прочно выработанный условный рефлекс. Далее исходная постановка опыта была изменена. Давление на глаз продолжалось до наступления адаптации глазо-сердечного рефлекса. Когда ритм сокращений сердца становился близким к исходной величине, давался условный раздражитель. Оказалось, что при адаптации безусловного глазо-сердечного рефлекса условный рефлекс оказывался нормальной величины или даже несколько усиленным. Частота сердечных сокращений, например у собаки Дружок, замедлялась на 16—20 ударов в 1 мин.

Однако, если состояние адаптации безусловного рефлекса до дачи условного раздражителя длительно поддерживалось, то величина условного сердечного рефлекса уменьшалась от 2 до 6 ударов в 1 мин. (собака Дружок).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представленные выше экспериментальные данные свидетельствуют о том, что процессы, связанные с адаптацией рефлекторных влияний, развиваются, в основном, в нервных центрах. В этом убеждают факты влияния адаптации одного рефлекса на рефлекторные влияния с других рецептивных полей.

Так, длительная адаптация рефлекторных влияний с верхних дыхательных путей приводит к ослаблению прессорного эффекта от раздражения прямой кишки. Адаптация рефлексов верхних дыхательных путей приводит к увеличению депрессорной реакции от раздражения нижней части трохеи и бронхов. Длительная адаптация глазо-сердечного рефлекса при раздражении одного глаза может привести к уменьшению рефлекторных влияний с другого глаза.

Описанные различные варианты влияния адаптации одного рефлекса на характер рефлекторных влияний с других рецептивных полей объясняются сложностью изменений в центрах при адаптации.

Приведенные случаи перехода прессорной реакции в депрессорную или же увеличения депрессорных реакций после адаптации прессорных влияний говорят за то, что изменения в сосудосуживающем центре при адаптации могут резко повышать возбудимость сосудорасширяющего центра.

Нами отмечалось, что влияние адаптации одного рефлекса на другие рефлекторные реакции сказывается лишь в части опытов при длительной адаптации. Одним из нас (Фролькис, 1954а) была высказана точка зрения, что явления адаптации раньше всего развиваются в афферентной части безусловного рефлекса. Это подтверждают опыты с изменением величины условного рефлекса при адаптации безусловного рефлекса. При адаптации безусловного рефлекса величина условнорефлекторной реакции сначала не меняется или же несколько увеличивается. При длительной адаптации безусловного рефлекса наступает снижение и величины условного рефлекса.

Если бы процессы, развивающиеся при адаптации безусловного рефлекса, раньше всего развертывались в месте коркового представительства безусловного рефлекса или же в эффекторной части безусловного рефлекса, это привело бы к падению величины условного рефлекса. Следовательно, раньше всего явления адаптации наступают в афферентном звене безусловного рефлекса. При углублении адаптации наступающие изменения захватывают и другие звенья рефлекторной дуги. С этой точки зрения становится понятным, что когда процессы, связанные с адаптацией, захватывают только афферентную часть нервного центра, тогда не отмечается ослабления одних рефлекторных влияний при адаптации других. При длительной адаптации изменения захватывают и другие части нервного центра и при этом проявляются приведенные примеры влияний рефлекторных реакций друг на друга.

О локализации процессов (связанных с адаптацией) в нервных центрах говорят и другие факты. Неравномерный характер изменения кровяного давления, дыхания, деятельности сердца при адаптации и при восстановлении противоречат возможности объяснения этих изменений адаптацией рецепторов. Придерживаясь воззрения об адаптации рецепторов, следовало бы в этих случаях, как это правильно указывает В. Н. Черниговский и В. М. Хаютина, предположить существование специальных рецепторов на сосудистую систему, на сердце, на дыхание. Подобное предположение противоречило бы современным представлениям орфологии и физиологии.

Наблюдавшиеся изменения характера адаптации рефлекса с прямой кишки на моторную деятельность желудка у людей во время сна, изменяющие функциональное состояние нервных центров, также подтверждают высказанную точку зрения.

Об этом свидетельствуют и факты снятия явлений адаптации с интерорецептивных полей сильным раздражением чувствительного нерва. Эти явления во многом напоминают явления «растормаживания».

Анализ наших экспериментальных и клинических данных позволяет подтвердить точку зрения В. Н. Черниговского и В. М. Хаютина о том, что при адаптации в нервных центрах устанавливается новый уровень взаимоотношений нервных процессов.

Однако при этом необходимо учитывать и возможность развития утомления в нервном центре. Это подтверждается характером восстановления исходной реакции после адаптации, ее длительностью, ее зависимостью от скорости адаптации, ее отношением к действию других, так называемых «растормаживающих», раздражителей.

При развитии адаптации рефлекторных влияний мы имеем, очевидно, дело со сложным взаимоотношением процессов утомления и торможения. Их взаимосвязь, глубина и скорость развития будут определять характер адаптации и последующего восстановления.

Исследование «времени адаптации» рефлекторных влияний с прямой кишки на моторную деятельность желудка у больных хроническим гастри-

том и язвенной болезнью показало значительное его уменьшение по сравнению со здоровыми испытуемыми. Подобные же результаты получены при изучении адаптации рефлексов у собак с экспериментальным инфарктом миокарда, у кроликов с экспериментальным миокардитом.

Таким образом, на определенном этапе развития патологического состояния наблюдается укорочение «времени адаптации». Следует отметить, что в эксперименте на животных на этом этапе наблюдается повышение рефлекторной возбудимости сердечно-сосудистой системы. Одним из нас (В. В. Фролькис, 1954б, 1954в) было показано, что при патологическом состоянии сердца возникающее раздражение его интероцепторного аппарата приводит к изменению функционального состояния нервных центров. Очевидно, на фоне подобным образом сложившегося функционального состояния и происходят изменения скорости адаптации при патологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., *Новости мед.*, 7, 1948.
 Анохин П. К. и А. И. Шумилина, *Физиолог. журн. СССР*, 33, в. 3, 1947.
 Бокша В. Г., *Бюлл. экспер. мед. и биол.*, 33, 5, 1952.
 Зубков А. А., *Физиолог. журн. СССР*, 18, 3, 1935.
 Марусева А. И., *Физиолог. журн. СССР*, 33, в. 5, 1947.
 Никитина Н. Н., *Физиолог. журн.*, СССР, 36, в. 4, 1950.
 Уголев А. М., В. М. Хаяутин, В. Н. Черниговский, *Физиолог. журн. СССР*, 36, в. 1, 1950.
 Фольборт Г. В., *Сб. тр. кафедры физиологии Харьковского мед. инст.*, 7, 1941; *Тр. VII съезда физиологов*, 180, 1947.
 Фролькис В. В., *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова*, 4, в. 5, 1954а; *Врачебн. дело*, 8, 5, 1954б; *Бюлл. экспер. мед. и биол.*, 4, 5, 1954в.
 Хаяутин В. М. *Материалы к механизму адаптации безусловных интероцептивных рефлексов. Дисс.*, Л., 1951.
 Черниговский В. Н., В. М. Хаяутин, в кн. «*Нервная регуляция кровообращения и дыхания*», 8, 1952.
 Эдриан Е. Д. *Механизмы нервной деятельности*. 1935.
 Bronk D. W., *J. Physiol.*, 67, 270, 1929.
 Matthews N. C., *J. Physiol.*, 71, 64, 1931.

ADAPTATION MECHANISMS IN THE EFFECTS OF REFLEX REACTIONS

By V. V. Frolkis and A. V. Frolkis

From the department of Physiology, State Medical Institute, Kiev

ЗАВИСИМОСТЬ ВЕНОЗНОГО ДАВЛЕНИЯ ОТ КРОВЕНАПОЛНЕНИЯ СЕЛЕЗЕНКИ

И. П. Кричевская и Е. Г. Скипина

Кафедра нормальной физиологии Казахского Государственного медицинского института, г. Алма-Ата

Поступило 6 VII 1955

Регуляция венозного кровообращения изучена подробно, но некоторые вопросы продолжают оставаться неразрешенными. Полностью отвергнут старый взгляд, согласно которому изменения давления в венах рассматривались как пассивное повторение изменений артериального давления. Убедительно показано многообразие изменений давления в венах под влиянием одинаковых раздражителей и очень частое отсутствие параллелизма в изменениях артериального и венозного давления. Наличие рефлекторной регуляции венозного кровообращения подтверждено большим количеством исследований. Школой Вальдмана введено понятие о так называемом активном «венозном тоне», изменяющемся при различных воздействиях на организм.

При дальнейшем изучении регуляции венозного кровообращения большой интерес представляет выяснение той роли, которую играют в сдвигах венозного давления так называемые вспомогательные экстракардиальные факторы. К последним относятся присасывающее действие грудной клетки, внутрибрюшное давление, мышечные движения и т. д. Изучению роли некоторых экстракардиальных факторов в различных изменениях венозного давления посвящена специальная работа В. С. Сверчковой (1954) из лаборатории А. П. Полосухина.

Совершенно не изучался вопрос о зависимости венозного давления от состояния кровяных депо. Как известно, мощным депо крови является селезенка. Селезенка способна очень быстро реагировать изменением своего объема на самые разнообразные раздражения. Последнее было доказано многочисленными исследованиями отечественных и зарубежных авторов (Мажанди, 1830; Горяев, 1910; Warcroft, 1925; Парин, 1930, 1946; Полосухин, 1937, 1938, 1948, и др.).

По мнению Полосухина, селезенку следует отнести к числу экстракардиальных факторов, влияющих на венозное давление, в первую очередь в системе воротной вены. Между тем влияние кровенаполнения селезенки на венозное давление до настоящего времени не изучалось. По предложению А. П. Полосухина мы и занялись изучением этого вопроса.

Для этой цели у подопытных животных необходимо было одновременно регистрировать венозное давление и объем селезенки, а также артериальное давление и дыхание.

МЕТОДИКА

Все опыты были проведены на взрослых собаках под морфинно-гексобарбитоновым наркозом. С целью предотвращения свертывания крови каждому животному внутривенно вводился 1%-й раствор гепарина из расчета 0.25—0.5 мл на 1 кг веса животного.

Во всех опытах регистрировалось артериальное и венозное давление, дыхание и объем селезенки. Венозное давление записывалось в 3 венах: яремной, бедренной и воротной. В вену для этой цели вводился стеклянный тройник, длинный конец которого соединялся с линейным манометром, заполненным 30%-м раствором сернокислого магния. Верхний конец манометра соединялся с маленькой капсулой Маррея. Колебания жидкости в манометре регистрировались на кимографе методом воздушной передачи.

Регистрация объема селезенки производилась с помощью онкографа. Внутри онкографа помещался заполненный теплой водой резиновый баллончик, который с помощью металлического патрона соединялся со стеклянной трубкой, а затем с капсулой Маррея. Селезенка укладывалась в онкограф, брыжейка ее проходила через разрез в нижней створке онкографа. Изменения объема селезенки обуславливали колебания столба жидкости в стеклянной трубке и колебания давления воздуха внутри капсулы Маррея.

Проведено 3 серии опытов. В I и II серии изучалось действие гистамина, ацетилхолина (I серия) и адреналина (II серия) на артериальное и венозное давление, дыхание и объем селезенки.

В III серии опытов изучались рефлекторные реакции на болевые раздражения. С этой целью центральный отрезок седалищного нерва раздражался индукционным током.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Влияние гистамина и ацетилхолина на венозное давление оценивается различными авторами по-разному.

Так, Вальдман (1947), Гольвитцер-Мейер (Gollvitzer-Meyer, 1932) и другие указывают на повышение венозного давления в результате введения в организм гистамина и ацетилхолина.

По данным Мусаэляна (1946), ацетилхолин—активно тонизирующее венозную систему средство, Конради (1944), напротив, считает, что действие ацетилхолина в организме сводится к параличу вазоконстрикторов, поддерживающих сосудистый тонус.

В 31 опыте с внутривенным введением 50—400 гамм гистамина получены однородные результаты (рис. 1).

Во всех опытах после кратковременного латентного периода артериальное давление снижалось. Со стороны дыхания в некоторых опытах отмечалась непродолжительная одышка, совпадающая с началом падения кровяного давления; в ряде опытов дыхание не изменялось. Селезенка во всех опытах (кроме двух) сокращалась.

Изменения давления в воротной и бедренной венах также были однородны. В воротной вене

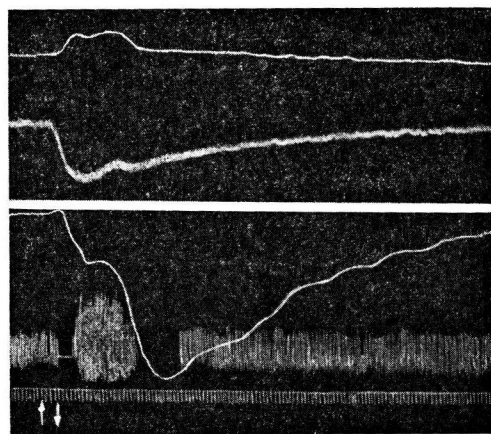


Рис. 1. Изменение давления в воротной вене и объема селезенки при внутривенном введении 200 гамм гистамина. Собака самец, вес 20 кг.

Сверху вниз: запись венозного давления, запись артериального давления, нулевая линия артериального давления, запись объема селезенки, запись дыхания, отметка времени (5 сек.); стрелками обозначен момент введения раствора.

во всех без исключения опытах мы получили подъем кровяного давления. Такая же реакция отмечалась и в бедренной вене (лишь в 2 опытах давление в этой вене оставалось без изменений). В яремной вене давление в половине опытов не изменялось, иногда же оно незначительно падало, а в одном опыте — повысилось.

Обращает на себя внимание синхронность изменений объема селезенки, артериального и венозного давления, причем подъем давления в венах совпадает во времени с опорожнением селезенки.

В специально поставленном опыте после того, как при 2-кратном введении 100 гамм гистамина дважды была получена одинаково четкая реакция (сокращение селезенки, подъем давления в воротной вене и в бедренной вене), была произведена спленэктомия. После удаления селезенки введение такой же дозы гистамина также вызвало повышение венозного давления в воротной вене, но менее значительное и более кратковременное, чем до операции; в бедренной вене подъем давления отсутствовал (рис. 2).

Результаты опытов с внутривенным введением ацетилхолина были совершенно такими же, а именно: артериальное давление снижалось, селе-

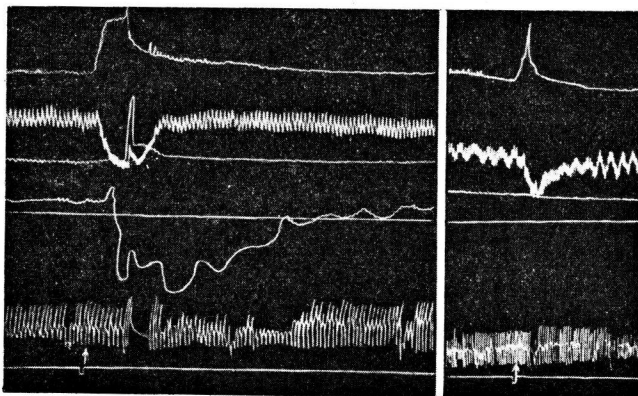


Рис. 2. Изменение давления в воротной и бедренной венах при внутривенном введении 100 гамм гистамина до спленэктомии (слева) и после спленэктомии (справа). Собака самец, вес 22 кг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

зенка сокращалась, давление в воротной и бедренной венах поднималось, а со стороны яремной вены реакция не была однотипной.

Твердо установленным фактом считается в литературе резкое сокращающее действие экстракта надпочечников на селезенку (Oliver a. Schäfer, 1895; Schäfer a. Moore, 1896; Горяев, 1910, и др.). Полосухин установил, что у щенят до 12—14-дневного возраста внутривенное введение адреналина сокращения селезенки не вызывает.

Изучение действия адреналина на венозную систему было начато в 20-х годах нашего столетия. Г. А. Малов (1932) на изолированных отрезках вен показал, что под влиянием адреналина вены сокращаются. М. А. Черкасский и Я. М. Басс (1939) установили, что адреналин повышает венозное давление во всех венах, но наиболее выраженное действие он оказывает на воротную вену.

О немедленном повышении венозного давления при внутривенном введении адреналина говорят Н. П. Кравков (1923), В. А. Вальдман (1947), Гольвитцер-Мейер (Gollvitzer-Meyer, 1932) и др.

Нами было проведено около 60 опытов с внутривенным введением различных доз (от 10 до 500 гамм) адреналина.

Введение адреналина во всех опытах вызывало подъем артериального давления, пропорциональный вводимой дозе препарата. Со стороны дыхания ответная реакция была различна — от незначительной задержки дыхания (после введения вещества) до кратковременной одышки. Были опыты, в которых дыхание вообще не изменялось.

Характерной реакцией селезенки на внутривенное введение адреналина было ее резкое сокращение. При введении относительно большой дозы адреналина сократившаяся селезенка постепенно расширяется, но все же ее объем в течение длительного периода остается меньшим, чем до введения адреналина. Иногда сокращению селезенки предшествует ее кратковременное (мгновенное) расширение. При анализе кимограмм можно отметить однотипность изменений венозного давления (рис. 3).

В воротной вене при внутривенном введении адреналина во всех опытах отмечен подъем венозного давления, особенно резкий при дозе адреналина 100 гамм и выше. В бедренной и яремной венах давление также повышалось, но менее значительно, чем в воротной, где нередко это повышение несколько запаздывало.

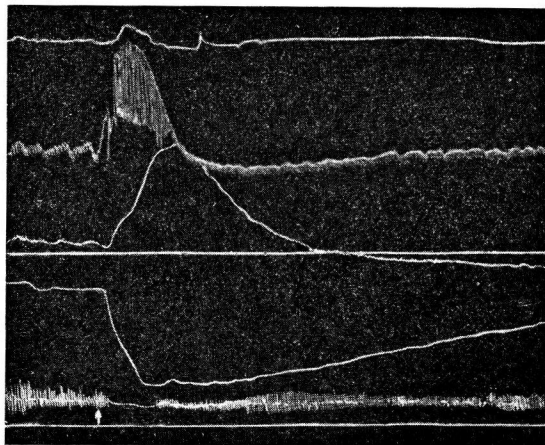


Рис. 3. Изменение давления в яремной и воротной венах и объема селезенки при внутривенном введении 300 гамм адреналина. Собака самка, вес 12,5 кг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

венозного давления при раздражении центрального отрезка седалищного нерва получили в подавляющем большинстве своих опытов Чеснокова (1954) и Сабинина (1954). Полосухиным установлено, что у щенят рефлекторное сокращение селезенки в ответ на болевые раздражения появляются в возрасте 2,5—3 месяцев.

В наших опытах (на 17 собаках) раздражение седалищного нерва вызывало подъем артериального давления, причем в половине опытов, после подъема давления, наступало его кратковременное снижение с быстрым возвратом к исходной величине. В момент раздражения появлялась одышка. Болевое раздражение селезенки всегда вызывало ее сокращение. Только в 2 случаях (при раздражении седалищного нерва) мы отметили расширение селезенки (очевидно, пассивное, зависящее от подъема артериального давления). Давление в воротной вене при этом во всех опытах поднималось. В бедренной вене также наблюдался подъем давления, лишь в одном опыте оно снизилось; в этом же опыте было обнаружено и расслабление селезенки.

Давление в яремной вене (при раздражении седалищного нерва) в 8 опытах из 12 повысилось, в 3 опытах — не изменилось и в 1 опыте (при 4-кратном повторении раздражения) было отмечено падение давления и незначительное расширение селезенки. Типичная кимограмма опыта данной серии представлена на рис. 5.

После спленэктомии подъем давления в венах в ответ на введение адреналина оказывался, как правило, значительно менее выраженным (рис. 4).

Ряд исследователей (Эриксон, 1900; Горяев, 1910; Schäfer a. Moore, 1896, и др.) указывает на активное сокращение селезенки при раздражении чувствительных нервов. Экспериментальные данные об изменениях венозного давления при болевом раздражении представлены в литературе ограниченно. Гольвицгер-Мейер наблюдала сокращение при раздражении чувствительных нервов. Донеген — сокращения брыжеечных вен. Повышение

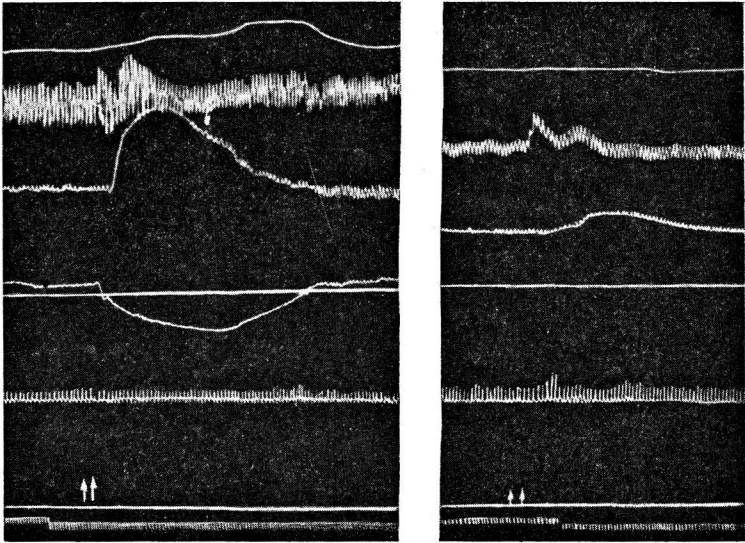


Рис. 4. Изменение давления в яремной и воротной венах при внутривенном введении 50 гамм адреналина до спленэктомии (слева) и после спленэктомии (справа).
Обозначения те же, что и на рис. 1.

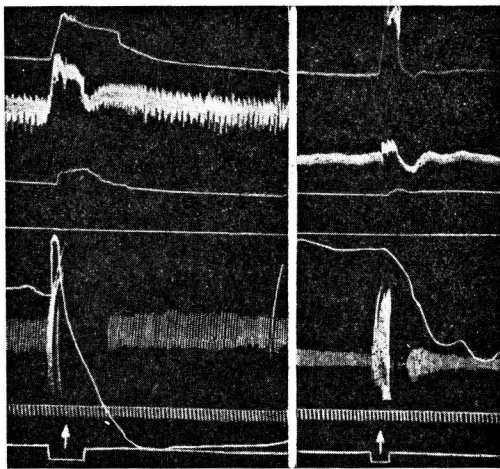


Рис. 5. Изменение давления в бедренной и яремной венах (слева), в воротной и бедренной венах (справа) и объема селезенки при раздражении индукционным током центрального отрезка седалищного нерва. Слева — собака самец, вес 16,5 кг; справа — собака самка, вес 15 кг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Связь между артериальным давлением, сердечной деятельностью и венозным давлением бесспорна, однако наши опыты подтверждают, что изменения венозного давления при различных воздействиях на организм ни в коей мере нельзя рассматривать как пассивное повторение сдвигов артериального давления. Достаточно, например, сравнить опыты с внутривенным введением адреналина и гистамина, в которых на фоне противоположных изменений артериального давления получаются одинаковые сдвиги в венозном давлении.

При рассмотрении нашего основного вопроса о зависимости венозного кровообращения от кровенаполнения селезенки обращает на себя внимание синхронность реакций. При этом во всех сериях опытов подъем венозного давления (особенно в воротной и бедренной вене), как правило, совпадал с сокращением селезенки. Эти факты с достаточной очевидностью говорят о существовании тесной взаимосвязи между объемом селезенки и венозным давлением. Далее было обнаружено, что после удаления селезенки прежний по силе раздражитель вызывает менее значительное и более кратковременное изменение венозного давления. Таким образом, взаимосвязь венозного кровообращения и селезенки представляется очевидной. Однако повышение давления в венозной системе (и особенно в воротной вене) нельзя, разумеется, рассматривать как пассивный механический результат выбрасывания селезенкой определенной массы крови. Как уже указывалось, реакция венозного давления на тот или иной раздражитель, как правило, сохраняется и после удаления селезенки, хотя в большинстве случаев становится менее выраженной. В некоторых же опытах подъем давления в венах отсутствовал и при уменьшении объема селезенки. С другой стороны, в ряде случаев подъем давления в венах происходил и при отсутствии реакции со стороны селезенки.

Роль селезенки в венозном кровообращении, по нашему мнению, следует рассматривать именно как роль вспомогательного экстракардиального фактора, который тесно связан с венозной системой и в определенной степени способен влиять на кровяное давление в венах.

Не подлежит сомнению, что в первую очередь колебания венозного давления зависят от нервно-рефлекторных и гуморальных влияний на тонус сосудистых стенок.

Однако, изучая венозное давление при самых разнообразных воздействиях на организм, всегда необходимо учитывать определенную зависимость динамики венозного кровообращения и от многочисленных экстракардиальных факторов, в том числе и от кровенаполнения селезенки.

ВЫВОДЫ

1. Внутривенное введение в кровь подопытным собакам растворов гистамина и ацетилхолина вызывает снижение артериального давления, подъем венозного давления в воротной и бедренной венах и сокращение селезенки.

2. Внутривенное введение адреналина вызывает подъем артериального и венозного давления и сокращение селезенки.

3. Раздражение центрального отрезка седалищного нерва вызывает у животных рефлекторно подъем артериального и венозного давления, одышку и уменьшение объема селезенки.

4. Селезенка является вспомогательным экстракардиальным фактором, влияющим в известной степени на колебания венозного давления (особенно в воротной вене) при разнообразных воздействиях на организм.

ЛИТЕРАТУРА

- Вальдман В. А. Венозное давление и венозный тонус. Медгиз, 1947.
- Горяев Н. К. Материалы к вопросу о движениях и иннервации селезенки. Казань, 1910.
- Конради Г. П., Бюлл. exper. биол. и мед., 17, в. 6, 1944.
- Кравков Н. П., Врач. дело, № 24, 653, 1923.
- Мажанди Фр. Краткое основание физиологии. (Перевод с французского, 3-е изд.), 2, М., 1830.
- Малов Г. А. Тонус вен и его значение. Астрахань, 1932.
- Мусаэлян С. Х., Тр. Ленингр. филиала ВИЭМ, Медгиз, Л., 1946.
- Парин В. В., Русск. физиол. журн., 13, в. 2, 254, 1930; Роль легочных сосудов в рефлекторной регуляции кровообращения. Медгиз, 1946.
- Полосухин А. П., Бюлл. exper. биол. и мед., 3, в. 6, 600, 1937; 5, в. 7, 1938; Изв. АН Каз. ССР, № 45, сер. физиол., в. 1, Алма-Ата, 1948.
- Сабина Р. С. Зависимость лимфотока от кровяного давления и дыхания и их взаимообусловленная реакция. Дисс., Алма-Ата, 1954.
- Сверчкова В. С. Нервная регуляция венозного кровообращения и значение в его изменениях экстракардиальных факторов. Дисс., Алма-Ата, 1954.
- Черкасский М. А. и Я. М. Басс, сб. «Венозное давление», Медгиз, в. 3, 101, 1939.
- Чеснокова С. А., Физиол. журн. СССР, 40, в. 3, 302, 1954.
- Эриксон Е. О влиянии мозговой коры и подкорковых узлов на сокращение селезенки. 1900.
- Varcroft, The Lancet, 1, 319, 1925.
- Donagan, J. of Physiol., № 55, 171, 1921.
- Gollvitzter-Meyer K., Venensystem u. Kreislauf-Regulierung. Erg Physiol., 34, 1145, 1932.
- Oliver G. a. E. Schäfer, J. of Physiol., 5, 18, 230, 1895.
- Schäfer E. a. Moore, J. of Physiol., № 20, 1, 1896.

EFFECTS OF BLOOD STORAGE IN THE SPLEEN UPON VENOUS BLOOD PRESSURE

By *S. P. Kritchevskaia* and *E. G. Skipina*

From the department of physiology, Kazakhstan State Medical Institute, Alma-Ata

РЕФЛЕКТОРНЫЕ ВЛИЯНИЯ С КИШЕЧНИКА НА ЖЕЛЧЕОТДЕЛИТЕЛЬНУЮ ФУНКЦИЮ ПЕЧЕНИ

Р. С. Гартштейн

Кафедра физиологии Сельскохозяйственного института, Иваново

Поступило 17 XII 1954

В литературе недостаточно освещен вопрос о патологических интероцептивных влияниях на желчеотделительную функцию печени. Наибольший интерес в этом отношении представляют работы И. М. Липеца (1939), В. Ю. Иоффе (1947), И. Т. Курцина (1949, 1950, 1952), С. М. Горшковой (1949, 1951), в которых авторы выясняют влияние интероцептивных раздражений с желудка и верхних отделов тонкого и толстого кишечника на печень. Врачи-клиницисты также накопили материал, свидетельствующий о нарушении функции печени при заболеваниях толстого кишечника.

Перед автором была поставлена задача — вскрыть эту патогенетическую связь и в какой-то мере объяснить ее механизм.

Ранее нами (Гартштейн, 1949) было показано, что у собак под влиянием значительного растягивания прямой кишки (давление в баллоне свыше 80 мм рт. ст.) наблюдается изменение кривой желчеотделения и валового количества желчи за 3—4-часовой опыт. При спастических сокращениях стенки прямой кишки отмечается понижение активности печеночных клеток. Извращается как «спонтанное» желчеотделение (натошак, без пищевого возбудителя), так и «пищевое» (при скармливании 200 г мяса).

Исследования показали, что изменения желчеотделительной функции печени, наступающие при раздражениях прямой кишки, зависят, с одной стороны, от интероцептивных влияний с кишки непосредственно на нервно-железистый аппарат печени, с другой стороны, от изменений секреторно-двигательной функции желудка, наступающих под влиянием интероцептивных раздражений.

В настоящей статье мы приводим результаты дальнейших наших исследований, касающиеся изучения изменений желчеотделения при растягивании прямой кишки (интероцептивные раздражения) и анальных сфинктеров (экстероцептивные раздражения), при экспериментальных проктитах и тифлитах. Нами также изучался механизм интероцептивных влияний с кишечника на желчеотделительную функцию печени.

МЕТОДИКА

Исследование процесса желчеотделения проводилось в условиях хронических опытов на собаках с фистулой желчного пузыря и с перерезанным общим желчным протоком, а также с фистулой слепой кишки. Ввиду того, что поступление желчи в 12-перстную кишку у животных с перерезанным общим протоком являлось невозможным, им регулярно с пищей, а некоторым через зонд, давалась свежая желчь крупного рогатого скота. Желчеотделение изучалось: а) после приема пищи («пищевое» желчеотделение) и б) после 16—18-часового голодания («спонтанное» желчеотделение).

Наблюдение за ходом «пищевого» желчеотделения у собак проводилось в течение 4 часов. В течение 1-го часа определялось количество желчи до скармливания пищи, в начале 2-го часа производилось 5-минутное скармливание сырого мяса с желчью (чтобы поднять уровень желчеотделения). Одним собакам (вес 10—12 кг) давалось 200 г сырого мяса и 80 г желчи, другим (вес 13—16 кг), у которых на это количество мяса

и желчи подъем желчеотделения был незначительным, мяса скормилось на 100 г больше. В ряде опытов некоторым подопытным животным давалось 400 г мяса (с желчью).

При изучении «спонтанного» желчеотделения наблюдение велось в течение 3 часов. Желчь собиралась порциями за 15-минутные промежутки.

В часовых порциях желчи определялось содержание билирубина, плотного остатка, вязкость.

В каждой серии опытов вначале ставилось 10—14 контрольных опытов для выяснения нормы желчеотделения у каждого животного, а затем переходили к специальным исследованиям. Раздражение барорецепторов прямой кишки и анальных сфинктеров производилось резиновым тонкостенным баллоном. Баллон фиксировался на тонкой стеклянной трубке (с отверстиями для прохождения воздуха) в двух точках, расстояние между которыми составляло 6 см. При наполнении баллона воздухом диаметр его в зависимости от количества вдвухаемого воздуха был следующий: при давлении в баллоне 40—80 мм рт. ст. диаметр его равнялся 3—3.4 см; при давлении 100—120 мм рт. ст. — 3.8—4 см; при давлении 140—180 мм рт. ст. баллон имел диаметр 5.6—6 см.

В зависимости от задачи опыта в баллоне создавалось различное давление — от 40 до 180 мм рт. ст. Необходимо отметить, что в ряде работ (Фони, 1954; Сараджа, 1954) для раздражения барорецепторов прямой кишки применялся баллон, наполняемый воздухом при давлении 100—120 мм рт. ст. Для проведения опытов мы стремились взять баллон довольно большого размера, учитывая, что этим самым давлением будет оказываться на сравнительно большую площадь кишечной стенки с заключенными в ней барорецепторами.

При давлении в баллоне до 40 мм рт. ст. общая реакция у животного была слабо выражена. С увеличением давления в баллоне реакция становилась более выраженной. При давлении свыше 100—120 мм рт. ст. животное проявляло резко выраженное беспокойство, отмечалось частое поворачивание головы назад, натуживание, учащение пульса и дыхания.

Давление равное 140 мм рт. ст. и более на кишечную стенку было применено в ряде опытов не случайно. Мы ставили своей целью изучить влияние раздражения барорецепторов на желчеотделение не только в физиологических условиях, но и в патологических. Последнее важно изучить потому, что при метеоризме давление в полости кишки иногда достигает большой величины и болевой симптом выражен у животного крайне резко.

В опытах с пищевым возбудителем раздражения интероцепторов приурочивались ко 2-му часу опыта (после кормления); без пищевого возбудителя — к моменту наиболее постоянной секреции.

В последующие за раздражением дни опытов ставились контрольные опыты с целью выявления их последствия. Оказалось, что после опытов с сильным растягиванием кишечной стенки (120 и более мм рт. ст.) в течение 2—3 дней желчеотделение понижено. Поэтому до восстановления первоначального уровня желчеотделения опыты с раздражением кишечной стенки не ставились. Следует отметить, что при давлении в баллоне 40—60 мм рт. ст. последствие не отмечалось.

С целью изучения желчеотделения при воспалительных процессах в кишечнике у животных по способу И. П. Павлова воспроизводились проктиты и тифлиты (однократным применением 10%-го раствора азотнокислого серебра). Подробно методика получения проктита и тифлита описана Н. А. Рожиной (1951). Наблюдение за желчеотделением производилось как в день введения азотнокислого серебра, так и в последующие дни, до полной нормализации секреторной функции печени.

Для выяснения механизма патологических интероцептивных влияний с кишечника на желчеотделение производилось последовательное выключение отдельных звеньев рефлекторной дуги.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Влияние растягивания прямой кишки и анальных сфинктеров на желчеотделение

Опыты с применением различной силы растягивания стенки ампулы прямой кишки показали, что при давлении в баллоне 40 мм рт. ст. изменения как «пищевое», так и «спонтанное» желчеотделения были крайне незначительными (см. таблицу).

С увеличением давления изменения желчеотделения усиливались. Та же закономерность имела и при растягивании анальных сфинктеров. Если же сравнивать у одних и тех же животных интенсивность реакции печени на растягивание анальных сфинктеров и ампулы прямой кишки,

Изменения «пищевое» и «спонтанного» желчеотделения

Дата опыта	Кличка собаки	Характер опыта	Давление в баллоне (в мм рт. ст.)	Время раздражения	Количество желчи (в мл)			Валовое количество желчи ¹
					в 1-й час	во 2-й час	в 3-й час	
«Пищевое желчеотделение»								
28 I 1953	Волчок . . .	Контроль.	—	—	4.8	8.3	9.7	26.3
27 I 1953	» . . .	»	—	—	6.6	7.6	6	22.2
28 I 1953	» . . .	Растягивание баллоном.	40	В течение 21-го часа.	4.6	8.2	7.2	24.2
11 II 1953	» . . .	»	40	То же.	5.2	8	6.4	22.8
24 XII 1952	Шарик . . .	Контроль.	—	—	12.7	27.9	13.5	71.4
2 I 1953	» . . .	»	—	—	6.8	22.4	16.8	67
9 II 1953	» . . .	Растягивание баллоном.	40	В течение 2-го часа.	10.2	29.4	18	71.4
13 I 1953	» . . .	»	40	То же.	7.9	28.8	17.8	68.6
«Спонтанное желчеотделение»								
20 IX 1952	Рыжик . . .	Контроль.	—	—	2.0	3.2	—	7.2
22 IX 1952	» . . .	»	—	—	4.0	2.0	—	8.6
26 IX 1952	» . . .	Растягивание баллоном.	40	В течение 1-го часа.	3.0	2.0	—	8.8

¹ Под валовым количеством желчи при «пищевом» желчеотделении мы понимаем количество желчи после приема пищи, т. е. во 2, 3 и 4-й часы опыта.

то выяснится, что при растягивании анальных сфинктеров тормозной эффект выражен сильнее. Так, у собаки Шарик при растягивании анальных сфинктеров валовое количество желчи уменьшилось, с 71.7 мл в контрольных опытах до 21.6 мл, а при растягивании прямой кишки — до 45.4 мл (рис. 1).

Из рисунка видно, что в час раздражения торможение желчеотделения было почти одинаково резко выражено как при растягивании ампулы прямой кишки, так и при растягивании анальных сфинктеров. В последующие же часы при растягивании ампулы прямой кишки произошло почти полное восстановление желчеотделения, а при растягивании анальных сфинктеров торможение стойко удерживалось.

В опытах с растяжением анальных сфинктеров установлена зависимость влияния указанной процедуры на спонтанное желчеобразование. Растяжение анальных сфинктеров, производимое в период высокого уровня секреции, вызывало торможение последней, в период низкого уровня секреции, наоборот, — усиление. Так, у собаки Бобик с относительно высокой секрецией желчи, валовое количество желчи при растяжении уменьшалось на 52.1%, у собак Белка и Рыжик, с низкой секрецией желчи, увеличивалось на 86.3—102%.

Обобщая материал этой серии опытов, мы приходим к заключению, что интеро- и экстероцептивные раздражения вызывают изменения «пищевого» и «спонтанного» желчеотделения.

Желчеотделение при воспалительных процессах в кишечнике

Из работ С. М. Горшковой (1951) известно, что гнойный воспалительный процесс в илеоцекальной области усиливает секрецию желчи. Мы также решили изучить у собак желчеотделение при тифлитах и проктитах.

Прежде чем вызвать у животного проктит или тифлит в серии контрольных опытов исследовалась «норма» желчеотделения. Только после этого вызывался воспалительный процесс в кишечнике.

Приводимые в качестве примера данные, полученные на собаке Аза, свидетельствуют о наличии значительных извращений в желчеотделении при экспериментальном проктите, выражавшихся в колебании валового количества желчи в разные дни болезни. Так, в день введения азотнокислого серебра желчи выделилось почти в 2 раза больше, чем в контроле. На 3-й день заболевания количество желчи было в тех же пределах, что и в контроле, но заметно были выражены изменения со стороны билирубинообразовательной функции печени, — отмечалось значительное увеличение количества билирубина — с 18.1 до 44 мг %, а также плотного остатка — с 7.15 до 10.06%. На 5 и 9-й дни заболевания количество желчи вновь

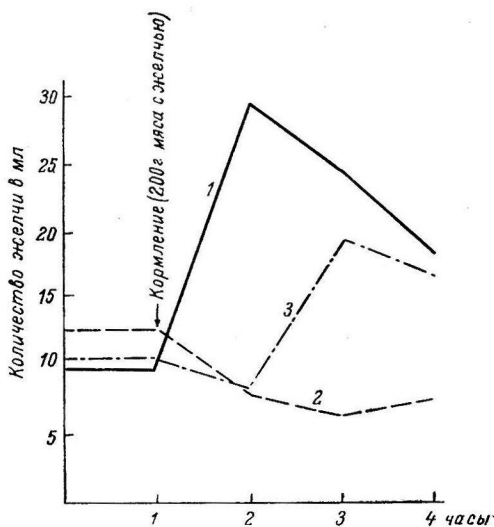


Рис. 1. Изменения «пищевого» желчеотделения при растягивании анальных сфинктеров и стенки ампулы прямой кишки. Собака Шарик.

1—контроль, 2—растягивание анальных сфинктеров (давление 180 мм рт. ст.), 3—растягивание ампулы (давление 180 мм рт. ст.).

возросло с 13—15 мл в контроле до 28 мл; на 6, 7 и 8-й дни заболевания количество желчи оставалось в тех же пределах, как и до заболевания, количество же билирубина достигло 36—40 мг% (рис. 2).

Нормализация функции печени наступила только на 21-й день с момента воздействия на слизистую прямой кишки, тогда как клиническое выздоровление наступило на 8-й день; к этому времени исчезли тенезмы, боли при дефекации, примесь крови и слизи к калу, восстановился аппетит.

Аналогичные изменения в желчеотделительной функции печени отмечались и при экспериментальном тифлите.

Изучение механизма интероцептивных влияний с прямой кишки на желчеотделение

Часть опытов проведена с целью выяснения роли первого звена рефлекторной дуги — рецептивного поля ампулярной части прямой кишки. Анестезия слизистой оболочки ампулы прямой кишки путем орошения 2%-м раствором новокаина не снимала интероцептивных влияний на желчеотделение. На основании данных В. А. Лебедевой (1949) и полученных нами результатов стало очевидным, что в этом процессе участвуют рецепторы, заложенные в более глубоких слоях кишечной стенки. Для подтверждения этого была произведена глубокая инфильтрационная

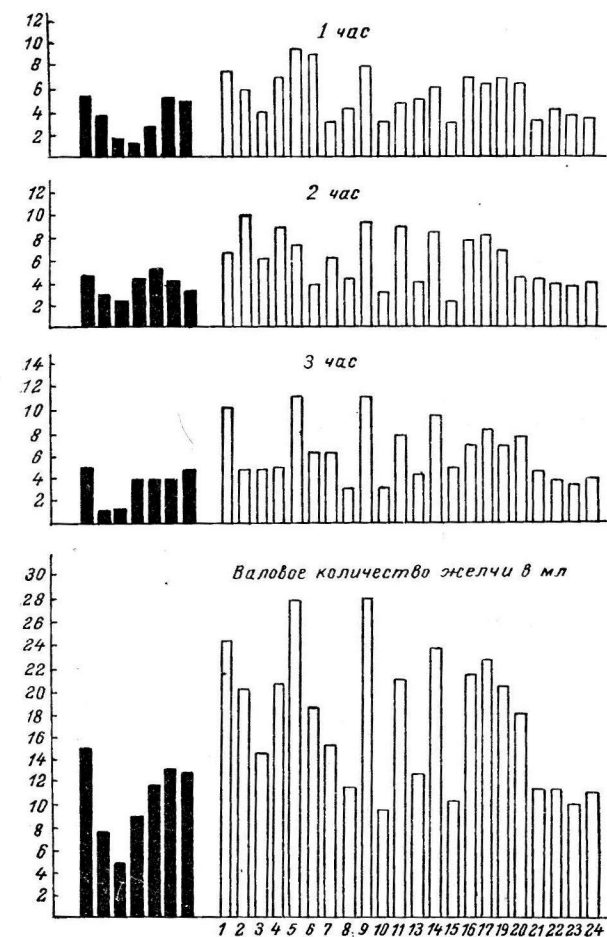


Рис. 2. Спонтанное желчеотделение в норме и при экспериментальном проктите. Собака Аза.

Черные столбики — данные контрольных опытов; светлые столбики — данные при экспериментальном проктите. По вертикали — количество желчи в мл; по горизонтали — дни болезни.

анестезия кишечной стенки новокаином, после чего растяжение стенки кишки не оказало никакого влияния на желчеотделение. Следовательно, начальным звеном афферентной части дуги рефлекса с прямой кишки являются интероцепторы кишечной стенки и преимущественно мышечные.

В других опытах выяснялась роль пограничных симпатических стволов и спинного мозга в передаче интероцептивных импульсов с кишечника на печень. Следует отметить, что у собак после нарушения целостности пограничных симпатических стволов несколько повышалось количество отделяемой желчи, особенно в первые дни после операции. Так,

у собаки Налет после операции валовое количество желчи (после приема пищи) увеличилось по сравнению с таковым до операции в среднем на 15 мл, а у собаки Веселый — на 20 мл. У собаки Веселый количество желчи оставалось несколько повышенным и в последующие дни (в среднем на 10—12 мл).

Что же касается инteroцептивных влияний с кишечника, то после удаления узлов поясничной и тазовой областей они полностью сохраняются. Растягивание ампулы прямой кишки на «пищевом» фоне желчеотделения вызывало торможение последнего в час раздражения с последующим восстановлением количества желчи. Так, у собаки Налет количество желчи в час раздражения в среднем уменьшалось на 46, у собаки Веселый — на 54,8%.

Таким образом, нарушение целостности пограничных симпатических стволов в поясничной и тазовой областях не уничтожает влияния с прямой кишки на печень.

Наличие инteroцептивных влияний с кишечника на желчеотделение у собак с нарушенной целостностью пограничных симпатических стволов дало нам основание предположить, что указанные влияния осуществляются через спинной мозг. Для выяснения этого мы у этих же животных произвели поперечную перерезку спинного мозга на уровне 13-го грудного и 1-го поясничного позвонков. К исследованиям мы приступили лишь после того, как активной противошоковой терапией (терапия сном — в течение 3—5 дней давался мединал по 0,3 г 3 раза в день; введение глюкозы с аскорбиновой кислотой в течение 10 дней; введение в желудок крови и других высокопитательных продуктов) были устранены явления шока. Собаки постоянно находились в станке, будучи подвешенными в специальных лямках, этим предупреждались пролежни. Оказалось, что в первые дни после перерезки (3—6 дней) количество желчи было резко уменьшено, желчь отделялась более густая и темная с большим количеством билирубина — до 49 мг% (вместо 20—21 мг% до операции). По мере того, как явления шока исчезали, количество желчи увеличивалось и желчь приобретала янтарно-желтый цвет.

В результате проведенных исследований выяснилось, что поперечная перерезка спинного мозга между 13-м грудным и 1-м поясничным позвонками полностью уничтожает ответную реакцию печени на инteroцептивные раздражения прямой кишки. Например, если у собаки Налет в контрольных опытах в среднем за 1-й час отделялось 5,4 мл желчи, за 2-й час — 6,8 мл, за 3-й час — 4 мл и за 4-й час — 5,6 мл, то в опытах с раздражением прямой кишки (в течение 2-го часа) в эти же часы выделилось 5,4 мл, 6,4 мл, 5 мл и 6 мл желчи. Аналогичные данные были получены у собаки Веселый.

В третьей группе опытов выяснялась роль блуждающих нервов в осуществлении инteroцептивных влияний с кишечника на печень. Для этих целей нами производилась оперативным путем частичная денервация печени посредством поддиафрагмальной (двусторонней) ваготомии.

Опыты, поставленные на ваготомированных животных, показали, что прием пищи не вызывает у них увеличения секреции желчи и уровень желчеотделения у них иной, нежели до операции. Изучив этот новый фон желчеотделения, мы приступили затем к опытам с нанесением инteroцептивных раздражений.

Опыты показали, что перерезка блуждающих нервов под диафрагмой устраняет инteroцептивные влияния с кишечника. Так, например, у собаки Малыш среднее количество желчи за 2-й час в контрольных опытах (после ваготомии) составляло 4,2 мл; при раздражении кишечника в этот же час выделялось в среднем 4 мл желчи. У собаки Бианка при тех же условиях в контроле было в среднем 3,7 мл, при раздражении — 3,8 мл

желчи. Следовательно, частичная денервация печени устраняла передачу нервных импульсов даже при сильных интероцептивных раздражениях ампулы прямой кишки.

В четвертой группе опытов нами было проведено лечение бромом собак с экспериментальными проктитами и тифлитами. В этих опытах было выяснено, что восстановление желчеотделения у собак, перенесших проктит и тифлит, значительно отстает от клинического выздоровления. Кроме того, было отмечено, что после исчезновения симптомов заболевания, когда животные казались совершенно здоровыми, в их поведении появились некоторые изменения. Собаки, до болезни уравновешенные, спокой-

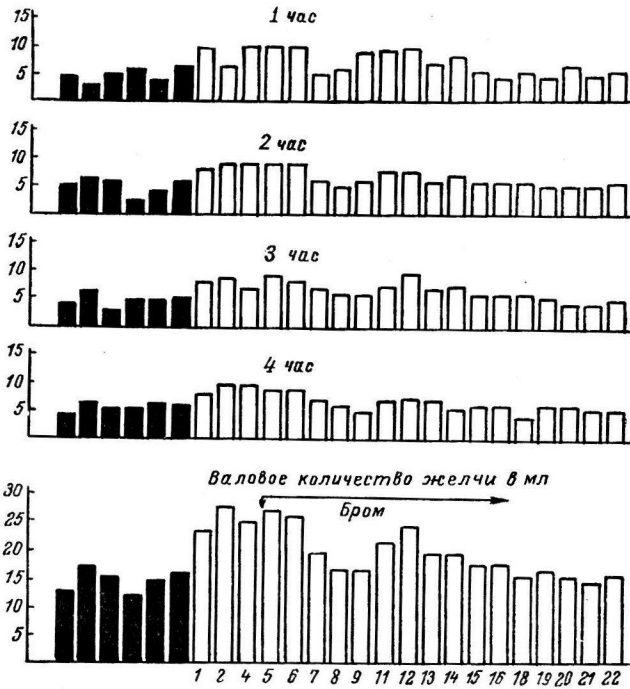


Рис. 3. «Пищевое» желчеотделение при экспериментальном тифлите с применением брома. Собака Винтик. Обозначения те же, что и на рис. 2.

ные — под влиянием заболевания становились легко возбудимыми, неуравновешенными, трусливыми; наблюдались даже явления «раздражительной» слабости. Это навело нас на мысль о том, что у собак с экспериментально вызванным воспалительным процессом происходит изменение функционального состояния коры головного мозга, возникающее под влиянием непрерывного поступления в кору головного мозга потока интероцептивных импульсов из очага поражения (кишечник).

Из работ К. М. Быкова и И. Т. Курцина (1949), М. А. Усиевича (1951) и др. известно, что изменение тонуса коры мозга сопровождается нарушением вегетативных функций. И. А. Булыгин (1940) выяснил, что кора головного мозга может дифференцировать интероцептивные импульсы, возникающие в желудке и двенадцатиперстной кишке при их одинаковом механическом раздражении. Применение брома приводило в опытах автора к увеличению условного слюноотделения при действии положительных интероцептивных условных раздражителей, дифференцировка оставалась нулевой.

С целью нормализации первых процессов в мозговой коре и повышения ее тонуса мы применили бромистый натр. В наших исследованиях мы использовали дозы брома, применяемые в настоящее время с лечебной целью в ветеринарной практике (1—1.5 г в сутки в 1%-м растворе в зависимости от веса тела животного). Под наблюдением находились 3 собаки. Под влиянием брома уже с 5—6-го дня слабее стали проявляться признаки повышенной возбудимости и раздражительности. На 4—5-й день с момента применения брома прежние размахи в количестве и качестве желчи исчезли, и появилась склонность к постепенному снижению количества желчи. К 14—18-му дню (вместо 20—23-го дня у собак, не получивших брома) наступало полное восстановление желчеотделительной функции печени (рис. 3).

Следовательно, применение бромистого натра в указанных выше дозах ускорило восстановление нарушенной функции печени, что указывает, по видимому, на зависимость секреторных расстройств от сдвигов в функциональном состоянии центральной нервной системы и ее высшего отдела — коры головного мозга.

ВЫВОДЫ

1. Значительное растягивание анальных сфинктеров или стенки ампулы прямой кишки извращает «пищевое» и «спонтанное» желчеотделение. Извращение выражено более резко при растягивании анальных сфинктеров.

2. Воспалительные процессы в кишечнике (проктиты и тифлиты) сопровождаются стойкими и длительными (20—23 дня) расстройствами секреции желчи.

3. Применение брома (1—1.5 г в сутки) при экспериментальных проктитах и тифлитах уменьшает размахи колебаний желчной секреции и ускоряет нормализацию желчеотделительной функции печени.

4. Изменения желчеотделения при кратковременных патологических интероцептивных раздражениях прямой кишки носят преимущественно нервно-рефлекторный характер.

Выключение рецепторов прямой кишки путем глубокой инфльтрационной анестезии 0.25%-м раствором новокаина полностью устраняет интероцептивное влияние с кишечника на желчеотделение.

Нарушение целостности пограничных симпатических стволов (удаление узлов поясничной и тазовой областей) не устраняет интероцептивных влияний с прямой кишки на желчеотделение.

Перерезка спинного мозга на уровне 13-го грудного и 1-го поясничного позвонков (у собак с перерезанными пограничными симпатическими стволами) делает невозможной передачу интероцептивных импульсов с прямой кишки к печени.

Отсутствие интероцептивных влияний с кишечника на желчеотделение при перерезке блуждающих нервов свидетельствует о важной роли последних в ответной реакции печени.

ЛИТЕРАТУРА

- Булыгин И. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 9, в. 2—3, 122, 1940.
Быков К. М. и И. Т. Курцин. Кортико-висцеральная теория патогенеза язвенной болезни. Медгиз, 1949.
Гартштейн Р. С., Бюлл. exper. биол. и мед., 27, в. 6, 430, 1949.
Горшкова С. М., сб. «Нервно-гуморальная регуляция деят. пищеварит. аппарата», 203, 1949; Научн. совец., посвящ. пробл. физиол. и патол. пищеварения, тез. докл., 15, Л., 1951.
Иоффе В. Ю. Печень и поджелудочная железа при патологическом состоянии желудка. Сталинабад, 1947.

- Курцин И. Т. Роль механорецепторов желудка в регуляции деятельности органов пищеварения. Дисс., Л., 1949; Клин. мед., 28, 9, 21, 1950; Механорецепторы желудка и работа пищеварительного аппарата. М.—Л., 1952.
- Лебедева В. А., Бюлл. exper. биолог. и мед., 28, в. 3, 208, 1949.
- Липец И. М. Роль желудка в регуляции физиологических и патологических процессов в печени. Минск, 1939.
- Рощина Н. А., Бюлл. exper. биолог. и мед., 27, в. 2, 92, 1949; Физиолог. журн. СССР, 37, в. 5, 598, 1951.
- Сараджа М. Д., Тр. Инст. физиологии им. И. П. Павлова, 3, 141, М.—Л., 1954.
- Усевич М. А., Журн. высш. нервн. деят., 1, в. 1, 19, 1951.
- Фони Я. Ф., Тр. Инст. физиологии им. И. П. Павлова, 3, 151, М.—Л., 1954.

RESPONSE OF BILE SECRETORY LIVER FUNCTION TO STIMULATION OF INTESTINAL AFFERENT NERVES

By *R. S. Hartstein*

From the department of physiology, Agricultural Institute, Ivanovo

It had been shown, that stretching of the anal sphincters and rectum in dogs was followed by changes in rate and volume of bile secretion. Inflammatory lesions produced in the intestines of experimental animals were found to alter the secretion of bile for long periods (up to 20—23 days). Treatment with bromides reduced the magnitude of these alterations and hastened the recovery of normal hepatic functions. A series of experiments was designed to investigate the nervous mechanism underlying this reflex phenomenon.

Anaesthesia of intestinal afferents, produced by deep infiltration with 0.25 per cent novocain solution, prevents the action of the reflex from intestine upon bile secretion. The reflex from rectal afferents is not abolished by sympathetic denervation.

Section of the spinal cord at 13D—1L level after sympathetic denervation interrupts the pathway of reflexes from rectal afferents to liver. Bile secretion is not influenced by stimulation of intestinal afferents after section of vagi, which proves the important part played by these nerves in the response of the liver.

ИНТЕРОЦЕПТИВНЫЕ ВЛИЯНИЯ С ТОНКОГО ОТДЕЛА КИШЕЧНИКА НА СЕКРЕЦИЮ ПОДЖЕЛУДОЧНОГО СОКА И ЖЕЛЧИ У ОВЕЦ

Р. О. Файтельберг, Л. А. Семенов и Л. А. Рябова

Кафедра физиологии человека и животных университета, Одесса

Поступило 6 V 1955

Благодаря работам школы И. П. Павлова изучена секреторная деятельность поджелудочной железы и печени при раздражениях желудка и двенадцатиперстной кишки. Н. Л. Долинский (1894), Л. Б. Попельский (1896), А. А. Вальтер (1897) наблюдали рефлекторное отделение поджелудочного сока при введении в двенадцатиперстную кишку растворов соляной кислоты. Сила рефлекторной реакции, количество отделяемого сока поджелудочной железы зависели от силы раздражителя, т. е. от концентрации вводимой в кишечник кислоты. Как показали более поздние исследования Попельского (1901), отделение панкреатического сока происходит не только при введении соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку, но и при введении ее в различные участки тонкой кишки.

В. В. Савич (1903), Б. П. Бабкин (1904) наблюдали отделение поджелудочного сока при введении мыла в двенадцатиперстную кишку, а Дамаскин (1895—1896) — при введении жира.

И. Т. Курцин (1949) наблюдал усиление секреторной деятельности поджелудочной железы при умеренном механическом и термическом раздражении желудка.

А. В. Риккль, И. Т. Курцин, Н. В. Корнеева и А. М. Трофимов (1949) отметили, что при раздражении терморецепторов желудка у человека водой, подогретой до 45°, увеличивается отделение панкреатического сока, а при воздействии водой 10°-й температуры секреция поджелудочного сока снижается.

Н. Ф. Попов и А. А. Кудрявцев (1932) в острых опытах установили, что введение HCl в двенадцатиперстную кишку у овец вызывает у них усиление секреции поджелудочного сока.

В литературе имеется ряд и других работ, посвященных изучению интероцептивных влияний с пищеварительного канала на желчеобразовательную функцию печени.

Т. Н. Гуреев и Е. М. Гольдин (1936) в острых опытах на животных нашли, что при наполнении желудка, отделенного от двенадцатиперстной кишки, 0,5%-м раствором соляной кислоты или физиологическим раствором поваренной соли происходит усиление образования желчи печенью. И. М. Липец (1939) на собаках наблюдал изменение желчеобразовательной функции печени при растяжении стенки желудка резиновым баллоном, а также при введении в желудок воды, подогретой до 90°. И. Т. Курцин (1949) отмечает рефлекторную стимуляцию желчеобразовательной

функции печени. Г. В. Фольборт показал, что секретин стимулирует желчеобразовательную функцию печени, а выход желчи в кишку обусловлен действием специфического гормона холецистокинина, введение которого вызывает сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера Одди.

В последующие годы вопрос о нервно-гуморальном механизме регулирующей желчеобразования получил новое освещение в связи с учением о химической передаче нервного возбуждения. С. А. Розенфельд (1939) установил, что введение физостигмина и его производных вызывает усиление желчеобразования и выхода желчи в кишку. С. М. Горшкова (1951) экспериментально показала, что раздражение механо- и хеморецепторов илеоцекальной области резко тормозит выход желчи в кишку. П. Н. Крастинова (1935) установила, что при введении соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку происходит усиление секреции желчи. Эти данные подтверждены А. Д. Степановой (1947) в хронических опытах на свиньях.

В настоящей работе изучались интероцептивные влияния с двенадцатиперстной кишки на секреторную функцию поджелудочной железы и печени у овец.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проводились на 4 овцах, имевших внешний анастомоз тонкого кишечника по методу Синещекова в сочетании с хронической фистулой протока поджелудочной железы. Часть двенадцатиперстной кишки с впадающим в нее протоком поджелудочной железы и желчным протоком изолировалась и в нее вставлялась изогнутая коленчатой формы фистула. Приводящая и отводящая части двенадцатиперстной кишки соединялись внешним анастомозом с помощью упомянутых коленчатых фистул. В анастомоз подключалась фистула изолированного мешочка двенадцатиперстной кишки, что обеспечивало нормальное поступление желчи и поджелудочного сока в кишечник.

На этих животных изучалось количество выделяемой смеси — поджелудочного сока и желчи, активность амилалитического, липолитического и протеолитического ферментов, скорость поступления химуса в область двенадцатиперстной кишки за каждые 5 мин. на протяжении 3—4 часов.

Активность амилалитического фермента определялась по методу Вильштеттера, активность липолитического фермента — титрометрически по количеству образующихся жирных кислот в результате воздействия смеси соков на нейтральный жир; активность белкового фермента определялась по способу Метта.

Раздражение интероцепторов различных участков двенадцатиперстной кишки достигалось введением через фистулы изолированного мешочка (подающего и принимающего химус отрезков кишечника) 0.2—0.5—0.8%-го растворов соляной кислоты, 3—5%-го растворов соды.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При введении в изолированный мешочек двенадцатиперстной кишки 10—15 мл 0.2%-го раствора соляной кислоты секреция поджелудочного сока и железы у овцы Смуглянка за 1 час увеличивалась с 57 до 103 мл. У овцы Звездочка секреция увеличилась с 43 до 80 мл за 1 час.

У всех подопытных животных усиливалась скорость перехода химуса в область двенадцатиперстной кишки, активность амилалитического и липолитического ферментов. Так, у овцы Смуглянка активность амилазы составляла в обычных условиях 66.88 мг мальтозы, а после введения кислоты она составляла 74.58 мг мальтозы. У овцы Звездочка активность амилазы в норме составляла 58.2 мг мальтозы, а после введения кислоты — 72.85 мг мальтозы.

Активность липазы у овцы Смуглянка в норме составляла 5.2 мл N/10 NaOH, а после введения кислоты — 7.4 мл N/10 NaOH; активность белкового фермента через 2 часа после введения кислоты не изменялась или же несколько понижалась.

При введении 0.2%-го раствора соляной кислоты в подающую или принимающую фистулу существенных изменений в секреции смеси со-

ков и эвакуации химуса отметить не удалось. Это, повидимому, объясняется тем, что раствор соляной кислоты, смешиваясь с химусом, становится менее концентрированным.

При введении более концентрированных растворов соляной кислоты (50—100 мл 0.5—0.8% HCl) в подающий химус отрезок двенадцатиперстной кишки секреция поджелудочного сока и желчи, активность амилазы и липазы и поступление химуса в двенадцатиперстную кишку заметно усиливались. Так, у овцы Смуглянка секреция возросла с 47.5 до 91 мл за 1 час. Повышенный уровень секреции сохранялся 3—4 часа. Активность амилазы увеличилась с 54.86 до 72.03 мг мальтозы, активность липазы повысилась с 1.4 до 2.1 мл N/10 NaOH, а активность белкового фермента

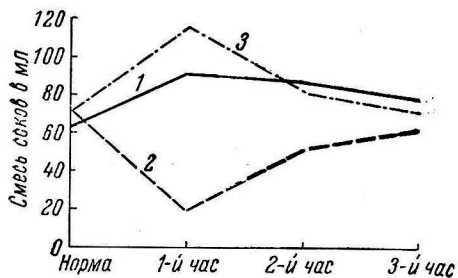


Рис. 1. Динамика секреции смеси соков при раздражении интероцепторов двенадцатиперстной кишки раствором HCl. Введение HCl: 1 — в подающий отрезок; 2 — в принимающий отрезок; 3 — в изолированный мешочек.

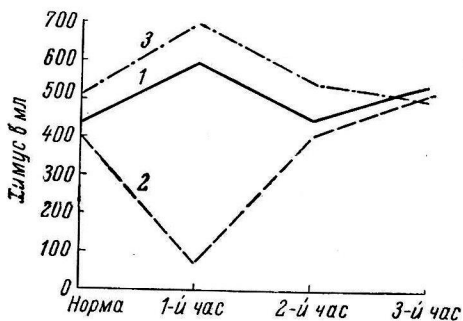


Рис. 2. Динамика эвакуации химуса при раздражении интероцепторов двенадцатиперстной кишки раствором HCl. Введение HCl: 1 — в подающий отрезок; 2 — в принимающий отрезок; 3 — в изолированный мешочек.

упала с 4 до 22 мм. Поступление химуса в двенадцатиперстную кишку возросло с 317 до 722 мл за 1 час. У овцы Звездочка секреция повысилась с 63 до 91 мл и удерживалась на высоком уровне 3—4 часа. Активность амилазы повысилась с 70.3 до 85.75 мг мальтозы, активность липазы возросла с 2.2 до 2.9 мл N/10 NaOH, а переваривающая сила белкового фермента снизилась с 5 до 4 мм.

Поступление химуса в область двенадцатиперстной кишки повысилось с 448 до 646 мл за 1 час. У барана Мартын секреция повысилась с 51 до 103 мл за 1 час; активность амилазы возросла с 34.3 мг до 85.75 мг мальтозы, активность липазы повысилась с 5.5 до 6.2 мл N/10 NaOH, а переваривающая сила белкового фермента понизилась с 4 до 3 мм.

При раздражении 0.5%-м раствором соляной кислоты интероцепторов принимающего химус отрезка кишки происходило резкое торможение секреции, поступления химуса в область двенадцатиперстной кишки и снижение активности ферментов.

У овцы Смуглянка секреция понизилась с 73.5 до 18 мл за 1 час; активность амилазы упала с 78.89 до 42.87 мг мальтозы; активность липазы снижалась с 2.20 до 1.0 мл N/10 NaOH; понижалась также переваривающая сила белкового фермента. Поступление химуса в область двенадцатиперстной кишки уменьшалась в 5—7 раз (с 870 до 114 мл за 1 час); восстановление скорости поступления химуса происходило через 2 часа.

У овцы Звездочка секреция понизилась с 71.5 до 19 мл за 1 час (рис. 1), активность амилазы снизилась с 53.12 до 11.12 мг мальтозы, активность липазы понизилась с 2.7 до 1.90 мл N/10 NaOH; переваривающая сила белкового фермента понизилась с 5 до 4 мм. У этой овцы также заметно тормозилось (с 393 до 65 мл за 1 час) поступление химуса в область

двенадцатиперстной кишки. В таком же направлении происходили изменения и у других подопытных животных при введении 0.5%-го HCl в принимающий отрезок кишки (рис. 2).

Раздражение интероцепторов двенадцатиперстной кишки 3% -м раствором соды

При введении соды в изолированный мешочек двенадцатиперстной кишки происходит заметное понижение секреции поджелудочного сока и желчи, активности ферментов и эвакуации химуса.

У барана Мартын секреция понизилась с 95 до 58 мл за 1 час; активность амилазы понизилась с 68.44 до 40.56 мг мальтозы, активность липазы понизилась с 3.6 до 1.5 мл N/10 NaOH; переваривающая сила белкового фермента понизилась с 5 до 3.5 мм. У овцы Ночка секреция смеси соков понизилась с 76.5 до 29.5 мл за 1 час; активность липазы понизилась с 5.3 до 4 мл N/10 NaOH; переваривающая сила белкового фермента понизилась с 4.2 до 3.1 мм.

Эвакуация химуса в область двенадцатиперстной кишки уменьшилась. Так у овцы Ночка в обычных условиях за 1 час в двенадцатиперстную кишку поступило 255 мл химуса, а после раздражения интероцепторов изолированного мешочка содой — только 185 мл.

Секреция поджелудочного сока и желчи, активность ферментов и поступление химуса в двенадцатиперстную кишку также снижались и при введении 3%-го раствора соды в приводящий и отводящий отрезки кишечника. Так, например, у барана Мартын секреция при введении соды в принимающую фистулу снизилась с 131 до 54 мл за 1 час, поступление химуса в двенадцатиперстную кишку упало с 353 до 296 мл за 1 час.

В контрольных опытах в изолированный мешочек двенадцатиперстной кишки, в приводящий и отводящий отрезки кишечника вводилось вместо раствора кислоты или соды соответствующее количество физиологического раствора поваренной соли. В результате этих исследований нельзя было отметить каких-либо существенных изменений в секреции, активности ферментов и в скорости поступления химуса в двенадцатиперстную кишку. Приведем результаты опыта 10 XII 1954 на овце Ночка.

- | | |
|------------------------------|---|
| С 14 ч. до 14 ч. 55 м. | — выделилось 53 мл поджелудочного сока и желчи, количество поступившего химуса составляло 327 мл. |
| В 15 ч. | — выведено в отводящий отрезок кишки 50 мл физиологического раствора поваренной соли. |
| С 14 ч. 55 м. до 15 ч. 55 м. | — выделилось 61 мл сока и прошло 340 мл химуса. |
| С 16 ч. до 16 ч. 55 м. | — выделилось 50 мл сока и прошло 287 мл химуса. |

Результаты опытов показали, что у овец с внешними анастомозами при введении растворов соляной кислоты в начальный отдел двенадцатиперстной кишки происходит усиление секреции поджелудочного сока и желчи. Усиление секреции поджелудочного сока у овец при введении растворов соляной кислоты наблюдали в остром опыте Н. Ф. Попов и А. А. Кудрявцев (1932). Усиление секреции поджелудочного сока при введении растворов соляной кислоты было установлено также в опытах на собаках (Долинский, 1894; Попельский, 1896, 1901, и др.). При введении в различные участки двенадцатиперстной кишки 3%-го раствора двууглекислой соды у подопытных овец происходило торможение секреции поджелудочного сока и желчи, снижение активности ферментов и резкое уменьшение поступления химуса в двенадцатиперстную кишку. Торможение секреции поджелудочного сока при введении растворов соды в двенадцатиперстную кишку наблюдается и у собак (Беккер, 1893; Бабкин, 1904). К. М. Быков и Г. М. Давыдов (1935) отмечали у человека

с фистулой поджелудочной железы торможение секреции поджелудочного сока при введении 3.5%-го раствора соды в двенадцатиперстную кишку.

Многие авторы рекомендуют при подготовке рационов к скармливанию добавлять к кормам для овец значительные количества щелочей. Полученные нами данные о торможении секреции поджелудочного сока и желчи, понижении активности ферментов и замедлении эвакуации химуса у овец при введении соды в двенадцатиперстную кишку вынуждает отнестись к такой рекомендации с осторожностью. Подготовка корма путем подщелачивания должна производиться таким образом, чтобы химус, поступающий в двенадцатиперстную кишку овец содержал примесь щелочей лишь в незначительной концентрации.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабкин Б. П., *Арх. биол. наук*, 11, в. 3, 1904.
 Беккер Н. М. К фармакологии щелочей. Дисс., СПб., 1893.
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 1947.
 Быков К. М. и Г. М. Давыдов, сб. «Нервно-гуморальные регуляции в деятельности пищеварительного аппарата человека», М.-Л., 1935.
 Вальтер А. А. Отделительная работа поджелудочной железы. Дисс., СПб., 1897.
 Горшкова С. М., Сб. тезисов научного совещания по проблемам физиологии и патологии пищеварения, 2, Л., 1951.
 Гуреев Т. Н. и Е. М. Гольдин, *Тр. Крымск. мед. инст.*, 2, 47, 1936.
 Дамаскин, *Тр. Общ. русск. врачей в СПб.*, февр. 1895—1896.
 Долинский Н. Л. О влиянии кислот на отделение сока поджелудочной железы. Дисс., СПб., 1894.
 Кратина П. Н., сб. «Физиология пищеварения сельскохозяйственных животных», ВИЖ, 1935.
 Курцин И. Т., *Физиол. журн. СССР*, 26, № 6, 1938; *Нервно-гуморальные регуляции в деятельности пищеварительного аппарата*. М., 1949.
 Липец И. М. Роль желудка в регуляции физиологических и патологических процессов в печени. Минск, 1939.
 Попельский Л. Б. О секреторно-задерживающих нервах поджелудочной железы. Дисс., СПб, 1896; *Pflüg. Arch.*, 86, 231, 1901.
 Попов Н. Ф. и А. А. Кудрявцев, сб. «Физиология овец», 1932.
 Риккль А. В., И. Т. Курцин, Н. В. Корнеева, А. М. Трофимов, сб. «Нервно-гуморальные регуляции в деятельности пищеварительного аппарата человека», 1949.
 Розенфельд С. А., *Физиол. журн. СССР*, 26, 1939.
 Савич В. В., *Тр. Общ. русск. врачей*, май, 1903.
 Степанова А. Д., Докл. VII Всесоюзн. съезда физиолог., биохим. и фармакол., 1947.

INFLUENCE OF INTEROCEPTIVE STIMULATION OF SMALL BOWEL AFFERENTS UPON PANCREATIC JUICE AND BILE SECRETION IN SHEEP

By *R. O. Faitelberg, L. A. Semenyuk and L. A. Ryabova*

From the department of physiology, Metchnikov State University, Odessa

Pancreatic and biliary secretions were collected by means of fistulae. Acid or alkaline solutions were introduced into an isolated duodenal pouch. Stimulation of duodenal chemoreceptors with alkali was found to inhibit both pancreatic and bile secretion, as well as the activity of digestive enzymes in sheep.

О ВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СЛЮНООТДЕЛЕНИЯ У ПОРОСЯТ

А. И. Архиповец

Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных Института физиологии
АН УССР, Полтава

Поступило 30 мая 1955

Значение и роль слюны для пищеварительного процесса у поросят до настоящего времени в литературе еще недостаточно освещены. Это объясняется тем, что корм находится в ротовой полости непродолжительное время и, по существующему мнению многих исследователей, слюна за такой короткий промежуток времени не может оказывать значительного влияния на пищеварение.

Изучение закономерностей слюноотделения у свиней задерживалось также и отсутствием методики наложения такой фистулы слюнного протока, которая обеспечивала бы длительную нормальную работу слюнных желез. Дело в том, что анатомические и топографические особенности строения ротовой полости свиньи не давали возможности применить классический метод наложения фистулы слюнного протока, разработанный в лаборатории И. П. Павлова на собаках.

Только после того, как А. В. Квасницким (1955) был предложен новый метод выведения протока околоушной слюнной железы у свиньи, представилась возможность более полно изучить закономерности слюноотделения у этих животных.

Большое значение слюне в пищеварительном процессе придавал И. П. Павлов, неоднократно указывая на «большую сложность физиологического назначения слюны» (Павлов, 1952).

Роль слюны в пищеварительном процессе свиньи особенно велика, так как важнейшим компонентом кормов, обычно применяемых в практике свиноводства, является крахмал, а слюна у этих животных обладает высокой амилолитической активностью.

У свиней, по исследованиям П. Н. Кратиновой и А. Д. Синещековой (1935), А. А. Кудрявцева (1935), А. В. Квасницкого (1936а, 1936б, 1951, 1955), А. Д. Синещековой (1937), установлен целый ряд специфических возрастных особенностей секреторной функции желудка и поджелудочной железы.

Особенности эти настолько значительны, что без их учета нельзя построить рациональную систему кормления и выращивания, а также лечения элементарных заболеваний поросят.

Чтобы понять это, например, достаточно указать на существование установленного А. В. Квасницким периода возрастной ахлоргидрии у поросят до месячного возраста и периода возрастной неполноценности желудка (до 2—3-месячного возраста).

Работы А. М. Старовойтова (1954), о желудочном пищеварении у поросят, полностью подтвердили наличие у них возрастной неполноценности пищеварительных органов и, в частности, желудка.

Деятельность слюнных желез у свиней в зависимости от их возраста изучена недостаточно, и поэтому представление о возрастных функциональных особенностях пищеварительных органов поросят является неполным.

Учитывая все это, мы и предприняли широкие исследования секреторной деятельности околоушных (как главных) слюнных желез у поросят.

МЕТОДИКА

Исследования производились на семи поросятах сосунах и отъемышах (в возрасте от 47 до 115 дней) крупной белой породы.

Поросятам в возрасте от 10 до 25 дней накладывались фистулы слюнных протоков по способу А. В. Квасницкого. На протяжении опытного периода им скармливали различные корма (к сухим кормам прибавляли воду в отношении 1 : 1), при этом точно учитывали время еды и количество выделившейся слюны.

Слюну анализировали на содержание в ней сухих веществ, азота, активности амилазы, а также определяли удельный вес и вязкость.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Разбирая полученные нами данные, следует прежде всего сказать, что слюноотделение у поросят на разные корма протекало по-разному.

Легче всего в этом можно убедиться, если анализировать количество слюны, выделившейся на 100 г корма и интенсивность слюноотделения (количество слюны, выделившейся за 1 мин.).

Обращает на себя внимание тот факт, что как в подсосный период, так и после отъема поросят интенсивность слюноотделения продолжает нарастать.

В табл. 1 приведены материалы, подтверждающие это явление.

Таблица 1
Слюноотделение на разные корма в связи с возрастом поросят

Смесь концентрата			Ячменная дерть			Овсяная дерть			Пшеничная мука		
возраст (в днях)	интенсивность слюноотделения (кол-во мл в 1 мин.)	количество слюны (в мл) на 100 г корма	возраст (в днях)	интенсивность слюноотделения (кол-во мл в 1 мин.)	количество слюны (в мл) на 100 г корма	возраст (в днях)	интенсивность слюноотделения (кол-во мл в 1 мин.)	количество слюны (в мл) на 100 г корма	возраст (в днях)	интенсивность слюноотделения (кол-во мл в 1 мин.)	количество слюны (в мл) на 100 г корма
Поросята с фистулой левой слюнной железы											
51	2.2	16.5	49	2.9	13.6	50	3.8	8.8	47	1.8	4.1
57	3.6	14.5	52	3.3	10.2	56	4.0	9.0	51	3.3	8.2
64	4.9	15.6	55	3.7	12.4	62	4.3	9.4	55	3.7	5.8
70	5.5	13.5	60	4.5	15.7	68	5.0	7.9	59	5.2	7.5
77	6.1	14.5	65	5.2	14.6	74	6.0	5.5	64	5.3	8.7
107	8.3	9.2	75	5.8	13.3	80	7.0	8.6	68	6.1	7.7
			90	7.9	11.7	110	9.1	7.2	90	6.6	8.8
			105	11.7	13.0				115	7.7	8.4
Поросята с фистулой правой слюнной железы											
51	2.4	10.2	—	—	—	50	2.7	5.5	47	2.3	9.1
57	3.1	10.0	52	2.9	4.3	56	4.8	6.5	51	2.8	6.3
64	4.4	8.6	55	3.1	7.0	62	6.1	7.3	55	3.6	10.6
70	5.3	9.0	60	3.9	3.9	68	6.2	5.5	59	4.5	6.0
77	6.5	8.0	65	5.0	9.2	74	6.2	4.0	—	—	—
107	7.3	6.7	75	5.7	9.8	80	7.2	4.5	68	7.0	7.2
			90	7.4	8.4	110	10.3	6.3	—	—	—
			105	15.2	13.0				115	8.8	7.9

Возрастные изменения

Смесь концентрата						Ячменная дерть					
возраст поросят (в днях)	сухой остаток (в %)	азот (кол-во мг на 1 мл)	удельный вес	вязкость	амилаза (в ед. по Вольгемуту)	возраст поросят (в днях)	сухой остаток (в %)	азот (кол-во мг на 1 мл)	удельный вес	вязкость	амилаза (в ед. по Вольгемуту)
Кастрат № 4 и свинка № 9											
						Правая околоушная					
51	0.91	0.50	1.0026	1.03	12	52	0.80	0.30	1.0053	1.06	16
57	0.92	0.62	1.0046	1.05	14	55	0.83	0.42	1.0053	1.12	24
64	0.92	0.45	1.0019	1.04	12	60	0.90	0.50	1.0053	1.07	20
70	1.07	0.77	1.0032	1.05	16	65	1.03	0.82	1.0039	1.05	26
77	1.18	0.77	1.0040	1.06	24	75	1.01	0.62	1.0032	1.05	32
107	1.11	0.75	1.0032	1.03	32	90	1.14	0.70	1.0032	1.07	32
						105	1.25	0.85	1.0039	1.08	64
Кастрат № 4 и свинка № 5											
						Левая околоушная					
51	0.95	0.50	1.0026	1.04	12	49	0.88	0.55	1.0026	1.05	20
57	1.05	0.60	1.0033	1.00	12	52	1.09	0.82	1.0040	1.07	24
64	1.00	0.45	1.0013	1.03	16	55	0.82	0.30	1.0053	1.07	16
77	1.05	0.84	1.0026	1.05	24	60	1.02	0.60	1.0046	1.07	16
107	1.01	0.60	1.0033	1.04	32	65	0.95	0.63	1.0040	1.06	40
						75	1.00	0.62	1.0026	1.07	32
						90	1.16	0.70	1.0033	1.07	32
						105	1.27	0.75	1.0039	1.03	64

Из табл. 1 видно, что интенсивность слюноотделения из обеих околоушных слюнных желез действительно нарастает изо дня в день на все изучаемые нами корма, хотя в таблице для наглядности приведены только четыре основных корма: смесь концентратов, ячменная дерть, овсяная дерть и пшеничная мука. При этом изменяется, в основном, интенсивность слюноотделения (т. е. количество слюны в 1 мин.), что же касается общего количества слюны, выделившейся на единицу корма, то здесь мы наблюдаем некоторое колебание. Вначале количество слюны на 100 г корма заметно увеличивается (примерно до 2-месячного возраста поросят), а после отъема у поросят такого резкого увеличения количества слюны не наблюдается. Это объясняется главным образом тем, что до отъема поросята медленно поедают даваемые им порции кормов, хорошо пережевывают корма, в связи с этим у них слюны выделяется на единицу пищи больше, чем у отъемышей и взрослых свиней.

Одновременно с увеличением интенсивности слюноотделения в зависимости от возраста поросят наблюдается и изменение химического состава слюны, ее удельного веса и вязкости.

Для подтверждения сказанного приводим табл. 2, в которой показана зависимость величины сухого остатка, азота, удельного веса и вязкости от возраста поросят. В таблице представлены средние показатели слюны, полученные от двух поросят (кастрат № 1 и свинка № 9) из правой околоушной слюнной железы.

Из приведенных данных видно, что у поросят с возрастом увеличивается не только количество сухого вещества в слюне, но и количество азота. Особенно это увеличение заметно в период после отъема поросят, когда они полностью лишаются материнского молока и переходят на само-

и ца 2

состава слюны

Овсяная дерть						Пшеничная мука					
возраст поросят (в днях)	сухой остаток (в %)	азот (кол-во мг на 1 мл)	удельный вес	вязкость	амилаза (в ед. по Вольгемуту)	возраст поросят (в днях)	сухой остаток (в %)	азот (кол-во мг на 1 мл)	удельный вес	вязкость	амилаза (в ед. по Вольгемуту)
слюнная железа											
50	0.85	0.50	1.0026	1.08	16	47	0.67	0.70	1.0014	1.02	12
56	0.90	0.75	1.0039	1.12	32	51	0.80	0.45	1.0026	1.02	20
62	0.99	0.85	1.0046	1.06	32	55	0.93	0.90	1.0026	1.04	32
68	0.92	0.65	1.0033	1.03	24	59	1.00	0.75	1.0046	1.07	32
74	1.20	1.00	1.0039	1.03	32	68	1.07	0.55	1.0053	1.09	24
80	1.15	0.85	1.0053	1.06	32	115	1.10	0.80	1.0058	1.09	16
110	1.55	1.05	1.0046	1.15	32						
слюнная железа											
50	1.00	0.47	1.0026	1.02	16	47	0.75	0.50	1.0026	1.03	24
56	0.98	0.65	1.0026	1.03	32	51	0.74	0.45	1.0026	1.02	32
62	1.05	0.52	1.0046	1.08	32	55	0.90	0.45	1.0026	1.03	32
68	1.06	0.40	1.0026	1.05	16	59	0.95	0.75	1.0026	1.06	33
74	1.05	0.73	1.0039	1.05	24	68	0.92	0.50	1.0043	1.07	16
80	1.18	0.83	1.0053	1.06	16	115	1.05	0.45	1.0053	1.07	16
110	1.19	0.85	1.0039	1.10	16						

стоятельное питание, в котором главную роль играют концентрированные корма.

Из этой же таблицы видно, что в слюне, полученной у поросенка 70-дневного возраста на смесь концентратов, наблюдается значительное увеличение количества сухого остатка и азота. До 70-дневного возраста количество сухого остатка в слюне составляло 0.91—0.92%, а с 70-дневного возраста больше — 1.07—1.18%. И соответственно: азота до 70 дней — 0.45—0.62 мг, после 70 дней — 0.75—0.77 мг.

В зависимости от возраста у поросят наблюдается и некоторое увеличение удельного веса слюны. После отъема у поросят величина удельного веса слюны становится более постоянной, не встречается таких резких колебаний, какие имели место до отъема. Удельный вес слюны поросят в возрасте 51—64 дней колебался в пределах от 1.0019 до 1.0046.

Изменений вязкости слюны поросят в зависимости от возраста нами не установлено.

Такая же картина относительно изменения состава слюны в зависимости от возраста наблюдается и при кормлении животных другими кормами.

На ячменную дерть заметное в слюне увеличение сухого остатка и азота наблюдалось с 65-дневного, на овсяную — с 74-дневного и на пшеничную муку с 68-дневного возраста.

В табл. 2 приводятся аналогичные показатели по возрастному изменению состава слюны (сухого остатка и азота), а также ее удельного веса и вязкости на двух других поросятах одного и того же возраста (кастрат № 4 и свинка № 5), у которых изучалась секреция левой околоушной слюнной железы.

Следует остановиться и на вопросе активности амилазы в их слюне. Из той же табл. 2 видно, что активность амилазы слюны с возрастом поросят несколько увеличивается, хотя и наблюдаются некоторые колебания. Они зависят больше от физиологического состояния животного, чем от вида корма.

При скармливании животным ячменной дерти и смеси концентратов наблюдается увеличение (от 12 до 64 ед. по Вольгемуту) активности амилазы слюны. Активность же амилазы слюны, полученной на овсянную дерть и пшеничную муку, с возрастом поросят заметного увеличения не обнаруживает.

Из всех материалов, приведенных выше, видно, что возраст оказывает большое влияние как на характер секреции слюнных желез, так и на качество слюны. Более детальное изучение этих закономерностей представляет как теоретический, так и практический интерес. Данные исследования могут послужить основой для наиболее рациональной организации системы кормления и выращивания поросят.

ВЫВОДЫ

1. Слюноотделение у поросят на разные корма протекает по-разному. Содержание азота и сухого вещества в слюне поросят зависит главным образом от вида корма и возраста животного.

2. У поросят до 2-месячного возраста наблюдаются значительные колебания состава слюны в отношении сухого остатка (от 0.64 до 1.09 мг) и азота (от 0.3 до 0.9 мг). После отъема поросят сухой остаток и азот слюны продолжают постепенно увеличиваться, а удельный вес становится более постоянным.

3. С возрастом у поросят наблюдается заметное увеличение активности амилазы и интенсивности слюноотделения.

ЛИТЕРАТУРА

- Квасницкий А. В., Усп. зоотехн. наук, 2, в. 3, 1936а; Физиолог. журн. СССР, 20, в. 2, 1936б; Физиология пищеварения у свиней. Сельхозгиз, 1951; Физиолог. журн. АН УССР, 1, в. 1, 1955.
- Квасницкий А. В. и Б. П. Утехин, Пробл. животноводства, № 3, 1936.
- Кратникова П. Н. и А. Д. Синещекова, сб. «Физиология пищеварения сельскохозяйственных животных», 3, 1935.
- Кудрявцев А. А., Тр. ВИЭВ, 10, 45, 1935.
- Павлов И. П. Лекции по физиологии. 18, М., 1952.
- Синещекова А. Д., Пробл. животноводства, № 1, 166, 1937.
- Старовойтов А. М., сб. «Тез. научн. совещ. по пробл. физиолог. и патолог. пищеварения», Изд. АН УССР, Киев, 1954.
- Старовойтов А. М. и А. И. Архиповец, сб. «Тез. VIII съезда физиолог., биохим. и фармаколог.», М., 1955.

SALIVATION IN PIGLETS OF DIFFERENT AGE GROUPS

By A. I. Arkhipovetz

From the laboratory of physiology of farm animals, Institute of Physiology, Poltava

К ВОПРОСУ О КОРКОВОЙ РЕГУЛЯЦИИ МОЧЕОТДЕЛЕНИЯ У ЧЕЛОВЕКА¹

И. М. Старков и В. М. Покровский

Кафедра нормальной физиологии и Кафедра госпитальной хирургии Кубанского
медицинского института, Краснодар

Поступило 14 XII 1954

Советской физиологией в настоящее время уделяется большое внимание изучению вопроса о влиянии коры головного мозга на деятельность внутренних органов. Отправным пунктом в этих исследованиях явилась работа, проведенная в лабораториях И. П. Павлова К. М. Быковым и И. А. Алексеевым-Беркманом (1926), которым удалось получить условно-рефлекторное увеличение диуреза у собак, а также работа Л. Г. Лейбсон (1926), проведенная в лаборатории Л. А. Орбели, показавшая возможность получения условнорефлекторной анурии. Позднее изучению механизмов влияния коры головного мозга на деятельность почек был посвящен целый ряд работ (Лейбсон, 1927; Балакшина, 1936; Комендантова, 1949, и др.), в результате которых оказались изученными многие вопросы тончайшей регуляции деятельности почек корой головного мозга у собак.

У человека этот вопрос оказался мало изученным ввиду невозможности непосредственно наблюдать мочеотделительную функцию почек И. Н. Канторович (1947) удалось образовать у детей условный рефлекс на базе приема воды с конфетой во время ночного пробуждения. В дальнейшем лишь пробуждение, сопровождающееся дачей конфеты, вызывало увеличение диуреза. М. А. Замкова и А. Н. Черноусова (1952) у детей-искусственников наблюдали пищевой условный рефлекс, образовавшийся на базе приема кефира. Условным раздражителем в данном случае являлось сосание рожка (с помощью которого давался кефир). В обоих случаях учет изменений диуреза велся путем вычисления среднего уровня мочеотделения за период между мочеиспусканиями. Однако, по свидетельству самих авторов, точный объективный учет количественных изменений диуреза не мог быть проведен, так как опорожнение мочевого пузыря не всегда осуществляется полностью. Говорить о наблюдении динамики диуреза здесь, конечно, не приходится.

Большие возможности при изучении мочеотделительной деятельности почек на человеке представляет порок развития мочевыводящих путей — эктопия мочевого пузыря. При этом заболевании мочеточники иногда открываются прямо на переднюю брюшную стенку, образуя, таким образом, картину, напоминающую искусственно произведенную И. П. Павловым операцию на собаках.

В марте 1952 г. в госпитальную хирургическую клинику Кубанского медицинского института поступила больная Ц., 16 лет, с диагнозом — врожденная эктопия мочевого пузыря.

¹ Доложено на конференции Кубанского медицинского института 12 июня 1954 г.

На передней брюшной стенке большой, тотчас над лоном, имелся участок слизистой мочевого пузыря округлой формы диаметром 4 см. В нижней части участка слизистой на расстоянии 1 см друг от друга находились устья мочеточников, хорошо заметные во время выбрасывания мочи из последних. На обзорной рентгенограмме почек с введением в кровь сергозина обе лоханки хорошо контурированы. Видимых пороков развития самих почек не обнаружено. Индигокармин, введенный в локтевую вену, дал синее окрашивание мочи правой почки через 5 мин., левой — через 5.5 мин.

Для проведения данного исследования была специально оборудована комната, находящаяся в удалении от общих больничных палат. Больная, живя в палате, приходила сюда только на время проведения опыта. Внутреннее оборудование комнаты состояло из кровати, на которой больная находилась во время исследования, перего-

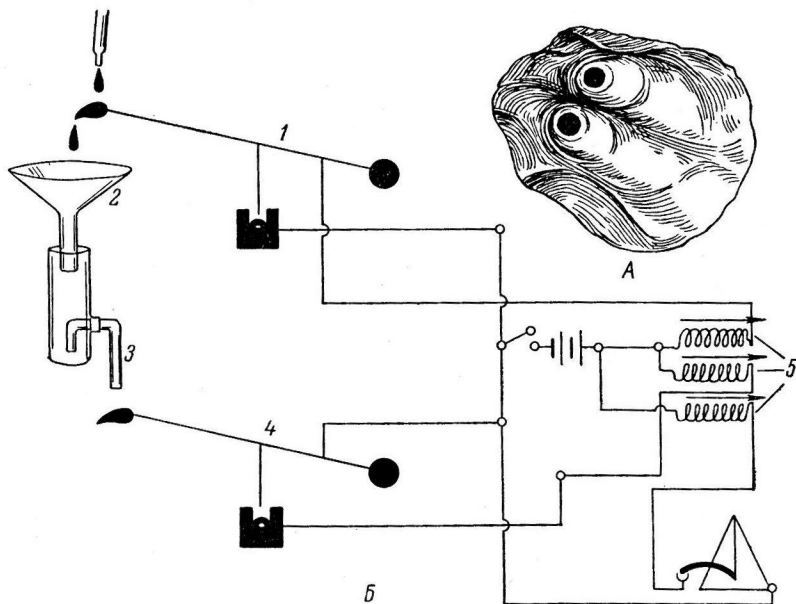


Рис. 1. Мочеприемник (вид снизу) (А) и схема регистрирующей установки (Б).

Объяснение в тексте.

родки, отделявшей ее от исследователя и скрывавшей от визуального наблюдения регистрирующую систему.

Для регистрации мочеотделения нами была разработана методика объективного количественного учета выделяемой мочи, дающая возможность регистрировать на барабане кимографа динамику выделения мочи и учитывать перистальтику мочеточников (рис. 1). Для отведения мочи от мочеточников к регистрирующей системе из целлулоида был сделан специальный мочеприемник, отформованный по гипсовому слепку эктопированного участка и дающий возможность собирать мочу из каждого мочеточника раздельно (рис. 1, А). Мочеприемник, предварительно продезинфицированный и смазанный 1%-й стерильной новокаиновой мазью, накладывался на слизистую. Добавление новокаина к смазке проводилось с целью исключить тормозящее влияние механических раздражений слизистой мочевого пузыря.

Как видно из рис. 1, Б, моча, поступившая по резиновой трубке из каждого мочеточника отдельно, попадала на конец рычажка первого ртутного замыкателя (1), который был включен в одну цепь с электромагнитным отметчиком. Последний давал на медленно движущемся барабане кимографа соответственно каждой перистальтической волне ряд близко друг от друга расположенных отметок. Моча собиралась в воронку (2), откуда поступала в резервуарчик (3) объемом в 2 мл, опорожнение которого происходило автоматически по мере наполнения и было основано на принципе сифона. Изливающаяся из резервуара моча попадала на второй ртутный замыкатель (4), включенный таким же образом в одну цепь с электромагнитным отметчиком. Отметчик каждый раз при опорожнении резервуарчика давал на барабане отметку, соответствующую 2 мл мочи. Помещенные один под другим электромагнитные отметчики (5) регистрировали объем мочи, выделяемой почкой и ход ее поступления при сокращении мочеточника. Отметка времени дает возможность вычерчивать кривые дуреза.

В качестве безусловного раздражителя применялась водная нагрузка — 500 мл воды. Условным раздражителем был звонок. В начале исследования больная была предупреждена о том, что по звонку она должна взять лежащую рядом с ней трубку со специальным наконечником для питья и выпить подаваемую по трубке воду.

Всего было проведено 67 наблюдений. Сочетание условного и безусловного раздражителей проводилось 42 раза.

Исходный уровень диуреза был неодинаков и колебался от 50 до 140 мл мочи, выделяемой каждой почкой в течение часа. Нарастание диуреза начиналось спустя 15—30 мин. после принятия жидкости. Усиленное мочеотделение продолжалось в среднем около часа, достигая максимума на 40—50-й мин. с момента принятия жидкости. За время усиленного мо-

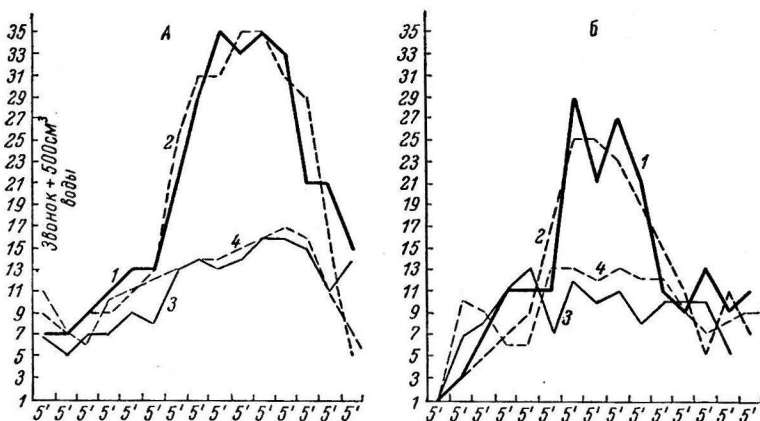


Рис. 2. Диурез при водной нагрузке (500 мл воды) (А) и условно рефлекторный подъем диуреза (В) при помещении испытуемой в «опытную» комнату.

1 — диурез правой почки; 2 — диурез левой почки; 3 — перистальтики правого мочеточника; 4 — перистальтики левого мочеточника. По вертикали — количество мочи в мл, по горизонтали — промежутки времени.

чеотделения (около 1-го часа) почками выделялось от 300 до 600 мл мочи. Так, в опыте от 19 IX 1952 латентный период составил 15 мин., усиленный диурез продолжался 55 мин., в течение которых выделилось 524 мл мочи (рис. 2, А).

По причинам, не зависящим от нас, исследование пришлось проводить в три приема.

В первом цикле изолированное действие звонка было применено после 5 и 10-го сочетаний; и в том, и в другом случае удалось отметить лишь незначительное и кратковременное увеличение диуреза и то лишь со стороны одной правой почки.

Однако уже в этой первой серии опытов был отмечен интересный факт подъема кривой диуреза после помещения больной в обычную обстановку опытов. Подобный подъем впервые был отмечен на 3-м сочетании.

Во втором цикле было сделано 23 сочетания условного раздражителя с безусловным. Проводилась проба изолированного действия условного раздражителя после 9, 18 и 23-го сочетания. При этом следует отметить, что 1-й раз при даче условного сигнала вода для исследуемой не ставилась; в дальнейшем больная брала трубку в рот и выпивала минимальное количество воды. Это делалось с целью возможно полного сохранения всего комплекса раздражений, связанных с водной нагрузкой.

Первая проба изолированного действия условного раздражителя после 9 сочетаний не дала положительного результата. По звонку больная взяла

трубку для питья и пыталась пить, но воды в трубке не оказалось. Состояние после опыта было угнетенное. Отсутствие воды во время звонка произвело заметный сдвиг в ее настроении.

Две последующие пробы, сопровождавшиеся подачей минимального количества воды, выявили наличие условной реакции.

В этой серии опытов мы вновь столкнулись с фактом увеличения диуреза вслед за помещением испытуемой в обстановку опыта. Был проведен более тщательный контроль за приемом ею жидкости. Создавалось впечатление, что подъем носит условно рефлекторный характер.

Предпринималась попытка угашения данной условной связи, для чего больная на протяжении 10 дней помещалась в обстановку опыта, налаживалась регистрация диуреза, но водная нагрузка не давалась. Подъем с каждым днем уменьшался, и на 10-й день составил лишь 30% диуреза, имевшего место в впервые два дня. Дальнейшее угашение было прекращено в связи с выпиской больной.

Окончательному выяснению вопроса о характере первичного подъема кривой диуреза была в основном посвящена 3-я серия опытов, которая началась спустя два с половиной месяца. Несмотря на такой значительный промежуток времени, в течение которого исследуемая находилась дома, первые же опыты убедили нас в наличии подъема диуреза вслед за помещением испытуемой в обстановку опыта. Величина подъема колебалась в довольно широких пределах. Время подъема было равно 30—50 мин., в течение которых выделялось от 90—100 до 300 мл мочи. Усиление мочеотделения начиналось спустя 20—30 мин. после манипуляции наложения мочеприемника (рис. 2, *Б*). Имели место случаи, когда усиление мочеотделения отсутствовало. Причины отсутствия подъема диуреза в эти дни в достаточной степени проанализировать не удалось. Однако некоторые данные позволяют предположить легкую тормозимость этой реакции под влиянием различных факторов. Так, в опыте 23 I 1953, где подъем диуреза отсутствовал, в начале опыта в комнату входили монтеры, которых больная крайне стеснялась.

Для выяснения вопроса, не является ли данный подъем ортостатической реакцией (хотя объективное исследование и не давало к этому оснований), наблюдения проводились тотчас же после ночного сна больной. Во всех этих случаях с начала опыта мы имели резкое увеличение диуреза.

Для окончательного решения вопроса о природе данного подъема диуреза необходимо было, в случае если это условно-рефлекторный подъем, найти комплекс раздражений, его вызывающий. Предположив, что такими раздражителями являются вид и действия экспериментатора, мы попросили ассистента Е. К. Аганянц, которую больная раньше никогда не видела, провести опыт. Подъем диуреза имел место и в этом случае и составил 314 мл за 45 мин. В дальнейшем мы проверили влияние экспериментальной комнаты, для чего были поставлены следующие опыты. 1 II 1953 испытуемой прямо в палате был наложен мочеприемник и моча собиралась в пробирки — отчетливого подъема диуреза отметить не удалось (рис. 3, *А*). После 1 ч. 15 мин. наблюдения, испытуемая была переведена в опытную комнату, где был полностью воспроизведен обычный опыт без применения условного и безусловного раздражителей. Отмечен подъем диуреза (рис. 3, *Б*). Исследуя вопрос дальше, мы в следующем опыте, поместив больную в опытную комнату и создав обстановку опыта, собирали мочу ватой, чтобы исключить момент наложения мочеприемника. Отмечен значительный подъем диуреза. Подобный же сбор мочи, проведенный в палате, показал отсутствие подъема в условиях внеопытной обстановки.

Наряду с анализом обстановочной условной реакции мы проверили наличие условной связи на действие звонка, для чего в опыте 24 I 1953, выждав возвращение диуреза после первичного подъема к норме, при-

менили искусственный условный раздражитель (звонок), сопровождая его подачей 40 мл воды через трубку. Отмечен подъем диуреза, выраженный особенно четко со стороны правой почки (рис. 4, А). Это же количество воды, выпитой из стакана и не сопровождаемое действием звонка, не дало никаких видимых изменений в диурезе (рис. 4, Б).

Как уже было сказано, примененная нами методика делала возможным учет как количества мочи, так и перистальтики мочеточников. Анализ

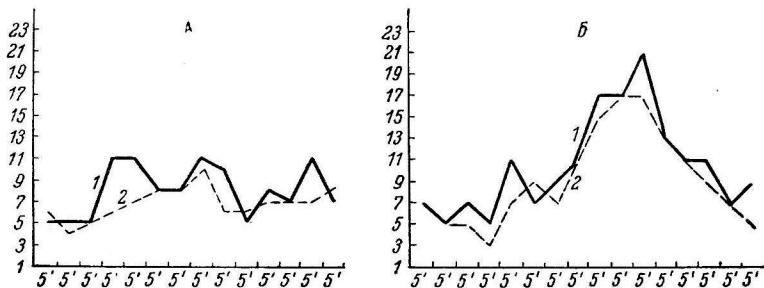


Рис. 3. Диурез в палате (А) и в «опытной» комнате (Б).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

материала в этом направлении показал, что при увеличении количества выделяемой мочи число перистальтических сокращений мочеточников значительно не возрастает, зато резко меняется количество

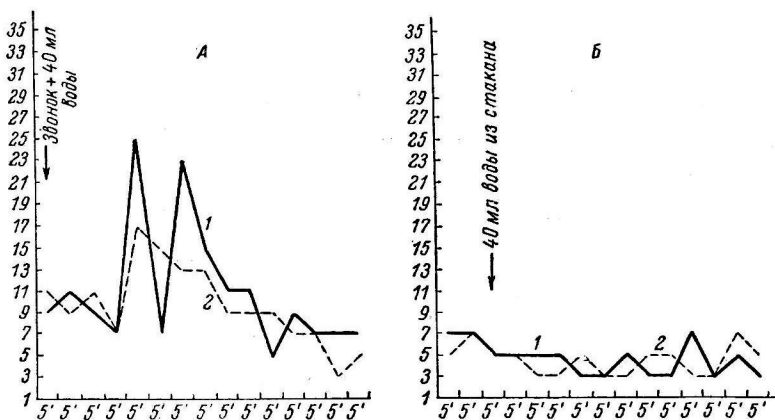


Рис. 4. Условнорефлекторное повышение диуреза при приеме 40 мл воды, сопровождавшемся действием звонка (А) и контрольный опыт: исследуемой дано 40 мл воды без условного сигнала (Б).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

мочи, выброшенной во время каждой перистальтики. Так, если во время фонового диуреза среднее количество мочи, выбрасываемое каждой перистальтикой, составляло 0.5—1 мл, то на высоте диуреза, обусловленного водной нагрузкой, средняя сила перистальтики составляла 2—4 мл. Нередко отмечались перистальтики, во время которых выделялось 6—7 мл мочи.

В результате исследования установлен факт образования комплексного условного рефлекса на мочеотделение у человека. При этом оказалось, что весь комплекс раздражителей, связанный во времени с гидрэмией, вызывает условную реакцию. Условная связь на обстановку опыта выработалась раньше и вызывала более выраженное увеличение диуреза, чем

действие искусственного условного раздражителя — звонка. Обращает на себя внимание факт крайне легкой тормозимости диуреза под влиянием различных внешних агентов. Еще в самом начале исследования, когда происходило налаживание методики, был отмечен интересный факт торможения диуреза. Как только больная ложилась на стол в перевязочной и к ней подходило несколько незнакомых врачей, которых она, очевидно, стеснялась, тотчас диурез прекращался, и мы на протяжении 5—10 мин. не могли заметить выделения ни единой капли мочи, после чего начинались редкие, но весьма сильные перистальтические сокращения мочеточников. Об этом же свидетельствует факт торможения условнорефлекторного диуреза в случае, когда в экспериментальную комнату входили монтеры.

ВЫВОДЫ

1. Показана возможность образования искусственного и обстановочного условного рефлекса на деятельность почек у человека.
2. Образованный условный обстановочный рефлекс прочен и слабо подвержен угасанию, отличаясь при этом значительной тормозимостью.

ЛИТЕРАТУРА

- Балакшина В. Л., Тр. физиолог. инст. ЛГУ, 17, 61, 1936.
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 35, 1947.
 Быков К. М. и И. А. Алексеев - Беркман, Тр. 11-го Всесоюзн. съезда физиологов, 134, 1926.
 Замкова М. А. и А. Н. Черноусова, Бюлл. exper. биол. и мед., 10, 23, 1952.
 Канторович И. Н., Бюлл. exper. биол. и мед., 24, 8, 109, 1947.
 Комендантова А. Л., цит. по кн.: Кравчинский Б. Д. Физиология почек. Медгиз, 1949.
 Лейбсон Л. Г., Тр. 11-го Всесоюзн. съезда физиологов, 99, 1926; Русск. физиол. журн., 10, в. 3—4, 1927.
 Павлов И. П., Полн. собр. соч., 2, кн. 1, 1951.

CORTICAL REGULATION OF THE EXCRETION OF URINE IN MAN

By *P. M. Starkov* and *V. M. Pokrovsky*

From the department of physiology and the department of surgery of the Kuban Region Medical Institute, Krasnodar

A clinical case of congenital bladder ectopy presented a unique opportunity for direct observation of urinary excretion from each kidney. The volume of urine eliminated from the ureters by successive peristaltic waves was recorded by means of a special device.

Ingestion of 500 ml. of water (unconditioned stimulus) following the sound of a bell (conditioned stimulus) was the combination used in order to establish a conditioned water diuresis. Both the sound of the bell and the experimental situation became conditioned stimuli for the reflex.

It was shown, that a conditioned reflex to situation, with water diuresis as a base, can be obtained from the kidney in man. The response to situation proved to be a stable conditioned reflex. It did not tend to be extinguished, although it was readily inhibited by a number of extraneous factors.

УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС НА КРОВООБРАЩЕНИЕ, ДЫХАНИЕ И ГАЗООБМЕН У КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

П. Ф. Солдатенков и С. М. Ганюшкина

Лаборатория физиологии и биохимии животных Института биологии Уральского филиала Академии Наук СССР, г. Свердловск

Поступило 1 VIII 1955

В ряде исследований установлено регулирующее и корректирующее влияние коры головного мозга на процессы, протекающие во внутренних органах, и на обмен веществ (Быков, 1954). Р. П. Ольянская (1950) вырабатывала у собак искусственные условные рефлексы на газообмен. Позднее Ольянская (1953) изучала у овец натуральные условные рефлексы на газообмен, связанные с питанием. В результате исследований был сделан вывод о большом значении условных рефлексов в объединении процессов питания и обмена веществ.

Изучение у крупного рогатого скота корковой регуляции кровообращения, дыхания и газообмена имеет большой практический смысл. Например, путем условнорефлекторного повышения интенсивности этих функций можно увеличить молочную и жирномолочную продуктивность. Изучение условнорефлекторных изменений кровообращения, дыхания и газообмена у животных необходимо для теоретического обоснования оптимального распорядка дня на животноводческой ферме.

В настоящей статье описываются исследования по выработке искусственного условного рефлекса у крупного рогатого скота на кровообращение, дыхание и газообмен.

МЕТОДИКА

Опыты проводились в племенном совхозе «Тагильский» Свердловской области. Для опытов были взяты три телки тагильской породы. К началу исследований телка Волшебница имела возраст 1 г. 7 мес., живой вес 275 кг; телка Толь — 2 г., 254 кг; телка Плавная — 2 г. 3 мес., 370 кг. Опыты проводились с 7 апреля по 30 сентября 1952 г.

Местом проведения опытов был станок в манеже ветеринарной лечебницы совхоза. В целях большей изоляции от посторонних раздражителей животные ставились в станок один раз в 2—3 дня с 5 до 10 час. утра, когда на улице было мало шума, обычно через 14—18 час. после кормления и водопоя. В течение опытного периода кормление телок было одинаковым, биологически полноценным, обеспечивающим их нормальное развитие.

Животные приучались к обстановке опыта с 7 по 27 апреля. С 28 апреля начались опыты по выработке условного рефлекса. Условный рефлекс вырабатывался на звонок средней силы при сочетании его с внутримышечным введением адреналина в разведении 1 : 1000, в дозе 0.05—0.06 мл на 1 кг веса животного. Адреналин вводился в течение 1 мин. в ягодичные мышцы. Звонок подавался за 30 сек. до этого. Опыты по проверке выработки условного рефлекса производились в том же порядке, но вместо адреналина инъецировался физиологический раствор.

В качестве реакций организма в ответ на введение адреналина и действия условных раздражителей изучались кровообращение, дыхание и газообмен. Показатели указанных физиологических процессов в каждом опыте первый раз определялись

за 15—20 мин. до подачи звонка (через 20 мин. после постановки в станок), а затем через 5, 15, 25, 40 мин., 2 и 3 час. после звучания звонка в сочетании с инъекцией адреналина или физиологического раствора.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Внутримышечное введение адреналина вызывало у телок повышение интенсивности кровообращения, дыхания и газообмена, продолжавшееся в течение 2—3 час., с максимальным подъемом на 15—40-й мин. после инъекции (рис. 1).

Наибольшее изменение после введения адреналина у всех трех телок наблюдалось в отношении минутного объема сердца.

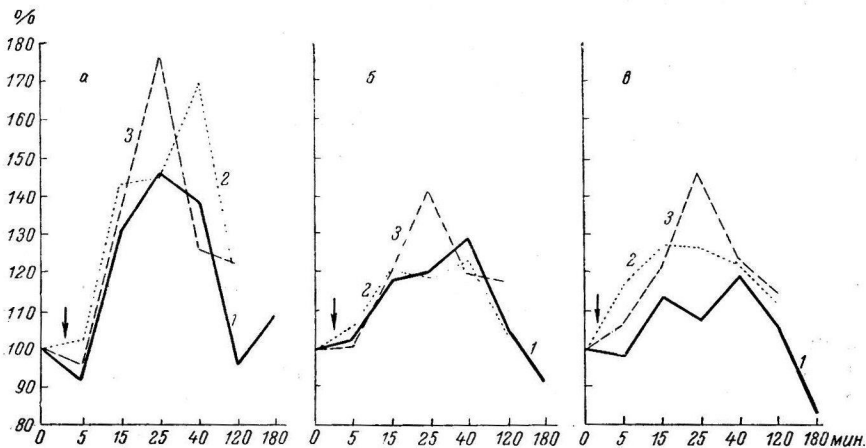


Рис. 1. Увеличение минутного объема сердца (а), вентиляции легких (б) и потребления кислорода (в) у телок после внутримышечного введения адреналина.

По вертикали отложено изменение показателей в %, исходный уровень принят за 100%; по горизонтали — время последствия раздражителей; стрелкой обозначен момент нанесения раздражения. 1 — изменения у телки Толь; 2 — у Плавной; 3 — у Волшебницы.

Увеличение минутного объема сердца обуславливалось в основном за счет пульсового объема, вентиляция легких — за счет возрастания глубины дыхания. Под влиянием инъекции адреналина динамика увеличения потребления кислорода была аналогична динамике энергетических затрат.

Несмотря на увеличение минутного объема сердца, артериовенозная разность кислорода через 25—40 мин. после введения адреналина в большинстве случаев увеличивалась, что свидетельствовало об истинном повышении потребления кислорода и увеличении окислительных процессов. Следует отметить, что чем выше был уровень кровообращения, дыхания и газообмена до введения адреналина, тем меньше он увеличивался после введения.

Кроме описанных выше изменений, под влиянием инъекции адреналина наблюдались частые позывы или короткие акты мочеиспускания, повторяющиеся в течение часа до 8 раз. Кроме того, через 10—30 мин. после введения адреналина имела место кратковременная, но интенсивная жвачка, которая проявлялась иногда в виде 4—15 сильных жевательных движений, произведенных животным как бы «нехотя».

Направленность сдвигов в функциях организма после введения адреналина у всех телок была одинаковой. Однако, как видно из кривых (рис. 1), между ними были индивидуальные отличия.

Условнорефлекторные изменения физиологических процессов обнаруживались после 7—14 сочетаний звонка с введением раствора адреналина. По своей величине и динамике условный рефлекс (рис. 2) не является точным воспроизведением безусловного. Максимум условнорефлекторного повышения минутного объема сердца у всех телок (22—34%) наблюдался через 25—40 мин. и сохранялся через 2 час., причем это увеличение происходило преимущественно за счет возрастания систолического объема сердца. В различных опытах максимальное увеличение минутного объема сердца колебалось от 20 до 152%.

Максимальное условнорефлекторное повышение вентиляции легких и потребления кислорода у Толя и Волшебницы наблюдалось обычно через 15 мин. после звонка и инъекции физиологического раствора и составляло в среднем 10—18%. В большинстве случаев через 2 час. интенсивность вентиляции легких и потребления кислорода снижалась до ис-

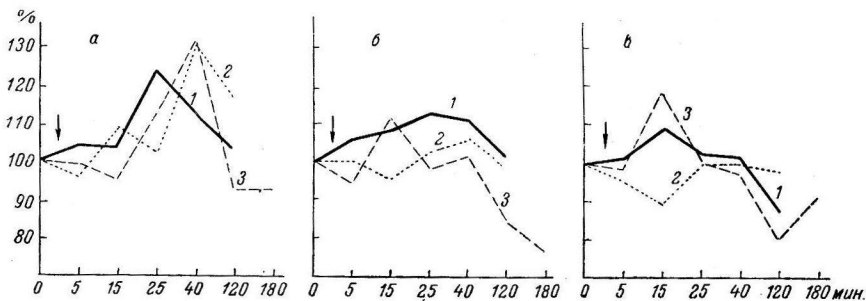


Рис. 2. Условнорефлекторные изменения минутного объема сердца (а), вентиляции легких (б) и потребления кислорода (в) на звонок, сопровождаемый внутримышечным введением физиологического раствора.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ходного уровня, а иногда значительно ниже. У Плавной в первые 15 мин. после подачи условного раздражителя вентиляция легких и потребление кислорода часто снижались, а затем постепенно увеличивались с максимумом на 40-й мин. Однако выше исходного уровня потребление кислорода поднималось в среднем только на 6%, а вентиляция легких достигала лишь исходной величины. Следовательно, условнорефлекторное повышение интенсивности кровообращения у телок было выражено больше, чем повышение дыхания и газообмена. Временная связь звонка + инъекции физиологического раствора с изменениями кровообращения образуется раньше, чем с изменениями дыхания и газообмена.

Условный рефлекс у всех телок, особенно на кровообращение, был устойчивым. Например, у Плавной после 18-дневного перерыва звонок в сочетании с введением физиологического раствора вызвал характерное для действия адреналина повышение интенсивности кровообращения и газообмена.

Поскольку наши исследования проводились без звуконепроницаемой камеры, нам приходилось учитывать всякие посторонние раздражители, действовавшие на животных в процессе проведения опытов. В отдельных случаях имело место торможение некоторых функций и усиление других. Создается впечатление, что при этом корковая регуляция кровообращения и дыхания осуществлялась с наличием взаимной индукции между центрами этих функций.

В тех опытах, в которых исходный уровень кровообращения, дыхания и газообмена был значительно выше обычной средней величины, интенсивность изучаемых физиологических процессов после нанесения услов-

ного раздражителя уменьшалась. Полученные данные позволяют признать, что в этих случаях в клетках коры возникает запредельное торможение.

После 7—8 опытов с каждой телкой, в которых были получены условнорефлекторные изменения интенсивности кровообращения, дыхания и газообмена на сочетание звонка с инъекцией физиологического раствора, были проведены исследования по выяснению условного рефлекса на звучание одного звонка. В первые 2—3 опыта с применением изолированного действия звонка, которые были проведены вслед за опытами на звучание звонка в сочетании с адреналином, у Толя и Волшебницы не было существенного изменения интенсивности кровообращения, дыхания и газообмена. Повидимому, имело место запредельное торможение. В 19—20 следующих опытах, проведенных с каждой телкой после звучания звонка,

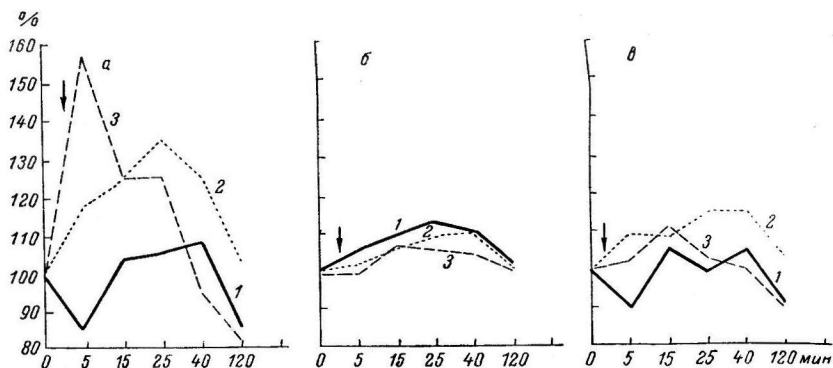


Рис. 3. Условнорефлекторные изменения минутного объема сердца (а), вентиляции легких (б) и потребления кислорода (в) на изолированное действие звонка.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

наблюдался положительный условный рефлекс на кровообращение, дыхание и газообмен. По мере удаления от последнего подкрепления величина условного рефлекса постепенно уменьшалась, однако полного угасания установлено не было. Суммированные результаты по исследованию условнорефлекторных изменений на звонок изучаемых физиологических процессов представлены на рис. 3.

У всех телок после 5—6 опытов с комплексным условным раздражителем (звонок + инъекция физиологического раствора) наблюдалось снижение общего уровня кровообращения, дыхания и газообмена. Особенно резкое снижение наступило в опытах с действием изолированного звучания звонка.

Если исходную величину показателей кровообращения, дыхания и газообмена в опытах с введением адреналина принять за 100, то по отношению к ней в опытах с действием изолированного звонка у исследованных телок исходная величина минутного объема сердца составляла 63—86%, частота пульса — 60—70%, вентиляция легких — 66—80%, частота дыхания — 69—83%. Об уменьшении интенсивности физиологических процессов можно судить еще и по тому, что в опытах с изолированным звучанием звонка значительно увеличился дыхательный коэффициент.

Можно предположить, что систематические инъекции адреналина, как синергиста симпатической нервной системы, обуславливали повышение тонуса центров парасимпатической нервной системы. Прекращение внутримышечных введений адреналина создало преобладание парасимпатической иннервации и в связи с этим уменьшение интенсивности физиологических процессов.

Под влиянием условных раздражителей воспроизводились частые позывы и короткие акты мочеиспускания, а также жвачные движения. Таким образом, нашими исследованиями у телок показана условнорефлекторная регуляция не только кровообращения, дыхания и газообмена, но и мочевыделительных и пищеварительных систем.

ВЫВОДЫ

1. Проведены исследования трех взрослых телок по выработке условного рефлекса на кровообращение, дыхание и газообмен. На указанные физиологические функции изучено действие адреналина.

2. Условный рефлекс повышения интенсивности кровообращения, дыхания и газообмена на звонок + внутримышечное введение физиологического раствора был обнаружен после 7—14 сочетаний звучания звонка с интрамукулярной инъекцией адреналина. Несколько позднее был установлен положительный условный рефлекс на звучание звонка без введения физиологического раствора.

3. Выработанный условный рефлекс на изолированный звонок оказался достаточно устойчивым для того, чтобы сохраниться после 19—20 неподкреплений, хотя его величина от опыта к опыту уменьшалась.

4. Быстрота выработки условного рефлекса на такие жизненно важные функции, как кровообращение, дыхание и газообмен, позволяет признать высокую приспособляемость коры больших полушарий головного мозга крупного рогатого скота к изменяющимся условиям.

5. В процессе проведения опытов установлено условнорефлекторное появление жвачки и мочевыделения.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Избр. произвед., 2, М., 1954.
- Ольнянская Р. П. Кора головного мозга и газообмен. М., 1950; Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов. 2, 64, М.—Л., 64, 1953.

CONDITIONED CIRCULATORY AND RESPIRATORY REFLEXES IN CATTLE OF TAGUIL BREED

By *P. V. Soldatenkov* and *S. M. Ganiushkina*

From the laboratory of animal physiology and biochemistry, Institute of Biology of the Ural Region, Academy of Science of the USSR, Sverdlovsk

Conditioning to the circulatory and respiratory action of intramuscular injections of a 1 per cent solution of adrenalin (unconditioned stimulus) was established in three young cows. The sound of a bell was used as conditioned stimulus. After 7—14 combined stimulations (ringing of the bell followed by adrenalin injection), conditioned circulatory and respiratory effects could be obtained when the sound of the bell was followed by an injection of saline. Positive conditioned reflexes to sounding of the bell without any reinforcement appeared somewhat later.

The conditioned reflex proved stable, as it was displayed after 19—20 unreinforced conditioned stimulations, though the intensity of the reaction declined progressively.

Rapid conditioning of vital functions proves the high adaptability to changed situations in cattle.

РЕФЛЕКТОРНЫЕ ВЛИЯНИЯ НА ВЕНЕЧНОЕ КРОВООБРАЩЕНИЕ
ПРИ ПЕРЕВЯЗКЕ ВЕТВЕЙ ВЕНЕЧНЫХ АРТЕРИЙ*Г. Н. Аронова*Лаборатория физиологии и патологии дыхания и кровообращения Института
физиологии АМН СССР, Москва

Поступило 22 VIII 1955

Давно установлено, что различные интероцептивные и экстероцептивные раздражения отражаются на деятельности сердечно-сосудистой системы. В последние годы особенно детальные исследования влияния интероцептивных раздражений на сердечно-сосудистую систему были выполнены в лаборатории В. Н. Черниговского (1949). Было показано, что сила, а иногда и характер рефлекторных влияний могут изменяться в зависимости от ряда факторов.

Вопрос о рефлекторных влияниях на венечные сосуды экспериментально изучен мало, однако накоплен значительный клинический материал, показывающий несомненную связь явлений коронарной недостаточности с раздражениями внутренних органов. Еще С. П. Боткин (1867) указывал, что обострение желчно-каменной болезни может приводить к приступам стенокардии. И. Генриксен и А. Айви (Hinrichsen a. Jvy, 1933), а также Н. Джилберт, Ле Рой и Г. Фенн (Gilbert, Le Roy a. Fenn, 1940) экспериментально показали, что раздражения желудка и пищевода могут вызвать сужение венечных сосудов.

В нашей работе (Аронова, 1953) было показано, что раздражение интероцепторов тонкой кишки и мочевого пузыря вызывает изменение кровоснабжения сердца. В большинстве случаев при раздражении интероцепторов происходило повышение артериального давления и увеличение венечного кровотока и лишь в редких случаях наблюдалось уменьшение кровоснабжения сердца на фоне повышенного артериального давления, что говорило о сужении венечных сосудов. Однако осталось неясным, чем была обусловлена неблагоприятная для организма реакция сужения венечных сосудов.

В настоящей работе мы пытались проследить, как влияет изменение функционального состояния сердца на силу и характер рефлекторных реакций венечного кровообращения возникающих при раздражении интероцепторов. В литературе имеются лишь данные, говорящие о том, что у животных с экспериментальным миокардитом интероцептивные раздражения могут вызвать изменения возбудимости и проводимости сердечной мышцы (Эпштейн, 1951; Фейгин, 1953).

Изменение функционального состояния сердца мы вызывали нарушением питания участков сердца перевязкой отдельных ветвей венечных артерий, и в этих условиях исследовали реакцию венечного кровообращения на интероцептивные раздражения.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на собаках под морфинно-уретановым наркозом. В качестве интросцептивного раздражения применялось раздувание воздухом отрезка тонкой кишки в течение 20—30 сек. при давлении 80—120 мм рт. ст. О реакции венечных сосудов судили по изменению объемной скорости кровотока в крупном сосуде сердца (преимущественно в опоясывающей ветви левой венечной артерии), регистрируемой термоэлектрическим методом [модифицированный метод Нойенса (Noyens и др., 1956) без вскрытия сосуда, параллельно с записью кровяного давления в бедренной артерии. Во время операции длинная лигатура подводилась под тот или иной коронарный сосуд, делалась свободная петля, а концы лигатуры выводились вначале через перикард и затем через межреберные мышцы и кожу в противоположные стороны грудной клетки. Перикард и грудная клетка зашивались, отсасывался воздух из полости плевры, и опыт проводился при естественном дыхании животного. После установления постоянной реакции на раздражение интросцепторов концы лигатуры затягивались, и тем самым производилась перевязка артерии. Наблюдения велись в течение 2—3 часов после перевязки. До и после раздражения интросцепторов регистрировалась ЭКГ во 2-м отведении. Кроме этого, ЭКГ в 3 стандартных отведениях снималась до начала опыта, во время операции, перед перевязкой венечной артерии и несколько раз после перевязки ее.

Опыты были проведены на 35 собаках. У каждой из них была сделана перевязка одной из следующих венечных артерий: а) нисходящей ветви левой венечной артерии, б) ее крупной веточки, отходящей к верхушке сердца, в) веточки, отходящей от опоясывающей ветви левой артерии и идущей по левому краю левого желудочка и г) правой венечной артерии.

Перевязка крупных артерий вблизи от аорты ведет к быстрой остановке сердца. Поэтому мы перевязывали нисходящую ветвь левой венечной артерии в ее средней трети, на расстоянии 30—45 см от аорты, правую артерию — на расстоянии 30—45 мм от аорты, а правую артерию — на расстоянии 15—20 мм от ее истока. Даже и при такой удаленной от аорты перевязке коронарных артерий в 7 опытах наступала остановка сердца.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Сразу после перевязки крупных ветвей венечных артерий всегда наблюдались или кратковременные (в течение 10—15 сек.), или более длительные (несколько минут) колебания скорости кровотока в венечных сосудах и уровня артериального кровяного давления. В нескольких опытах было отмечено прогрессирующее в течение всего времени наблюдения замедление коронарного кровотока и падение уровня общего кровяного давления; однако во многих опытах кровоток и кровяное давление оставались неизменными. Почти во всех опытах после перевязки ветвей левой венечной артерии наблюдалось учащение пульса на 10—60 ударов в мин. После перевязки правой венечной артерии во всех опытах отмечалось падение кровяного давления (на 10—30 мм рт. ст.) и уменьшение скорости венечного кровотока. В 2 опытах из 5-ти, перевязка правой венечной артерии вызвала урежение сердечбиений и в 3 — учащение.

Результаты, полученные в разных опытах при раздражении интросцепторов до и после перевязки сосудов сердца можно разбить на 3 группы.

Почти в половине всех опытов после перевязки ветвей венечных артерий происходило уменьшение реакции венечного кровообращения на раздражение интросцепторов по сравнению с тем, что наблюдалось до перевязки. На рис. 1 представлена кимограмма опыта, в котором наблюдалось уменьшение реакции на раздражение интросцепторов. До перевязки венечной артерии раздувание тонкой кишки в этом опыте (рис. 1, А) вызывало ускорение кровотока, подъем кровяного давления и учащение пульса с последующей брадикардией. Перевязка нисходящей ветви левой венечной артерии (рис. 1, Б) вызвала относительно небольшое падение скорости кровотока, значительное падение кровяного давления в течение 15 сек. и учащение пульса. В последующие несколько минут кровяное давление и скорость кровотока оставались на несколько сниженном уровне, но затем в течение 3 часов после перевязки были близки к исходным величинам. Как видно на рисунке, после перевязки реакция на раздражение интросцепторов была значительно менее выражена.

Ко второй группе можно отнести те опыты, в которых после перевязки реакция на раздражение интероцепторов не изменялась, т. е. при раздувании отрезка тонкой кишки наблюдался такой же подъем венечного кровотока и кровяного давления, как и до перевязки венечной артерии.

Только в двух опытах мы наблюдали значительное изменение характера реакции после перевязки венечной артерии (рис. 2).

При раздувании тонкой кишки до момента перевязки артерии скорость венечного кровотока увеличилась и кровяное давление повысилось (рис. 2, А). Перевязка крупной ветви левой венечной артерии (идущей к вер-

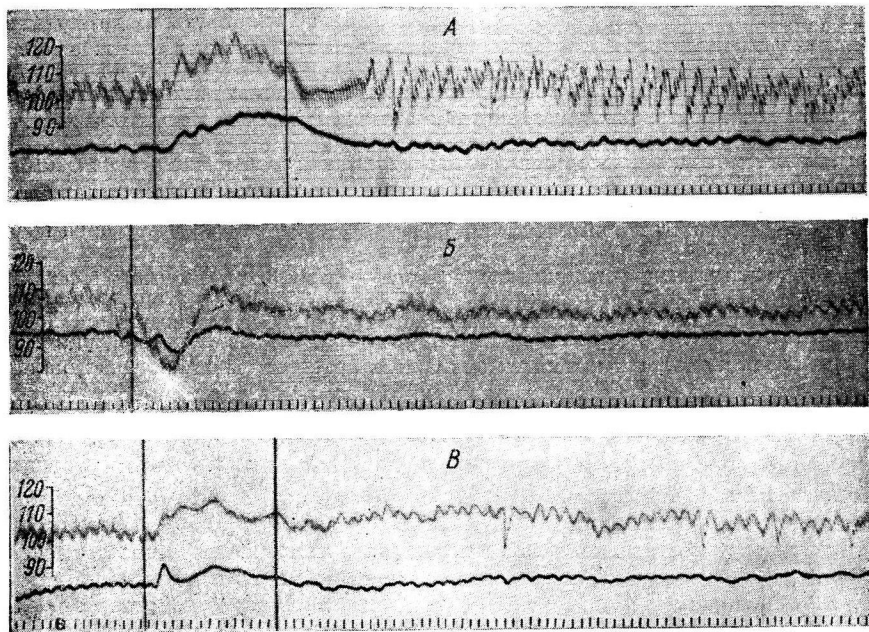


Рис. 1. Изменение скорости кровотока в венечных сосудах при раздражении интероцепторов тонкой кишки: А — до, В — через 1 час после перевязки венечной артерии, В — реакция на перевязку нисходящей ветви левой венечной артерии на расстоянии 40 мм от ее начала.

Сверху вниз: кровяное давление, скорость кровотока, отметка времени (2 сек.). Вертикальными линиями обозначены начало и конец раздражения (А и В) и момент перевязки артерии (В).

хушке сердца) вызвала колебание уровня кровяного давления и увеличение скорости тока крови, сохранявшееся в течение 2 мин. (рис. 2, В). В последующие часы кровяное давление прогрессивно снижалось и через 3 часа упало с 120 до 95 мм рт. ст. Скорость кровотока также снижалась в течение всего опыта. Реакция на раздражение интероцепторов после перевязки значительно изменилась (рис. 2, В), по сравнению с тем, что было до перевязки. Вместо ускорения кровотока, которое наблюдалось при раздражении интероцепторов до перевязки, появилось длительное замедление. Кровяное же давление, также упавшее в момент раздражения, уже через 1 мин. достигло первоначальной величины. Подобная реакция наблюдалась около 3 часов. Через 3 часа внезапно началось резкое нарушение сердечной деятельности. На кривой кровяного давления появились сильно выраженные волны неправильной формы с неодинаковыми интервалами (изменения дыхания не наблюдалось). Раздражение интероцепторов кишки не вызвало на этом фоне почти никакой реакции,

можно лишь отметить некоторое урежение волн кровяного давления (рис. 2, Г). При макроскопическом осмотре сердца после опыта обнаружены мелкие кровоизлияния вдоль нисходящей ветви левой венечной артерии.

На рис. 3 представлена фотокимограмма опыта, в котором также наблюдалась значительно измененная реакция. После перевязки артерии наступило значительное и длительное падение артериального давления (рис. 3, Б). В течение первых 3 мин. оно упало со 105 до 60 мм рт. ст.,

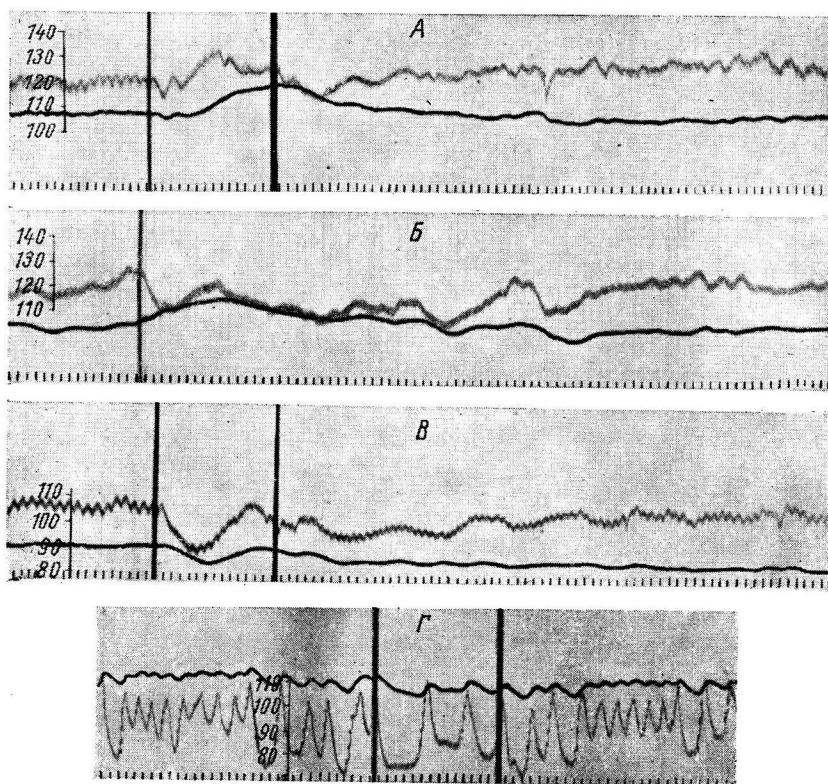


Рис. 2. Изменение скорости кровотока в венечных сосудах при раздражении интероцепторов тонкой кишки: А — до, В — через 20 мин. и Г — через 3 часа после перевязки. (На рис. Г кривая кровотока переставлена вверх, так как она упала ниже шкалы). Б — реакция на перевязку крупной ветви левой венечной артерии к верхушке сердца на расстоянии 30 мм от ее истока.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

затем начало подниматься, но не достигло исходного уровня. Скорость кровотока также значительно упала; кривая скорости кровотока опустилась ниже шкалы фотокимографа (рис. 3, В). Скорость кровотока так и не восстановилась до первоначального уровня. Появилась аритмия, началось увеличение амплитуды сердечных сокращений. Аритмия через несколько минут прекратилась, однако в дальнейшем периодически возобновлялась. На рис. 3, Г видно, что при наступлении аритмии скорость кровотока падала, а при возобновлении нормального ритма — вновь восстанавливалась. Через 7 мин. после перевязки артерии раздражение интероцепторов кишки вызвало реакцию, значительно отличающуюся от той, которая наблюдалась до перевязки. Скорость кровотока сначала повысилась, однако после прекращения раздражения она упала значи-

тельно ниже исходной величины и затем через 3 мин. возвратилась к исходному уровню. Кровяное же давление уже через 1 мин. вернулось к исходному уровню.

Примененный нами термоэлектрический метод записи кровотока характеризует кровоснабжение сердца. Сопоставляя изменение скорости кровотока с изменением уровня артериального давления, можно в определенных случаях судить об изменении тонуса венечных сосудов. В част-

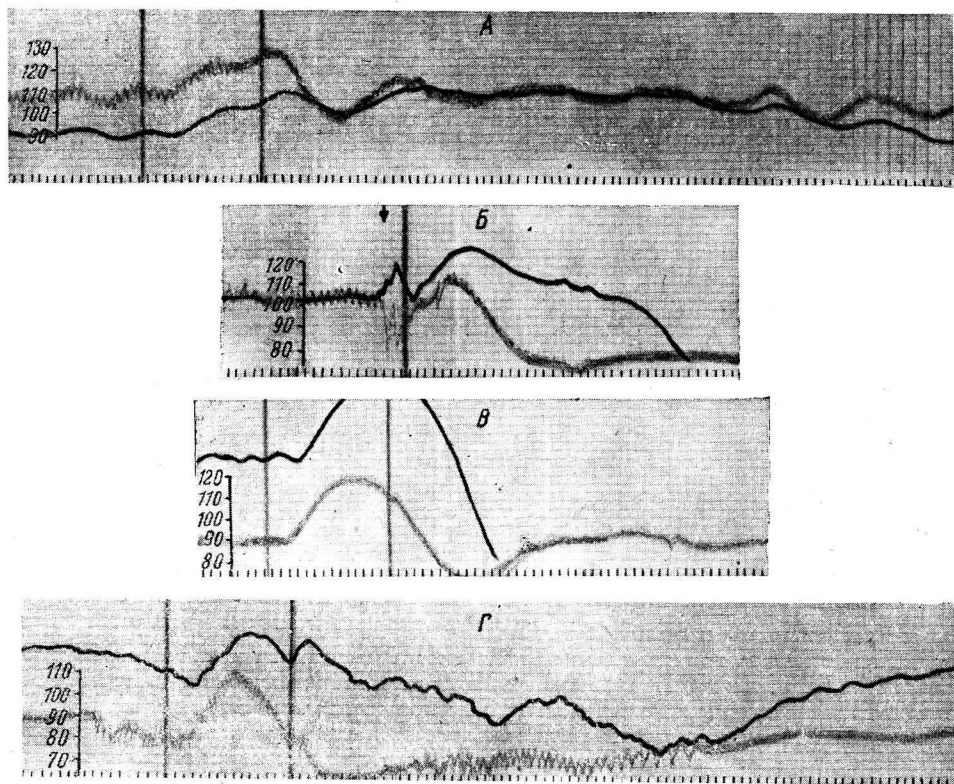


Рис. 3. Изменение скорости кровотока в венечных сосудах при раздражении интероцепторов тонкой кишки: А — до, В — через 7 мин. и Г — через 2 часа после перевязки. В — реакция на перевязку нисходящей ветви левой венечной артерии на расстоянии 35 мм от истока (момент перевязки обозначен *стрелкой*).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ности, наличие уменьшенного кровотока при восстановленном уровне кровяного давления говорит о сужении венечных сосудов. При последующих раздражениях интероцепторов в этом опыте также имело место сужение сосудов, но менее выраженное, чем на рис. 3, В.

Таким образом, видно, что перевязка венечных артерий приводит к различным результатам: в одних случаях реакция венечного кровообращения на раздражение интероцепторов после перевязки уменьшается, в других — практически не изменяется. Наконец, в-третьих — наблюдается извращение первоначальной реакции.

В происхождении наблюдаемых явлений могло иметь значение несколько факторов. Наблюдения показали, что сама подготовительная операция может вызвать изменение ЭКГ (наблюдалось увеличение зубца Р, уменьшение R, появление коронарного Т в 1-м отведении и смещение

ST ниже изолинии). Эти изменения, повидимому, имеют рефлекторное происхождение и уменьшаются в ближайшие часы после операции. Контрольные опыты показали, что изменения ЭКГ связаны с определенным этапом операции — с препаровкой участков артерий для наложения термоэлектрода и подведения лигатуры. Местное применение 2—4%-го раствора новокаина и особенно 2%-го раствора кокаина может уменьшить или даже полностью предотвратить описанные изменения.

Можно было предположить, что раздражение рецепторов венечных сосудов эпикарда и миокарда, происходящее в результате препаровки, ведет к изменению тонуса венечных сосудов и, таким образом, оказывает влияние на реакцию венечного кровообращения при раздражении интероцепторов кишки. Однако, если сопоставить электрокардиограммы, полученные после операции, с изменениями венечного кровообращения, то оказывается, что между ними нет никакой корреляции.

Во время перевязки коронарных сосудов также происходит раздражение рецепторов сердца, что, по мнению некоторых исследователей (Лапин, 1954), может вести к рефлекторному спазму сосудов сердца. Действие применяемой нами местной анестезии могло к моменту перевязки уменьшиться, и поэтому мы не можем отвергнуть это предположение.

Выраженное падение скорости кровотока в опоясывающей ветви левой венечной артерии при перевязке другого сосуда наблюдалось в 7 опытах, однако, поскольку при этом происходило и падение кровяного давления, осталось неизвестным, в какой мере падение кровотока было связано с изменением тонуса венечных сосудов. В 2 из этих опытов имело место описанное выше извращение реакции на раздражение интероцепторов, но в 5 остальных опытах реакция или не изменялась, или незначительно уменьшалась. Поэтому объяснять наблюдаемые изменения реакции только рефлекторным спазмом венечных сосудов нет оснований.

По литературным данным, перевязки венечных артерий, аналогичные тем, которые производились в нашем исследовании, вызывают у собак образование инфаркта большей или меньшей величины (опыты с хроническими животными Damir и Lampert, 1932; Шахбазян, 1940, и др.). Наличие анастомозов, индивидуальные вариации в расположении сосудов приводят к тому, что даже при наложении лигатуры на одинаковом расстоянии от истока сосуда, у разных животных наблюдается неодинаковое нарушение кровоснабжения сердца.

Возможно, что в некоторых случаях даже при довольно высокой перевязке венечной артерии, при благоприятном расположении коронарных сосудов и хороших анастомозах нарушалось питание лишь малого участка миокарда.

При рассмотрении ЭКГ можно было отметить, что в некоторых опытах в течение 2—3 часов после перевязки не было никаких изменений, а в других — наблюдались более или менее выраженные изменения формы, величины и направления зубцов ЭКГ.

Однако следует учесть, что ЭКГ меняется при нарушении кровоснабжения иногда не сразу. Опыт изучения ЭКГ при инфарктах миокарда человека показывает, что типичные изменения могут наступить иногда через много часов после закупорки венечного сосуда, поэтому отсутствие изменений ЭКГ не всегда является показателем отсутствия нарушения кровоснабжения.

Если сопоставить, например, результаты исследования реакции венечного кровообращения на раздражение интероцепторов кишки с данными ЭКГ в опыте, представленном на рис. 2, то можно заметить, что изменение характера реакции венечного кровообращения на раздражение кишки

появилось сразу после перевязки венечной артерии и сохранилось в течение всего периода наблюдения, ЭКГ же в течение первых 3 часов была относительно мало изменена. Что же касается результатов записи ЭКГ до и после раздражения интероцепторов, то мы ни в одном из опытов не отметили никаких существенных изменений после перевязки венечной артерии, по сравнению с тем, что было до перевязки.

Перевязка венечных артерий, как уже говорилось выше, может вызывать различные изменения кровообращения у разных животных и далеко не всегда ведет к существенному изменению функционального состояния сердца и сосудов. В половине опытов мы наблюдали изменение реакции венечного кровообращения на раздражение интероцепторов кишки после перевязки и только в двух из них отмечено резкое извращение характера реакции. Основной причиной возникновения измененной реакции является, повидимому, наличие ишемического очага.

Можно предположить, что в результате ишемии миокарда после перевязки изменяется афферентная сигнализация идущая от сердца, и это отражается на функциональном состоянии сосудо-двигательного центра. Об изменении функционального состояния последнего говорит уменьшение общей сосудистой реакции на раздражение интероцепторов. Появление волн кровяного давления и исчезновение реакции на этом фоне, продемонстрированные на рис. 2, также являются подтверждением этого предположения.

Другим существенным фактором в изменении реакции венечного кровообращения на раздражение интероцепторов кишки, повидимому, является изменение возбудимости окончаний центробежных нервов, которое может произойти в результате образования участка ишемии миокарда. В пользу такого предположения имеются в литературе указания. Так А. М. Блинова и Г. Н. Аронова (1949) показали, что перевязка венечных артерий приводит к изменению возбудимости окончаний блуждающего нерва в сердце; причем, в большинстве опытов наблюдалось понижение возбудимости и в редких случаях — ее повышение. В опытах В. С. Лившиц (1952) было обнаружено, что при повреждении верхушки сердца происходят различные изменения реакции его на раздражение блуждающего нерва. Блуждающий нерв, как показали еще старые исследования Н. П. Симановского (1881), имеет непосредственное отношение к проведению интероцептивных рефлекторных воздействий на сердце и, следовательно, на венечные сосуды, имеющие общую с сердцем иннервацию.

Сопоставляя результаты всех наших наблюдений, можно отметить, что резкое изменение реакции венечного кровообращения на раздражение интероцепторов кишки наблюдалось именно в тех случаях, когда после перевязки коронарной артерии было значительное изменение функционального состояния сердца и его сосудов. Об этом изменении говорило значительное падение кровяного давления, аритмия, изменение ЭКГ, падение скорости тока крови в других сосудах сердца.

При анализе изменений венечного кровообращения на фоне отклонения функционального состояния сердца от нормы может иметь значение наблюдение, полученное на собаке, у которой, как выяснилось на операции, был перикардит. При раздувании тонкой кишки у этой собаки наблюдалась необычная реакция (рис. 4): сначала имело место увеличение скорости венечного кровотока и повышение уровня кровяного давления, затем скорость кровотока упала значительно ниже исходного уровня и оставалась сниженной в течение нескольких минут. Такое значительное снижение скорости венечного кровотока при наличии повышенного артериального давления говорит о резком сужении просвета венечных сосудов под влиянием раздражения интероцепторов (рис. 4). Нам не приходилось

наблюдать такого длительного сужения венечных сосудов при раздражении интероцепторов тонкого кишечника у собак при здоровом сердце. Этот факт указывает на то, что характер рефлекторных влияний на венозное кровообращение при патологических состояниях сердца может быть значительно изменен.

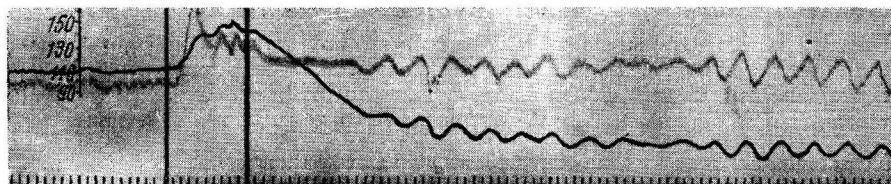


Рис. 4. Изменение скорости венозного кровотока при раздражении интероцепторов тонкой кишки у собаки, перенесшей перикардит. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Наши наблюдения проведены в условиях острого опыта на практически здоровых собаках. Тем не менее следует подчеркнуть, что даже в таких условиях можно было наблюдать неблагоприятные для организма изменения рефлекторных интероцептивных реакций венозного кровообращения после нарушения питания отдельного участка сердца.

ВЫВОДЫ

1. Рефлекторная реакция венозного кровообращения на раздражение интероцепторов кишки после перевязки отдельной ветви венозной артерии в одних случаях уменьшается, в других не изменяется и лишь в редких случаях извращается.

2. Значительные изменения характера реакции коронарного кровообращения наблюдались в тех опытах, в которых в результате перевязки одной из ветвей коронарных артерий наступало существенное изменение функции сердца.

ЛИТЕРАТУРА

- Аронова Г. Н., Бюлл. exper. биол. и мед., 34, в. 4, 20, 1953.
 Блинова А. М. и Г. Н. Аронова, Рефераты научно-исслед. работ АМН СССР, в. 7, 5., 1949.
 Боткин С. П. Клиника внутренних болезней. СПб., 1867.
 Лапин Б. А., Тез. расшир. засед. бюро отд. медико-биол. наук АМН СССР в Сухуми, 30, 1954.
 Лившиц В. С., Тр. АМН СССР, 19, 105, 1952.
 Симановский Н. П. К вопросу о влиянии раздражений чувствительных нервов на отправления и питание сердца. Дисс., СПб., 1881.
 Фейгин М. Б. О патогенезе сердечно-сосудистых расстройств при хронических воспалительных заболеваниях кишечника. Дисс., 1953.
 Черниговский В. Н., Тр. ВММА, 17, 305, 1949.
 Шахбазян Е. С. Экспериментальные материалы по вопросу о нарушении венозного кровообращения в сердце. Медгиз, 1940.
 Gilbert N. C., G. V. Le Roy a. G. K. Fenn., Amer. Heart J., 20, 519, 1940.
 Damir H. u. F. M. Lampert, Ztschr. f. exp. Med., 80, 753, 1932.
 Hinrichsen J. a. A. C. Ivy, Arch. Int. Med., 51, 932, 1933.
 Nouyons A. K. M., N. V. Wesenriyk et J. Jongbloed, Arch. Néerland. de Physiolog., 21, 377, 1936.

REFLEX REACTIONS OF CORONARY CIRCULATION AFTER LIGATION OF BRANCHES OF CORONARY ARTERIES

By *G. N. Aronova*

From the Institute of Physiology, Academy of Medical Sciences of the USSR,
Moscow

Changes in blood flow velocities of the coronary circulation occurring in response to stimulation of the small bowel afferent nerves were studied in anaesthetised dogs.

When the blood supply to some areas of the heart was interrupted by ligation of branches of coronary arteries, reactions of coronary circulation in response to small bowel stimulation were lowered in some cases and were perverted in a few cases.

Considerable changes in reaction patterns were observed when the functional condition of the heart and its circulation had been seriously impaired by coronary ligation.

ВЫРАБОТКА ДИФФЕРЕНЦИРОВОЧНОГО ТОРМОЖЕНИЯ С РОГОВ МАТКИ СОБАКИ

В. Л. Бианки

Лаборатория физиологии высшей нервной деятельности
Государственного университета, Ленинград

Поступило 10 XI 1955

Рядом авторов (Красногорский, 1941; Анреп, 1917; Быков, 1924; Васильева, и Розенталь, 1944, и др.) было показано наличие более тесной функциональной связи между симметричными отделами кожного анализатора по сравнению с его несимметричными участками. Это нашло свое отражение в сравнительной трудности выработки тактильной симметричной дифференцировки.

Целью настоящей работы, предпринятой нами по предложению Э. Ш. Айрапетьянца, явилось исследование симметричных и несимметричных дифференцировок, выработанных с рогов матки собаки.

МЕТОДИКА

Опыты велись на двух собаках (Сулла и Ласка), которым предварительно были наложены фистулы матки. Операции проводились по способу, предложенному Э. Ш. Айрапетьянцем и И. М. Фельбербаум (1951), существенным моментом которого явилось полное сохранение нервных и гуморальных связей матки с организмом. Фистулы делались с таким расчетом, чтобы на правом роге иметь доступ к рецепторам в двух местах. На левом выводился на кожу участок слизистой, симметричный оральной фистуле противоположного рога (см. рисунок).

Условным раздражителем служило механическое раздражение выведенного участка слизистой матки специальной маленькой касалочкой, которая прикреплялась менделеевской замазкой к тщательно выбритой и оклеенной лейкопластырем коже вокруг участка слизистой. Касалки дополнительно фиксировались резиновой трубкой, охватывающей туловище собаки и закрывались полотенцем. Раздражения давались с частотой 60 раз в 1 мин.

Подкрепление производилось 20 мл (у Суллы) и 10 мл (у Ласки) 0.4%-го раствора соляной кислоты. Приборчик Н. И. Красногорского, при помощи которого в ротовую полость вводилась кислота, укреплялся всегда на стороне фистулы выведенного слюнного протока: у собаки Ласка с левой стороны, у Суллы с правой стороны.

Положительный условный рефлекс вырабатывался на механическое раздражение орального участка правого рога матки. Раздражения двух других участков не подкреплялись кислотой.

РЕЗУЛЬТАТ ОПЫТОВ

1. Выработка симметричной дифференцировки

Первые применения маточной касалки вызывали четкую ориентировочную реакцию. Иногда можно было наблюдать ритмические раскрытия рта собакой синхронно с действием раздражителя. Условные рефлексы впервые проявились на 11-м (у Ласки) и на 19-м (у Суллы) сочетаниях и укрепились, соответственно, к 26 и 56-му сочетаниям. Однако и после этого они не были достаточно постоянны по величине и колебались как

в течение одного опытного дня, так и в различных опытах. Последнее, по видимому, стоит в связи с различными фазами полового цикла.

После выработки прочных условных рефлексов впервые были даны пробные раздражения двух других выведенных участков слизистой матки (симметричного и несимметричного). При этом было обнаружено, что условный рефлекс с места оказался готовым. В трех пробах из четырех он даже превышал по величине эффект с участка, на котором он первоначально вырабатывался (табл. 1, опыт 12 VI).



Маточные фистулы

Таким образом, наряду с подтверждением факта (Фельбербаум, 1952) о действительности первого же раздражения интактного рога матки оказалось, что условный рефлекс имеет место и при раздражении другого участка того же самого рога.

Эти факты указывают на то, что матка может функционировать как единое целое.

Симметричная дифференцировка образовалась у обоих животных. У Суллы она впервые проявилась на 15-м применении, а укрепилась после 34 неподкреплений. Анализ не был абсолютным: дифференцировка составляла в среднем 27% от величины слюноотделения на предшествующий ей положительный раздражитель (табл. 1, опыт 7 VIII).

У Ласки дифференцировка впервые проявилась на 7-м применении отрицательного раздражителя и более или менее укрепилась к 39-му сочетанию. Однако и после этого, несмотря на то, что отрицательный раздражитель применялся более 100 раз, она не была прочной и часто расстремаживалась (табл. 1, опыт 7 VII).

Исходя из данных Л. В. Васильевой и И. С. Розенталь (1944) о влиянии величины подкрепления на выработку симметричной дифференцировки,

Таблица 1

Выработка симметричной дифференцировки

Кличка собаки	Время	Примененные раздражители	Условный раздражитель ¹	Условная реакция за 30 сек. (в дел. шк.)	Примечание	
	Опыт 12 VI 1952					
Ласка	11 ч. 58 м.	40	Касалка А (+).	16	Не подкрепил.	
	12 » 06 »	1	Касалка В (-).	35		
	12 » 16 »	41	Касалка А (+).	7		
	12 » 23 »	42	»	45		
	12 » 31 »	43	»	30		
	12 » 38 »	1	Касалка С (-).	56		Не подкрепил.
	12 » 48 »	44	Касалка А (+).	17		
	12 » 55 »	45	»	47		
	Опыт 7 VIII 1952					
Сулла	16 ч. 05 м.	123	Звонок (+).	36	Не подкрепил.	
	16 » 10 »	117	Касалка А (+).	40		
	16 » 15 »	35	Касалка В (-).	12		
	16 » 20 »	54	Свет левый (+).	12		
	16 » 25 »	118	Касалка А (+).	32		
	16 » 30 »	36	Касалка В (-).	17		Не подкрепил.
	16 » 35 »	119	Касалка А (+).	40		
	Опыт 7 VII 1952					
Ласка	12 ч. 02 м.	77	Звонок (+).	47	Не подкрепил.	
	12 » 07 »	128	Касалка А (+).	44		
	12 » 12 »	40	Касалка В (-).	6		
	12 » 17 »	68	Свет левый (+).	8		
	12 » 22 »	129	Касалка А (+).	57		
	12 » 27 »	41	Касалка В (-).	60		Не подкрепил.
	12 » 32 »	130	Касалка А (+).	49		
	Опыт 17 VIII 1952					
Сулла	15 ч. 56 м.	141	Звонок (+).	106	Не подкрепил.	
	16 » 01 »	158	Касалка А (+).	53		
	16 » 06 »	58	Касалка В (-).	35		
	16 » 08 »	59	»	43		
	16 » 10 »	60	»	40		
	16 » 20 »	61	»	9		
	16 » 22 »	62	»	7		
	16 » 24 »	63	»	5		
	16 » 26 »	64	»	10		
	16 » 28 »	65	»	0		
	16 » 30 »	66	»	0		
	16 » 32 »	67	»	0		
	16 » 34 »	159	Касалка А (+).	43		

¹ (+) — положительный раздражитель, (-) — отрицательный раздражитель. Касалка А помещалась на аральном участке правого рога матки, касалка В — на симметричном участке левого рога, касалка С — на каудальном участке правого рога.

мы в ряде опытов увеличивали концентрацию и количество вливаемой соляной кислоты (вместо 10 мл 0.4%-го раствора вливали 30 мл 0.5%-го раствора кислоты). При этом самым тщательным образом проводилось наблюдение за слизистой оболочкой рта с тем, чтобы тотчас прекратить работу при появлении малейших признаков стоматита. Однако увеличение подкрепления не повлекло за собой стойкого упрочения дифференцировки.

О трудности анализа симметричных раздражителей свидетельствует и наличие ультрапарадоксальной фазы. У Суллы она проявилась 8 раз, у Ласки 3 раза. Об этом же говорит и невротическое состояние, имевшее место у Суллы после укрепления дифференцировки. Оно выражалось в беспокойстве, повизгиваниях, появлении слюны в интервалах между раздражителями. Все это заставило нас принять ряд специальных мер (отдых, увеличение интервалов между раздражителями и т. д.).

С целью дополнительного доказательства отдельности коркового представительства правого и левого рога матки нами были предприняты следующие опыты.

После выработки дифференцировки (относительной у Суллы и непрочной, часто растормаживающейся у Ласки) мы угашали условный рефлекс на применение отрицательной касалки (до трехкратного нулевого эффекта). Затем прослеживалось влияние этой процедуры на эффект с подкрепляемого раздражителя. Оказалось, что после такого угашения следующее, вслед за этим, применение положительной касалки дает нормальный эффект (табл. 1, опыт 17 VIII).

Таким образом, и эти данные говорят о отдельности коркового представительства правого и левого рога матки.

2. В ы р а б о т к а н е с и м м е т р и ч н о й д и ф ф е р е н ц и р о в к и

В данной серии опытов выяснялась возможность выработки дифференцировки по месту с одного и того же рога матки. Для этого раздражение «положительного» участка чередовалось с раздражением другого участка того же рога, которое не сопровождалось подкреплением. У обоих животных, несмотря на значительное количество (90 и 100) применений неподкрепляемого раздражителя, дифференцировки выработать не удалось (табл. 2, опыт 24 X). Средняя величина слюноотделения на неподкрепляемый раздражитель составляла 98% (Ласка) и 105% (Сулла) от среднего положительного условного рефлекса. Наблюдалась типичная картина борьбы процессов возбуждения и торможения.

В опытах с выработкой дифференцировки имело место ослабление тормозного процесса. Так, у Суллы возвращение к симметричной дифференцировке показало некоторое ее растормаживание, она стала непрочной. Нам не удалось выработать дифференцировку на механические раздражения слизистой матки по ритму (60 и 12 прикосновений в 1 мин.), которая была возможна в опытах Фельбербаум (1952). Однако выработанная ранее зрительная дифференцировка по месту на свет электрических лампочек мощностью в 25 вт оставалась на прежнем уровне.

Подобно опытам с симметричными участками матки, производилось угашение эффекта на применение неподкрепляемого раздражителя. В этом случае угашенным оказывался и положительный условный рефлекс (табл. 2, опыт 25 X сравни с опытом 17 VIII в табл. 1).

Таким образом, добиться расчленения сигнализации с двух участков одного и того же рога матки в наших опытах не удалось.

Обращает на себя внимание одна деталь, имевшая место при выработке несимметричной дифференцировки. При первых 9—15 применениях дифференцировка отчетливо намечалась и была несколько раз даже ну-

левой (табл. 2, опыт 16 IX). Специально поставленные опыты показали, что дифференцировочный эффект можно получить и после некоторого перерыва в применении неподкрепляемого раздражителя.

При постановке опытов по выработке симметричных и несимметричных дифференцировок с матки мы рассчитывали получить данные, аналогич-

Таблица 2
Выработка несимметричной дифференцировки

Жилка собаки	Время	Применение раздражителей	Условный раздражитель	Условная реакция за 30 сек. (в дел. шк.)	Примечание	
Сулла	Опыт 24 X 1952					
	16 ч.	20 м.	163	Звонок (+).	67	Не подкрепил.
		25 »	226	Касалка А (+).	22	
		30 »	71	Касалка С (-).	85	
		35 »	94	Свет левый (+).	47	
		40 »	227	Касалка А (+).	32	
		45 »	72	Касалка С (-).	30	
		50 »	228	Касалка А (+).	96	
	Опыт 25 X 1952					
	16 ч.	50 м.	164	Звонок (+).	65	Не подкрепил.
		55 »	229	Касалка А (+).	16	
		00 »	73	Касалка С (-).	21	
		02 »	74	»	7	
04 »		75	»	4		
06 »		76	»	10		
08 »		77	»	18		
10 »		78	»	0		
12 »		79	»	5		
14 »		80	»	0		
16 »		81	»	0		
18 »		82	»	0		
20 »	230	Касалка А (+).	0			
Ласка	Опыт 16 IX 1952					
	16 ч.	15 м.	137	Звонок.	50	Не подкрепил.
		20 »	249	Касалка А (+).	28	
		25 »	7	Касалка С (-).	15	
		30 »	128	Свет левый (+).	41	
		35 »	250	Касалка А (+).	16	
		40 »	8	Касалка С (-).	0	
		45 »	251	Касалка А (+).	31	
					Не подкрепил.	

ные результатам, найденным при работе с кожным анализатором. Мы предполагали, что симметричные участки коры функционально связаны между собою в большей степени, чем несимметричные.

Однако фактический материал привел нас к противоположным выводам: симметричную дифференцировку с рогов матки оказалось выработать легче, чем дифференциацию 2 участков в пределах одного рога. Последняя в наших опытах оказалась невозможной. Эти данные говорят о возможности наличия различных функциональных взаимоотношений между симметричными участками коры. Эти взаимоотношения, в свою очередь, отражают специфику органа. В нашем случае они свидетельствуют о некоторой «автономии» правого и левого рога матки.

ВЫВОДЫ

1. Условный рефлекс, выработанный на механическое раздражение одного участка слизистой матки при кислотном подкреплении проявляется с другого участка того же рога и на симметричном участке противоположного рога.

2. Выработана дифференцировка на механическое раздражение двух симметричных участков слизистой рогов матки. Не удалось выработать дифференцировки раздражителей, приложенных к 2 участкам слизистой одного и того же рога матки.

3. Угашение условного рефлекса на применение неподкрепляемого раздражителя не вызывает угашения положительного рефлекса в случае симметричной дифференцировки и вызывает его угашение в случае выработки дифференцировки в пределах одного рога.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. и И. М. Фельбербаум, Физиолог. журн. СССР, 37, 2, 1951.
 Анреп Н. А., Арх. биолог. наук, 20, 4, 1917.
 Быков К. М., Русск. физиолог. журн., 7, в. 1—6, 1924.
 Васильева Л. В. и И. С. Розенталь, Тр. Физиолог. лабор. им. И. П. Павлова, 11, Л., 1944.
 Красногорский Н. И. О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализаторов в коре больших полушарий у собаки. Дисс., СПб., 1911.
 Павлов И. П., Полн. собр. соч., 4, 142, М.—Л., 1951.
 Фельбербаум И. М., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 1, 1952.

ESTABLISHMENT OF DIFFERENTIATING INHIBITION IN
 RESPONSE TO STIMULATION OF UTERINE HORNS IN DOGS

By *V. L. Bianki*

From the laboratory of higher nervous activity State University, Leningrad

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

НОВЫЙ ТИП ВОСПРИНИМАЮЩЕЙ И РЕГИСТРИРУЮЩЕЙ КАПСУЛЫ¹

В. П. Ларионов

Тамбовская Областная психоневрологическая больница

Поступило 20 XI 1954

Мареевская капсула имеет существенный недостаток: мембрана капсулы всегда оказывает большое сопротивление растяжению воздухом, сообщенным воспринимающим аппаратом. Вследствие этого для получения нужной выпуклости мембраны и отсюда — определенного размаха рычага, во всей системе трубок необходимо создать давление, идущее не только на преодоление тяжести рычага и трения писчика о бумагу, но главным образом на преодоление сопротивляемости самой мембраны. Последний момент и делает способ механической записи недостаточно чувствительным.

Этот недостаток мареевской капсулы почти устранен в регистрирующей капсуле, которой мы пользуемся в патофизиологической лаборатории Тамбовской психоневрологической больницы.

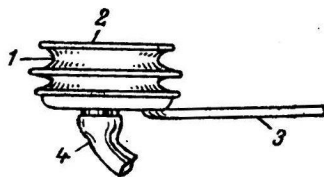
В предлагаемой капсуле, вместо резиновой мембраны, на металлическую чашечку надеваются меха, сделанные из тонкой резины цилиндрической формы диаметром в 1.5 раза меньше диаметра металлической чашечки (см. рисунок). Внутри резинового цилиндра вставляются легкие металлические кольца (одно или два) с диаметром, равным диаметру чашечки. Кольца расположены в плоскости, параллельной чашечке, на одинаковых расстояниях в отношении одного к другому, к чашечке и к закрывающему герметически резиновый цилиндр картонному диску.

Благодаря эластичности резины, вставленным в нее кольцам большего размера, чем резиновый цилиндр, мы получаем круглые резиновые меха, обладающие большей эластичностью и поддающиеся заметному растяжению и сжатию при незначительном изменении давления внутри капсулы или надавливании на нее извне. В обычной мареевской капсуле соответствующее изменение давления вызывает гораздо меньшее колебание мембраны.

Для подтверждения сделанного вывода приведу наблюдения. Чтобы центр мембраны мареевской капсулы поднять на 2 мм, необходимо создать в капсуле давление 4 мм рт. ст. В капсуле, сделанной из той же резины, что и мембрана, но по типу мехов, для растяжения ее на 2 мм, требуется создать давление, равное 0.1 мм рт. ст.

Добиваясь наибольшей чувствительности регистрирующей капсулы, мы делаем ее по типу мехов диаметром, почти равным диаметру приводящей резиновой трубки (0.8—1.5 см). Но надо отметить, что при этом капсула теряет свою мощность (способность поднять рычажок большей тяжести) прямо пропорционально уменьшению диаметра капсулы. Применение данной капсулы при записи чернилами с наполняемыми периодически перьями, что меняет равновесие рычага и создает значительное трение пера о бумагу, оказывается затруднительным из-за недостаточной мощности капсулы. При записях на закопченной ленте, где эти моменты почти устранены, применяемые капсулы малых размеров дают хорошую регистрацию.

Для устройства мехов регистрирующей капсулы таких малых размеров мы склеиваем кондомную резину в цилиндры нужного диаметра.



Схематическое изображение капсулы.

1 — меха; 2 — крышка капсулы; 3 — штырек для крепления капсулы; 4 — патрубок для резиновой трубки.

¹ Доложено на конференции Тамбовской психоневрологической больницы.

Воспринимающие капсулы мы предлагаем также делать по типу мехов. При движении крышки нашей капсулы воздух выталкивается периферическим ее отделом в равной степени с центром. Благодаря этому при одинаковых величинах толкателя выдавливается из капсулы вдвое больший объем воздуха, чем в мареевской капсуле. Сама капсула по типу мехов оказывает гораздо меньшее сопротивление надавливанию, чем мембрана. В результате при одном и том же размере воспринимающей капсулы Марья и предлагаемой нами при надавливании с одной и той же силой нашей капсулой выталкивается в несколько раз больше воздуха.

Воспринимающую капсулу необходимо делать по возможности большего диаметра, так как при этом прямо пропорционально увеличивается количество вытесняемого из нее воздуха.

Повышение чувствительности воспринимающей и регистрирующей капсул дает возможность способ механической регистрации использовать весьма широко.

Так, например, с помощью предложенной капсулы мы получили удовлетворительную запись, применяя плетизмограф Новицкого без наполнения его водой, т. е. используя его как воздушный плетизмограф. При этом для отграничения полости плетизмографа от окружающего воздуха мы применили резиновый обшлаг, сделанный из хирургической перчатки.

NEW TYPE OF RECORDING MEMBRANE-RECEPTOR By V. P. Larionov

From the Regional Neuropsychiatric Hospital, Tambov

КИШЕЧНО-ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ФИСТУЛА С ВЫВЕДЕНИЕМ КИШКИ В КОЖНЫЙ ЛОСКУТ¹

О. Б. Собиева

Кафедра анатомии и физиологии Рязанского педагогического института

Поступило 30 VII 1955

В развитие павловских методов наложения кишечно-поджелудочной фистулы, А. Н. Бакурадзе (1941), а затем нами (1953) были разработаны различные модификации названной операции.

Эти методы наложения фистулы полностью предохраняют животное от потери поджелудочного сока. Во время опыта сок течет наружу, а в промежутках между опытами — в кишку. При этом имеется возможность одновременно с получением сока вводить в двенадцатиперстную кишку различные раздражители, сохраняя в организме выделяющийся поджелудочный сок, что обеспечивает нормальное состояние животного в течение продолжительного времени. Кривые поджелудочной секреции, полученные в опытах на наших собаках, в основном повторяют классические данные, опубликованные И. П. Павловым (1897). Тем не менее, упомянутые методы имеют и свои недостатки. Прежде всего, сама операция сложна и требует большого опыта. Кроме того, при образовании изолированного мешочка возможны последствия нарушений интрамуральных связей кишечника (хотя опыты, проводимые И. П. Павловым по проверке функций кишки по Тирри и не подтвердили подобных опасений).

Для устранения указанных недостатков А. Н. Бакурадзе (1941), а затем Соловьев (1954) разработал и особые варианты этой операции. Ими была укреплена фистульная трубка в лоскуте из стенки кишечника с папиллой протока. Однако, как пишет А. Н. Бакурадзе (1941), этот способ не является надежным.

Для наблюдения за поджелудочной секрецией в условиях, приближенных к нормальным физиологическим состояниям организма, нами предлагается новая модификация операции: образование кишечно-поджелудочной фистулы с выведением участка двенадцатиперстной кишки под кожу и в кожные лоскуты.

Еще И. П. Павловым участки тонкого кишечника выводились в кожные карманы. Б. А. Варганетовым и А. И. Молодцовым (1953) была предложена операция образования кожно-кишечного мостика, использованная ими для регистрации сокращений тонкого кишечника.

Предлагаемая нами операция состоит из трех этапов: образования энтеро-энтеростомоза; выведения участков двенадцатиперстной кишки под кожу и в кожные лоскуты; введения в двенадцатиперстную кишку постоянной фистульной трубки.

¹ Доложено (с демонстрацией собаки) на заседании Рязанского отделения Общества физиологов, фармакологов и биохимиков в 1951 г.

Для операции лучше брать самок, им можно после операции одевать нагрудничек, прикрывающий кожные швы раны.

Сама операция производится следующим образом.

Собаке дается наркоз. Разрез делается по средней линии живота между мечевидным отростком и пупком, длиной 8—10 см. На поверхность раны извлекается двенадцатиперстная кишка с поджелудочной железой. Находится место впадения в кишку большого протока поджелудочной железы. На двенадцатиперстной кишке намечаются примерные места для образования энтеро-энтеростомоза, заключения участков кишки в кожные лоскуты и в кожный карман. Ведя двумя пальцами правой руки по нисходящей и ниже-горизонтальной части кишки в каудальном направлении, находим и перерезаем связку, фиксирующую кишку в области границы ниже-горизонтального и восходящего отрезков двенадцатиперстной кишки подводится к ее начальной верхнегоризонтальной части и прикладывается к ней так, чтобы отводящий конец был расположен краниально и затем делается энтеро-энтеростомоз, «бок в бок» длиной в 2.5—3.5 см (см. рисунок, А).

Участок двенадцатиперстной кишки с образованным соустьем опускается в раневое отверстие.

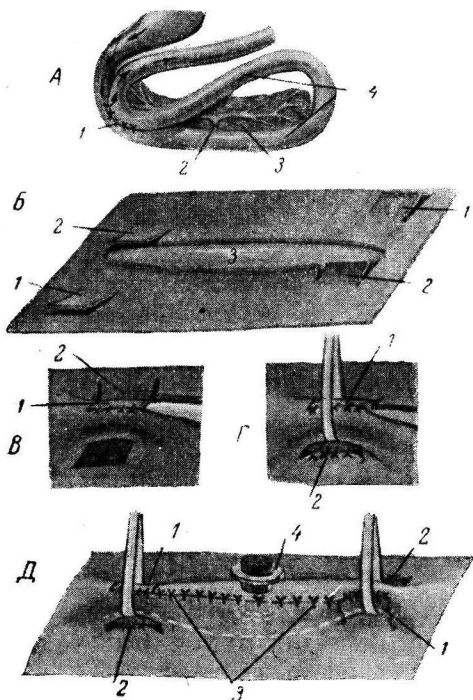
После этого приступаем ко второму этапу операции.

Отступая на 1 см в краниальном и в каудальном направлениях от места впадения большого протока поджелудочной железы в duodenum, в промежутках, равных 1—1.5 см длины, перевязываем и перерезаем сосуды, идущие от железы к кишке. В образовавшиеся отверстия под кишку протягиваются марлевые бинты-держалки. Затем на коже, на расстоянии 6 см вправо от краниального угла раны, параллельно средней линии, делается скобовидный разрез кожи длиной 1—1.5 см (рисунок, В, 1). Второй скобовидный разрез кожи делается влево у самого угла раны (рисунок, В, 2). Кожа в области разрезов отсепаровывается. Внутренняя поверхность образованного правого кожного лоскута обильно смачивается пеницилином и края его у скобовидного разреза подворачиваются внутрь, протягиваются по ходу держалок через отверстие под кишку, которая, таким образом, оказывается в этом месте заключенной в кожный футляр. Края кожного лоскута над кишкой сшиваются отдельными швами (рисунок В).

Дефекты на материнской почве восстанавливаются подшиванием краев кожи (рисунок, В, 2 и Г, 2). То же самое проделывается и в каудальном углу раны. Но здесь скобовидный разрез делается влево, а второй скобовидный надрез — вправо от средней линии разреза (рисунок, В, 1, 2).

Средний отрезок двенадцатиперстной кишки (рисунок, В, 1, 3) располагается в раневом отверстии, края раны не сводятся. Чтобы освободить место для кишки, кожные края отсепаровываются с каждой стороны на 1.5—2 см, смыкаются над кишкой и сшиваются отдельными швами (рисунок, Д, 3).

В итоге всей операции, как это видно на рисунке, Д, нисходящий отрезок кишки оказывается выведенным под кожу. Краниальная и каудальная части его заключены в кожные футляры, под которые в образованные отверстия с кожной выстилкой про-



А — энтеро-энтеростомоз: 1 — энтеростомоз «бок в бок»; 2 — большой проток поджелудочной железы; 3 — поджелудочная железа; 4 — двенадцатиперстная кишка; стрелками показан ход пищевых масс после образования энтеростомоза. В — скобовидные разрезы кожи: 1 — первый скобовидный разрез в краниальном и каудальном участках; 2 — второй скобовидный разрез; 3 — двенадцатиперстная кишка, заключенный в кожный футляр; 4 — шов кожного лоскута, в который заключен участок кишки; 2 — восстановление дефекта на материнской почве. Д — выведенная под кожу кишка: 1 — участки кишки, заключенные в кожные лоскуты; 2 — восстановленные дефекты кожи; 3 — кожный шов над кишкой; 4 — фистульная трубка.

тягиваются марлевые тесемки. Средний участок двенадцатиперстной кишки, с впадающим в него протоком поджелудочной железы, располагается под кожным сводом (рисунок, Д). Этим заканчивается второй этап операции.

В послеоперационный период животное требует очень тщательного ухода и режима питания.

На 12—15-й день снимаются швы, а на 15—20-й день производится третий этап операции. Собаке дается наркоз. В средней части двенадцатиперстной кишки, выведенной под кожу примерно против места, где впадает проток поджелудочной железы, на коже делается продольный разрез длиной 3—4 см. Кожа отсепаровывается от кишки. На стенку кишки накладывается кисетный шов, делается разрез и обычным способом вставляется и укрепляется фистульная трубка (рисунок, Д, 4). Общий диаметр фистульной трубки 2 см, а диаметр отверстия 1.3 см; длина трубки 1.5—2 см.

Через 10—15 дней после операции снимаются швы. Животные к этому времени становятся совершенно здоровыми и могут идти в опыт. Во время опыта собака ставится в станок. Кишечник через фистульную трубку промывается водой. Перед сбором сока в области кожных футляров кишка слегка перетягивается мягкими марлевыми тесемками. Если животному дана пища, то последний из желудка по соустью идет (как это показано на рисунке, А стрелками) в отводящий конец соустья и дальше в кишечник. Поджелудочный сок, выделяющийся из протока в среднюю часть выведенного отрезка кишки можно собирать через фистульную трубку либо в пробирку, либо регистрировать его отделение с помощью обычного водно-воздушного регистратора.

Оперированные таким образом собаки здоровы, всегда опрятны и не требуют особого ухода.

ЛИТЕРАТУРА

- Бакурдзе А. Н., Физиолог. журн. СССР, 30, 791, 1941.
 Вартапетов Б. А. и А. И. Молодцов, Вопр. физиологии, № 6, Изд. АН УССР, 1953.
 Павлов И. П. (1897), Полн. собр. тр., II, 404, 1946.
 Собиева О. Б. и В. Е. Робинсон, Физиолог. журн. СССР, 39, 629, 1953.
 Соловьев А. В., Физиолог. журн. СССР, 40, 6, 603, 1954.

PERMANENT DUODENO-PANCREATIC FISTULA EXTERIORISED INTO CUTANEOUS POUCH

By O. B. Sobieva

From the department of anatomy. State Paedagogic Institute, Riazan

A modified three-stage operation for the collection of secretions under normal conditions in dogs.

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ ОБОНЯНИЯ У КОРОВ

А. А. Кудрявцев и Н. И. Ложкин

Отдел физиологии Всесоюзного Института экспериментальной ветеринарии, Москва

Поступило 23 IX 1955

Изучение закономерности взаимодействия организма и среды оказывает реальную помощь животноводству в раскрытии резервов, способствующих повышению продуктивности и поголовья животных. Несмотря на важность физиологии анализаторов для практики животноводства, их изучение до последнего времени стояло вне круга научных исследований. Одной из причин этого являлось отсутствие надлежащих приемов исследования, позволяющих объективно изучать физиологию анализаторов у животных.

К настоящему времени в Отделе физиологии Всесоюзного Института ветеринарии разработаны приемы, позволившие изучать у молочных коров основные закономерности в деятельности зрительного, слухового, кожного и вкусового анализаторов. С 1954 г. мы приступили к изучению обонятельного анализатора, имеющего важное значение.

Для объективного учета реакций подопытных животных нами использован метод условных рефлексов.

Исследования проводились в специальной камере для изучения условнорефлекторной деятельности у крупного рогатого скота по двигательнo-оборонительной методике.

В качестве безусловного раздражителя применялся индукционный ток. Условными раздражителями были разные пахучие вещества.

Для изучения обоняния у крупного рогатого скота после длительных исканий была сконструирована специальная маска, отличающаяся: портативностью, герметичностью, удобством одевания, крепления на голове животного, минимальным вредным пространством и малым сопротивлением.

Маска изготовлена из белой жести и по форме напоминает усеченный конус. Величина маски может быть различной в зависимости от размеров головы животного.

В верхней передней части маски имеются два вдыхательных клапана, через которые воздух из камеры поступает в дыхательные пути животного. Между двумя входными клапанами располагаются три металлических соска с надетыми на них резиновыми трубками, через которые в полость маски можно подавать пахучие вещества. Сбоку маски, ниже одного из дыхательных клапанов, располагается еще один сосок.

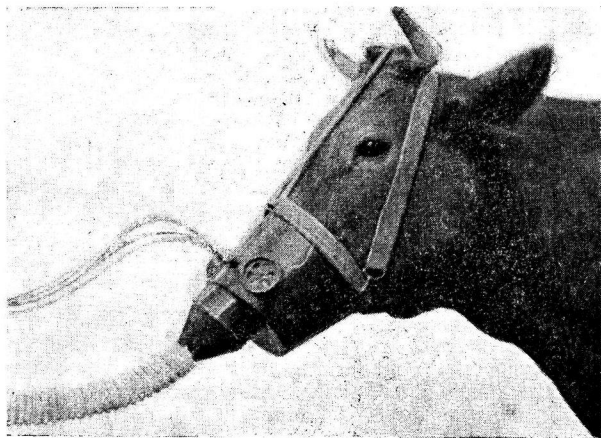


Рис. 1. Общий вид маски, укрепленной на голове подопытного животного.

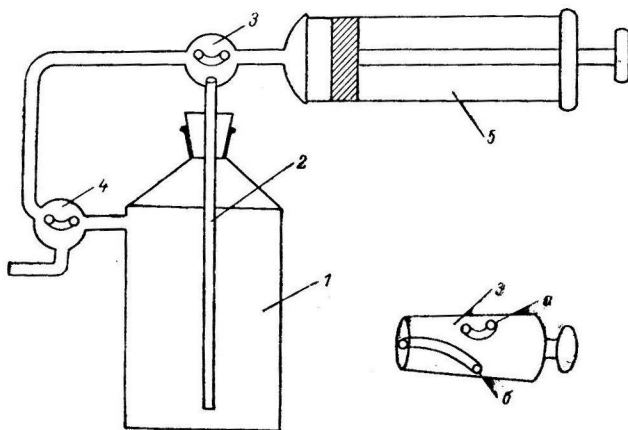


Рис. 2. Схема прибора для изучения обоняния.

Объяснение в тексте.

на который надевается резиновая трубка, соединяющая полость маски с капсулой, для записи дыхания на кимографе.

На передней стенке маски расположен большой выдыхательный клапан, заключенный в металлическую конусообразной формы коробку, на которую одевается гофрированная резиновая трубка. Герметичность маски достигается при помощи резинового obturator — тонкой пластинки и укрепленной на бортах расширенной части маски. В центре obturator имеет отверстие, через которое проходит морда животного при одевании маски. Маску фиксируют на голове животного посредством специальных ремней (рис. 1).

Выдыхаемый животным воздух через выдыхательный клапан и гофрированную трубку поступает за пределы камеры. Отведение выдыхаемого животным воздуха из камеры обеспечивает чистоту воздуха в камере, что делает возможным в один сеанс применить различные пахучие вещества. Пахучие вещества в полость маски вводятся при вдохе животного, что контролируется по дыхательной кривой, записываемой на кимографе.

Для измерения обонятельной чувствительности, т. е. способности различать разные запахи или интенсивность одного и того же запаха, нами применяется прибор специальной конструкции (рис. 2). Прибор состоит: из склянки (1) емкостью 3—5 литров, стеклянной трубки (2), проходящей через стеклянную шлифованную пробку почти до дна склянки, комбинированного крана (3), имеющего серповидный ход (а), при помощи которого можно соединять полость склянки или шприца с атмосферным воздухом (б), серповидного крана (4), при помощи которого полость склянки можно соединять с маской или шприцем, и шприца (5), служащего для подачи определенного объема воздуха в полость маски. Это приспособление дает возможность вводить в полость маски определенный объем воздуха и менять концентрацию пахучих веществ в любых соотношениях.

Использование прибора дает возможность измерять обонятельную чувствительность по концентрации пахучего вещества.

Для исследования обоняния при помощи указанного прибора можно использовать водные, масляные и глицериновые растворы пахучих веществ. Концентрация пахучих веществ в воздухе склянки должна быть пропорциональна концентрации данного вещества в растворе. Для определения чувствительности обоняния применяется несколько склянок с различными пахучими веществами.

Пахучие вещества из склянок поступают в полость маски по разным резиновым трубкам.

Использование метода условных рефлексов с применением отмеченных выше приспособлений дает возможность объективно изучать физиологию обоняния у молочных коров.

METHODS OF INVESTIGATION OF OLFACTION IN CATTLE

By A. A. Kudriavtzev and N. I. Lozhkin

From the department of physiology, All-Union Institute of Experimental Veterinary Science, Moscow

ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
Физиологический журнал, 1956, № 8.			
651	5 сверху	автоматическим углам	автоматическим узлам
660	3 »	<i>А. И. Наумено</i>	<i>А. И. Науменко</i>
Физиологический журнал, 1956, № 9.			
792	19 снизу	волокон этой связки и линией	волокон этой связки и линией, соединяющей место прикрепления собственной связки надколенника и ось коленного сустава.
792	3 »	$P = 700 \text{ г}; \times 45^\circ = 497 \text{ г},$	$P = 700 \text{ г} \times \cos 45^\circ = 497 \text{ г},$
829	11 сверху	в год, о печатании	в год, а также печатания

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
А. Д. Сперанский. «Торможение» в патологии	831
И. А. Лапина. Взаимоотношение пищевых и кислотных рефлексов, различающихся по месту безусловного подкрепления	838
А. И. Счастны й. О восстановлении корковых временных связей, находящихся в латентном состоянии	844
А. М. Бентелев. Влияние асфиксии и обескровливания на рефлексы спинного мозга	849
В. В. Фролькис и А. В. Фролькис. О механизме адаптации рефлекторных реакций	854
И. П. Кричевская и Е. Г. Скипина. Зависимость венозного давления от кровенаполнения селезенки	861
Р. С. Гартштейн. Рефлекторные влияния с кишечника на желчеотделительную функцию печени	868
Р. О. Файтельберг, Л. А. Семенюки и Л. А. Рябова. Интероцептивные влияния с тонкого отдела кишечника на секрецию поджелудочного сока и желчи у овец	877
А. И. Архиповец. О возрастных особенностях слюноотделения у поросят	882
П. М. Старков и В. М. Покровский. К вопросу о корковой регуляции мочеотделения у человека	887
П. Ф. Солдатенков и С. М. Ганюшкина. Условный рефлекс на кровообращение, дыхание и газообмен у крупного рогатого скота	893
Г. Н. Аронова. Рефлекторные влияния на венозное кровообращение при перевязке ветвей венечных артерий	898
В. Л. Бианки. Выработка дифференцировочного торможения с рогов матки собаки	907

Методика физиологических исследований

В. П. Ларионов. Новый тип воспринимающей и регистрирующей капсулы	913
О. Б. Собиева. Кишечно-поджелудочная фистула с выведением кишки в кожный лоскут	914
А. А. Кудрявцев и Н. И. Ложкин. К методике изучения обоняния у коров	916

CONTENTS

	Page
A. D. Speransky. «Inhibition» in pathology	831
I. A. Lapina. Relationship between conditioned reflexes based on responses to food and to acid obtained from different sites of unconditioned stimulation	838
A. I. Stchasny. Restitution of obsolete cortical conditioned functions in latency	844
A. M. Bentelev. Effects of anoxia and of blood letting upon spinal reflexes	849
V. V. Frolkis and A. V. Frolkis. Adaptation mechanisms in the effects of reflex reactions	854
S. P. Kritchevskaja and E. G. Skipina. Effects of blood storage in the spleen upon venous blood pressure	861
R. S. Hartstein. Response of bile secretory liver function to stimulation of intestinal afferent nerves	868
R. O. Faitelberg, L. A. Semenyuk and L. A. Ryabova. Influence of interoceptive stimulation of small bowel afferents upon pancreatic juice and bile secretion in sheep	877
A. I. Arkhipovetz. Salivation in piglets of different age groups	882
P. M. Starkov and V. M. Pokrovsky. Cortical regulation of the excretion of urine in man	887
P. V. Soldatenkov and S. M. Ganiushkina. Conditioned circulatory and respiratory reflexes in cattle of taguil breed	893
G. N. Aronova. Reflex reactions of coronary circulation after ligation of branches of coronary arteries	898
V. L. Bianki. Establishment of differentiating inhibition in response to stimulation of uterine horns in dogs	907
V. P. Lariонов. New type of recording membrane-receptor	913
O. B. Sobieva. Permanent duodeno-pancreatic fistula exteriorised into cutaneous pouch	914
A. A. Kudriavtzev and N. I. Lozhkin. Methods of investigation of olfaction in cattle	916

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 ($1\frac{1}{2}$ 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 вписаны на машинке или от руки — четко, библиотечным почерком.

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

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

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. О., Менделеевская лин., 1. Издательство Академии Наук СССР. Редакция «Физиологического журнала СССР». Телефон А-279-72.