

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 XLIII, № 11

Н О Я Б Р Ъ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1957

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)



К 40-й ГОДОВЩИНЕ ВЕЛИКОЙ ОКТЯБРЬСКОЙ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ

Сороковую годовщину Великой Октябрьской социалистической революции народы Советского Союза встречают величайшими достижениями в области промышленности, сельского хозяйства, культуры.

Огромных успехов в своем развитии достигла и советская наука, в частности биология и медицина.

Наука и социализм неразрывно связаны друг с другом. Только в условиях советского общественного строя наука обрела необходимые и благоприятные условия для своего успешного развития и в руках освобожденного народа сделалась могучим орудием социалистического строительства.

«Раньше, — говорил на заре революции великий основатель Советского государства В. И. Ленин, — весь человеческий ум, весь его гений творил только для того, чтобы дать одним все блага техники и культуры, а других лишить самого необходимого — просвещения и развития. Теперь же все чудеса техники, все завоевания культуры станут общенародным достоянием, и отныне никогда человеческий ум и гений не будут обращены в средства насилия, в средства эксплуатации» (т. 24, стр. 436).

Быстрый, все расширяющийся и углубляющийся прогресс в СССР научных знаний во всех областях начался сейчас же после победы Октябрьской революции.

Коммунистическая партия и правительство Советской страны с первых же лет установления социалистического строя оказывали всемерную помощь развитию науки, в том числе физиологии. Так, еще в годы экономической разрухи, вызванной гражданской войной, Совет Народных Комиссаров вынес известное постановление, подписанное В. И. Лениным 24 января 1921 г., о создании наиболее благоприятных условий для научной работы в лабораториях академика И. П. Павлова.

В этом замечательном документе была вместе с тем отчетливо выражена забота о сохранении того ценного и важного в науке, что получило Советское государство от старой России. Русские ученые до революции, несмотря на исключительно трудные условия для научной деятельности, сумели внести немеркнущий вклад в мировую науку. Классические труды И. М. Сеченова в XIX в., Н. Е. Введенского и И. П. Павлова в конце XIX и в начале XX в. оказали громадное влияние на развитие физиологии. Большой научный интерес имели работы Ф. В. Овсянникова, В. М. Безтерева, В. Я. Данилевского, А. Я. Данилевского, И. Р. Гарханова, Б. Ф. Веризо, Н. А. Миславского и других талантливых русских ученых. Но недостаток лабораторий и институтов, разбросанных в немногочисленных университетских городах старой России, ничтожность ассигнований на нужды экспериментальных работ, немногочисленность штата сотрудников и, наконец, глубокое равнодушие, а подчас и враждебность к интересам науки со стороны правящих кругов тяжело сказывались и на развитии физиологической науки.

Только Великая Октябрьская социалистическая революция вывела русскую физиологию на широкую дорогу творческих достижений в интересах народного здравоохранения, педагогического дела, физического воспитания и спорта, производственного труда и сельского хозяйства.

В Советском государстве научные исследования в области физиологии и сопредельных дисциплин (биохимии, фармакологии и др.) получили невиданный ранее размах. Выросли многочисленные кадры высококвалифицированных специалистов. Были созданы большие физиологические (а также биохимические) институты, лаборатории, станции. Биологическая станция в Колтушах под Ленинградом (ныне филиал Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР) — «столица условных рефлексов» — сделалась известной всему миру. Кроме Ленинграда, Москвы, Киева с их мощными физиологическими институтами, крупные очаги физиологической мысли выросли в Закавказье, Прибалтике, Казахстане, Белоруссии, Средней Азии, Сибири и в других республиках и краях Советского Союза. Кроме специальных научно-исследовательских институтов, проблемы нормальной физиологии, биохимии, фармакологии стали разрабатываться на кафедрах многочисленных медицинских институтов, в университетах, сельскохозяйственных, физкультурных и других учебных заведениях. Чрезвычайно увеличилась и расширилась проблематика физиологических исследований. Стала широко применяться комплексная и коллективная разработка проблем. Вошло в жизнь планирование исследовательских заданий в государственном масштабе.

Исключительно большие размеры приняла разработка вопросов физиологии высшей нервной деятельности в лабораториях величайшего физиолога XX в. И. П. Павлова. В высшей степени важная и ценная работа по дальнейшему развитию павловских идей была произведена в лабораториях Л. А. Орбели, К. М. Быкова, А. Д. Сперанского и многих других. В результате материалистическое учение И. П. Павлова о работе больших полушарий головного мозга приобрело мировое признание.

В тесной связи с учением о высшей нервной деятельности развивалась в СССР физиология анализаторов (органов чувств).

Интенсивному исследованию подверглись вопросы общей физиологии нервной системы, поставленные Н. Е. Введенским, — концепция торможения как парабоза, понятие о лабильности (подвижности) нервной ткани, зависимость реакции от частоты и силы раздражения. Продолжая развитие проблематики Н. Е. Введенского, советские ученые создали теорию доминанты и усвоения ритма нервными центрами (А. А. Ухтомский), развили учение о паранекротическом состоянии клеток и тканей. Весьма важные факты были обнаружены при изучении раздражающего и поляризующего действия электрического тока на нервную ткань. Ценные материалы опубликовал по ионной теории возбуждения П. П. Лазарев. Большая работа была проведена по электроэнцефалографии (И. С. Беритов, М. Н. Ливанов).

Внимательному и широкому изучению подверглась физиология внутренних органов. Физиологические системы крови, кровообращения, пищеварения, дыхания, экскреции привлекли большое число исследователей. Особо должно быть отмечено установление тесной связи внутренних органов с большими полушариями головного мозга и создание теории кортико-висцеральных отношений (К. М. Быков).

Широкую известность получили работы по физиологии симпатической иннервации, тесно связанные с выдвинутой Л. А. Орбели теорией адапционно-трофического действия симпатической нервной системы.

Крупнейшим достижением советской физиологической мысли является создание основ эволюционной физиологии.

Как самостоятельные ветви физиологической науки в СССР оформились возрастная физиология, затем тесно связанные с практикой физиология труда и физиология спорта. Значительное развитие получила физиология сельскохозяйственных животных.

В тесном контакте с физиологической наукой в СССР развивались биохимия, фармакология, патофизиология и многие другие медицинские и биологические дисциплины.

Биохимия за 40 лет советского строя чрезвычайно разрослась, окрепла и достигла высокого уровня. В своем развитии она базировалась на диалектико-материалистической характеристике обмена веществ в живых организмах.

Ученые СССР подвергли глубокому изучению проблему связи между живым веществом и окружающей его средой (В. И. Вернадский) и проблему возникновения жизни. Труды советских биохимиков имели большое значение как для выяснения структуры белковых тел, так и для выяснения химических и физико-химических свойств белков различного происхождения. Выдающиеся исследования были проведены в области ферментов. Разработка перекисной теории биологических окислений и фосфорилиза, изучение связи между дыханием и процессами фосфорилирования, анализ пастеровского феномена, открытие аденозинтрифосфатных свойств миозина, обнаружение реакции переаминирования и другие работы по энзимологии вошли в историю биохимии как крупные достижения советской биохимии.

Характерной особенностью биохимии СССР в настоящее время является стремление к познанию природы химических процессов, тесно связанных с осуществлением физиологической деятельности животных организмов. Это новое направление получило название «функциональной биохимии». К нему относятся исследования по механохимии мышц (В. А. Энгельгардт), а также по биохимии мозга и других тканей и систем. Значительная работа проделана в области клинической биохимии.

В тесном единении с физиологией проводилась творческая работа и в фармакологии, которая достигла больших успехов как в области теории, так и в области изыскания и получения новых лекарственных препаратов путем химического синтеза и использования лекарственной флоры Советского Союза. Исследования советских фармакологов были в особенности связаны с поисками средств экспериментальной (медикаментозной) терапии патологических процессов, с анализом механизмов действия лекарственных средств и с выяснением зависимости действия лекарственных веществ на организм от их химического строения.

Фармакологи СССР совместно с физиологами широко применяли лекарственные вещества для изучения природы физиологических функций и получили в этом направлении весьма значительные результаты.

Огромных успехов достигли советские ученые в области физиологической науки, а также биохимии, фармакологии и других сопредельных дисциплин. Но еще более крупные и ответственные задачи выдвигает перед ними жизнь советского народа, требования социалистического строительства.

Пожелаем же в сороковую годовщину Великой Октябрьской социалистической революции процветания и дальнейших успехов советской физиологии, биохимии и фармакологии.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОСЛЕ ВЕЛИКОЙ ОКТЯБРЬСКОЙ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ

И. В. Данилов и П. С. Купалов

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

Великая Октябрьская социалистическая революция 1917 г. ознаменовала собой новую эру в развитии человеческого общества, создала новые социальные отношения, поставила человека в условия безграничного развития материальных и духовных ценностей, создала новое отношение к труду, к человеку, занятому созидательной творческой работой на благо народа. Ярчайший пример этому — отношение В. И. Ленина, Коммунистической партии и Советского правительства к одному из наиболее выдающихся ученых нашей родины — академику Ивану Петровичу Павлову, творцу материалистического учения о высшей нервной деятельности.

Создавая новое учение о функциях головного мозга, требовавшее особых условий работы, особой формы мышления, И. П. Павлов на заре этого прекраснейшего периода своей научной деятельности пережил немало тяжелых минут, сталкиваясь с непониманием, равнодушием и прямым противодействием.

Плодотворное развитие нового учения требовало создания специальной лаборатории, на постройку которой были пожертвованы общественные средства. Но строительство этой лаборатории в Институте экспериментальной медицины встречает препятствия. И. П. Павлов с горечью пишет об этом попечителю института принцу Ольденбургскому:

«Простите смелость еще раз беспокоить Вас вопросом о моей новой лаборатории. Смее просить Ваше высочество оставить ее на первоначально предположенном месте, около моей теперешней лаборатории. На месте пруда она будет стоить таких денег, которых у нас нет и которых неоткуда достать, т. е. она не будет построена совсем; не говоря о других существенных неудобствах. Не могу скрыть обиды, что для чужой постройки, из которой, кажется, вышло не особенно много толку, пожертвовали большой красотой институтской усадьбы, старым прудиком, а для моей лаборатории жалеют лужайку. Наконец и то сказать: Институт должен славиться не своими лужайками и видами, а научными учреждениями. А я ручаюсь, Ваше высочество, всем моим смыслом, что проектируемая лаборатория, и сама по себе, и тем, что из нее выйдет, немало прибавит к научной репутации Вашего института».

Резким контрастом такому отношению к науке было постановление Совета Народных Комиссаров от 24 января 1921 г., подписанное В. И. Лениным, — постановление, определившее дальнейшее развитие научной деятельности И. П. Павлова.

И это — в первый год после тяжелой борьбы с иностранными захватчиками и белогвардейщиной. На протяжении всей дальнейшей деятельности И. П. Павлова Коммунистическая партия и Советское правительство неустанно следили за успехами его работы, создавая все необходимые условия для плодотворной деятельности.

35 лет своей жизни И. П. Павлов посвятил разработке новой, созданной им науки — физиологии больших полушарий головного мозга, высшей нервной деятельности. Этот титанический труд — «плод неотступного думания» — является одним из высочайших взмахов человеческого ума, человеческого гения, которым справедливо гордится советский народ.

Материалистическое учение о высших функциях головного мозга, созданное И. П. Павловым, неизбежно должно было появиться в нашей стране как результат влияния русской материалистической философии революционеров-демократов — Белинского, Герцена, Чернышевского, Добролюбова — на естествознание. Развивая блестящие догадки И. М. Сеченова, И. П. Павлов создал «настоящую физиологию больших полушарий». Как истинный творец и пионер нового, И. П. Павлов для разработки новой области науки создал оригинальную собственную методику, впервые позволившую объективно, с физиологических позиций изучать ту деятельность организма, в которой до этого безраздельно господствовала психология, причем психология преимущественно идеалистического направления.

И. П. Павлов и его многочисленные ученики (И. Ф. Толочин, Б. П. Бабкин, Г. П. Зеленый, Л. А. Орбели, И. В. Завадский, Н. И. Красногорский, Н. А. Рожанский, М. К. Петрова, Г. Ф. Фольборт, П. С. Купалов, Ю. П. Фролов, Н. А. Подкопаев, Д. С. Фурсиков, И. С. Розенталь, К. М. Быков, В. В. Рикман, А. Г. Иванов-Смоленский, Ф. П. Майоров, П. К. Анохин, Э. А. Асратян, В. В. Яковлева, К. С. Абуладзе, А. О. Долин, Л. Н. Федоров, О. П. Ярославцева, В. К. Федоров, Д. А. Бирюков, Г. В. Скипин и многие другие) создали и стали разрабатывать новую область науки — физиологию высшей нервной деятельности.

Установление И. П. Павловым понятия условного рефлекса как явления физиологического, где речь идет об образовании временной связи между двумя деятельностями организма в результате образования временной связи между двумя очагами возбуждения в коре больших полушарий, дало возможность изучать физиологическую деятельность головного мозга.

Новая область физиологии была направлена на исследование той деятельности организма, которая связана с отражением внешнего мира, установлением соотношений и регуляцией деятельности организма в соответствии с требованием меняющейся внешней среды.

И. П. Павлову было ясно, что в конечном результате предметом изучения новой науки будет та область, которая до сих пор обозначалась как область психического. Эта глубокая мысль базировалась на том основании, что элементарное явление в деятельности головного мозга — условный рефлекс, — будучи явлением чисто физиологическим, вместе с тем объясняло одно из основных понятий психологии — явление ассоциации.

Исторически первые работы в лаборатории И. П. Павлова были посвящены тем условным рефлексам, которые образуются в условиях естественной жизни животного, прежде всего в связи с едой — рефлекс на вид и запах пищи, получившие названия натуральных пищевых условных рефлексов. Решение задачи образования искусственных условных рефлексов — образование связи между двумя очагами возбуждения — дало мощный толчок для дальнейшего расширения работ, как говорил Павлов, — «дело вышло на широкую дорогу». Полученные результаты, подтвердив правильность физиологического понимания явления, дали средство для дальнейшего неограниченного изучения работы больших полушарий головного мозга.

Первым важным достижением в изучении физиологии больших полушарий было установление того факта, что коре больших полушарий присуща особая форма процесса торможения, свойственная только корковым клеткам. Это торможение было названо внутренним, или выработанным, торможением. Изучение данного явления позволило установить

различные виды внутреннего торможения — угасательное, дифференцировочное и запаздывающее. Было показано, что эти виды внутреннего торможения имеют определяющее значение в уточнении соотношений животного с внешним миром.

Дальнейшим успехом в развитии физиологии высшей нервной деятельности явилась разработка концепции об общей функциональной конструкции коры больших полушарий и доказательство того, что у высших животных именно кора полушарий является органом условных рефлексов. Развитие этих представлений связано с огромной работой по оперативному удалению как различных отделов, так и всей коры больших полушарий. Полученные факты позволили И. П. Павлову выдвинуть понятие об анализаторах и развить учение об анализаторной и синтетической деятельности коры больших полушарий.

Огромное значение для дальнейшего развития нового предмета имело установление факта движения процессов возбуждения и торможения по массе больших полушарий, на основании чего был сформулирован закон иррадиации и концентрации процессов возбуждения и торможения. Одновременно было показано, что двигательная область коры является восприимчивой областью, двигательным анализатором, при помощи которого образуются двигательные условные рефлексы.

Таково краткое содержание основных работ и основных направлений в разработке высшей нервной деятельности, проведенных в лабораториях И. П. Павлова до Великой Октябрьской социалистической революции.

Советский период в развитии учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности был особенно плодотворным благодаря исключительному вниманию и огромной помощи, которые оказывались его работам со стороны Коммунистической партии и Советского правительства.

Советский период в творчестве И. П. Павлова в целом характеризуется выдвижением и разработкой крупных проблем, имеющих огромное значение для физиологии и медицины. В этот период происходит окончательное формирование нового предмета, систематизация и обобщение всего накопленного материала, выходят в свет два классических труда И. П. Павлова — «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» и «Лекции о работе больших полушарий головного мозга», в которых дано изложение предмета высшей нервной деятельности и намечены основные перспективы его дальнейшего развития.

Из отдельных работ советского периода необходимо отметить исследования, установившие явление взаимной индукции нервных процессов (Д. С. Фурсинов), представляющее собой весьма существенный механизм в деятельности коры больших полушарий.

Большой общепсихологической проблемой, имеющей также важное значение и для медицины, явилась проблема сна. Многочисленные факты, полученные на лабораторных животных, позволили говорить о тождестве сна и внутреннего торможения (Н. А. Рожанский, М. К. Петрова). Анализ полученного материала показал, что явление сна есть результат иррадиации тормозного процесса, захватившего всю кору больших полушарий, а в глубоких стадиях спустившегося и на ниже лежащие отделы головного мозга.

Тесно связанной с этой проблемой оказалась проблема гипноза. Было установлено (Бирман), что гипноз есть особый случай иррадиации внутреннего торможения, отличающийся от сна своей интенсивностью и экстенсивностью. Он может захватить то большие, то меньшие районы коры полушарий, быть то более, то менее глубоким.

Многочисленные наблюдения на животных показали разнообразие гипнотических состояний и позволили проследить постепенный переход

от бодрого состояния до полного сна. И. П. Павлов, анализируя эти факты, говорил о фазовых состояниях в коре больших полушарий, сближая тем самым данное явление с теми фактами, которые позволили Н. Е. Введенскому создать теорию парабоза. Было установлено, что на различных стадиях перехода от бодрого состояния к состоянию полного торможения, т. е. на различных стадиях тормозного состояния коры больших полушарий, наблюдается различный эффект от действия раздражителей разной силы (И. П. Разенков). А именно: уравнительная фаза, когда сильные и слабые раздражители дают одинаковый эффект, парадоксальная фаза, когда сильные раздражители дают меньший эффект, нежели слабые, и, наконец, ультрапарадоксальная фаза, когда положительные условные раздражители не вызывают эффекта, а тормозные раздражители дают положительный эффект.

Чрезвычайно интенсивно и плодотворно проходило изучение свойств основных нервных процессов коры больших полушарий — возбуждения и торможения. Было установлено, что процессы коркового возбуждения и торможения прежде всего характеризуются своей силой, подвижностью и взаимной уравновешенностью, определяя этим особенности поведения отдельных животных. Изучение основных свойств нервных процессов явилось основой учения о типах нервной деятельности животных. В зависимости от силы нервных процессов лабораторные животные разделились на две группы — сильных и слабых. В зависимости от степени уравновешенности нервных процессов сильные животные разделились на уравновешенных и неуравновешенных. Сильные и уравновешенные в свою очередь оказались разделенными на инертных и подвижных.

Изучение изменений основных нервных процессов при предъявлении нервной системе животных задач различной трудности позволило И. П. Павлову перейти к изучению патологии в. н. д., что составило одну из блестящих страниц этой науки и имеет большие перспективы для практической медицины.

Как было установлено И. П. Павловым и его сотрудниками, расстройства высшей нервной деятельности, имеющие характер хронических, длительных отклонений этой деятельности от нормы, возникают в результате перенапряжения силы или подвижности основных нервных процессов. Было показано, что следующие болезнетворные моменты приводят к перенапряжению нервных процессов:

1. Слишком сильные или слишком сложные для нервной системы данного животного условные раздражители.

2. Чрезмерно удлиненные или очень тонкие предельные дифференцировки, а также увеличение тормозных условных раздражителей в системе условных рефлексов.

3. Непосредственное следование одного за другим или одновременное действие противоположных нервных процессов — возбуждения и торможения.

4. Изменение динамического стереотипа.

5. Нарушение нормальной работы эндокринных органов, например кастрация.

Патологические отклонения нервных процессов от нормы проявляются в следующих изменениях нервной деятельности животных:

1. Ослабление раздражительного процесса ведет к уменьшению положительных условных рефлексов и к преобладанию тормозного процесса. Последнее сказывается особенно в появлении различных фаз гипнотического состояния.

2. Ослабление тормозного процесса приводит к нарушению тормозных рефлексов и к ненормальному преобладанию раздражительного процесса.

3. Нарушение нормальной подвижности нервных процессов ведет к их патологической лабильности или патологической инертности.

4. Возникающие при патологическом течении нервных процессов нервные заболевания выражаются различными симптомами: изменением нормальной величины условных рефлексов и правильных количественных соотношений рефлексов на различные условные раздражители, хаотической условнорефлекторной деятельностью — отказами от еды, беспокойством и буйством, циркулярностью, негативизмом и т. д.

Наряду с экспериментальным вызовом нарушений высшей нервной деятельности большая работа была проведена по изучению способов лечения этих нервных расстройств. Блестящие результаты были получены при применении некоторых фармакологических веществ — брома и кофеина. Знание конкретных механизмов нервных нарушений позволило избирательно воздействовать на эти механизмы. Так, применение солей брома, вызывая усиление процесса внутреннего торможения, способствовало уточнению баланса между процессами возбуждения и торможения. Кофеин приводил к тому же результату через усиление возбудительного процесса.

Изучение функциональной структуры коры головного мозга, органа, осуществляющего правильные соотношения организма с внешней средой, предъявляющей к организму многообразные и переменные требования, позволило И. П. Павлову развить представление о деятельном состоянии коры как о некоей функциональной мозаике, созданной сложной системой взаимодействующих очагов возбуждения и торможения. Кора головного мозга стала пониматься как орган сложных динамических функций.

Одним из важных функциональных механизмов в деятельности коры больших полушарий является механизм динамической стереотипии (Купалов, Скипин, Асратян). Это явление обусловлено тем, что в результате постоянного стереотипного применения одной и той же последовательной системы раздражителей в коре головного мозга формируется такая же последовательность смены очагов возбуждения и торможения. В случае длительного применения такого стереотипа последовательность протекания нервных процессов фиксируется в коре больших полушарий и может происходить и в отсутствие вызывавших ее раздражителей. Переделка старого, установившегося стереотипа новым связана со значительным нервным трудом.

Создание в 1935 г. Биологической станции в Колтушах дало И. П. Павлову возможность приступить к физиологическому изучению высшей нервной деятельности высших обезьян — шимпанзе (Денисов). Проведенная работа позволила Павлову дать суровую критику так называемой гештальтистской психологии, являвшейся одной из разновидностей дуализма.

Вместе с тем в Колтушах было положено начало изучению значения влияний внешней среды для формирования в. н. д. (Ф. П. Майоров).

Советское правительство выделило в распоряжение И. П. Павлова две клиники — нервную и психиатрическую, где Павлов смог приступить к изучению в. н. д. человека.

В результате клинических наблюдений И. П. Павлов смог дать анализ физиологических механизмов, лежащих в основе нарушений высшей нервной деятельности человека при некоторых нервных и психических заболеваниях (неврозы, истерия, шизофрения и др.). Вместе с тем работа в клинике позволила И. П. Павлову показать качественное отличие в. н. д. человека от в. н. д. животных, заключающееся в «чрезвычайной прибавке к механизмам нервной деятельности» в виде второй сигнальной системы.

Вторая сигнальная система — слово — составляет «специальную нашу сигнальную систему действительности, будучи сигналом первых сигналов» (Павлов). Человеческая

речь развилась в результате социальной трудовой деятельности человека по принципу условных рефлексов. Вся деятельность, связанная с реагированием человека на слышимые и видимые слова, с произнесением и изображением слов, вся вообще словесная мыслительная деятельность приурочена к определенной функциональной системе коры больших полушарий. Она и представляет собой вторую сигнальную систему. Совершенно естественно, что между этой сигнальной системой и сигнальной системой, связанной с непосредственными воздействиями конкретной действительности через различные рецепторы, существует определенная связь.

Таким образом, огромная работа коллектива под руководством И. П. Павлова создала стройное материалистическое учение о физиологических основах деятельности головного мозга, определяющей поведение животного во внешней среде, отражение этой среды. Открытие основных закономерностей аналитической и синтетической функций мозга, нервных механизмов, лежащих в основе этой деятельности, позволили показать процесс постепенного формирования и усложнения этих функций вплоть до сложнейших их форм, получающих качественно новые характеристики в виде высшей нервной деятельности человека.

Как известно, общий подход к изучению высших функций головного мозга представлялся И. П. Павлову в следующих основных направлениях: исследование безусловных сложнейших специальных рефлексов, деятельности базальных ганглий как фундамента внешней деятельности организма, деятельности коры, способа соединения и взаимодействия этих ганглиев и коры.

Значительные успехи в развитии первого и второго разделов достигнуты Н. А. Рожанским и коллективом его сотрудников. Многолетнее изучение сложнейших безусловных рефлексов подкорково-стволовой части головного мозга осуществлялось ими с применением разнообразных методик, в том числе при помощи вживленных хронических электродов, позволявших изучать электрическую активность этих областей, производить изолированное раздражение ограниченных групп нервных клеток и вызывать при этом специфические рефлекторные акты. Полученные результаты дали возможность расширить группу сложнейших биологических рефлексов, установить их рефлекторные дуги, локализацию их в подкорково-стволовой части мозга. Вместе с тем было изучено взаимодействие установленных рефлексов и связь их с корковой деятельностью.

Чрезвычайно интересные данные по характеристике сложнейших врожденных рефлексов были получены Н. А. Промптовым (в лаборатории Л. А. Орбели). Оказалось, что врожденные формы поведения не остаются неизменными, а меняются в зависимости от факторов внешней среды. Для сохранения и укрепления врожденных двигательных актов (например, способность строить гнездо у канарейки) необходима ранняя тренировка этих безусловных рефлексов. Вместе с тем при выработке приобретенных навыков наблюдается большая или меньшая степень доминирования этих форм поведения над врожденными.

Важные для понимания эволюции высшей нервной деятельности материалы получены в лаборатории Д. А. Бирюкова, где были установлены переходные (промежуточные) между условными и безусловными рефлексами формы временных связей. У низших животных почти стирается грань между условными и безусловными рефлексами. Так, кролики, питавшиеся со дня рождения только молоком, сразу же начинают есть зеленые листья, так как они являются для кроликов безусловными раздражителями. Вид же и запах овощей не вызывает такой реакции, и они становятся натуральными условными раздражителями только после того, как животные несколько раз поедят предложенную пищу.

Условный рефлекс, как центральное явление в учении о высшей нервной деятельности, постоянно находился в центре внимания исследова-

ний, проводившихся в лаборатории И. П. Павлова. Это значение он сохранил и в настоящее время.

Условный рефлекс как явление нервного синтеза представляет возможность для изучения и понимания замыкательной функции коры больших полушарий (результатом чего является и сам условный рефлекс) и места его замыкания, его локализации.

Как известно, в последние годы И. П. Павлов вернулся к первоначальному пониманию места замыкания условных рефлексов, высказанному еще в диссертации Б. П. Бабкина (1904 г.), и считал, что

«образование новой нервной связи, замыкательный процесс, целиком происходит в больших полушариях, т. е. в них находятся не только пункты приложения бесчисленных индифферентных раздражений, но в них же лежат и деятельные пункты, представители безусловных рефлексов, между которыми устанавливается новая связь».

Вопрос, поднятый работами Г. П. Зеленого, установившего возможность образования временных связей у собак с удаленной корой больших полушарий, в результате многочисленных исследований последнего времени, проведенных как в плане сравнительно-эволюционном, так и на животных, лишенных коры больших полушарий в результате оперативного вмешательства, получает удовлетворительное решение.

Сравнительно-физиологические исследования (Д. А. Бирюков, А. А. Волохов, Л. Г. Воронин, А. И. Карамян и др.) показали, что механизм замыкательной функции, образование временных связей, присущ в той или иной степени всем позвоночным, стоящим на разных этапах эволюционного развития. Однако по мере поднятия вверх по эволюционной лестнице эта функция, совершенствуясь, перемещается в восходящем направлении центральной нервной системы, достигая наибольшего совершенства при развитии коры головного мозга.

Исследования, проведенные на животных с удаленной корой больших полушарий (Н. Ю. Беленков и др.), показали, что и у этих животных возможно образование временных связей за счет подкорковых структур. Однако эти временные связи крайне несовершенны и не обеспечивают того высокого приспособления организма к внешней среде, которое наблюдается у интактных животных. Все это дает основание рассматривать замыкательный механизм как функцию эволюционирующую, имеющую и более простые формы, которые можно установить и для более простых нервных структур. Это положение может служить хорошей основой для понимания и компенсаторных явлений, когда в результате тех или иных повреждений коры больших полушарий замыкательная функция может осуществляться за счет ниже лежащих структур головного мозга.

Таким образом, положение И. П. Павлова о коре как органе временных связей, обеспечивающих совершенное приспособление организма к внешним условиям существования, остается в силе.

Одной из важных задач в разработке механизма замыкательной функции коры мозга является изучение коркового представительства безусловных рефлексов. Разработка этого вопроса в основном проводилась в двух лабораториях: в лаборатории, руководимой Э. А. Асратяном, и в Физиологическом отделе им. И. П. Павлова ИЭМ под руководством П. С. Купалова.

Коллектив, руководимый Э. А. Асратяном, систематически занимаясь этим вопросом, шел по линии анализа тех изменений безусловных рефлексов, которые наблюдаются в организме в результате оперативного удаления коры больших полушарий. Многочисленный материал, собранный этой лабораторией, убедительно показал, что после удаления коры изменяется протекание безусловных рефлексов (двигательных, безусловной слюнной секреции, деятельности желудочных желез). Эти рефлексы делаются менее тонкими, менее совершенными и полноценными. Э. А. Асра-

тян совершенно законно считает наблюдаемые изменения результатом удаления корковых компонентов этих рефлексов, их коркового представительства, которое им представляется как корковая ветвь дуги соответствующего безусловного рефлекса.

На основании полученных данных Э. А. Асратян представляет образование условного рефлекса как результат замыкания связи между нервными клетками корковых ветвей безусловных рефлексов, давая общую формулу: «Условный рефлекс первого порядка есть синтез двух или большего числа разных безусловных рефлексов», или, уточняя: «Условнорефлекторная связь замыкается между нервными клетками корковых ветвей дуги безусловного рефлекса и дуги так называемого ориентировочного рефлекса».

Физиологический отдел им. И. П. Павлова систематически изучал явление условного рефлекса с точки зрения организации нервных процессов при его формировании. Большие усилия были направлены на функциональную характеристику коркового представительства безусловных рефлексов, в частности пищевого безусловного рефлекса.

Значительное количество собранных фактов позволило сделать вывод, что кора больших полушарий тесно связана с осуществлением безусловного пищевого рефлекса, делая его более интенсивным и более подвижным.

Новые методические приемы исследования (методика вливания пищи в полость рта, выработка односторонних условных рефлексов) позволили глубже проникнуть в характеристику функциональной структуры коркового представительства и выявить его специфические особенности. Полученные факты позволяют в настоящее время понимать корковое представительство безусловного пищевого рефлекса как сложную функциональную структуру, в которой представлены и функционально связаны все элементы безусловной реакции, включая химические и двигательные компоненты. Есть указания на то, что в составе коркового представительства имеются как клетки афферентные, так и эфферентные. Корковое представительство предстает как образование, имеющее функциональные черты корковых и подкорковых рефлекторных механизмов.

Функциональная характеристика коркового представительства безусловного пищевого рефлекса показала, что протекание в нем нервных процессов — процессов возбуждения и торможения, — сохраняя черты, общие для других анализаторов коры, вместе с тем отличается известной инертностью. Специфической особенностью нервных клеток коркового представительства является суммационная взрывчатость, выступающая как явление нормы, а не патологии.

К. С. Абуладзе разработал интересный оперативный прием, позволяющий в хронических условиях выводить наружу симметричные участки задней трети языка, выкроенные из слизистой оболочки (с сохранением иннервации). Эта операция дает возможность изолированного раздражения рецепторов правой и левой сторон. При соответствующей силе безусловного раздражения (например, кислотного) можно получить слюноотделение из железы только соответствующей стороны. На базе подобного одностороннего безусловного рефлекса вырабатываются и соответствующие односторонние условные рефлексы.

Подобный методический прием расширил возможности изучения парной и раздельной работы коры больших полушарий головного мозга, а также позволил более глубоко проанализировать протекание процессов возбуждения и торможения в дуге безусловного и условного рефлексов.

Исследования, проведенные на собаках с подобной операцией, показали, что в зависимости от силы примененного безусловного раздражения процессы возбуждения и торможения возникают и поддерживаются в одном полушарии, при изменении силы раздражения — одновременно в обоих полушариях с одинаковой или различной интенсивностью. Возбуждение или торможение, вызванное в одном полушарии, может длительное время (часы и дни) удерживаться в месте своего возникновения в латентной форме. Эти опыты также подтвердили, что нервные процессы в корковой части вкусо-

вого анализатора протекают более инертно, нежели в корковых частях других анализаторов.

Изучение формирования новой связи, синтеза условного рефлекса, позволило представить себе этот процесс как формирование объединенного нервного процесса. Условный раздражитель вызывает повышение возбудимости в корковом представительстве безусловного рефлекса, тем самым подготавливая осуществление безусловного рефлекса и влияя на его протекание. Это правило выступает как общий принцип в деятельности больших полушарий — предыдущее звено объединенного нервного процесса всегда подготавливает протекание последующего звена.

Вместе с тем в работах ряда авторов (Г. В. Скипин, Н. П. Муравьева) было показано, что от изменения состояния возбудимости подкоркового пищевого центра зависит реактивность связанных с ним корковых клеток центральной нервной системы собаки: понижение возбудимости подкоркового пищевого центра ведет к уменьшению условнорефлекторных реакций и наоборот.

Таким образом, временная связь заключается не только в том, что условный раздражитель вызывает условную реакцию. Процесс условного возбуждения связан с процессом безусловного возбуждения, а условная и безусловная реакции составляют объединенную нервную деятельность.

Условный раздражитель вместе с тем оказывает влияние на общее функциональное состояние коры больших полушарий, на ее тонус. Сильный условный раздражитель в системе слабых или умеренных по силе условных раздражителей не только сам дает наибольший рефлекторный ответ, но и оказывает стимулирующее влияние на всю кору больших полушарий, в результате чего повышаются рефлексы и на другие, более слабые условные раздражители.

Основные закономерности формирования временных связей, установленные по классической павловской методике, нашли подтверждение в работах М. Н. Ливанова, В. С. Русинова, И. И. Лаптева и многих других физиологов, изучавших данное явление методом электроэнцефалографии.

Большой и трудной задачей, решению которой много сил отдал И. П. Павлов, явилось изучение природы внутреннего, условного торможения. По этому вопросу собран большой фактический материал, но в понимании его наметились две точки зрения.

Успешная работа по изучению различных форм внутреннего торможения была проведена в лаборатории Ф. П. Майорова. Им было показано, что усиление физической интенсивности условного раздражителя, уже вызывавшего запредельное торможение, ведет к усилению этого процесса, изучено взаимодействие дифференцировочного и запредельного торможений.

В Физиологическом отделе им. Павлова установлено, что врожденное, запредельное, торможение, во-первых, тренируемо, во-вторых, при определенных условиях оно может возникать по механизму динамической стереотипии, т. е. условнорефлекторно. Независимо проведенные в лаборатории Ф. П. Майорова и в Физиологическом отделе им. И. П. Павлова исследования перенапряжения тормозного процесса показали, что оно сопровождается стойким растормаживанием дифференцировки с явлением суммационной взрывчатости, снижением общего уровня условнорефлекторной деятельности, появлением гипнотических фаз.

В настоящее время физиология в. н. д. имеет большое количество фактов, подтверждающих представление И. П. Павлова о том, что процесс внутреннего условного торможения развивается из процесса возбуждения, что условные раздражители, связываясь с состоянием торможения, дают начало отрицательным или тормозным условным рефлексам.

В настоящее время показано, что процесс условного внутреннего торможения формируется на основе процесса безусловного торможения, имеющего характер или запредельного торможения, или отрицательной индукции, или же возникающего на основе выработанного внутреннего торможения.

Так, было установлено, что угасательное торможение и торможение, вызывающее падение величины условного пищевого рефлекса при уменьшении количества безусловного подкрепления, развиваются по одним и тем же закономерностям, т. е. представляют собой одинаковый процесс торможения, направленный на перестройку процесса условного возбуждения в соответствии с изменившимися условиями. Так как процесс торможения развивается уже при первом неподкреплении или первом уменьшении количества безусловного подкрепления, то ясно, что это торможение возникает как явление первичное, а не является результатом какой-либо другой рефлекторной деятельности.

Основной нервной механизм этого явления состоит в том, что вызываемый в определенных нервных центрах процесс условного возбуждения не может длиться неограниченно долгое время и по истечении некоторого срока перестраивается, переходит в процесс торможения. Этот процесс перестройки осуществляется в результате того, что возбуждение в корковом представительстве безусловного рефлекса (в данном случае пищевого) может сохранять структуру процесса условного возбуждения и воспроизводить его только в том случае, если получает возбуждающие импульсы сначала от условного, а затем от безусловного раздражителей. Если этого нет, происходит перестройка структуры возбуждения. Всякая перестройка сформированной структуры процесса условного возбуждения осуществляется через посредство процесса торможения, т. е. сначала устраняется прежняя структура, а затем создается новая — или нового процесса возбуждения, или процесса торможения. Установленные механизмы находят подкрепление в фактах общей физиологии.

П. К. Анохин на основании многолетних исследований приходит к иному пониманию природы внутреннего торможения. По его мнению, «всякое неподкрепление едой уже возникшего пищевого возбуждения приводит к развитию у животного, выражаясь языком И. П. Павлова, „трудного состояния“, а сам неподкрепленный раздражитель становится сигналом этого трудного состояния, т. е. попросту, он вызывает теперь у животного не пищевую, а биологически отрицательную реакцию». И дальше: «Внутреннее или условное торможение возникает, таким образом, как результат тормозящего действия более активной биологически-отрицательной реакции на ослабляющуюся в данном случае пищевую реакцию».

Ясно, что вопрос о природе внутреннего торможения требует дальнейшего обсуждения.

Наши представления о механизме внутреннего торможения тесно связаны с учением о типах нервной системы и с учением об экспериментальных неврозах. Однако приходится констатировать, что разработке физиологии типов нервной системы в эксперименте на животных не было уделено должного внимания.

Получены некоторые новые факты о соотношении сил условного и безусловного возбуждения. Оказалось, что у одной группы собак сила условного возбуждения по секреторному эффекту почти равна силе безусловного возбуждения. У таких собак условная слюнная секреция по своей интенсивности близка к безусловной секреции. У другой группы собак сила условного возбуждения примерно в десять раз меньше силы безусловного возбуждения. Эти данные позволили сделать следующий общий вывод: у разных собак имеется различное соотношение свойств

нервных процессов внешних анализаторов и коркового представительства пищевого безусловного рефлекса. Если давать общую жизненную характеристику этим животным, то можно сказать, что одни из них живут в большей степени теми воздействиями, которые производят безусловные раздражители, для других же большее значение имеют многообразные раздражители, адресующиеся к таким высшим анализаторам, как слуховой и зрительный.

Дальнейшее изучение нарушений высшей нервной деятельности позволило к ранее установленным болезнетворным моментам прибавить следующие новые:

1. Трудное регулирование нервных процессов, перенапряжение механизма, регулирующего уровень выполняемой нервной деятельности.

2. Трудное торможение безусловного возбуждения, т. е. столкновение процесса коркового торможения с представленным в коре полушарий процессом безусловного пищевого возбуждения.

3. Одновременное протекание конкурирующих очагов возбуждения в корковом представительстве безусловных рефлексов, столкновение различных рефлексов.

4. Трудные нервные задачи при пониженном тоне коры полушарий.

5. Перенапряжение синтезирующих процессов коры полушарий, механизмов синтетической деятельности.

При этом установлены дополнительные характеристики изменения свойств нервных процессов:

1. Инертность и недостаточность восстановительных процессов корковых клеток с последующей их истощимостью.

2. Патологическая иррадиация процесса торможения.

3. Нарушение замыкательного механизма с образованием и фиксированием патологических условнорефлекторных связей как с определенными деятельностями организма, так и с функциональным состоянием корковых клеток.

4. Явление взрывчатости как результат несоответствия подвижности нервных процессов возбуждения и торможения.

5. Существование животных с особыми свойствами их нервных процессов, именно с неуравновешенными нервными процессами возбуждения и торможения по их подвижности.

Проблема, поставленная еще И. М. Сеченовым и заключающаяся в том, что для деятельного состояния головного мозга необходим известный минимум внешних раздражений, была в дальнейшем разработана в лаборатории И. П. Павлова, показавшего, что, кроме этого положения, имеет значение также и разнообразие поступающих раздражений.

Физиологический отдел им. И. П. Павлова продолжал дальнейшую разработку этого вопроса. Были открыты дополнительные механизмы, принимающие участие в регуляции общего тонуса коры больших полушарий. Оказалось, что общий функциональный уровень коры больших полушарий, созданный воздействием внешних раздражений, в дальнейшем может в этих условиях воспроизводиться и условными раздражителями, т. е. в регуляции тонуса коры больших полушарий принимает участие и механизм условной связи, условного рефлекса. И в данном случае этот дополнительный условнорефлекторный механизм, присоединяясь к механизмам безусловной регуляции, прибавляет этому явлению дополнительную подвижность, способствуя быстрейшей настройке того функционального состояния, которое требуется в данных условиях.

Этот важный факт, полученный по классической павловской методике, подтвержден многочисленными работами в области электрофизиологии головного мозга (Ливанов, Русinov, Семеновская, Данилов, Павлыгина).

Выработка условных рефлексов на какие-либо определенные индифферентные раздражители всегда сопровождается образованием дополнительных временных связей с многочисленными агентами той обстановки, где происходит эта выработка, со всей обстановкой эксперимента. Эти побочные временные связи, не вызывая прямым образом той условной реакции, которая вырабатывается, вместе с тем принимают участие в подготовке того общего фона деятельности, на котором данная условная реакция протекает.

Условнорефлекторные явления, назначение и механизм которых состоит в том, чтобы специально регулировать тонус коры, уровень ее функционального состояния, необходимый для данной деятельности, получили название укороченных условных рефлексов. Эта концепция представляет несомненный интерес для психологии.

Разработанная П. С. Купаловым методика изучения высшей нервной деятельности собак в условиях их свободного перемещения в экспериментальном помещении позволила показать значение пространственного фактора в этом поведении, установить, каким образом формируется у животного отражение сложной предметно-пространственной обстановки. Пользуясь данной методикой, оказалось возможным выработать сложное, естественное поведение собаки. Синтез этого поведения достигался в результате связывания в одно целое более элементарных условных рефлексов, благодаря чему объединялись в цельную деятельность передвижения животного в пространстве его двигательные акты, реакции на раздражители пространственного значения и на различные воздействия из окружающего мира. Условные рефлексы, при которых имеется отражение животным окружающей обстановки с ее пространственными соотношениями, названы ситуационными условными рефлексами.

Большой интерес представляют данные И. С. Беритова и его сотрудников по изучению сложного поведения животных в различных условиях эксперимента, когда выработка пищевых двигательных условных рефлексов на определенное место подкрепления в дальнейшем сопровождалась усложнением акта получения безусловного подкрепления (установка различных препятствий перед кормушкой с едой, дача собаке условного раздражителя не в той комнате, где обычно осуществлялось подкрепление, и др.). Эти данные показывают сложный комплекс дополнительных условных связей, сопровождающих выработку основной рефлекторной реакции и включение в эту систему ранее выработанных условных связей.

Однако методическая сложность самого явления (условий опытов) еще более усложняется тем путем анализа, который предлагается И. С. Беритовым. Принимая, что индивидуальное поведение складывается из ряда условных и безусловных рефлексов, Беритов считает, что последовательное включение их в том или ином акте деятельности определяется психонервной деятельностью, т. е. психонервным процессом представления жизненно важных объектов в данной обстановке. Беря за первичное исходное положение понятие о представлении, физиолог лишается возможности анализировать, каким образом происходит первичный синтез более простых рефлекторных актов, дающих в результате представление.

Таким образом, материалистическое учение о высших функциях головного мозга, созданное И. П. Павловым, продолжает успешно развиваться. Учение о высшей нервной деятельности теперь включает изучение сложнейших безусловных рефлексов, сравнительное эволюционное исследование первичных механизмов деятельности центральной нервной системы, выяснения закономерностей корковых механизмов, к которым теперь прибавились механизмы, регулирующие собственный функцио-

нальный уровень коры больших полушарий, и, наконец, изучение сложной двигательной деятельности в условиях свободного передвижения животных.

Конечно, в развитии такого сложного предмета неизбежно бывают отставания его отдельных разделов. На них в дальнейшем необходимо обратить более пристальное внимание. К этим разделам необходимо отнести разработку физиологии подкорковых образований и углубление характеристики типов в. н. д. (чего особенно ждет клиника), усиленное изучение экспериментальных неврозов и методов их лечения и т. д. Настоятельной необходимостью является установление более тесного контакта с психиатрией и психологией, комплексная разработка общих проблем, связующих три дисциплины — высшую нервную деятельность, психологию и психиатрию.

MAIN FEATURES OF THE DEVELOPMENT OF THE PHYSIOLOGY OF HIGHER NERVOUS ACTIVITY AFTER THE GREAT OCTOBER SOCIALIST REVOLUTION

By *I. V. Danilov* and *P. S. Kupalov*

From I. P. Pavlov's Physiological laboratory, Institute of Experimental Medicine, Leningrad

К РАЗВИТИЮ ФИЗИОЛОГИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ ЗА 40 ЛЕТ

И. Беритов

Тбилиси

Развитие физиологии центральной нервной системы в СССР за 40 лет может быть представлено лишь в виде краткого обзора важнейших направлений в исследовании центральной нервной деятельности и изложения тех важнейших фактических и теоретических положений, которые за это время были выдвинуты в этой области науки.

Первым выдающимся событием в исследовании центральной нервной системы было установление принципа доминанты, сформулированного А. А. Ухтомским в 1923 г. в качестве главного закона деятельности нервных центров, закона регуляции поведения человека и животных. Повседневные наблюдения на людях и многочисленные экспериментальные факты, добытые на животных, говорят, что, когда человек или животное заняты одним определенным жизненно-важным действием, связанным с тем или другим воздействием внешней среды на ц. н. с., то в это время они не восприимчивы к другим воздействиям этой среды. Теория этого, сейчас почти общепринятого, принципа деятельности центральной нервной системы, по Ухтомскому, заключается в следующем. Если в каком-нибудь центре протекает достаточно стойкое возбуждение, то это возбуждение становится фактором, влияющим на деятельность остальных центров: возбужденный центр притягивает возбуждение, адресованное к другим центрам и тормозит возможность возникновения в них деятельного состояния в ответ на соответствующие внешние раздражения. Иначе говоря, в каждом случае доминанты мы имеем возбуждение одной группы центров и одновременное торможение других. Доминанта, будучи основным рабочим принципом деятельности всей центральной нервной системы, подчиняет себе одинаково как безусловные рефлексы мозгового ствола и спинного мозга, так и условные рефлексы, ассоциации и интегральные образы человека и животных.

Представления Ухтомского о физиологических основах доминанты с течением времени изменялись. Так, в 1927 г. он выдвинул положение, что доминанта есть преддверие парабриоза в виде стойкого или стационарного возбуждения. Прекращение доминанты находится в зависимости от концентрации или накопления в доминантном очаге возбуждения. Это усиление возбуждения создает в доминантном очаге торможение, пессимальный эффект, согласно учению Н. Е. Введенского.

Ухтомский и его сотрудники выставляют ряд положений, характеризующих доминантный очаг возбуждения. Одно из этих положений касается лабильности нервных центров, а именно предполагается, что лабильность каждого доминирующего очага меняется не только под влиянием первично приходящих импульсов, но и под влиянием дополнительных

импульсов, возникающих вторично в реагирующем органе в виде проприоцептивных импульсов и затем возвратно действующих на доминантный очаг (Д. Г. Квасов). Так как повышение и понижение лабильности выражается в соответствующих изменениях оптимального ритма, то Ухтомский и его сотрудники выдвигают еще одно положение — об усвоении ритма как одного из характерных проявлений доминантного процесса (Н. В. Голиков). Доминанта рассматривалась в последнее время Ухтомским и как стационарный фокус пульсирующего возбуждения. По представлению Н. В. Голикова, при возникновении доминантного очага может иметь место иррадиация возбуждения на все большее число центральных клеточных элементов, на все большие клеточные массы и вместе с тем концентрация в них возбуждения. «Рекрутируемые» в процессе возбуждения элементы начинают ритмически возбуждаться в едином темпе и ритме. Это явление, выражающееся в уменьшении и исчезновении дисперсии, разное в сроках возбуждения, было названо «внутренней синхронизацией» в отличие от синхронизации с ритмом внешних стимулов, которая была названа «внешней синхронизацией» (Голиков, 1950).

Учениками Ухтомского пропагандируется также мысль о периелектротоническом происхождении торможения вокруг доминантного очага возбуждения (И. А. Аршавский, П. О. Макаров и др.).

Мы не будем касаться того, в какой мере правильно или исчерпывающе Ухтомский и его сотрудники объясняют принцип доминанты. Как в свое время заявил Ухтомский (1932), выяснение подлинной природы этого принципа, его теоретическое освещение всецело зависят от дальнейшего всестороннего исследования центральной деятельности. И действительно, последующие исследования принесли множество фактического материала для лучшего теоретического понимания той целостной приспособительной реакции организма, которая выражается в принципе доминанты.

В этом направлении следует отметить, прежде всего, одно исследование В. С. Русинова с сотрудниками (1951—1956). Они подвергли систематическому изучению обнаруженный ими факт, хорошо иллюстрирующий явление доминанты. Если приложить к какому-либо участку двигательной области коры ненаркотизированного кролика анод постоянного тока, то ранее «индифферентные» звуковые и зрительные раздражения начинают вызывать сокращение той конечности, двигательный центр которой подвергался поляризации; замечательно, что звуковые раздражения продолжали вызывать движения иногда в течение нескольких часов после выключения постоянного тока. В. С. Русинов приходит к выводу, что электротонические и периелектротонические влияния играют важнейшую роль в образовании временных связей.

Позже А. И. Ройтбак при длительном тетаническом раздражении поверхности коры наблюдал возникновение типичного доминантного очага, продуцирующего ритмические колебания биопотенциала; в этом очаге происходило такое повышение возбудимости, что раздражение отдаленных участков коры сейчас же вызывало возбуждение в данном очаге (1953—1955). Это очень важное наблюдение, иллюстрирующее ряд положений Ухтомского, Голикова и других исследователей, хорошо поясняет также установленный нами при изучении условнорефлекторной деятельности факт взаимодействия возбужденных очагов коры (1922—1927).

Одним из важнейших открытий физиологического исследования в Советском Союзе является установление Л. А. Орбели и его сотрудниками того факта, что симпатическая система оказывает воздействие на функциональные свойства всех тканей и, в частности, центральной нервной системы. На основе соответствующих экспериментальных фактов

была развита теория об универсальном значении симпатической системы для функции соматических образований, о новом типе регулирующих влияний — адаптационно-трофическом.

На основе обширного экспериментального материала Л. А. Орбели и его сотрудники (1923) выдвинули положение, что мозжечок является высшим адаптационно-трофическим центром, осуществляющим свои влияния в тесном взаимодействии с симпатической нервной системой. При участии мозжечка поддерживается строгое согласование функционального состояния центров, реценторов и эффекторов как соматических, так и вегетативных рефлекторных дуг. Выпадение этих влияний со стороны мозжечка создает характерные для поражений мозжечка нарушения в двигательной, чувствительной и вегетативной сферах.

Симпатическая система, оказывая свое адаптационно-трофическое влияние, может как повысить физиологическую активность действующего раздражителя, как это, например, было установлено в отношении утомленной скелетной мышцы (Л. А. Орбели и А. Г. Гинецинский), так и понизить эту активность, как это было показано в отношении спинного мозга в сеченовском торможении из зрительных бугров (А. В. Тонких).

Как симпатическое влияние осуществляется в отношении того или другого соматического образования — важный и сложный вопрос, который до последних дней является предметом разностороннего исследования в Советском Союзе. Не может быть сомнения в том, что окончания симпатических волокон, да и сами нервные волокна выделяют активные вещества, так или иначе действующие на клетки, к которым они прилегают, а также на соседние клеточные элементы путем диффузии и на более или менее отдаленные клеточные элементы путем кровотока.

Симпатическая система влияет на все соматические образования также путем регуляции кровообращения, со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Наконец, симпатическая система иннервирует некоторые органы внутренней секреции, из которых выделяются активные вещества, оказывающие на ткани то или другое воздействие в смысле повышения или понижения ее активности. Даже предполагается, что симпатин, который выделяется симпатическим нервом, образуется из адреналина, выделяемого надпочечниками (А. В. Кибяков).

Все эти влияния симпатической системы мыслимы, но какое именно влияние играет ведущую роль в каждом конкретном случае, должно быть решено каждый раз экспериментальным путем. И очень возможно также, что там, где на первый взгляд все явления облегчения и торможения зависят только от возбуждения симпатической системы, фактически происходит совместное возбуждение соматической системы. Так по крайней мере обнаружилось в отношении сеченовского торможения от раздражения зрительных бугров, ибо некоторые авторы наблюдали его и после удаления симпатической системы (Н. В. Голиков, А. Гоциридзе, П. Н. Киселев и др.).

Одно из важных положений, которое было выдвинуто Л. А. Орбели и его сотрудниками, касается вопроса о влиянии дыхательного центра на разные отделы центральной нервной системы. Л. А. Орбели и К. И. Кунстман (1921) обнаружили, что после деафферентации у собаки задней конечности через некоторое время начинаются ее ритмические сокращения, синхронные с дыханием. На основании этого факта Орбели заключил, что возбуждение иррадирует из дыхательного центра по ц. н. с., что возбуждение из дыхательного центра распространяется диффузно (Орбели, 1938), что эта импульсация недостаточна для возбуждения нормальных центров, что в результате деафферентации происходит повышение возбудимости соответствующих спинальных центров. Несколько раньше

аналогичный факт наблюдался нами на децеребрированных кошках. В период повышения возбудимости в тонических центрах активация последних усиливалась по ритму дыхания (Беритов, 1915). Впоследствии же целый ряд авторов наблюдал аналогичные факты (Черневский, 1935; Шумилина, 1945; Винокуров, 1945; Сергиевский, 1950, и др.). Кроме того, А. И. Смирнов (1948) и М. В. Сергиевский (1950) пришли к заключению, что импульсы возбуждения из дыхательного центра оказывают влияние также на кору больших полушарий. Это положение потом было доказано осциллографически (А. И. Ройтбак, 1953). Очевидно, импульсация из дыхательного центра через посредство сетевидного образования ствола мозга оказывает постоянное тонизирующее влияние на кору больших полушарий, что имеет большое значение в отношении поддержания высокого уровня ее возбудимости.

Важным вкладом в понимание центральной нервной деятельности является выяснение роли гематоэнцефалических барьеров Л. С. Штерн и ее сотрудниками (1934—1948). Штерн исходит из трех положений: 1) в сложных животных организмах каждый отдельный орган, в частности мозг, имеет свою адекватную среду, т. е. среду, отвечающую его структурным и функциональным особенностям; 2) изменение химического состава, физико-химических и биологических свойств непосредственной среды должно оказывать соответствующее влияние на функциональное состояние органов; 3) изменения функционального состояния и связанные с этим изменения метаболизма данного органа должны со своей стороны влиять на состав его непосредственной среды.

Отсюда понятно, что при изучении физиологии мозга нельзя ограничиваться изучением общей внутренней среды в виде крови. Необходимо учитывать состояние непосредственной питательной среды в виде цереброспинальной жидкости.

Л. С. Штерн развила учение о механизмах, регулирующих сохранение постоянства состава питательной среды мозга, под названием «гистогематических барьеров». Эти барьеры регулируют переход из крови в тканевую жидкость как нормальных питательных веществ, входящих в состав крови, так и чужеродных, введенных извне или образованных в результате патологических изменений обмена веществ. Существование гистогематических барьеров было показано в различных органах и тканях (в печени, почках, мышцах, желудочно-кишечном тракте и т. д.).

Для центральной нервной системы этой непосредственной питательной средой является цереброспинальная жидкость. Изменения реактивности и возбудимости нервных центров сопровождаются определенными сдвигами в составе цереброспинальной жидкости. А постоянство непосредственной среды нервной ткани обеспечивается гемато-энцефалическим барьером.

Как показали исследования Г. П. Кассиля, состав цереброспинальной жидкости определяется: 1) проницаемостью гематоэнцефалического барьера, как в направлении кровь→спинно-мозговая жидкость, так и в направлении спинно-мозговая жидкость→кровь; 2) поглощением составных частей спинно-мозговой жидкости тканью мозга; 3) поступлением в спинно-мозговую жидкость продуктов обмена веществ.

По теории Штерн, состав непосредственной питательной среды каждого органа в первую очередь определяется продуктами, выделяемыми в эту среду во время метаболизма данного органа. То же происходит в мозгу. Можно сказать, что гуморальная регуляция не исчерпывается одними гормонами. Важное значение имеют все вещества, выделяемые органом — специфические и неспецифические. Совокупность всех этих продуктов носит, по Штерн, название «метаболитов». Для изучения действия метаболитов на животный организм разработан метод получения их из переживающей ткани. Применение этого метода позволило изучить действие метаболитов головного и спинного мозга и других органов на определенные физиологические системы.

Важным звеном в учении Штерн является признание антагонистической реакции центральных и периферических отделов нервной системы

на действие одного и того же химического раздражителя. Было установлено, что различные вещества действуют неодинаково, подчас противоположно, в зависимости от того, введены ли они в кровь или в желудочки мозга. Установлено, что вещества вагомиметической природы при введении их в желудочки мозга вызывают симпатический эффект и наоборот. Этот антагонизм был выявлен в отношении электролитов, гормонов, медиаторов (работы Я. А. Росина, Г. П. Кассила и др.). Указанное явление представляет один из механизмов ауторегуляции функций, важнейшим звеном сложной системы взаимодействия органов и координации жизненных процессов.

Исходя из этих теоретических предпосылок, был разработан метод непосредственного воздействия на нервные центры различными химическими веществами. Этот метод получил применение при лечении различных заболеваний центральной нервной системы.

Важным направлением в изучении центральной деятельности было установление факта перестройки центральной рефлекторной деятельности в связи с анастомозом двух разных нервов, который изучался у нас впервые П. К. Анохиным, а затем Э. А. Асратяном. П. К. Анохин (1935) осуществил, в частности, анастомоз между блуждающим нервом и плечевым сплетением. Центральный конец блуждающего нерва собаки был сшит с периферическим концом плечевого сплетения. После восстановления двигательной и чувствительной функции передней конечности раздражение последней (почесывание, разминание) первоначально вызывает рефлекторным путем явления кашля и рвоты, характерные для раздражения чувствительных волокон блуждающего нерва. Но спустя некоторое время, через 10—12 месяцев, те же раздражения передней конечности перестают давать эти реакции: вместо них возникают характерные для данной конечности локальные реакции. При болевом раздражении уколами еще имеют место рвотные движения, но впоследствии и они исчезают. Болевое раздражение вызывает уже только оборонительную реакцию ноги и взвизгивание, как у нормальной собаки.

П. К. Анохин предположил, что первоначально рефлекторная реакция в ответ на раздражение передней конечности изменилась по существу потому, что в переднюю конечность вросли чувствительные нервы, которые передают периферические импульсы центрам продолговатого мозга, производящим кашлевые и рвотные движения. Впоследствии же устанавливается нормальная рефлекторная реакция на раздражение конечности в смысле оборонительного сгибания потому, что, по мысли Анохина, центры продолговатого мозга кардинально изменяют свою форму деятельности: на те периферические импульсы, на которые они раньше отвечали рвотными движениями, они теперь отвечают сгибательным рефлексом. Произошла основательная перестройка — установление новых связей в отношении органа, нервы которого были перекрещены. Анохин полагает, что после того как произошло вращение чувствительных и двигательных нервных волокон блуждающего нерва в мышцы передней конечности, каждый раз при движении конечности от возбуждения двигательных волокон блуждающего нерва раздражаются проприоцепторы мышц, сухожилий и суставов передней ноги. От этих рецепторов возбуждение передается по чувствительным волокнам блуждающего нерва в ядро последнего. Это приводит к взаимодействию между определенными группами двигательных и чувствительных нейронов в ядре блуждающего нерва, вследствие чего между ними устанавливаются новые синаптические отношения, новые нервные связи. Таким образом, по Анохину, ядро блуждающего нерва, вернее продолговатый мозг, так перестраивает свою работу, что вполне заменяет работу координирующих центров, образовавшихся эмбрионально в плечевом отделе спинного мозга и до

момента перекреста нервов, управлявших координацией движений передней ноги.

Эта исследовательская работа была продолжена Э. А. Асратяном (1937). Он установил очень важный в теоретическом отношении факт, что у высших позвоночных животных восстановление нормальной рефлекторной деятельности после перекрещивания нервов обуславливается деятельностью коры больших полушарий. Асратян показал, что если после восстановления нормальной функции, нарушенной перекрестным спиванием блуждающего и медиального нервов, удалить большие полушария, то нормальное функционирование исчезает: раздражение кожи конечности теперь вновь производит явления кашля и рвоты, характерные для раздражения блуждающего нерва.

Асратян же показал, что разного рода компенсации, какие получаются после ампутации конечностей, половинной перерезки спинного мозга, разрушения лабиринтов, совершенно исчезают после удаления больших полушарий и совсем не наступают, если полушария были предварительно удалены.

Однако аналогичными опытами на низших позвоночных (птицы и амфибии) Асратян показал, что компенсация некоторых рефлекторных нарушений происходит и без участия большого мозга, т. е. по Анохину.

Итак, исследованиями П. К. Анохина и Э. А. Асратяна была установлена чрезвычайно важная закономерность: у высших позвоночных животных все известные компенсации рефлекторных нарушений являются функцией коры больших полушарий, иначе говоря, результатом ее условнорефлекторной деятельности. У низших же позвоночных компенсация некоторых рефлекторных нарушений или перестройка рефлекторной деятельности происходит без участия большого мозга, благодаря перестройке центральной деятельности в ниже лежащих отделах головного мозга.

В отношении восстановления функций после разрушения частей мозга новое слово было сказано в самое последнее время А. Б. Коганом. Он получил замечательные факты, свидетельствующие о функциональном и даже о морфологическом восстановлении удаленных частей головного мозга у котят и щенят (1954). Впоследствии это же было установлено исследованиями Н. Н. Дзидзишвили (1956). Он показал, что если декортикация млекопитающих происходит в молодом возрасте (до 1.5 месяца), полушария полностью регенерируют и проявляют такие же функции, как у нормальных животных. При этом полностью восстанавливается нормальная гистологическая структура коры (1957).

Этими исследованиями Когана и Дзидзишвили открывается новое направление в изучении функционального и структурного восстановления поврежденных частей головного мозга.

Одним из важных теоретических положений П. К. Анохина является его представление о функциональной системе, которая лежит в основе каждого безусловного и условного рефлекса и выражает собой объединение определенных структурных элементов мозга, которые закладываются во время эмбриогенеза и для своего выявления в законченном виде как акта приспособления требуют определенной афферентной импульсации.

Это теоретическое положение, можно сказать, разделяется всеми современными физиологами, ибо оно само собой вытекает из многих хорошо известных фактов Шеррингтона, Грейм Броуна, Беритова и других.

Но Анохин при изучении рефлексов с означенной точки зрения пришел к формулированию одной очень важной закономерности: «Каждая приспособительная деятельность организма, представленная какой-либо функциональной системой, требует обязательного наличия определенного количества периферических афферентных воздей-

ствий. Только при наличии этого количества, специфичного для каждой функциональной системы, может осуществиться приспособительная деятельность в интересах целого организма. Как только деафферентация приводит к нарушению этого требования, функциональная система, как целое, разрушается и животное, если ему не удастся мобилизовать дополнительные резервы афферентных импульсов, заменяет в порядке компенсации данную деятельность другими формами деятельности» (1950).

Физиологическая природа этого явления, по Анохину, заключается прежде всего в том, что непрерывное тонизирующее действие своеобразных в каждом отдельном случае афферентных импульсаций на центральную нервную систему является необходимой предпосылкой для осуществления сложного приспособительного акта в ответ на пусковой стимул.

Новое направление в изучении центральной деятельности в пределах подкорковых стволовых отделов головного мозга дается исследованиями Н. А. Рожанского. Он обратил внимание на особенности многообразных поведенческих реакций, вызываемых из подкоркового отдела мозга, и выделил их под названием «сложных биологических рефлексов». Они всегда представляются в виде двух противоположных форм с преобладанием в каждой из них возбуждения или угнетения, как например бодрствование и сон, глотание и рвота, жажда и водобоязнь, подчинение и «осторожность», «охота» и «половая холодность», и т. д. Рожанский, пользуясь методом экстирпации коры больших полушарий, частичных разрушений стволовой части мозга, раздражения уколами и электрораздражения погружными электродами, установил 24 пары таких сложнейших рефлексов. Рефлексы эти классифицируются следующим образом: 1) рефлексы общей активности, 2) обменные рефлексы, 3) рефлексы между животными отношений, 4) рефлексы продолжения вида, 5) экологические рефлексы и 6) разные. Изучая характерные особенности каждого из этих рефлексов и затем устанавливая физиологические механизмы, управляющие этими рефлексами, их взаимодействие, их обусловленность деятельностью определенных структурных элементов средних отделов мозга, Рожанский с сотрудниками разрабатывают одну из важнейших глав науки о поведении.

Рожанский взял также объектом своего исследования полярность рефлекторного движения, т. е. тенденцию всего животного мира передвигаться головой вперед. Это полярно-ориентированное движение животного Рожанский относит к первой группе биологических рефлексов, определяющих положение организма в пространстве. Он установил, что данные рефлексы существуют в двух формах, противоположных по биологическому значению, которые имеют свою структурную самостоятельность, т. е. свои рецептивные поля, свои центральные и эффекторные механизмы.

Эта исследовательская работа Рожанского безусловно имеет также большое значение в изучении поведения животных.

Особенно много труда приложили Рожанский и его сотрудники для выяснения физиологического механизма такого важнейшего биологического рефлекса, как сон и бодрствование. Он пришел к выводу, подобно многим другим исследователям, что существуют подкорковые механизмы сна и бодрствования, которые могут проявить себя при случае даже у человека. Но вместе с тем Рожанский находит, что «высокое развитие корковой активности приводит к максимальному накоплению тормозных процессов в коре и делает сонное состояние обязательным условием поддержания работоспособности коры во время бодрствования на достаточном уровне. При непрерывном бодрствовании слыше суток нормальная деятельность коры делается невозможной и наступает «вынужденный сон»

(1957). Таким образом, по мысли Рожанского, деятельность коры сама предопределяет развитие тормозного состояния — сна. Но что это за физиологический механизм, благодаря которому бодрствование коры переходит в сонное состояние и наоборот, и какова роль подкорковых механизмов сна и бодрствования, в том сне и бодрствовании, которые проявляются в коре? Рожанский не дает развернутого теоретического анализа на базе современных данных, и, в частности, не видно, чтобы его теоретическая работа в какой-то степени считалась с чрезвычайно важными для данной проблемы современными данными осциллографического исследования (Джаспер, Бремер, Морuzzi, Наута и др.).

Очень существенным приобретением с методической стороны является изучение потенциалов мозга путем применения вживленных электродов. Пионером этой методики в Советском Союзе является А. Б. Коган (1934). Он же применил вживленные электроды для локального раздражения мозга. Эта методика дала возможность Когану и его сотрудникам исследовать потенциалы и определить степень возбудимости нервных клеток мозга при разных формах их деятельности. Были выяснены некоторые свойства и пути проведения сложных рефлексов.

Особенно важным выводом из этих опытов Когана является то, что при установлении временной связи условного рефлекса еще раньше двигательных проявлений рефлекса сигнальный раздражитель начинает вызывать изменения электрической активности, которые были названы «условным электрическим ответом». На основании изменения «условных электрических ответов» в разных условиях и других наблюдений состояние центрального возбуждения было охарактеризовано преобладанием быстрых форм, а центральное торможение — медленных форм электрической активности. Во время естественного сна и разных видов условного торможения наблюдались гигантские медленные волны, и по динамике этих волн Коган и его сотрудники определяли движение тормозных процессов. На основании этих и других наблюдений Коган рассматривает медленные колебания основной электрической активности, наблюдаемые в покое, как «синхронизацию холостого хода» нейронов, поддерживающих свою возбудимость непрерывной импульсацией. Предполагается, что возбуждение, производимое внешними воздействиями, разбивает эту синхронизацию на множественные рабочие ритмы. Медленные волны при условном (внутреннем) торможении Коган считает следствием выключения рабочих ритмов и вовлечения их в общий «холостой ход» (1956).

Это теоретическое представление о связи медленных потенциалов мозга с торможением повторяет известную концепцию И. С. Беритова о торможении (1937), но только с тем существенным отличием, что у Когана эти медленные потенциалы сопровождают торможение или являются следствием его, а по Беритову, они обуславливают торможение (см. ниже).

Изучение электрической активности головного мозга с помощью хронических электродов и осциллографической записи приобрело в СССР широкое развитие. Особенно много в этом отношении сделано М. Н. Ливановым с сотрудниками (1935—1955), который в последнее время применил методику одновременного отведения биопотенциалов от нескольких десятков пунктов коры, а также И. И. Лаптевым (из лаборатории Анохина), Л. Г. Трофимовым с сотрудниками (из Института мозга), Л. Р. Ципуридзе, С. П. Нарикашвили (из лаборатории Бериташвили), Г. В. Гершуни и А. В. Тонких (из Института физиологии им. Павлова АН СССР) и др.

На основании собственных наблюдений на разных животных и людях (совместно с Л. Р. Ципуридзе, А. Н. Брегадзе, Н. Н. Дзидзишвили, А. Н. Бакурадзе и др.) и литературных данных мы пришли к определенному заключению о происхождении потенциалов основной электрической активности. Быстрые потенциалы (бега-волны) возникают вследствие

возбуждения нервных клеток и их аксонов, медленные потенциалы (альфа-волны) — вследствие возникновения местного возбуждения в клетках и дендритах пирамидных нейронов (1943—1945). Это положение теперь является широко признанным.

Наряду с изучением изменений основной электрической активности ряд исследований был посвящен регистрации первичных ответов, т. е. непосредственных электрических реакций коры на периферические раздражения. Первое такое исследование принадлежит Г. В. Гершуни (1940) и касается ответов на звуковые раздражения; им был подвергнут осциллографическому изучению весь центральный слуховой путь. Затем исследовались первичные ответы слуховой проекционной области (В. В. Артемьев, С. П. Нарикашвили), зрительной области (Г. Д. Смирнов), кожной проекционной области (А. И. Ройтбак), области проекции вестибулярного аппарата (С. Н. Хечинашвили), интероцепторов (В. Н. Черниговский). Таким образом, были определены с помощью осциллографической методики территории соответствующих анализаторов коры, выяснены отличия внутри этих территорий и др.

Далее, с помощью микроэлектродов производилось послойное отведение биопотенциалов коры и было в определенной степени выяснено происхождение отдельных компонентов первичного ответа. Так, А. И. Ройтбак пришел к заключению, что положительный потенциал обусловлен местным возбуждением клеток IV и III слоев, а отрицательный — местным возбуждением верхушечных дендритов, активируемых путем распространения возбуждения из IV и III слоев наверх.

Специально изучался вопрос взаимодействия биоэлектрических реакций коры при комбинации разных раздражений. С. П. Нарикашвили наблюдал интересный факт, что при чрезмерном усилении периферического раздражения интенсивность первичных ответов снижается; он проследил также результаты взаимодействия звукового и зрительного раздражений и при этом установил явления повышения и понижения возбудимости в зрительной области коры. Н. Н. Дзидзишвили изучил взаимодействие звуковых и кожных раздражений на основании изучения первичных ответов. Оказалось, что лишь при искусственном повышении возбудимости звуковое раздражение может отозваться в кожной области, что соответствует данным, полученным в опытах со стрихнинным отравлением коры (Беритов, 1917).

Наконец, А. И. Ройтбак, применив отведение корковых потенциалов без проникновения в полость черепа (1954), смог систематически изучить первичные ответы коры больших полушарий у нормальных животных и на основании точного анализа заключить об изменениях возбудимости нейронов IV и III слоев; например, было показано, что при наркозе, естественном сне, угасании рефлексов эти нейроны отвечают на приходящие к ним импульсы только местным возбуждением.

Д. С. Воронцов, чьи исследования в области физиологии нервов приобрели широкую известность, последние 10 лет занят изучением деятельности спинного мозга (лягушки) с помощью осциллографического метода. Он пришел к выводу, что синаптические окончания развивают потенциал той же длительности, как и локальные потенциалы сомы нейрона. В пользу такого заключения приводит доказательство и его сотрудник П. Г. Костюк, произведший детальное осциллографическое исследование деятельности спинного мозга кошки (1952—1956). На основании изучения биоэлектрических реакций мотонейронов на ортодромные и антидромные раздражения П. Г. Костюк пришел к заключению, что прямые заднекорешковые коллатерали возбуждают тело мотонейрона, а промежуточные нейроны возбуждают мотонейрон через его дендриты; длительные процессы в дендритах служат источником не торможения,

а возбуждения тела клетки. Эти заключения расходятся с указанными выше данными Когана, а также Беритова и Ройтбака (см. ниже).

По Д. С. Воронцову, возбуждение в ц. н. с. передается через посредство «возбуждающих синапсов», действующих на клетки как катод индукционного удара; для осуществления тормозящих влияний служат иначе устроенные «тормозящие синапсы», действующие на клетки как анод индукционного удара. Таким образом, и возбуждение и торможение нервной клетки происходят непосредственно под действием биотоков синаптического окончания. Предполагается, что возникающие в клетке очаги торможения предотвращают слияние локальных процессов возбуждения, вследствие чего затрудняется их суммация, необходимая для возникновения распространяющегося возбуждения.

В противоположность этому П. Е. Мощный (1955) на основании электрофизиологических опытов над спинным мозгом приходит к выводу, что торможение мотонейронов может происходить на фоне каталектотонической их поляризации, что торможение может быть объяснено без допущения существования в нервных центрах анаэлектротона. Исследование функциональных изменений в двигательных элементах под влиянием тормозящих импульсов приводит его к мысли, что в основе торможения лежит каталектотонический блок, развитие парабитического состояния, подобно тому как это находят Н. Е. Введенский и многие его ученики.

Одним из новых направлений в физиологии ц. н. с. следует признать исследования, которые ведутся в настоящее время у нас под руководством Е. К. Жукова, а за границей — Куфлера (США) в отношении тонической рефлекторной деятельности. Всего 10 лет тому назад считалось общепринятым, что тонические рефлексы у позвоночных животных осуществляются через те же нейромоторные единицы, которые производят фазные движения. Сейчас уже нет сомнения в том, что фазные и тонические рефлексы осуществляются разными нейромоторными единицами — тетаническими и тоническими соответственно. Установлено, в частности благодаря работам Е. К. Жукова, что тонкие двигательные нервные волокна — толщиной 4—8 микронов, оканчивающиеся у холоднокровных в красных мышечных волокнах, служат для тонических рефлексов, а толстые нервные волокна, толщиной 11—14 микронов, оканчивающиеся в белых мышечных волокнах, — для фазных тетанических рефлексов. Нервные волокна тонического прибора и функционально отличаются от тетанических: они обладают меньшей возбудимостью и меньшей скоростью проведения. Они более резистентны к альтерирующему действию катода постоянного тока и многих других химических агентов. Этим объясняется, что много лет назад было отмечено (Макаров, Свердлов и др.), что во время парабитоза нервного ствола, в определенной стадии его развития, раздражение проксимально от альтерированного участка вызывает только тонические или тонусоподобные длительные сокращения мышцы с небольшим напряжением, что вообще характерно для тонических мышечных волокон. Жуков же находит, что двигательные нервные клетки, из которых выходят тонкие нервные волокна, также обладают низкой возбудимостью, низкой функциональной подвижностью и большой суммационной способностью. Эти клетки способны развить длительное «стационарное возбуждение» и производить длительные потенциалы, которые являются источником нервных импульсов, поддерживающих тонус (Жуков, 1952—1957).

В отношении периферических механизмов тонуса скелетных мышц млекопитающих Жуков установил также специализированные нейромоторные единицы. Было выяснено, что возникновение и поддержание рефлекторного тонуса связано не только с определенными условиями раздражения и не только с определенным функциональным состоянием нервных центров. Тонические и тетанические сокращения в ряде случаев осуще-

ствляются разными рефлекторными дугами и специализированными сократительными приборами (1954—1955).

Советские физиологи немало поработали над проблемой передачи возбуждения в ц. н. с. с нейрона на нейрон. Еще А. Ф. Самойлов высказывался за возможность возбуждения и торможения центральных элементов путем выделения нервными окончаниями возбуждающего и тормозящего веществ (1927). Впоследствии К. М. Быков с сотрудниками (1937), И. П. Разенков с сотрудниками (1937) и другие установили, что кровь, оттекающая от мозга во время его деятельности, содержит активные вещества, повышающие возбудимость мозга. Е. Б. Бабский с сотрудниками (1938), изучив это явление, пришел к заключению, что в головном мозгу при его деятельности образуются ацетилхолиноподобные активные вещества.

Вот такого рода факты привели одних авторов к заключению, что активные вещества, образующиеся в головном мозгу при его деятельности, выделяются нервными окончаниями — синапсами. По их мнению, эти вещества, с одной стороны, действуют на нервные клетки, вызывая в них возбуждение, а с другой, — распространяясь через кровь, производят функциональные сдвиги в разных отделах мозга (Быков, Разенков). Другие авторы полагают, что всякого рода активные продукты обмена веществ ц. н. с., в частности ацетилхолин, играют лишь определенную роль в изменении общего функционального состояния центральных и периферических нервных образований. Передача же возбуждения с нейрона на нейрон фактически осуществляется электрическим путем, а именно раздражающим действием синаптических токов возбуждения на тело клетки (Ухтомский, Беритов, Бабский).

Это заключение основывается на ряде известных фактов: при определенных условиях (хлоралозный наркоз) отсутствуют рефлекторные реакции при воздействии ацетилхолина на спинной мозг, в то время как периферические импульсы производят сильные и длительные двигательные эффекты; обязательность общей тормозящей фазы в самом начале действия ацетилхолина; наконец, быстрая адаптация мозга к ацетилхолину и вообще к химическим раздражителям (Беритов и Бакурадзе, 1940).

Х. С. Коштоянц и его сотрудники (1946—1953) внесли некоторую ясность в понимание роли активных веществ в передаче возбуждения. Они находят, что высокоактивные вещества, выделяющиеся при возбуждении нерва, могут оказывать регуляторное действие, включаясь в цепь биохимических процессов, лежащих в основе функциональной активности иннервируемого органа. Самым важным фактом в энзимо-химической гипотезе нервного возбуждения, выдвинутой Х. С. Коштоянцем, является то, что, по его данным, сульфгидрильные группы белковых компонентов имеют существенное значение в осуществлении действия «медиатора», ацетилхолина. Было выяснено, что при блокировании сульфгидрильных групп (тиоловыми ядами) прекращается передача возбуждения с преганглионарного на постганглионарный нейрон в верхнем шейном симпатическом ганглии, причем это нарушение нервной передачи восстанавливается при внесении сульфгидрильных групп в составе цистеина, глутатиона или унитиола (Г. Д. Смирнов и согр., 1953). Аналогичное явление было замечено в головном мозгу: Х. С. Коштоянц и Я. Буреш наблюдали депрессию электрической активности коры головного мозга при блокировании сульфгидрильных групп и последующее восстановление ее после снятия этого блока глутатионом. Все этого рода факты свидетельствуют о том, что раздражимость возбудимого образования, в частности в отношении электрического раздражения, связана с состоянием реактивных групп белковых комплексов.

Под моим руководством в течение всех сорока лет велось разностороннее исследование центральной нервной деятельности от спинного

мозга до коры включительно. В первое время исследования производились с использованием миографической и гальванометрической регистрации рефлекторных реакций, а в последнее время широко применялись новейшие методы электрофизиологического исследования.

Прежде всего надо отметить ту основную концепцию, согласно которой, по моему мнению, должна происходить вся динамика центральной деятельности.

Центральная реакция всегда более или менее сложна и изменчива в связи с тем, что животное в бодрствующем состоянии каждый миг получает целый ряд внутренних и внешних раздражений. Каждое раздражение повышает возбудимость, прежде всего и больше всего в тех нервных кругах и нервных цепочках, на которые оно действует сильнее всего, а более умеренно оно повышает возбудимость в других нервных кругах, по которым возбуждение иррадирует. Эта повышенная возбудимость удерживается более или менее продолжительное время после раздражения. Одновременно каждое раздражение действует как непосредственно через чувствительные нервы, так и через промежуточные нейроны на дендритную массу ядер и сетевидного образования (нейропилия) и тем производит торможение ближайших нервных кругов и двигательных нейронов. Результатом всего этого является тот факт, что действие каждого нового раздражения не ограничивается одним центральным аппаратом. Возбуждение, иррадируя по ц. н. с., вызывает деятельность во всех тех нервных комплексах, где возбудимость была достаточно повышена; поэтому рефлекторный эффект всегда возникает в результате соучастия целого ряда центральных нервных образований. Координированный, направленный характер данного рефлекторного эффекта происходит от того, что, с одной стороны, реципрокная иннервация одних координирующих аппаратов согласованно сочетается с иннервациями других, а с другой стороны, когда эти реципрокные иннервации имеют противоположный характер, внешний эффект одних, более слабых, иннерваций угнетается, т. е. тормозится под влиянием других, более сильных, иннерваций.

Эта концепция была для нас руководящей с 1922 г. В течение всего последующего времени наш коллектив, исходя из этой концепции, занимался детальным изучением отдельных звеньев динамики центральных процессов.

Особенно большая работа была проведена по изучению центрального торможения (1914—1924). В самом начале мы установили гальванометрическим путем, что центральное торможение, как оно проявляется при рефлекторном сгибании и разгибании на антагонистических мышцах, происходит ритмически: когда в ответ на ритмическое раздражение агонист отвечает ритмическим возбуждением, антагонист испытывает ритмическое торможение до 100 в секунду. Только при более сильном и частом раздражении центральное торможение становится сплошным.

На основании анализа координированных двигательных актов было сделано заключение, что при рефлекторных реакциях центральное торможение проявляется не по типу реципрокной иннервации, впервые описанной Н. Е. Введенским и Ч. Шеррингтоном. Ц. н. с. на каждое внешнее раздражающее воздействие отвечает возбуждением какой-либо группы мышц, и в то же время тормозится не только антагонистическая мускулатура, но более или менее значительно и вся остальная мускулатура. Более того, торможение простирается каждый раз и на ту группу мышц, которая возбуждается. Отсюда было сделано заключение, что центральное торможение всегда носит общий характер. При некоторых слабых раздражениях рецепторов общее торможение может проявиться в отсутствии какого-либо внешнего двигательного эффекта.

Это общее торможение имеет важное биологическое значение: от него зависит локальность текущей двигательной реакции, неспособность к распространению ее на весь организм (1928—1935). В заграничной печати эта закономерность была замечена впервые в 1940 г. (М. Жеребцов, Бельгия) и только теперь находит общее признание в связи с новейшими исследованиями сетевидного образования.

По прекращении общего торможения наступает облегчение. При мгновенном прекращении раздражения наступает даже «общее» сокращение отдачи.

Было предположено (1935—1937), что явление общего торможения и облегчения происходит благодаря активации сетевидного образования (нейропиля). В последнее время это положение приобрело всеобщий интерес в связи с известными исследованиями по физиологии сетевидного образования.

Как возбуждение, так и торможение нервной клетки в ц. н. с., по нашему мнению, является совершенно своеобразным процессом. Возбуждение в ней происходит вследствие суммации локальных процессов, возникающих через прилегающие к ней синапсы. Было установлено, что возникающие при этом в клетке местные потенциалы могут достигнуть такой электродвигательной силы, что вызовут в аксоне разряд нервных импульсов. Торможение же в ней, по нашему мнению, осуществляется путем возникновения в дендритах местных потенциалов возбуждения. Предполагается, что эти потенциалы образуют токи, которые, электротонически распространяясь по дендриту, достигают клетки и затем через нее действуют на прилегающие синапсы и производят в них анэлектротоническое понижение возбудимости и тем блокируют передачу возбуждения через них на клетку. Специфическая роль дендритов в торможении клетки нашла сейчас гистологическое подтверждение (Спрагю, США).

Общее облегчение после общего торможения находится в прямой связи с прекращением анэлектротонического действия медленных потенциалов. Здесь происходит то же, что и в анодном участке нерва, где по прекращении тока возбудимость повышается и даже возникает возбуждение.

Изучение общего облегчения и торможения изучалось нами в связи с раздражением разных рецепторов: кожных (М. Гогава, Н. Н. Дзидзишвили, Н. М. Чичинадзе), зрительных и слуховых (Дзидзишвили, Чичинадзе), мышечных (С. П. Нарикашвили), интероцепторов (А. Н. Бакурадзе, а впоследствии В. Н. Черниговский), а также чувствительных нервов (Беритов, Нарикашвили, Бакурадзе, Д. М. Гедеванишвили). В частности, С. Н. Хечинашвили установил факт общего облегчения рефлекторной деятельности и при вестибулярных раздражениях (1949, 1951). Он детально проанализировал механизм электрического раздражения лабиринта и впервые прямыми опытами показал взаимное тормозящее влияние вестибулярных ядер (1951).

Изучая спинномозговую координацию, мы установили ряд закономерностей насчет взаимодействия и изменчивости рефлекторных реакций. В частности, мы установили, что ослабление рефлекторной деятельности ц. н. с. при длительном раздражении обуславливается не только истощением или утомлением клеточных элементов, но также общим торможением, происходящим через дендриты. Клеточное возбуждение, в ответ на синаптические импульсы, ослабевает еще раньше, чем местные процессы в дендритах, а потому дендритные электротонические токи могут оказать на утомленную клетку и на ее синапсы более сильное воздействие, чем до утомления (1937—1948) (совместно с А. Н. Бакурадзе и А. И. Ройтбак).

Дендритная гипотеза торможения основывается, как указывалось выше, на ряде фактического материала из спинномозговой физиологии.

Но она находит подтверждение и при изучении коркового торможения. Так, А. И. Ройтбак наблюдал, что во время тетанизации поверхностных слоев наряду с возникновением отрицательных потенциалов на поверхности коры в области V—VI слоев возникают медленные положительные потенциалы и в это время происходит торможение пирамидных нейронов этих слоев (1953—1955).

Далее, Ройтбак установил на нормальных животных, что при угасании корковых рефлексов в соответствующем пункте коры начинают возникать по ритму раздражения медленные отрицательные потенциалы; они возникают с гораздо большим скрытым периодом, чем первичные ответы. Анализ этих реакций позволил ему прийти к заключению, что эти медленные отрицательные потенциалы связаны с деятельностью сетевидного образования промежуточного мозга, неспецифические афференты которого оканчиваются на верхушечных дендритах пирамидных нейронов. При повторных периферических раздражениях возбуждается сетевидное образование промежуточного мозга, что в свою очередь обуславливает торможение пирамидных нейронов коры, лежащее в основе угасания (1956).

Мы полагаем, что вот эта активация верхушечных дендритов первого и, возможно, второго слоя и обусловленные ею медленные потенциалы производят то общее торможение коры, которое возникает при искусственном раздражении ее или при адекватных раздражениях рецепторов, вызывающих ориентировочную реакцию (Беритов и Гедеванишвили).

В результате изучения центральной координации на беспозвоночных, мы, совместно с М. Гогава, установили ряд закономерностей: Например, в отношении кольчатых червей было установлено два типа координации — центральной и периферической. При центральной координации как возбуждение, так и торможение происходят путем возбуждения особых возбуждающих и тормозящих нейронов в узлах брюшной цепочки, а при периферической координации — путем возбуждения этих нейронов в периферическом нервном стволе (кольцевой нерв) под влиянием токов возбуждения, проходящих в этом стволе чувствительных нервных волокнах.

Одновременно было установлено, что при рефлекторной деятельности возбуждение мышц червей всегда сопровождается торможением, но в определенных случаях, когда на одной мышце доминирует возбуждение, на антагонисте, наоборот, доминирует торможение. Этим обуславливается возможность антагонистических реципрокных реакций на мышцах (1945—1947).

Другая важная закономерность, которая была установлена в отношении ц. н. с. беспозвоночных, заключается в том, что у низших беспозвоночных переход возбуждения в нервных узлах с одного нейрона на другие происходит не электрическим путем, как в спинном мозгу позвоночных животных, а химическим путем; этот вывод основывается главным образом на том, что время передачи очень большое и очень изменчивое (8—20 мсек.) и обычно один периферический импульс производит длительное ритмическое возбуждение (1950).

Закономерности физиологической деятельности коры большого мозга для условных рефлексов и сложных поведенческих актов также являлись предметом нашего тщательного исследования в течение всего отчетного периода. Но эти закономерности в общем относятся к высшей нервной деятельности. Поэтому мы здесь ограничиваемся лишь изложением тех новых взглядов, которые сложились у нас в самое последнее время насчет физиологических и морфологических оснований образования временных связей в коре и проецирования вовне воспринятых объектов.

Когда под раздражающим действием внешней и внутренней среды в коре больших полушарий возникают несколько или даже множество

очагов возбуждения, между ними устанавливаются обоюдосторонние временные связи: поступательные и обратные. В основе образования этих связей лежит повышение возбудимости в нервных комплексах коры, возбуждаемых внешним раздражением, и взаимодействие возбуждений, исходящих из этих комплексов друг на друга. При образовании условного оборонительного рефлекса такие обоюдосторонние связи возникают как в обстановке предшествования условного раздражителя безусловному, так и наоборот (1922—1926).

Анатомическая структура временных связей, по нашему мнению, заключается в следующем. При образовании оборонительного рефлекса на конечности временные связи устанавливаются посредством ассоциационных нейронов между звездчатыми нейронами, воспринимающими условное раздражение, и теми звездчатыми и подобными им нейронами двигательного анализатора, которые уже связались в прошлой жизни с проекционными пирамидами, производящими оборонительное движение ноги. Выработка условного оборонительного рефлекса заключается в основном в дальнейшем развитии вот этих связей с проекционными пирамидами (1956).

Двусторонние связи обуславливают большую интенсивность и длительность возникшей условной реакции благодаря вращению возникшего возбуждения в данной двусторонней системе. Это же служит основным условием для возникновения общего торможения вокруг этой активной системы, ибо через коллатерали нейронов временных связей происходит активация дендритов окружающей массы пирамидных нейронов.

Положение о двусторонних связях, сформулированное нами в 1922—1924 гг., было признано И. П. Павловым и его учениками начиная с 1928 г., и было подтверждено впоследствии гистологическими исследованиями Лоренте де Но и сейчас кладется в основу кибернетического представления о саморегулирующей деятельности любой сложной системы.

Кора больших полушарий животного, воспринимая или ощущая внешние раздражения, внешнюю среду, воспроизводит образы внешних объектов, которые проецируются вовне в тех самых участках внешней среды, откуда эти объекты действовали на организм. В дальнейшем поведение животного направляется, регулируется вот этими образами. Есть основание предположить, что проецируемые вовне образы воспринятых объектов возникают в результате возбуждения и объединения звездчатых нейронов IV и III слоев, где оканчивается возбужденная данным объектом афферентная система. При этом звездчатые нейроны вступают друг с другом в связь при первом же одновременном или последовательном возбуждении их (1956).

При воспроизведении данного образа под влиянием каких-либо внешних или внутренних раздражений животное приспособляется к внешней среде, как если бы оно воспринимало непосредственно соответствующий объект (1933—1937).

В результате многократного повторения данного поведения, направляемого образами, поведение автоматизируется и протекает по типу цепного условного рефлекса, где каждое предыдущее звено поведения является условным сигналом к последующему (1933—1937). Мы установили, что в этих условиях временные связи образуются между корковыми нейронами, воспринимающими афферентную систему, возбужденную во время предыдущего звена, и теми двигательными механизмами подкорки и промежуточного мозга, которые регулируют последующее звено данного поведения. Это заключение основывается на сохранении данного автоматизированного поведения после удаления всей известной двигательной зоны в коре больших полушарий (Беритов и Дзидзишвили, 1935—1956).

Нами же было установлено, что кора больших полушарий животного не только проецирует образы объектов во внешней среде и устанавливает пространственные отношения между ними и животным, но и регулирует целенаправленное передвижение животного к этим объектам. При этом было выявлено, что означенное проецирование воспринятых объектов во внешней среде в основном происходит не только посредством зрительных и слуховых раздражений, но и посредством раздражения лабиринтных рецепторов. Посредством их при передвижениях или переносах с места на место животное ощущает пройденное расстояние и проделанные повороты. В основе этого положения лежит факт сохранения способности ориентироваться в пространстве после выключения зрения и исчезновения ее после выключения зрения вместе с обоюдосторонним разрушением лабиринтов.

Это положение было выведено нами и при изучении пространственной ориентации у детей. Слепые дети и нормальные дети при завязанных глазах способны к пространственной ориентации, а глухонемые дети с нефункционирующими лабиринтами, если им закрыть глаза, лишены этой способности (Беритов, 1953—1956).

Наряду с этим мы установили, что господствующее мнение о роли мышечных рецепторов, или так называемых кинестетических раздражений, в пространственной ориентации не отвечает действительности. Они могут стать условными сигналами к определенным движениям, как и раздражения других рецепторов, но не могут играть существенной роли в ориентации в пространстве при сложных поведенческих реакциях.

В январе 1955 г. природа центрального возбуждения и торможения была предметом обсуждения на Гагрской конференции, в которой принимали участие представители большинства главных физиологических учреждений Советского Союза. Состояние этой проблемы было подвергнуто здесь всестороннему обсуждению. При этом было выявлено, что сейчас миографический способ изучения центральной деятельности без параллельного изучения биотоков мозга является пройденным этапом в развитии физиологии ц. н. с. Изучение же электрической активности мозга посредством современной осциллографической техники у нас производится недостаточно.

Далее, на конференции выявилось, что не все исследователи процессов возбуждения и торможения считают с современными представлениями о структурных элементах ц. н. с. Вследствие этого в значительной мере обесцениваются полученные физиологические результаты.

Наконец, было выяснено, что биохимические исследования процессов возбуждения и торможения обычно ограничиваются изучением биохимии мозга в целом. Между тем настоятельно требуется перейти к изучению биохимии характерных структур мозга: дендритов, клеточных тел, отдельных ядер и сетевидных образований, отдельных участков и слоев коры мозга. Только такое биохимическое исследование в действительности поможет раскрыть природу возбуждения и торможения центральных элементов.

Таким образом, как видно из данного обзора, развитие физиологии центральной нервной системы идет у нас в том направлении, чтобы умножить бесспорные, огромные достижения советской физиологии уже в течение ближайших лет.

ON THE PROGRESS OF PHYSIOLOGY OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM IN THE SOVIET UNION

By *I. Beritov*

Tbilisi

ДОСТИЖЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ФИЗИЧЕСКИХ УПРАЖНЕНИЙ В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ

Н. В. Зимкин

Ленинград

Физиология физических упражнений, называемая также физиологией физического воспитания и спорта (или более кратко — физиологией спорта), выделилась в качестве особого раздела физиологии ввиду целевой направленности исследований, связанных с задачами научного обоснования теории и практики физической культуры.

Зарождение физиологии физических упражнений теснейшим образом связано с развитием физической культуры и спорта. В дореволюционной России проводились лишь отдельные мероприятия по физическому воспитанию широких народных масс, в частности в армии и среди учащихся. Слабо был развит также и спорт. Поэтому, несмотря на наличие ряда исследований, послуживших основой для правильного понимания физиологии физических упражнений, в дореволюционной России (так же как и за границей) не возникала потребность в обособлении физиологии спорта в особый раздел физиологии.

Физиология физических упражнений выделилась в качестве специального раздела физиологической науки только после Великой Октябрьской революции, когда широкое распространение физического воспитания в нашей стране потребовало углубленного научно обоснованного подхода к вопросам физической культуры. Уже в первые годы после установления Советской власти физическое воспитание широких народных масс стало предметом постоянного внимания и заботы со стороны партии и правительства. Физическая культура стала рассматриваться как часть социалистической культуры народов Советской страны, как важное средство коммунистического воспитания. В связи с этим физическое воспитание и спорт получили такое огромное развитие, что в настоящее время в СССР различными видами физической культуры занимаются десятки миллионов людей. Только обязательными формами физического воспитания охвачено свыше 50 миллионов учащейся молодежи. Кроме того, почти 20 миллионов человек занимаются различными видами физических упражнений в добровольных спортивных обществах.

Мощное развитие в Советском Союзе физической культуры сопровождалось развертыванием соответствующей сети специальных высших учебных заведений и научно-исследовательских институтов. В 1919 г. в Петрограде на базе Высших курсов по физическому воспитанию был создан Институт физического образования имени П. Ф. Лесгафта. В 1920 г. в Москве был организован Центральный институт физической культуры. В дальнейшем институты физической культуры и факультеты физического воспитания в педагогических вузах с кафедрами физиологии, а также научно-исследовательские институты физической культуры с физиологическими лабораториями в них были организованы в ряде городов Советского Союза. Научно-исследовательская работа, широко развернувшаяся в этих учреждениях, а также в ряде медицинских и физиологических институтов, дала возможность далеко продвинуть и углубить знания в области физиологии физического воспитания и спорта.

Развитию физиологии физических упражнений в нашей стране способствовал ряд обстоятельств. Исследования крупнейших отечественных физиологов — И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского и др., — проведенные или начатые еще в дореволюционное время, были связаны с разработкой таких вопросов, которые послужили теоретическим фундаментом физиологии физических упражнений. Важнейшей теоретической основой учения о формировании двигательных навыков и о закономерностях тренировки явились работы И. М. Сеченова, И. П. Павлова и В. М. Бехтерева. Исследования И. М. Сеченова, И. П. Павлова и Н. Е. Введенского лежат также в основе разработки ряда других вопросов физиологии физических упражнений, связанных с обменом веществ, питанием, утомлением и т. д. Еще больше содействовал развитию физиологии физических упражнений расцвет отечественной физиологической науки после Великой Октябрьской социалистической революции. Наряду с работами школы И. П. Павлова по высшей нервной деятельности огромное значение для развития теоретических основ физиологии физических упражнений имели исследования Л. А. Орбели и его сотрудников о влиянии симпатической нервной системы и мозжечка на двигательные и другие функции организма, об эволюции двигательных функций и формировании координаций в организме, о взаимодействии афферентных систем и др.; работы А. А. Ухтомского по физиологии двигательного аппарата, в особенности его учение о доминанте; исследования И. С. Беритова по различным вопросам физиологии мышечной и нервной систем, К. М. Быкова — по регуляции функций внутренних органов, Ю. В. Фольборта — о природе утомления и ряда других отечественных физиологов. На развитие физиологии физических упражнений существенное влияние оказали также работы по физиологии труда (М. И. Виноградов, В. В. Ефимов, К. Х. Кекчев, Ю. Л. Фролов и др.), которые по тематике теснейшим образом соприкасались с вопросами физиологического обоснования физической культуры и спорта.

Как известно, непосредственное изучение физиологических сдвигов в организме при выполнении различных физических упражнений началось как за рубежом, так и в России еще в прошлом веке. Так, в 1889 г. Б. М. Цимковский изучал влияние бега на функции кровообращения и дыхания, на теплорегуляцию, водный обмен и мышечную силу. Исследования о влиянии гребли на функции организма были опубликованы в 1899 г. С. С. Груздевым, а в 1893 г. Л. П. Пассовером. Влияние горных восхождений на физиологические функции изучалось П. К. Горбачевым (1890), а влияние езды на велосипеде — Ю. М. Блажевичем (1894) и Е. И. Курдюмовым (1898). Для биологического обоснования физической культуры весьма большое значение имели работы выдающихся пропагандистов идей физического воспитания в педагогике и медицине — П. Ф. Лесгафта, Е. М. Деметьева, Е. А. Покровского и В. Е. Игнатьева.

Уже в первые годы после Октябрьской революции исследовательская работа по физиологии физических упражнений значительно расширилась. Прежде всего необходимо указать на весьма интенсивную научную работу в Институте физической культуры имени П. Ф. Лесгафта, где большой коллектив физиологов, возглавляемый А. Н. Крестовниковым, накопил ценнейшие данные по физиологии всех основных видов физических упражнений. Большая исследовательская работа велась в Москве кафедрами и лабораториями, руководимыми А. А. Егоровым, Н. А. Бернштейном, М. Е. Маршаком и В. С. Фарфелем. На протяжении ряда лет возникали новые физиологические лаборатории и кафедры, выдвинулись новые физиологи, возглавившие работы по физиологии физических упражнений: М. А. Алексеев, З. И. Бирюкова, Б. С. Гипперейтер, А. Н. Кабанов, В. М. Касьянов, А. А. Маркосян, К. М. Смирнов, Н. В. Тимофеев и другие — в Москве, А. Б. Гандельсман, Ю. И. Данько, Е. К. Жуков, Н. В. Зимкин,

М. И. Сапрохин, А. Д. Слоним, С. П. Сарычев и Н. Н. Яковлев — в Ленинграде, С. П. Нарикашвили и А. И. Ройтбак — в Тбилиси, А. Д. Бернштейн — в Алма-Ате, Н. К. Верещагин — в Свердловске, М. Я. Горкин — в Киеве, Е. П. Кесарева — в Минске, В. В. Петров — в Львове, Н. Е. Тесленко — в Харькове и др.

В 1938 г. А. Н. Крестовников выпустил первый учебник физиологии, профилированный для физкультурных вузов. В дальнейшем был издан еще ряд специальных руководств по физиологии для физкультурных учебных заведений. В 1939 г. вышла в свет первая отечественная монография по физиологии физических упражнений А. Н. Крестовникова «Физиология спорта», а в 1951 г. его же вторая монография «Физиология физических упражнений». В последние годы опубликован еще ряд работ монографического характера: Н. В. Зимкина, А. В. Коробкова, Я. Б. Лехтмана, Я. А. Эголинского и А. И. Яроцкого «Физиологические основы физической культуры и спорта» (1953, 1955), Б. С. Гиппенрейтера «Учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности — естественно-научная основа физического воспитания» (1953), З. И. Бирюковой «Учение И. П. Павлова и вопросы спортивной тренировки» (1954), Н. В. Зимкина «Физиологическая характеристика силы, быстроты и выносливости» (1956), М. Е. Маршака «Физиологические основы закаливания организма человека» (1957).

Советские физиологи, отправляясь от работ дореволюционных отечественных авторов, а также принимая во внимание исследование ряда зарубежных ученых (Bainbridg, Hill, Herxheimer, Liljenstrand, Lindhard, McCurdy, Christensen, Zuntz, Schneider и др.) значительно расширили и продвинули вперед изучение изменений в сердечно-сосудистой, дыхательной, выделительной и других системах организма, возникающих при мышечных напряжениях в различных видах спорта.

А. Н. Крестовников, С. П. Летунов, В. С. Фарфель, их сотрудники и ряд других авторов изучали в разных видах спорта влияние физических упражнений на кровообращение (пульс, кровяное давление, минутный объем сердца, биоэлектрические явления в сердце, насыщение крови кислородом — оксигеметрия и т. д.). На основании их исследований были предложены новые вариации функциональных проб сердечно-сосудистой системы (Д. Ф. Дешин и Г. И. Котов, 1937; С. П. Летунов, 1937, 1957, и др.). М. В. Раскин и В. С. Фарфель (1949) показали, что у высоко-тренированных спортсменов функциональные возможности сердца значительно расширяются. У них, при наличии в покое брадикардии, после интенсивных физических нагрузок в виде бега, ходьбы на лыжах и т. д. пульс учащается значительно больше (до 220—260 раз в 1 мин.), чем у физически малотренированных лиц.

Исследуя состав крови после физических упражнений, А. П. Егоров выявил особенности изменений картины крови в зависимости от интенсивности и длительности мышечных нагрузок. Установленные им фазы миогенного лейкоцитоза в дальнейшем явились одним из критериев, по которым определялись состояния тренированности и соответствие физических нагрузок возможностям организма. Дальнейшие исследования А. Н. Крестовникова с сотрудниками (1928), М. Д. Чиркина (1928), Ю. И. Цыганковой (1953, 1954), А. А. Маркосяна с сотрудниками (1955, 1956) и других выявили особенности сдвигов показателей крови при выполнении физических упражнений в различных видах спорта. Существенным индикатором интенсивности воздействия на организм физических упражнений, по данным Ю. И. Цыганковой, оказалась степень распада лейкоцитов (лейкоцитоллиз). А. А. Маркосян же с сотрудниками установил, что после выполнения физических упражнений наблюдается миогенный тромбоцитоз.

При всех видах физических упражнений сотрудниками А. Н. Крестовникова, М. Е. Маршака, В. С. Фарфеля и другими авторами изучались частота и глубина дыхания, объем легочной вентиляции, поглощение кислорода и энергетические затраты. М. Е. Маршаком (1947, 1948,

1949, 1954) были получены новые данные, выясняющие особенности физиологических механизмов при регуляции дыхания во время выполнения физических упражнений. В. С. Фарфелем (1949) и его сотрудниками (А. П. Борисов, Г. О. Ефремов, Е. В. Кудрявцев, И. М. Фрейдберг) было показано, что предельная величина потребления кислорода («кислородный потолок»), варьирующая у большинства лиц в пределах 3.0—4.5 л/мин., у выдающихся спортсменов, лыжников и пловцов может достигать 5.0—5.5 л/мин.

Б. С. Гиппенрейтер (1935), А. И. Ройтбак и Б. В. Таварткиладзе (1952, 1954) существенно расширили представление об особенностях течения и о физиологических механизмах возникновения «мертвой точки» и «второго дыхания». А. И. Ройтбак и Б. В. Таварткиладзе на основании анализа электроэнцефалографических данных показали, что во время «мертвой точки», в результате прямых нервных влияний, обусловливаемых интенсивной мышечной работой, в коре больших полушарий происходит развитие глубокого (охранительного) торможения, которое ослабляется при наступлении «второго дыхания».

А. Н. Крестовниковым с сотрудниками (Э. Б. Коссовская, Г. С. Ган, А. А. Данилов, А. Ф. Корякина), С. В. Шестаковым и другими авторами были получены данные о некоторых особенностях выделительных функций (образование и состав мочи и пота) при выполнении различных видов физических упражнений.

При физических упражнениях большое значение имеет терморегуляция организма, особенно в жаркое время года. Эти вопросы исследовались Б. С. Гиппенрейтером (1949), А. Д. Слонимом (1952, 1954), К. М. Смирновым (1950, 1953), Н. А. Матюшкиной (1953, 1954) и др. Было показано, что физически тренированные люди обладают по сравнению с нетренированными более совершенной терморегуляцией. Кроме того, они способны сохранять работоспособность даже в тех случаях, когда температура тела в результате перегревания повышается до 40—41°.

Изучение функций двигательного аппарата спортсменов проводилось разными методами. Большое число работ было связано с измерением хронаксии (Уфлянд, 1927, 1941, 1955; Коссовская, 1928, 1939, 1954; Фрейдберг, 1949, и др.). При физических упражнениях наблюдаются значительные изменения величины хронаксии. При этом, по данным Э. Б. Коссовской, в результате длительной систематической тренировки наблюдается сближение величин хронаксий мышц, принимающих участие в выполнении физического упражнения. Данные мионометрии, полученные по методу Ю. М. Уфлянда, показали, что у физически хорошо тренированных лиц твердость мышц при произвольном сокращении увеличивается, в покое же и при расслаблении снижается в большей степени, чем у нетренированных (Макарова, 1955; Корякина, Дариданова и Коссовская, 1957; Васильева, 1957, и др.). Это указывает, что данные хронаксиметрии и мионометрии следует учитывать при определении состояния тренированности человека.

Условнорефлекторная регуляция тонических рефлексов и некоторые другие стороны вопроса о физиологической природе тонических рефлексов у спортсменов исследовались Е. П. Кесаревой (1952, 1953, 1954, 1957) и В. В. Петровым (1952, 1955). Теоретические вопросы, связанные с выяснением природы тонуса скелетных мышц, в течение ряда лет изучались Е. К. Жуковым и изложены в его монографии «Исследование о тонусе скелетных мышц» (1956).

При исследовании биоэлектрических явлений в мышцах спортсменов (М. Киселев и М. Маршак, 1935; М. Я. Горкин, 1956; Ю. З. Захарьянц, 1956; Е. К. Жуков и Захарьянц, 1957, и др.) также был обнаружен ряд специальных особенностей. Захарьянц показал особенности в характере

биотоков в различных мышечных группах при выполнении гимнастических и других упражнений. Е. К. Жуков и Ю. З. Захарьянц выявили, по данным электромиограмм, характер тонической деятельности различных мышц тела при поддержании разных поз тела.

В серии работ С. П. Сарычева (1952, 1954, 1957) были показаны возникающие при физических упражнениях сдвиги лабильности и функциональной устойчивости нервно-мышечного аппарата.

Большое число исследований было проведено по выявлению роли различных анализаторов при выполнении физических упражнений. А. Н. Крестовников (1951) с сотрудниками (И. П. Байченко, З. И. Бекназаров, В. В. Васильева, Н. Н. Лозанов, Н. К. Попова и др.) показал роль вестибулярного, зрительного, проприоцептивного, тактильного, болевого и других анализаторов при выполнении гимнастических, легкоатлетических и других упражнений. А. И. Яроцкий (1952, 1954, 1957) разработал новый способ определения функционального состояния вестибулярного анализатора у спортсменов и предложил эффективные методы тренировки для повышения устойчивости человека к раздражению вестибулярного аппарата. Многими другими исследователями показано значение проприоцептивного (В. В. Петров, 1944, и др.), слухового (М. А. Алексеев, В. П. Взоров и др., 1952; В. М. Касьянов и А. А. Фруктов, 1952 и др.), кожного (А. И. Яроцкий, 1953; А. Д. Бернштейн и Е. И. Гриднева, 1957, и др.) и других анализаторов при различных видах деятельности спортсменов.

Важным достижением советской физиологии физических упражнений является разработка вопроса о физиологической природе двигательного навыка (М. А. Алексеев, 1950; А. Н. Крестовников, 1951; Н. В. Зимкин, А. В. Коробков, Я. Б. Лехтман, Я. А. Эголинский и А. И. Яроцкий, 1951; Э. Б. Коссовская и А. Ф. Корякина, 1952; Б. С. Гишпенрейтер, 1953; З. И. Бирюкова, 1954, и др.). Исходя из учения И. М. Сеченова и И. П. Павлова, двигательный навык советской физиологией спорта рассматривается как форма движения, приобретенная в течение индивидуальной жизни условнорефлекторным путем.

В связи с двигательным навыком был подвергнут исследованию также и вопрос об автоматизации движений (М. А. Алексеев, 1950, 1955; Н. В. Зимкин и Я. Б. Лехтман, 1951; Я. Б. Лехтман, 1952, 1954, и др.). Природа этого явления авторами трактуется с позиций учения И. П. Павлова об особенностях условнорефлекторной деятельности нервных центров, находящихся в различной степени возбудимости (оптимальная возбудимость, различные степени заторможенности).

З. И. Бирюковой (1952, 1956) изучались типологические особенности высшей нервной деятельности спортсменов с целью оказания помощи тренерам при индивидуализации тренировки спортсменов.

Я. Б. Лехтманом (1945), К. М. Смирновым (1951, 1953), М. Я. Горкиным (1953, 1956), В. В. Петровым (1956) был выполнен ряд работ для выяснения физиологической природы так называемого стартового состояния. В соответствии с данными Р. П. Ольянской о предрабочих сдвигах наряду с безусловнорефлекторными были обнаружены условнорефлекторные механизмы, обуславливающие изменения физиологических функций перед стартом и на старте. Условнорефлекторные сдвиги физиологических функций при стартовом состоянии специфичны и различно выражены как у одного и того же спортсмена перед работой различного характера, так и у разных лиц, имеющих неодинаковую спортивную квалификацию (Я. Б. Лехтман, К. М. Смирнов).

Физиологическое изучение разминки, применяемой спортсменами перед выполнением основных упражнений, проводилось В. С. Фарфелем (1941), А. Н. Крестовниковым (1951), М. Я. Горкиным (1948, 1956),

С. П. Нарикашвили и А. Н. Церетели (1954), Н. З. Обуховой (1952) и другими авторами. Установлено, что разминка способствует созданию оптимальной возбудимости тех нервных центров, которые должны осуществлять предстоящую мышечную работу. Поэтому перед разными спортивными упражнениями разминка должна быть специализованной, с различным характером входящих в нее упражнений и с разной длительностью их.

В тесной связи с разминкой исследовались явления «вработываемости» при выполнении физических упражнений (Маршак, 1947; Гишпенрейтер, 1949, 1952; Горкин, 1952, 1954, 1956; Данько, 1956; Мухамедова, 1956, и др.). Изучение вработываемости показало, что развертывание различных функций после начала работы у спортсменов происходит быстрее, чем у физически нетренированных лиц.

Проблема тренировки, являющаяся для физиологии физических упражнений одной из наиболее актуальных, на протяжении многих лет привлекала и продолжает привлекать внимание (Крестовников, 1939, 1951; Маршак, 1946; Фарфель, 1949; Лехтман, 1951, 1953, 1955; Гишпенрейтер, 1953; Бирюкова, 1954, и др.). Не отрицая значения морфологических и биохимических изменений, возникающих в организме в результате тренировки, высокую приспособленность тренированного человека к выполнению различного рода физических упражнений в первую очередь следует объяснить совершенствованием высшей нервной деятельности. Советские физиологи спорта считают, что в процессе физической тренировки образуются условные рефлексы, улучшающие протекание как двигательных, так и вегетативных функций. Приобретенная в процессе тренировки высокая спортивная форма, по данным А. Н. Крестовникова и его сотрудников (1955), обусловлена развитием слаженной системы управления всеми функциями организма, совершенствованием корковой нейродинамики и специфическими изменениями функционального, биохимического и морфологического характера в периферических системах организма.

При изучении режима труда и отдыха советская физиология интенсивно продолжала разработку выдвинутого еще И. М. Сеченовым (1903) вопроса об эффективности активного отдыха. В результате исследований М. Е. Маршака (1934), С. П. Нарикашвили и Ш. А. Чахнашвили (1947), В. В. Розенблата (1951), С. П. Нарикашвили (1953), А. Д. Бернштейна (1954) и других установлены показания к применению активного отдыха. В тесной связи с проблемой активного отдыха находятся исследования по физиологическому обоснованию «физкультурпауз» в перерывах между работой на предприятиях и в учреждениях (Крестовников, 1932, Н. И. Тавастшерна и др.).

Изучение двигательной деятельности при физическом воспитании всегда связано с определением качественных сторон этой деятельности — силы, скорости движений и выносливости. Естественно, что вопросы, связанные с физиологической характеристикой и развитием силы, скорости движений и выносливости, привлекли к себе внимание почти всех институтов физической культуры. В результате исследований А. Н. Крестовникова (1939, 1951), В. С. Фарфеля (1944, 1945, 1949, 1955), М. Е. Маршака (1945), Н. К. Верещагина (1952, 1953, 1957), Н. В. Зимкина (1952, 1956), М. Я. Горкина (1956), их сотрудников и других авторов выявлены основные закономерности развития силы, скорости движений и выносливости, а также особенности взаимосвязей между ними.

Проанализировав рекорды в беге, в ходьбе, в передвижениях на лыжах, в беге на коньках и в плавании, В. С. Фарфель (1949) вывел формулы функциональной зависимости скорости передвижения от длины дистанции.

Изучение особенностей развития силы, скорости движений и выносливости при тренировке показало, что огромное значение при этом имеет формирование условнорефлекторных связей, улучшающих регуляцию

двигательных и вегетативных функций. По данным лабораторных исследований, после нескольких месяцев тренировки максимальное увеличение темпа движений не превышало 50—100% (А. В. Коробков, 1953; Васильев, 1955), а увеличение силы — 200—400% (А. В. Коробков, 1953; И. Г. Васильев, 1953, 1954, 1955). Что же касается выносливости, то она может увеличиться во много раз больше — в 5—10 и даже 40 раз (В. С. Герасимов, 1954; Эголинский, 1954, 1956, и др.). После перерыва в тренировке уменьшение скорости движений до исходного уровня наблюдалось через 4—6 месяцев (А. В. Коробков), мышечной силы — через полтора года (И. Г. Васильев), выносливость же сохранялась в некоторых случаях даже после перерыва в 2 года и более (Я. А. Эголинский, 1956).

Статические усилия, постоянно имеющие место при физических упражнениях, изучались А. С. Шабашовой (1939), А. Д. Бернштейном и А. Г. Зима (1944), Н. К. Верещагиным (1952, 1957), В. В. Розенблатом (1955), В. В. Скрябиным (1957) и др. Изменения в организме, возникающие при статических усилиях, по данным Н. К. Верещагина, не могут быть объяснены феноменом Лингарда, т. е. сжатием сосудов напряженными мышцами. Основными причинами, обусловливающими, по мнению Н. К. Верещагина, изменения в организме при статических усилиях, являются процессы, протекающие в нервной системе, в частности развитие охранительного торможения в коре больших полушарий.

В связи с выполнением физических упражнений и при физическом воспитании Н. Г. Озолиным (1952), И. Г. Васильевым (1953), А. В. Коробковым и Ю. К. Демьяненко (1954), И. Г. Васильевым, Е. Л. Склярчик, К. М. Смирновым, Б. Г. Филипповым и А. М. Шаталовым (1955) и другими были исследованы изменения мышечной работоспособности на протяжении различных часов суток. Оказалось, что при кратковременных физических напряжениях, например силовых, работоспособность днем, по сравнению с ночными или ранними утренними часами, была выше. Но при длительных мышечных напряжениях эта разница резко снижается, особенно у физически хорошо тренированных лиц. Выносливость же в статических усилиях ночью оказалась даже выше, чем днем (Демьяненко, 1956).

Введение в школах обязательных занятий физическими упражнениями выдвинуло перед физиологами ряд новых вопросов, связанных с обоснованием режима занятий и подбора упражнений для различных детских возрастных групп. Исследования, проведенные под руководством А. Н. Кабанова, А. А. Маркосяна и В. С. Фарфеля сотрудниками Института физического воспитания и школьной гигиены Академии педагогических наук (Д. Л. Букреева, А. И. Васютина, А. П. Тамбиева, Е. А. Широкова и др.), а также работы А. Н. Крестовникова, И. А. Кулака, К. М. Смирнова и других позволили выработать ряд рекомендаций для улучшения постановки физического воспитания детей.

Существенный интерес представляют работы А. В. Коробкова (1956, 1957) по вопросу об изменениях скорости двигательных реакций и мышечной силы у физически тренированных и нетренированных лиц всех возрастных групп, начиная с 2—3 лет и кончая 80—90 годами.

Составной частью физического воспитания является закаливание. Работы М. И. Богачева (1950), А. Д. Слонима (1952), К. М. Смирнова (1953), М. Е. Маршака (1957) и других позволили внести существенные дополнения в физиологическое обоснование мероприятий по закаливанию, в частности в отношении правильного соответствия между интенсивностью мышечных движений и температурой внешней среды.

Наряду с развитием физиологии физических упражнений в Советском Союзе наблюдался высокий темп роста и сопредельных дисциплин, работы в области которых постоянно переплетались с решением чисто физиологических вопросов. В этом отношении следует отметить работы Н. А. Берн-

штейна по биомеханическому анализу движений, работы А. В. Палладина, Н. И. Тавастшерны, Р. В. Чаговца и Н. Н. Яковлева по биохимии спорта и работы А. Г. Дембо, С. П. Летунова и ряда других лиц по врачебному контролю над спортсменами.

Как видно из изложенных материалов, физиология физических упражнений не только сформировалась в отдельный раздел науки, но и проделала большой путь развития. Доказательством этому в известной мере служит все возрастающее количество научных трудов, представляемых к обсуждению на ежегодных конференциях по физиологии физических упражнений.

ADVANCES IN PHYSIOLOGY OF EXERCISE IN THE SOVIET UNION

By *N. V. Zimkin*

Leningrad

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТОЯНИЯ ФИЗИОЛОГИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ В СССР

И. А. Барышников

Ленинград

Необходимость научных исследований в области физиологии сельскохозяйственных животных возникла после Великой Октябрьской социалистической революции в связи с развитием общественного животноводства.

В настоящей статье мы остановимся лишь на главных проблемах физиологии сельскохозяйственных животных — проблемах, имеющих практическое значение для успешного развития социалистического животноводства (физиология питания, размножения, лактации и высшей нервной деятельности).

Применение павловских принципов и методов исследования явилось основой успешного развития физиологии пищеварения сельскохозяйственных животных. На протяжении последних 25 лет советские физиологи (А. А. Кудрявцев, 1932; Н. А. Попов, 1932; А. Г. Кратинев, 1934; А. В. Квасницкий; 1951; А. Д. Синещев, 1953, 1956; Д. Я. Криницын, 1955; Н. У. Базанова, 1956, и др.) изучали процессы пищеварения у сельскохозяйственных животных, влияние различных кормов на секреторную и моторную деятельность пищеварительного тракта. Были установлены закономерности деятельности органов пищеварения у сельскохозяйственных животных (свиньи, овцы, козы, крупный рогатый скот), а также разработаны новые приемы исследования. В качестве примера можно привести методику внешних анастомозов. Методика дуоденального анастомоза дала возможность получить новые факты по физиологии пищеварения. В пищеварительных соках содержатся жизненно необходимые вещества, оказывающие влияние на ряд функций. Выделение этих веществ из крови и тканей в желудочно-кишечный канал происходит непрерывно, и непрерывно же идет всасывание их обратно в кровь. Нарушение этого обменного процесса, как установил А. Д. Синещев, порождает патологическое состояние.

Н. У. Базанова и сотр. (1955), пользуясь методикой павловского желудка и наружных анастомозов, обнаружила некоторые особенности пищеварения у овец, ягнят, верблюжат и телят. Объем проходящего через анастомоз химуса находится в прямой зависимости от количества съеденного корма и достигает у овец 24 л в сутки, а у двухлетних верблюжат свыше 170 л. Прием корма ведет к увеличению количества химуса.

Методику дуоденального анастомоза по Синещеву успешно применил З. А. Исхаков (1954) для изучения пищеварительной деятельности каракульских овец в условиях пустыни, а Е. М. Федий (1956) для изучения функциональной связи молочной железы и пищеварительных

органов у коров. Во время доения увеличиваются сила и длительность сокращений двенадцатиперстной кишки.

К. С. Филков (1955, 1956) применил дуоденальный анастомоз для изучения эвакуаторно-секреторной функции сычуга у буйволов. Он показал, что химус из сычуга в кишечник эвакуируется порциями неодинакового объема, через разные промежутки времени. Степень эвакуации зависит от наполнения сычуга и от структуры кормового рациона.

Обширные исследования секреторной и моторной деятельности некоторых отделов пищеварительного аппарата у жвачных животных и лошадей проводятся коллективом Кафедры физиологии Чкаловского сельскохозяйственного института под руководством проф. Е. Т. Хруцкого (1955). Установлено, что к моменту рождения у телят и ягнят начинают взаимосвязано функционировать центры акта сосания и рефлексыв пищевода и желудка. В молочный период у телят и ягнят наблюдаются более энергичные сокращения сычуга, чем сетки и рубца. У жвачных животных и лошадей большое влияние на моторную деятельность желудка оказывают качество и количество корма.

Одной из трудных операций является операция малого павловского желудочка. К настоящему времени эта операция воспроизведена на всех сельскохозяйственных животных. Изолированный желудочек по Павлову на лошади впервые был разработан Н. Ф. Поповым (1956). Под его руководством проведен ряд исследований, в частности разработаны физиологические основы рационального кормления. Установлен факт возбуждения слюнных желез лошади видом и запахом корма, факт торможения безусловнорефлекторной деятельности слюнных и желудочных желез под влиянием внешних раздражителей.

Основными сведениями по физиологии пищеварения у свиней мы обязаны обширным и глубоким исследованиям А. Д. Синещкова (1953) и в особенности исследованиям А. В. Квасницкого (1951). Применяя павловский метод хронических опытов, А. В. Квасницкий показал, что у свиней роль слюны в пищеварительном процессе более значительна, чем у других сельскохозяйственных животных. В желудке свиней кислая реакция, прекращающаяся действием слюны, наступает лишь через 10—12 часов, и, следовательно, амилолитические процессы приобретают большое значение. На основании полученных данных для поросят разработаны специальные диеты, повышающие выживаемость молодняка.

Регуляции моторной деятельности многокамерного желудка животных посвящены работы Д. Л. Криницына с сотрудниками (1955) и П. Салмина (1953).

В исследованиях по физиологии питания сельскохозяйственных животных до последнего времени роли нервной системы уделялось недостаточное внимание. При организации рационального кормления нельзя пренебрегать сигнальным значением вида корма, места и времени кормления. Об этом свидетельствуют исследования А. Д. Слонима (1952), Р. П. Ольнянской (1953), Д. М. Мамедова (1954).

Принцип индивидуального подхода к животным и необходимость учета состояния нервной системы на практике были применены зоотехником Караваевского племсовхоза С. И. Штейманом (1948) при изучении повадок каждой коровы в отношении к кормам. Вид и запах корма, звуки, связанные с кормлением, освещение, время и место кормления, последовательность скармливания — все эти раздражители приобретают сигнальное, условнорефлекторное значение, возбуждают аппетит, способствуют лучшему перевариванию и усвоению корма.

Внедрение павловского метода условных рефлексов в теорию и практику кормления сельскохозяйственных животных является одним из важ-

нейших итогов исследований по физиологии сельскохозяйственных животных.

Существенное значение представляют работы по физиологии размножения. Невозможно понять, а тем более управлять этим процессом, не познав закономерностей нервно-гормональной регуляции его. Широкое применение способов искусственного осеменения в социалистическом животноводстве сделало изучение этих закономерностей насущно необходимым.

Изучая более 25 лет процессы размножения животных, В. К. Милованов (1951) с сотрудниками пришли к убеждению, что половые рефлексы, как всякие другие рефлексы, начинаются с раздражения внешних и внутренних рецепторов. Значение половых гормонов заключается главным образом в создании половой доминанты, т. е. господствующего очага возбуждения в центральной нервной системе в период размножения. В условиях одомашнивания у животных происходит замена непосредственных половых раздражителей полового рефлекса другими, прежде безразличными раздражителями.

В. К. Милованов с сотрудниками провел подробные исследования как безусловных, так и условных половых рефлексов у самцов, проследил все виды торможения, изученные И. П. Павловым на пищевых рефлексах. Так, самые разнообразные раздражители: посторонний звук, изменение света, новый запах — могут вызвать ориентировочный рефлекс и отрицательную индукцию, торможение половых рефлексов; особенно сильно действует изменение обычного места спаривания.

В целях поддержания активности половых рефлексов Д. В. Смирнов-Угрюмов (1945) разработал способ «холостых приводов». Им разработаны способы переделки буйного поведения быков, возникающего на основе оборонительно-половых рефлексов.

Накопленные факты позволяют утверждать, что при искусственном осеменении половые рефлексы видоизменяются и перестраиваются благодаря исключительной подвижности высшей нервной деятельности млекопитающих.

В практике свиноводства для повышения плодовитости применяется покрытие свиноматок двумя производителями. Этот способ был разработан в лаборатории С. Г. Давыдова (1950) в г. Пушкине (Ленинградская обл.). Сотрудники этой лаборатории (Лебедев, 1950; Либизов, 1950) показали, что повышение плодовитости наблюдается даже и в том случае, когда второй производитель был вазэктомирован. Таким образом, оказывается, что сам процесс спаривания увеличивает количество овулировавших яйцеклеток (Питкяйнен, 1954). Все это подтверждает важную роль нервной системы в воспроизводительной функции.

М. А. Аракелян и Е. Ф. Павлов (1953), а также Л. А. Чудновский (1955) показали, что денервация яичников ведет к снижению его функциональных отравлений. Денервированная матка очень слабо реагирует на введение фолликулина.

В последние годы ряд исследователей обратил внимание на разработанную И. И. Ивановым (1908) в лаборатории И. П. Павлова методику маточных фистул у собак и применил ее для изучения сократительной деятельности матки у овец (Половцева, 1940); у свиней (Квасницкий, 1951) и у лошадей (Архипов, 1957). Фистульная методика является важным шагом по пути углубленного изучения физиологии половой функции у сельскохозяйственных животных, а это в свою очередь поможет найти эффективные способы борьбы с яловостью и прохолощиванием. Воздействуя на весь нейро-гормональный механизм или на отдельные его звенья, можно стимулировать воспроизводительную функцию, можно резко сни-

зять яловость и в особенности прохолощивание сельскохозяйственных животных.

Для успешной борьбы с яловостью, с прохолощиванием имеет огромное значение рациональное кормление сельскохозяйственных животных. А. В. Квасницкий (1955) показал, что скудное или однообразное кормление концентрированными кормами уменьшает количество созревающих и овулирующих фолликулов, в связи с чем уменьшается и количество приплода (а у одноплодных животных увеличивается процент яловости). Нарушение нормальных условий питания животных вызывает глубокие нарушения генеративной функции яичников.

Важнейшим условием ликвидации яловости, повышения плодовитости и улучшения качества приплода сельскохозяйственных животных является полноценное питание, обеспечивающее нормальное развитие яичников и их нормальную генеративную функцию. Здесь имеют значение не только полноценность белкового питания, но и наличие витаминов и солей. Как показали исследования нашей лаборатории (Скворцов, 1954), в зеленых растениях имеются вещества, стимулирующие воспроизводительную функцию. Этим в значительной мере объясняется то обстоятельство, что коровы лучше приходят в охоту летом, чем зимой. Однако гонадостимулирующие вещества могут оставаться и в сене при правильном его хранении. Следовательно, можно сезонные отелы превратить в круглогодовые.

Физиология лактации у нас разрабатывается свыше 60 лет.

Известны исследования доктора М. М. Миронова (1895), на основании которых И. П. Павлов (1894) сформулировал основные положения нервно-гормональной регуляции лактации: 1) в нормальной деятельности молочной железы регулирующая роль принадлежит центральной нервной системе, 2) деятельность денервированной молочной железы поддерживается гуморальными факторами (через кровь) и 3) деятельность денервированной молочной железы, возможно, регулируется также периферическими нервными центрами в самой молочной железе. Более поздние исследования доктора Л. Н. Воскресенского (1916, 1924), также проведенные в лаборатории И. П. Павлова, показали, что деятельность молочной железы находится под контролем коры больших полушарий. Работами М. М. Миронова и Л. Н. Воскресенского были заложены основы теории рефлекторной регуляции лактации, однако последующие исследования, проведенные у нас в стране и в особенности за рубежом сосредоточились на изучении только гормональной регуляции лактации. Увлечение гормональными факторами во второй четверти нашего века было связано с мощным развитием эндокринологии. В этот период синтетически были получены многие гормоны. Этим объясняются и поиски гормональной стимуляции лактации. Большой интерес в этом отношении представляют исследования Г. И. Азимова (1934, 1936, 1940) по гормональной регуляции лактации, так как они опережали достижения зарубежной эндокринологии.

Интимный процесс секреторной деятельности молочной железы — синтез молока из предшественников молока в крови — в значительной мере прояснился благодаря работам В. Н. Никитина и его сотрудников (1935, 1937, 1941, 1953).

В послевоенный период интерес к физиологии лактации значительно возрос, расширился круг исследователей, появились новые лаборатории в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинградском государственном университете, Карельском филиале АН СССР, Всесоюзном институте животноводства. И. И. Грачеву (1949, 1951, 1952) удалось показать разнообразные влияния с молочной железы на кровообращение, пищеварение, выработать условные рефлексы с молочной железы.

Наша лаборатория провела исследования по рефлекторной регуляции секреции, выведения и отдачи молока. В настоящее время можно утверждать, что такой сложный орган, как молочная железа, может полноценно выполнять работу только благодаря совершенству рефлекторной регуляции.

Долгое время считалось (а многими считается и теперь), что секреторный процесс — молокообразование и молоковыделение — регулируется только гормональными факторами, а моторная деятельность — молоковыведение и молокоотдача — обеспечивается нейро-гормональной системой. Считается общепризнанным, что конец рефлекторной дуги рефлекса молокоотдачи имеет гормональное звено в гипофизе, который выделяет в кровь окситоцин. Окситоцин, вызывая сокращение миоэпителия альвеол молочной железы, реализует процесс молокоотдачи. Такой рефлекс с гормональным звеном существует, но при детальном многочисленных исследованиях нашей лаборатории оказалось, что наряду с этим существуют и прямые эфферентные нервы, регулирующие как секреторную (И. Н. Зотикова, 1955), так и моторную деятельность молочной железы (И. Н. Зотикова, 1955; Г. А. Цахаев, 1955; Г. Б. Тверской, 1955; М. Г. Закс, 1955; Г. Н. Павлов, 1955; М. А. Гофман, 1955; В. Н. Борсук, 1955; Э. П. Кокорина, 1955). Эфферентные нервы обеспечивают не только процесс молоковыведения, но также торможения молокоотдачи, вызывая сокращение устьев протоков (И. А. Барышников, М. Г. Закс, И. Н. Зотикова, Е. С. Левицкая, Е. Ф. Павлов, Г. Н. Павлов, Г. Б. Тверской, В. И. Толбухин и Г. А. Цахаев, 1951). Торможение молокоотдачи наступает и при гормональном воздействии в ответ на болевое раздражение (Х. Дюсембин) или инъекцию адреналина (Е. С. Левицкая, 1955; И. Н. Зотикова, 1955; М. А. Некрасова, 1955). Оно может наступать также и в ответ на болевое раздражение у животных с денервированными надпочечниками (Х. Дюсембин). Анализ механизмов торможения молокоотдачи имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение, так как борьба с торможением молокоотдачи может привести к повышению молочной продуктивности. Тот же механизм лежит и в основе тугодойкости. Как показали исследования Э. К. Вальдман, тугодойкость зависит не только от сильного сокращения сфинктера соска, но и от рефлекторных влияний на протоки. Таким образом, через эфферентные нервы осуществляются как процесс выведения молока, так и процесс торможения его.

Лактация связана со всеми функциями организма, с уровнем типа кормления, с энергетическим обменом, кровообращением, дыханием и с состоянием эндокринных желез. Проведенными в нашей лаборатории исследованиями установлено, что нарастание молочной продуктивности в процессе раздоя, сопровождающееся соответствующим увеличением потребления корма, вызывает пропорциональное нарастание работы органов кровообращения и дыхания, значительное повышение обмена веществ (А. А. Скворцова, 1955).

Одной из актуальных задач животноводства является проблема повышения жирности молока. Решение ее имеет огромное практическое значение, так как повышение жирности молока всего лишь на 0.1% даст стране дополнительно десятки тысяч килограммов масла.

Опыты О. В. Гаркави и Н. М. Сементовской (1950) показали, что содержание коров на холоде при обильном кормлении вызывает повышение жирности молока. В нашей лаборатории установлено, что на жирность молока оказывает большое влияние щитовидная железа. При повышении ее деятельности, т. е. при увеличении количества тироксина в крови, наступает увеличение количества жира в молоке (Д. Н. Сулейманова, 1955), улучшаются физикохимические показатели молочного жира (Э. П. Кокорина, 1955). Удаление или функциональное выключение щито-

видной железы приводит, как показали опыты Д. Н. Сулеймановой, к резкому снижению (почти в 2 раза) жирности молока. Опытами М. В. Добряковой (1954) выяснено, что уровень энергетического обмена у коров, содержащихся в помещении при низкой температуре (до -10° , -15°), остается почти таким же, как и на скотном дворе при температуре $+8^{\circ}$, а жирность молока повышается без снижения удоя.

Повышение жирности молока при содержании коров на холоде наблюдается и при функциональном выключении щитовидной железы. Следовательно, повышение жирности молока в данном случае обеспечивается другими способами. Можно допустить прямое влияние нервной системы на секреторный процесс в молочной железе. Витальномикроскопические исследования И. Н. Зотиковой (1955) показали, что к молочной железе подходят собственные секреторные нервы, которые принимают непосредственное участие в регуляции секреции молочного жира.

Повышение жирности молока достигается путем правильного доения. Оказывается, что быстрое и наиболее полное выдаивание ведет к повышению жирности молока (В. Н. Борсук, 1955). Наиболее полное освобождение альвеолярного аппарата вымени от молока стимулирует секреторную деятельность молочной железы (Г. В. Тверской, 1955). Наоборот, неполное выдаивание, неполное освобождение альвеол от молока тормозит секреторный процесс, снижает процент жира в молоке.

Таким образом, имеется полное основание говорить о рефлекторных механизмах в регуляции секреции и выведения молока, в частности молочного жира.

А. А. Егорова, М. Г. Закс, А. Ф. Касалайнен, Л. А. Ниукканен, Ю. М. Оленев и Б. Н. Салтун (1953), а также в нашей лаборатории М. Г. Закс и В. Н. Борсук (1955) и М. М. Валдма (1954) показали, что горячие обмывания вымени у коров и коз действительно вызывают повышение жирности молока до 0.2%.

В последние годы ряд исследований (Г. И. Азимов, 1955; В. Н. Никитин, 1955, и др.) был направлен на выяснение роли бродильных процессов в рубце у жвачных в синтезе молочного жира. Оказалось, что продукты брожения, например уксусная кислота, являются промежуточным звеном в этом синтезе.

Проблема синтеза молока и молочного жира является центральной проблемой физиологии и биохимии лактации.

Строгое соблюдение правил распорядка на скотном дворе, своевременное кормление, умелое доение ведут к повышению молочной продуктивности. В этом повышении значительную роль играют кортикальные факторы.

Физиология высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных стала разрабатываться недавно. В Московской ветеринарной академии под руководством Н. Ф. Попова изучалась высшая нервная деятельность у лошадей (Х. Т. Арский, Л. Б. Андриаускас, Н. А. Сафонов и др.). Установлено, что условные рефлексы у них образуются быстро, закрепляются легко и становятся устойчивыми.

Особый интерес представляют исследования высшей нервной деятельности у лошадей, выпущенные в производственных условиях (Г. А. Васильев, 1949; Г. В. Паршутин, 1955). С помощью свободно двигательной методики (побежек) Г. В. Паршутину удалось провести в короткие сроки ориентировочное определение типологических особенностей высшей нервной деятельности у лошадей.

Для изучения высшей нервной деятельности у коров успешно применяется двигательнo-оборонительная методика (А. А. Кудрявцев и М. Н. Андреев, 1951; М. Н. Андреев и Е. А. Надаляк, 1953; Надаляк, 1954; Н. И. Ложкин, 1956). А. А. Кудрявцев и его сотрудники пришли

к заключению, что двигательльно-оборонительная методика является четким индикатором корковых процессов у крупного рогатого скота. Условные рефлексы у них образуются и укрепляются быстро и устойчиво.

Конечной целью изучения высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных является разработка наилучших способов повышения их продуктивности. Применение оборонительно-двигательной методики для изучения высшей нервной деятельности крупного рогатого скота нельзя признать целесообразным. Наиболее адекватной методикой является двигательльно-пищевая. В нашей лаборатории (И. А. Барышников, Л. Б. Айзинбудас и Э. П. Кокорина, 1956) применяются два варианта этой методики: свободно двигательная методика (Айзинбудас) и камерная двигательная пищевая методика (Кокорина). Для характеристики основных свойств высшей нервной деятельности — силы, подвижности и уравновешенности — испытан ряд тестов, из которых наиболее ценными оказались следующие: кофеиновая проба, переделка сигнального значения ассоциированной пары раздражителей, повторное удлинение дифференцировки, изменение стереотипа путем введения нового положительного раздражителя, острое или прерывистое угашение положительного рефлекса. Установлена связь между типологическими особенностями нервной системы и уровнем и колебаниями молочной продуктивности у коров. Более устойчивый высокий уровень молочной продуктивности характерен для коров, обладающих сильными, подвижными, уравновешенными нервными процессами. Наиболее значительный размах суточных колебаний молочной продуктивности и особенно колебаний процента молочного жира наблюдается у животных с недостаточной подвижностью нервных процессов. Установлено, что у коров с хорошей подвижностью нервных процессов при одинаковых воздействиях торможение рефлексов молокоотдачи меньше и проходит быстрее, чем у коров с плохой подвижностью нервных процессов.

Накопленный экспериментальный материал позволяет считать, что рефлекс молокоотдачи может быть использован для определения типологических особенностей нервной системы у коров. Если молочная продуктивность, как показали исследования нашей лаборатории, имеет тесную связь с типологическими особенностями нервной системы, то весьма важно знать, как формируется тип высшей нервной деятельности. В этом направлении интересные исследования проводятся В. И. Георгиевским (1956). Автор установил, что основные функциональные свойства коры головного мозга и типологические особенности нервной системы крупного рогатого скота в известной мере стабилизируются к концу первого года жизни животного. Отсюда вытекает необходимость дальнейшего глубокого изучения онтогенеза высшей нервной деятельности у крупного рогатого скота. Полученные данные свидетельствуют об успешном внедрении павловского метода условных рефлексов в разработку насущных задач физиологии сельскохозяйственных животных. Однако это лишь начало выполнения большой программы работ.

BRIEF OUTLINE OF RESEARCH IN PHYSIOLOGY OF FARM ANIMALS

By *I. A. Baryshnikov*

Leningrad

ОЧЕРК РАЗВИТИЯ СОВЕТСКОЙ БИОХИМИИ ЗА 40 ЛЕТ

Г. Е. Владимиров

Ленинград

Развитие советской биохимии нельзя рассматривать вне истории развития мировой биохимии, а также независимо от того пути, который биохимия проделала в России в дореволюционный период.

Зарождение биохимии как науки следует отнести к рубежу XVIII и XIX вв., когда были созданы научные основы количественных химических исследований. Предтечей этого времени явился М. В. Ломоносов, который еще в середине XVIII в. намечает гигантский проект «испытать все, что только можно измерять, взвешивать и определять вычислением», включая в это «все» и явления из раздела химии растений. В конце XVIII и в начале XIX в. Лавуазье, Пристлей и некоторые другие устанавливают круговорот основных биогенных элементов между живым и неорганическим миром. В самом начале XIX в. Берцелиус вводит термин «органической химии» как химии организмов, т. е. той химии, которую мы теперь называем биохимией. Органическая химия изучала вещества, которые удавалось получать только из продуктов живой природы и которые, по утверждению Берцелиуса, не могут быть созданы искусством человеческой руки. К этому времени относится возникновение той виталистической концепции в биохимии, которая в разных формах и видах просуществовала в течение всего XIX в. и дала новую волну витализма в первой четверти XX в.

Открытие Вёлером синтеза мочевины (1828) и в особенности волна открытий, начавшаяся с синтеза Н. Н. Зининым анилина (1842), наметили перед органической химией иные задачи, нежели исследование химии живого организма. Внимание химиков-органиков постепенно перемещается с изучения продуктов, порождаемых жизнью, к продуктам, искусственно изготовленным. Находки химиков подхватываются бурно развивающейся капиталистической промышленностью. Органическая химия превращается в химию соединений углерода, имеющую широкий выход в промышленность.

Задачи, стоящие перед биохимией, в этот период времени разрабатываются с одной стороны, химиками (Либих, Буссенго, К. Шмидт и др.), с другой — физиологами (Кл. Бернар, Пфлюгер, Петенкофер, Биддер, И. М. Сеченов, В. В. Пашутин и др.). Вместе с тем все более и более осознается необходимость создания специальной дисциплины, посвященной изучению химических вопросов физиологии, гигиены, диагностики и т. д. В 1847 г. А. Н. Ходнев в Харькове выпускает учебник физиологической химии. В Германии с 1873 г. Р. Мали начинает издавать «Jahresbericht über Fortschritte der Thierchemie», а Ф. Гоппе-Зейлер с 1877 г. — «Zeitschrift für physiologische Chemie». Все яснее и яснее осознается потребность в особой кафедре на медицинских факультетах университетов — кафедре медицинской, или физиологической, химии.

Страной, в которой кафедры медицинской, или физиологической, химии были организованы сравнительно рано, была и Россия. В 1863 г. создается кафедра медицинской химии в Казани, несколько позднее — в Харькове и нескольких других университетах, в 1892 г. создается кафедра физиологической химии в Военно-медицинской академии в Петербурге.

Отцом физиологической химии в нашей стране является А. Я. Данилевский — основатель кафедр физиологической химии в Казани, Харькове и Петербурге.

А. Я. Данилевский — создатель первой крупной отечественной физиолого-химической школы, включившей в круг своего исследования химию белков, химию ферментов, обмен веществ, вопросы питания.

Другим основоположником отечественной биохимии является М. В. Ненцкий, организовавший в 1891 г. химический отдел в Институте экспериментальной медицины и до 1901 г. возглавлявший его. В круг исследования школы Ненцкого вошли вопросы

азотистого обмена животного организма, химия гемоглобина, химия микробов в связи с химией гниения белков.

Большое внимание проблемам физиолого-химического характера уделяли русские физиологи. И. М. Сеченовым были проведены классические исследования в области транспорта углекислоты кровью. Его ученики В. В. Пашутин, М. Н. Шатерников создали современные приборы для изучения обмена веществ и энергии животного и человека. А. Шмидт создал ферментную теорию свертывания крови. И. П. Павлов со своими сотрудниками исследовал химию пищеварительных соков, пищеварительных ферментов, изучил обмен аммиака при выключении функции печени.

В области растительной биохимии крупные исследования были проведены физиологами растений — А. С. Фаминцыным (обмен веществ растительного организма), Д. И. Ивановским (открытие вируса мозаичной болезни табака), И. П. Бородиным (химия хлорофилла), М. С. Цветом (открытие хроматографического анализа).

Таким образом, в России накануне Великой Октябрьской революции в области биохимии животных работало небольшое число ученых: в Петрограде — ученики А. Я. Данилевского (М. Д. Ильин, Б. И. Слопцов, В. Н. Окунев), М. В. Ненцкого (Н. О. Зибер-Шумова, С. С. Салазкин); в Москве начал создавать свою школу В. С. Гулевич, одним из первых учеников которого был И. А. Смородинцев; в Харькове некоторое время работал ученик Данилевского Д. Н. Кураев; в эмиграции находился один из основоположников советской биохимии — А. Н. Бах, приобретший уже тогда широкую известность разработкой «перекисной теории» биологических окислений. В области проблем общей биохимии работали также такие выдающиеся петроградские представители физиологии растений, как В. И. Палладин, создатель теории дыхательных хромогенов, С. П. Костычев, много сделавший в области химии брожений, Н. Н. Иванов — исследователь обмена веществ у грибов. В Москве блестящие исследования в области азотистого обмена растений были проведены Д. Н. Прянишниковым.

Таким образом, дореволюционная Россия располагала некоторым числом блестящих специалистов в области биохимии, но была крайне бедна специализированными биохимическими учреждениями. Только в советский период времени биохимии как особой специальности начинает уделяться большое внимание и развитие ее начинает идти все в более и более убыстряющемся темпе.

Уже в первые годы существования советской власти в Петрограде создается Институт питания. Штаты кафедр физиологической химии в медицинских высших учебных заведениях повсюду расширяются. В 1921 г. в Москве А. Н. Бахом организуется Биохимический институт Народного Комиссариата здравоохранения (преобразованный в 1935 г. в Биохимический институт им. А. Н. Баха АН СССР). В Харькове четыре года спустя А. В. Палладин организует Биохимический институт, ныне Биохимический институт АН УССР в Киеве.

Большое внимание биохимическим исследованиям уделяется при изучении условий труда в таких учреждениях, как вновь организованные Институт профессиональных болезней им. Обухова в Москве, Институт гигиены труда в Ленинграде, некоторые специальные психо-физиологические лаборатории гражданского и военного ведомств.

Организуется ряд биохимических лабораторий при крупных больницах (например, в Ленинграде при Обуховской больнице, при Больнице им. И. И. Мечникова и т. д.) и клиниках.

Двадцатые годы нынешнего столетия примечательны для истории биохимии тем, что для ряда биохимических компонентов крови и тканей были разработаны микрометоды, позволявшие определять их в количестве крови порядка 0.1—1 мл. С этого времени начала бурно развиваться клиническая биохимия, физико-химические и, в частности, коллоидно-химические приемы исследования. На этой основе в биохимии вырастает учение о белках, о ферментах, разрабатываются вопросы проницаемости тканевых барьеров, учение о дыхательной функции крови и т. д.

В течение первого двадцатилетия советская биохимия значительно окрепла и организационно и научно. Годы войны в известной мере затормозили, но не приостановили ее развития. По окончании войны советская биохимия вступила в новый, еще более плодотворный период своего роста.

В течение последнего десятилетия происходит интенсивное методическое перевооружение биохимических лабораторий и оснащение их первоклассной оптической и электрометрической аппаратурой. Чрезвычайно широко в биохимических исследова-

ниях применяются ныне радиоактивные изотопы. В последние годы возникают гистохимические лаборатории, в которых изучается распределение веществ и ферментов внутри отдельных клеток.

Чрезвычайно трудно в сжатом очерке представить все то основное и существенное, что добыто советскими биохимиками за 40 лет их напряженной работы. Условно полученные итоги мы, не претендуя на строгость, подразделили на три крупнейших направления: 1) статической, 2) динамической и 3) функциональной биохимии.

Достижения в области статической биохимии. Оригинальностью отличаются исследования советских авторов в области химии белков. Применяв для гидролиза органические кислоты и проводя его в автоклаве при температуре свыше 100° , Д. Н. Зелинский и В. С. Садилов обнаружили наличие дикетопиперазинов среди продуктов гидролиза. Более трех десятилетий продолжалась дискуссия, в какой мере циклические группировки входят действительно в состав белковой молекулы, а в какой мере они являются артефактами. Первая точка зрения нашла горячего приверженца в лице Н. И. Гаврилова, который модифицировал первоначальную точку зрения и выдвинул представление о своеобразных «микромолекулах» белка, которые имеют и циклические группы, и полипептидные цепи и в построении которых участвуют, помимо пептидных, также «амидиновые» связи. Убедительные данные против предположения в белковых частицах дикетопиперазиновых группировок дали А. Н. Паршин и Л. Т. Соловьев. Первый показал, что дикетопиперазины не расщепляются ферментами организма и, будучи введенными в тело, быстро из него выводятся с мочой. Второй, применив разработанный им способ электрофоретического разделения продуктов гидролиза, не мог найти циклических группировок среди осколков ферментативного и кислотного гидролиза различных белков.

Д. Л. Талмуд в конце тридцатых годов высказался в качестве убежденного сторонника циклольной теории Ринч и описал реакции, которые, по его мнению, осуществляются внутри молекул белка. Позднее он и С. Е. Бреслер, опираясь на некоторые теоретические и экспериментальные данные, выдвинули представление о спиральном ходе полипептидной цепочки в белковых частицах. Аминокислотный состав белков различных тканей, в том числе и опухолевых, изучался сотрудниками Б. И. Збарского. А. Е. Шарпенак исследовал аминокислотный состав белков пищи здоровых и больных людей. К. Г. Иоффе проведено исследование строения белка шелка-фиброина.

Вопросы денатурации белков получили освещение в исследованиях С. С. Васильева, В. А. Белицера, К. И. Страчицкого, А. С. Цыперовича, А. Г. Пасынского и ряда других.

Н. В. Окунев со своими сотрудниками, В. П. Вендт, Г. В. Троицкий изучают образование комплексов из белковых и липоидных тел, в частности холестерин-белковые комплексы и комплексы белков с витамином А.

А. Н. Белозерским изучены природа белков, входящих в состав нуклеопротеидов, и характер связи между белковым компонентом и нуклеиновой кислотой. Такого рода исследования проделаны С. Е. Манойловым. Белки клеточного ядра с успехом изучаются И. Б. Збарским и С. С. Дебовым.

Много внимания было уделено исследованию гемоглобина. С. Е. Северин с сотрудниками исследовал ход кривых насыщения гемоглобина кислородом у людей и животных, находившихся при различных условиях существования. Обширное сравнительно-биохимическое исследование гемоглобина произведено П. А. Коржуевым. Целый ряд исследователей изучал ход и возможное значение гемоглобинообразования

(Н. Н. Савицкий, В. М. Карасик, К. С. Косяков, Е. А. Владимирова, Э. Э. Мартинсон и др.), равно как и ход восстановления метгемоглобина в гемоглобин (В. С. Шапот, И. Ф. Сейц, Т. Н. Иванова). Д. А. Голубенцев доказал возможность многократного перехода гемоглобина в метгемоглобин и обратно без изменения кислородсвязывающей функции и устойчивости к щелочной денатурации. Подробно изучены условия разрушения гемоглобина в присутствии некоторых веществ (аскорбиновая кислота и продукты ее окисления, редуктор) вплоть до образования биливердина (Г. Е. Владимиров, А. И. Колотилова, Г. В. Титова и др.).

В. Н. Ореховичу и его сотрудникам (А. Д. Тустановский, В. О. Шпикитер и др.) удалось получить в кристаллическом состоянии белок соединительной ткани проколлаген и подвергнуть его всестороннему химическому и физикохимическому исследованию. По представлениям В. Н. Ореховича, этот белок является предшественником коллагена, на что указывают полученные им данные с применением методики изотопов.

Внимательному изучению подверглись белки опухолевой ткани (Б. И. Збарский, А. М. Кузин, И. Б. Збарский и др.). В работах А. М. Кузина, Е. М. Губарева, В. Л. Рыжкова, А. Е. Крисс, В. И. Товарниченко и некоторых других приведены материалы, характеризующие и белки микробов, вирусов и фагов.

В области химии углеводов из работ советских биохимиков могут быть отмечены работы А. И. Опарина и сотрудников по биосинтезу дисахаридов, Б. Н. Степаненко по изучению состояния моносахаридов в растворах, работы А. Н. Кузина о взаимодействии сахаров с аминокислотами, а также ряд исследований, посвященных биосинтезу и свойствам гликогена (А. Н. Петрова, В. С. Степаненко, В. В. Ковальский). Работы Е. Л. Розенфельд, а также А. М. Генкина внесли известную ясность в вопрос о так называемых «свободном» и «связанном» гликогене.

Большим вниманием советских биохимиков пользовались специфические полисахариды бактерий и животных тканей, в частности гиалуроновая кислота и гепарин (А. М. Кузин, С. М. Бычков, Е. М. Губарев, А. П. Конилов, Л. Г. Смирнова, Е. Я. Гейман и др.). П. П. Шорыгиным проведены исследования по синтезу различных эфиров хитина.

Е. М. Губарев изучил липоидные фракции, выделяемые из тел дифтерийных палочек, и открыл в их составе дифтерийную и оксидифтерийную кислоты. С. В. Недзвецкий выполнил ряд работ по изучению свойств холестерина.

Широкую известность приобрели исследования школы В. С. Гулевича в области экстрактивных веществ мышцы. Открытие карнозина и карнитина было сделано В. С. Гулевичем и его учениками еще до Октябрьской революции. Но уже к советскому периоду времени относится обнаружение в скелетных мышцах птиц и многих других животных ансерина (Н. Ф. Толкачевская), а также изучение распространения карнозина и ансерина в животном мире и ферментов их расщепляющих (С. Е. Северин с сотр., Л. М. Броуде, А. Н. Паршин и др.). Обширные исследования сравнительно-биохимического характера по распространению в животном мире карнозина, ансерина, гистидина и β -аланина, равно как и по выяснению влияния этих веществ на процессы окисления и фосфорилирования произведены в последнее десятилетие школой С. Е. Северина. Обнаружение карнозина в рабдомиомах приобрело диагностическое значение (А. Н. Паршин, Т. А. Горюхина).

Целиком к советскому периоду времени относится создание в нашей стране мощного биохимического направления в витаминологии. В Ленинграде и в Москве созданы специальные институты, разрабатывающие теоретические и прикладные аспекты витаминологии. Особенно много работ было посвящено витамину С (А. А. Шмидт, В. Н. Букин, В. А. Девятнин,

Б. А. Лавров, С. И. Винокуров, В. И. Гольдштейн, Г. Х. Бунятан, С. Д. Львов, К. З. Тульчинская и др., а также большое число физиологов, клиницистов, военных врачей). Е. Ледерер и В. Розанова открыли витамин А₂, входящий в состав порфиросина пресноводных рыб. Одним из первых отечественных исследователей авитаминоза В был Л. А. Черкес. Витамин В₂ и образование из него коэнзимов изучались А. В. Труфановым. Обширные исследования в области влияния витамина К на систему свертывания крови проведены Б. А. Кудряшовым. А. В. Палладиным предложен препарат викасол, растворимое соединение, обладающее активностью витамина К. Обмен различных витаминов при различных состояниях организма изучал Р. В. Чаговец, В. В. Ефремов собрал обширные наблюдения над авитаминозами, обусловленными недостатком витамина РР и группы В. А. М. Петрунькина изучает обмен некоторых витаминов и коэнзимов при нервных болезнях. Ряд специальных конференций подытожил колоссальную работу советских исследователей в области витаминологии.

Совсем молодой отраслью науки является учение об антибиотиках. Труды Н. Л. Красильникова, И. Е. Минкевича, Б. П. Токина независимо от зарубежных исследований наметили подходы к изысканию антибиотиков. Дальнейшие специальные поиски в этом направлении позволили открыть советский грамицидин (Г. Ф. Гаузе и М. Г. Бражникова), подобрать собственные штаммы для получения пенициллина (З. В. Ермольева), разработать совершенные методы выделения и очистки стрептомицина (С. Е. Бреслер, Г. В. Самсонов), получить ряд различных других антибиотиков (альбомицин, эритромицин, актиноксантин и др.). Изучены обменные процессы мицелия в культурной жидкости (В. А. Северин, М. А. Губерниев и др.). Синтезирован левомицетин, и ведутся исследования по синтезу тетрациклинов (В. Н. Орехович, М. М. Шемякин и др.). Изготовлены длительно действующие препараты пенициллина (З. В. Ермольева, И. С. Иоффе, Г. Е. Владимиров, А. Н. Климов и др.), изучена динамика распределения пенициллина и стрептомицина в тканях и влияние антибиотиков на обмен веществ животного организма (А. Л. Ярославцев, А. Н. Климов и др.). М. М. Шемякиным и А. С. Хохловым написана обширнейшая монография по химии существующих антибиотиков.

Исследования в области ферментов и биохимической динамики. Еще более ярко, нежели вопросы биохимической статики, за годы Советской власти разрабатывались вопросы биохимической динамики. Особенно много интересных исследований было проведено в области энзимологии и тех обменных превращений, которые обусловлены ферментами. В ближайшие годы после Октябрьской революции И. А. Смородинцев издает в нескольких выпусках обзор по биохимии ферментов. В то же время научным центром энзимологии в нашей стране становится только что организованный Институт биохимии во главе с А. Н. Бахом. Вокруг А. Н. Баха собирается группа тогда еще молодых исследователей, которые позднее стали выдающимися представителями биохимической мысли в СССР — Б. И. Збарский, В. А. Энгельгардт, А. И. Опарин, А. Е. Браунштейн, А. И. Смирнов, А. Л. Курсанов, Д. М. Михлин, С. Д. Балаховский, Н. М. Сисакян и др. Позднее, в 1939 г., в семью советских биохимиков включился создатель учения о фосфороллизе — Я. О. Парнас, организовавший в 1944 г. новый крупный центр биохимической работы — Институт биологической и медицинской химии АМН СССР.

А. Н. Бах продолжал разработку своей известной перекисной теории биологических окислений. По этой теории молекулярный кислород, соединяясь с самоокисляющимися веществами (оксигеназами), дает вещества типа перекисей, в которых два атома кислорода включены после-

довательно, один за другим. Эти перекиси при участии пероксидаз осуществляют затем окисление различных других веществ. Если в животных тканях такого рода путь окислительных процессов не имеет большого удельного веса, то в наблюдениях с растительными тканями приходится часто встречаться и с образованием перекиси водорода и с пероксидазным действием.

Опираясь на эти представления, школа Баха, а позднее А. И. Опарина, провела огромную работу по изучению ферментации чая, табака, старения вина и т. д., что позволило внести в технологию этих процессов весьма ценные усовершенствования. В качестве продолжателя разработки теоретической стороны теории А. Н. Баха выступил Д. М. Михлин.

А. И. Опарин и А. Л. Курсанов выдвинули оригинальное представление о зависимости между характером действия ферментов (расщепляющее или синтетическое) и их состоянием в клетке — «свободном» или «адсорбированном». Хотя с термодинамической точки зрения подобное представление и является уязвимым, тем не менее общая идея об изменении активности фермента в зависимости от его состояния, конечно, заслуживает внимания. В последнее время А. И. Опарин занят выяснением механизма действия карбогидраз.

Наблюдения В. А. Энгельгардта, М. Н. Любимовой, А. Е. Браунштейна над обменом фосфорной кислоты в клетках привели к заключению о том, что между дыханием и вовлечением неорганической фосфорной кислоты в состав органических соединений имеется теснейшая связь. Таким образом, был заложен фундамент одного из крупнейших обобщений общей биохимии о трансформировании энергии окислительных процессов в химическую энергию фосфорных соединений, в первую очередь аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Исследование процессов фосфорилирования, значения их в механизме эффекта Пастера и, наконец, нарушения их при различных условиях приобрело в связи с этим большой интерес и заняло внимание ряда работников, как отечественных (В. А. Энгельгардт, С. Е. Северин, В. С. Шапот, И. Ф. Сейц, Т. В. Венкстерн, Н. В. Ельцина, В. С. Ильин и др.), так и зарубежных.

Открытие Я. О. Парнасом реакции фосфоролиза гликогена ознаменовало начало новой эры в области изучения биосинтетических процессов. В то время как гидролиз представляет реакцию, в водной среде необратимую, фосфоролиз в связи с низкой концентрацией неорганических фосфатов в клетке является реакцией обратимой, и, следовательно, с изменением концентрации участвующих в реакции веществ фосфоролитическое расщепление может смениться синтезом. Таким путем к настоящему времени осуществлены синтезы десятков различных в биохимическом отношении очень интересных веществ (гликоген, дисахариды, декстрины, нуклеозиды и т. д.). Схема же гликогенолиза с полным основанием может называться схемой Мейерхоф—Эмбден—Парнаса. Ученица Я. О. Парнаса А. Н. Петрова установила и другой путь превращения гликогена в мышце при участии амилазы и мальтазы, изучила фермент, расщепляющий α -1,6-связи в гликогене, а также изомеразу амилозы. С других позиций (установление локализации атомов углерода при вхождении в гликоген глюкозы) изучает гликогенообразование Б. Н. Степаненко. М. Ф. Генес провел ряд исследований по выяснению влияния инсулина на обмен гликогена.

С. А. Нейфх на мышечной ткани, а А. И. Колотилова на безъядерных эритроцитах исследовали скорость отдельных звеньев гликолиза и гликогенолиза и пришли к заключению, что к числу «узких мест», т. е. тех реакций, которые идут с наименьшей скоростью и могут ограничить процесс гликолиза в целом, относятся гексокиназная и фосфогексокиназная реакции. В лаборатории В. С. Ильина изучается гормональная

регуляция промежуточного обмена углеводов. В частности ему удалось показать, что кортизон в сочетании с липопротеином плазмы тормозит гексокиназную реакцию, что приводит к замедлению обмена глюкозы. Эти исследования имеют большое значение для приближения нас к пониманию гормональных влияний на обмен веществ путем воздействия гормонов на индивидуальные ферментные системы углеводного обмена.

В поисках причин пастеровского феномена В. А. Энгельгардт привлек внимание к другому пути обменных превращений глюкозы, нежели гликолитический, — путь через постепенное укорочение углеродной цепочки. Как ныне выяснено, этот путь действительно существует, хотя он оказался более сложным, чем вначале предполагалось. Известный вклад в разработку этого вопроса внесен А. П. Бархашом. М. Ф. Гулый в последние годы сосредоточил свое внимание на особенности протекания цикла трикарбоновых кислот при диабете.

Замечательным открытием в области энзимологии было установление аденозинтрифосфатазных свойств миозина (В. А. Энгельгардт и М. Н. Любимова). Впервые было показано, что могут быть ферменты, весовое количество которых в тканях очень велико (в мышце содержится на свежий вес около 8% миозина). Попытки некоторых зарубежных исследователей опровергнуть этот факт оказались безуспешными, и открытие Энгельгардта и Любимовой сохраняет свое значение донныне. Исследования ферментативных превращений АТФ и АДФ, обнаружение фосфомутазы АДФ, изучение коэнзима А было проведено А. В. Котельниковой.

При гидролизе АТФ освобождается большое количество энергии, которое на основании косвенных данных оценивалось в 13 000—11 000 калорий (Липман, Мейерхоф). Применяя метод радиоактивных индикаторов, удалось установить обратимость гексокиназной реакции и определить для нее константу равновесия (Г. Е. Владимиров, В. Г. Власова, А. И. Колотилова, С. Н. Лызлова, Н. С. Пантелеева). Этим же путем Л. М. Гиодман определил константу реакции гидролиза глюкозо-6-фосфата. Знание этих констант позволило вычислить изменения свободной энергии, а суммирование этих двух реакций позволило определить свободную энергию реакции гидролиза АТФ. Она оказалась в среднем равной 5600 калорий. Установление этой величины, столь отличной от принимаемых ранее, вызывает необходимость пересмотра ряда энергетических отношений в ходе обменных процессов.

Классической работой, проведенной с помощью тяжелого изотопа кислорода, является исследование А. П. Виноградова и Тейс, показавших, что при фотосинтезе углеводов используется кислород воды, а не углекислого газа.

Очень мало наши отечественные биохимики занимались обменом жиров и липоидов. В патофизиологическом разрезе этот вопрос изучал С. К. Лейтес (липотропное действие некоторых веществ). Н. А. Юдаев успешно работает в области исследований физиологического значения кортикальных гормонов.

В области азотистого обмена биохимики СССР заняли ведущее место в мировой биохимии. Этим успехом мы обязаны в первую очередь открытию А. Е. Браунштейном и М. Г. Крицман реакции переаминирования. Установлением переноса аминокислоты на кетокислоту с образованием новой аминокислоты было сказано совершенно новое слово в биохимии азотистого обмена. Без переаминирования нельзя ныне понять ни распада некоторых аминокислот, ни их синтеза за счет других аминокислот. В механизме переаминирования существенное значение имеет лабильность α -водорода аминокислоты, что было установлено путем наблюдения над вхождением в это место молекулы дейтерия (А. С. Конинова и А. Е. Браунштейн). Были изучены ферменты, осуществляющие

переаминирование — аминотрансферазы. Активной группой аминотрансфераз оказался фосфопиридоксаль. Фосфопиридоксальные ферменты принимают участие и в других реакциях азотистого обмена, например реакции пересульфирования (Е. В. Горяченкова), реакции деконденсации серина на формальдегид и глицин (А. Е. Браунштейн и Г. Я. Виленкина), реакции декарбоксилирования аминокислот с образованием аминов. А. Е. Браунштейн и М. М. Шемякин разработали общую теорию действия пиридоксальных ферментов.

Тщательному изучению подверглась судьба амидной группы глутамина, аспарагина и белковых веществ. Д. Л. Фердман со своими сотрудниками (А. И. Силакова, З. Ю. Нечипоренко, С. Ф. Эпштейн) выяснил распространение глутамина в животных тканях, роль АТФ при синтезе его, участие тканевых белков в связывании аммиака. Последние их исследования проведены с использованием аммиака, меченного тяжелыми изотопами азота. Эти исследования установили известную общность функции амидов в животном организме с той функцией, которая для растений была уже установлена Д. Н. Прянишниковым. Особенно тщательно система глутамин—аммиак была изучена в ткани головного мозга. В. В. Правдич-Неминский, а затем Е. В. Владимирова установили закономерное повышение уровня аммиака в нервной ткани при ее возбуждении. Е. Э. Клейн подвергла количественному изучению различные источники аммиака в ткани мозга.

Э. Э. Мартинсон изучал обмен аммиака в слизистой оболочке желудка. С. Р. Мардашев со своими сотрудниками (А. И. Балясная, А. А. Семина, Р. Н. Этингоф) установил наличие в животных тканях аспарагина, разработал микрометоды определения некоторых аминокислот, в том числе аспарагиновой, изучил механизм распада последней под влиянием аспартикодегидразы.

Глубокому анализу подвергся обмен отдельных аминокислот, имеющих особые пути превращений — триптофана, гистидина, серина, цитруллина (А. Я. Браунштейн, А. Н. Паршин, Т. А. Горюхина, Е. В. Горяченкина, А. Ф. Лазарев). Установлен и изучен механизм образования креатина из фосфокреатина (В. И. Розенгарт, А. М. Алексева).

За последние десятилетия изучение азотистого обмена идет с успехом и в области высокомолекулярных соединений. Изучается образование печеночными клетками альбуминов, микробами токсинов (Е. Д. Вышепан и др.), роль отдельных факторов в свертывании крови (Б. А. Кудряшов, М. А. Уколова) и роль расщепления фибриногена плазмы крови фибриногеназой (В. С. Ильин и сотр.). В. В. Опшель получил интересные материалы, характеризующие ход расщепления пепсином миозина. Пользуясь аминокислотами, меченными радиоактивным углеродом или серой, ряд исследователей (В. Н. Орехович, А. С. Коникина и др.) изучает скорость биосинтеза некоторых белков. Общее внимание привлекли исследования С. Е. Бреслера по синтезу белковых тел при высоких давлениях порядка 6000 атмосфер. Если подвергнуть при обычном давлении белки (желатину, альбумины, глобулины) воздействию протеолитических ферментов (пепсина, трипсина), а затем, когда эти белки подвергнутся частичному расщеплению, создать в этой среде высокое давление, то реакция идет в обратную сторону и из полипептидов вновь образуются белки, обладающие свойствами, близкими к исходным. Этот прием дает аналогичные результаты и с некоторыми другими соединениями (полипептиды, сахара). Интересный круг работ в области изучения протеолитических ферментов и их синтетического действия выполнен был также А. В. Благовещенским и его сотрудниками.

Большое практическое значение имеют исследования азотистого баланса. В Институте питания под руководством Б. И. Збарского и

О. Н. Молчановой были изучены белковые нормы для больных и здоровых людей в различных условиях их существования. С. Я. Капланскому и его сотрудникам принадлежит установление резкого изменения ферментативного состава жизненно важных органов при белковом голодании. В связи со снижением активности ферментов в печени происходят существенные нарушения ее обменной функции. Ю. М. Гефтер, работавшая в условиях блокады Ленинграда, установила характер и глубину гипопроteinемии при продолжительной белковой недостаточности. В ряде высокогорных экспедиций ленинградскими биохимиками был изучен белковый, равно как жировой и углеводный обмен в условиях как кратковременного, так и длительного пребывания в разреженной атмосфере.

Развитие функциональной биохимии. Советская биохимия развивается в тесном контакте с отечественными физиологическими школами И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского, Л. А. Орбели, К. М. Быкова, И. С. Бериташвили и др. Отсюда особое внимание советских биохимиков к проблемам функциональной биохимии. В конечном счете для решения вопросов функциональной биохимии необходимы данные биохимической статистики и тем более биохимической динамики. Однако непосредственная задача функциональной биохимии заключается в установлении взаимосвязи между особенностями течения биохимических процессов и характером осуществляемой физиологической функции.

Разработка вопросов функциональной биохимии требует, помимо общепрохимических приемов, еще некоторых специальных методов исследования. В поисках принципиально новых подходов к изучению функции органов большая заслуга принадлежит Е. С. Лондону, вначале применившему для изучения химии пищеварения полифистульную методику, а позднее разработавшему с целью изучения специфики обмена отдельных органов ангиостомический и органостомический метод. Исследуя артерио-венозную разницу в содержании различных компонентов, его ученики (Н. П. Кочнева, А. М. Дубинский, Н. Н. Блохин, М. И. Прохорова, Э. Н. Казиминова, Н. Н. Зайко и др.) изучили обмен глюкозы и гликогена, поглощение кислорода, выделение органических кислот и CO_2 отдельных органов в условиях их деятельности в неповрежденном организме. Слабой стороной всех этих исследований является отсутствие данных для количества протекающей через орган крови.

Другой, еще более перспективный путь исследования вопросов функциональной биохимии представляет метод меченых атомов. Искусственная радиоактивность была открыта супругами Жолио-Кюри в 1934 г. За границей в числе первых исследователей, применивших радиоактивные индикаторы, были Г. Хевеши, Я. О. Парнас и О. Мейерхоф. Уже в 1939 г. на Кафедре биохимии Военно-медицинской академии были начаты исследования обмена фосфорных соединений ткани мозга, печени и мышц при кислородной недостаточности. Немного позднее исследования с радиоактивным фосфором были начаты и в Москве. Война замедлила использование новых методических возможностей в биохимии. Но к настоящему времени работа с использованием целого ряда радиоактивных изотопов: фосфора, серы, иода, брома, калия, натрия, железа, углерода — идет в сотнях лабораторий Советского Союза, и нет никакой возможности отразить эту работу в этом кратком очерке.

Разработка некоторых биофизических приемов позволяет проводить некоторые исследования на целой изолированной мышце и иногда даже на целостном животном. К числу таких приемов относится оксиметрия (Е. М. Крепе), позволяющая определить насыщение артериальной крови кислородом, а также некоторые оптические и электрометрические методы, разработанные Г. М. Франком и его сотрудниками.

Весьма перспективны для функциональной биохимии гистохимические приемы исследования, которыми много занимаются В. В. Португальев, В. А. Яковлев, А. Л. Шабадаш, Е. А. Моисеев, Е. Ю. Ченькаева и некоторые другие.

Огромное значение для функциональной биохимии имеет сравнительно-биохимический путь исследования. Для советских физиологов и биохимиков характерным является их стремление изучать соотношение формы, химизма и функции в аспектах филогенеза и онтогенеза.

Из работ функционально-биохимического направления мы остановимся только на работах, посвященных дыхательной функции крови, химии пищеварения, функциональной биохимии мышц и мозга.

Успехи в области физической химии растворов позволили выяснить строгие закономерности и при установлении газо-электролитного равновесия в крови. На этой основе оказалось возможным подойти количественно к тем смещениям этого равновесия, которые происходят в течение дыхательного цикла крови. Если зарубежные исследователи большую часть внимания уделяли изучению этих соотношений у людей, находящихся в обычных условиях существования, то советские исследователи (С. Е. Северин, Г. В. Девиз, С. Я. Капланский, И. М. Дедюлин, И. А. Пелищенко, Г. Е. Владимиров, Н. Н. Сиротинин, А. П. Бресткин, А. Ф. Панин и др.) включили в рамки своих исследований изменения дыхательной функции крови в особых условиях существования — при напряженной мышечной работе, при перегревании организма, при воздействии разреженной атмосферы, при повышенном давлении кислорода. Часть этих исследований была проведена в трудных условиях экспедиционной работы. А. Г. Гинецинский со своими сотрудниками исследовали изменения дыхательной функции крови в онтогенезе. Е. М. Крепец, Е. Я. Гейман всесторонне изучили роль карбоангидразы эритроцитов в здоровом и больном организме.

Большая группа исследований, проведенных в Московском и Ленинградском институтах переливания крови, в Московском университете, в Военно-медицинской академии была посвящена исследованию обмена эритроцитов, как только что взятых из кровяного русла, так и после различных сроков хранения крови.

Разносторонни и многочисленны работы советских биохимиков в области химии пищеварения. Биохимические процессы, связанные с отделением желудочного сока и других пищеварительных соков, исследовались В. М. Рубелем, Г. К. Шлыгиным, М. С. Резниченко, В. М. Васюточкинским, А. В. Дробинцевой, А. Я. Эпштейном, Э. Э. Мартинсоном. Изучено выделение белковых веществ с пищеварительными соками и значение этого фактора в белковом обмене организма в целом, протеолитические ферменты пищеварительных соков, роль фосфорно-углеводного обмена в отделении соляной кислоты, соотношение в выделении бромистоводородной и хлористоводородной кислот в желудочном соке при даче бромистых солей, участие уреазной системы в этом же процессе. Ход всасывания моносахаридов и дисахаридов из кишечника в кровь обстоятельно изучен В. В. Оппелем. Следует добавить, что вклад русской науки в эту область связан не только с работой биохимиков, но в значительной мере и с работой физиологов школ И. П. Разенкова, К. М. Быкова и др.

В области функциональной биохимии мышц прежде всего следует отметить блестящие исследования В. А. Энгельгардта и М. Е. Любимовой, доказавших влияние аденозинтрифосфорной кислоты на эластичность миофибрилл. Изучением простейшей модели мышечного сокращения в форме укорочения и растяжения миофибриллы ими заложены основы «механохимии». Эти наблюдения явились истоком целого направления,

которому отдали дань многочисленные исследователи, в частности И. И. Иванов, В. С. Касавина, И. П. Ашмарин и другие.

Х. С. Коштоянц выдвинул энзимо-химическую теорию возбуждения мышечной ткани. В исследованиях его и его сотрудников показано большое значение для функционального состояния мышцы сульфгидрильных белков мышцы. Из его же лаборатории Н. Н. Демин провел многочисленные опыты для выяснения вопроса, влияет или нет ацетилхолин на те или иные ферментативные реакции и на физико-химическое состояние белковых тел. Сотрудники Е. Б. Бабского изучали зависимость уровня энергетических веществ (АТФ, фосфокреатин) от функционального состояния.

Многочисленные исследования по зависимости между функциональным состоянием мышцы (работа, утомление, отдых, тренировка) и химическим составом их, а также активностью ряда ферментов проведены в лаборатории А. В. Палладина. Влияние тренировки на состав мышц исследовал далее А. М. Кашпур. Особенно широко и интересно биохимия мышечной деятельности в аспекте физиологии спорта в последнее десятилетие разрабатывается Н. Н. Яковлевым. Им обнаружено во время отдыха после работы явление гиперкомпенсации в отношении восстановления запасов веществ, имеющих энергетическое значение, найдено различие в ходе восстановления АТФ в зависимости от напряженности и длительности работы, показано влияние коры больших полушарий на обменные показатели в мышцах, и т. д.

Интерес к химии мозга появился со стороны русских биохимиков еще со времен А. Я. Данилевского. В первые годы после Октябрьской революции в Институте экспериментальной медицины обратился к этой проблеме Б. И. Словоцков. В эти же годы начали работать по химии мозга М. Л. Петрунькин и А. М. Георгиевская (Петрунькина). В Харькове А. В. Палладиным в двадцатых годах создан второй центр исследования биохимии мозга. На протяжении тридцати с лишним лет школа А. В. Палладина разрабатывала эту область, при этом с особым успехом в течение последнего десятилетия. Им и его учениками (Г. Я. Городисская, Е. А. Рашба, Б. И. Хайкина, Э. В. Сквирская, Т. П. Силич, Я. В. Белик, Н. П. Полякова и др.) получены материалы для химической топографии мозга, подробно изучен набор ферментов углеводного обмена, изучено протекание реакций углеводного обмена в ткани мозга, выяснено накопление нуклеиновых кислот в онтогенезе, подвергнута исследованию интенсивность обмена фосфорных соединений мозга с применением радиоактивного изотопа фосфора, обмен белков с помощью меченного по сере метионина, наконец, дана электрофоретическая характеристика растворимых белков мозга и периферических нервов.

С наименьшей интенсивностью разрабатывается функциональная биохимия мозга в Ленинграде в лабораториях Г. Е. Владимирова (Е. А. Владимирова, Т. Н. Иванова, Л. Н. Рубель, А. П. Уринсон и др.), Е. М. Крепса (Н. А. Вержбинская, А. Д. Четвериков, А. А. Смирнов и др.), В. И. Розенгарта, М. И. Прохоровой. Изучен ход обновления АТФ, фосфокреатина, гексозофосфатов, фосфолипидов, нуклеиновых кислот, суммарных белков, гликогена и других веществ при различных функциональных состояниях центральной нервной системы (покой, возбуждение, наркоз, гипоксия, гипотермия, судорожные состояния), а также на различных уровнях онтогенетического и филогенетического развития. Используя изменения уровня аммиака в качестве биохимического показателя функционального состояния, Е. А. Владимирова оказалась в состоянии подвергнуть анализу с биохимической точки зрения такие стороны высшей нервной деятельности, как условное возбуждение, условное торможение, развитие дифференцировочного торможения, столкновение возбуждательного и тормоз-

ного процесса. И. Р. Петров со своими сотрудниками изучает те изменения, которые происходят в мозге при его умирании и при возвращении к жизни животного, находящегося в состоянии клинической смерти. Не менее напряженная работа по этому вопросу идет в Москве в лаборатории В. Н. Неговского (М. С. Гаевская). Перечисленными группами не исчерпываются коллективы, работающие в СССР по биохимии мозга; по обмену фосфопротеинов работают в лаборатории В. А. Энгельгардта (Н. П. Лисовская), по обмену фосфорилхолина — в лаборатории П. А. Кометиани, различные вопросы изучаются в лабораториях В. М. Рубеля, В. С. Шапота, В. В. Португалова, А. Л. Шабадша, Э. С. Гершеневича и др.

С полным основанием можно сказать, что по широте охвата, богатству и ценности экспериментального материала в области функциональной биохимии мозга советские биохимики заняли самые передовые позиции в мировой науке.

В известной мере примыкают к этой области исследования А. М. Утевского со значительной группой работников (М. Л. Бутом, М. П. Барц, В. О. Осипская и др.) над обменом адреналина и влиянием промежуточных продуктов его превращений на функциональное состояние возбудимых тканей.

Общая проблема клеточной возбудимости подверглась оригинальной разработке в исследованиях Д. Н. Насонова и его сотрудников (В. Я. Александров, П. В. Макаров, А. Д. Броун, С. Н. Романов и др.). Эти исследования привели Д. Н. Насонова к заключению, что реакции живой клетки на повреждающие и раздражающие агенты имеют много общего и что возбуждение связано с обратимой денатурацией белков протоплазмы.

Советским ученым принадлежат успешные попытки подойти к решению наиболее общих вопросов биохимии. А. И. Опарину принадлежит первая обстоятельная теория возникновения жизни на земле. Широчайшими обобщениями о круговороте химических элементов между живой и неживой природой, о химическом взаимоотношении между живым миром и окружающей средой мы обязаны В. И. Вернадскому и его школе. Вернадским по существу создана новая наука — биогеохимия. Им доказано, что жизнь является наиболее мощным фактором, преобразующим лицо земли. Им же обращено внимание на то влияние, которое оказывает богатство или бедность в отношении тех или иных элементов почвы на развитие в ней растительной и животной жизни. Это направление с успехом развивает дальше непосредственный преемник В. И. Вернадского — А. П. Виноградов. Много сделал в области изучения содержания минеральных элементов в животных тканях С. Я. Капланский, а специально в отношении микроэлементов — А. О. Войнар, а также Ф. Я. Бернштейн.

Выходит за рамки настоящего очерка деятельность биохимиков, направленная на исследование патогенеза различных заболеваний и на изучение диагностических приемов. Тем не менее нельзя не отметить положительную роль тех биохимиков, которые положили труд на создание руководств и практикумов по клинической биохимии — Е. С. Лондона, Л. Д. Кашевника, О. А. Степшуна, С. Д. Балаховского, Л. Г. Смирновой, В. С. Асатиани и некоторых других. Целый ряд биохимиков включился в изучение патогенеза лучевой болезни (А. М. Кузин, И. И. Иванов, А. Г. Пасынский, Г. В. Сазыкин, К. С. Косяков, М. Ф. Мережинский, А. С. Черкасова и др.), влияния низких и высоких давлений на организм человека (И. М. Дедюлин, А. П. Бресткин, А. Ф. Панин, Г. Г. Газенко, Э. С. Гершеневич и др.), вопросов токсикологии (А. А. Покровский, К. С. Косяков, Р. П. Иванова и др.) и т. д.

Приведенный краткий очерк не претендует на исчерпывающее отражение всего того значительного, что сделано за последние 40 лет отечественными биохимиками. Но и из того, что представлено в очерке, виден тот мощный рост, который испытала отечественная биохимия за 40 лет советской власти. Это касается прежде всего кадров. По сравнению с дореволюционным временем число биохимиков выросло в десятки раз.

В дореволюционное время совершенно не было биохимических журналов. В настоящее время имеется три таких журнала («Биохимия», «Украинский биохимический журнал», «Вопросы медицинской химии»). Большое значение для подъема биохимической культуры в нашей стране имеет издание реферативного журнала «Биологическая химия», в котором за каждый год печатается свыше 25 тысяч рефератов научных работ, выполненных во всех странах мира.

Биохимики объединены в научные общества.

В своих обобщениях советские биохимики имеют прочную опору в марксистско-ленинской философии — в диалектико-материалистическом мировоззрении.

В последние годы особенно заметно методическое перевооружение советских биохимиков. Все шире и шире биохимия использует новейшие достижения физики и химии для решения биохимических задач.

Все это позволяет утверждать, что Советская биохимия переживает сейчас период мощного подъема. И хотя в настоящее время есть немало таких разделов, которым отечественная биохимия уделяет недостаточное внимание, тем не менее можно быть уверенным, что в ближайшие же годы и в этих областях положение резко улучшится.

AN OUTLINE OF THE DEVELOPMENT OF SOVIET BIOCHEMISTRY

By *G. E. Vladimirov*

Leningrad

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ, ВЫПОЛНЕННЫХ ПОСЛЕ ВЕЛИКОГО ОКТЯБРЯ¹

Н. А. Караузов

Институт экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

В настоящее время медицинская практика располагает лекарственными средствами с высокой лечебной эффективностью. Значительное пополнение арсенала медикаментозных средств явилось результатом многочисленных и разносторонних фармакологических исследований.

Необходимо при этом подчеркнуть, что фармакологическая мысль развивалась на основе традиционных теоретических положений отечественной физиологии и биологии — о целостности организма и нервизме. Исходными позициями в подходе к изучению фармакологических явлений неизменно являлись принципы диалектического материализма.

Сразу после Великой Октябрьской социалистической революции наша страна не имела сколько-нибудь развитой фармацевтической промышленности и ее потребности в лекарствах на 60% (а в отношении алкалоидов даже на все 100%) удовлетворялись импортом. Зависимость от последнего доходила до того, что растительное лекарственное сырье отечественного происхождения после его скупки и вывоза за границу возвращалось оттуда либо в виде галеновых препаратов, либо просто в расфасованном виде.

Организованный в 1920 г. в Москве Научно-исследовательский химико-фармацевтический институт, переименованный после во Всесоюзный научно-исследовательский химико-фармацевтический институт им. Серго Орджоникидзе (ВНИХФИ), явился первой и главной научной базой для развивающейся фармацевтической промышленности. В его лабораториях было синтезировано большое число лекарственных веществ самого разнообразного назначения и разработаны методы их массового производства.

В дальнейшем работы по синтезу лекарственных препаратов были развернуты на кафедрах фармацевтических и некоторых медицинских институтов. Была организована синтетическая лаборатория в Институте экспериментальной медицины. Большие исследовательские работы по синтезу лекарственных препаратов проводились в Институте тонкой органической химии Академии наук Армянской ССР (А. Л. Мнджоян), в Украинском научно-исследовательском химико-фармацевтическом институте, в лабораториях Академии наук Латвийской ССР и др.

В работе по синтезу лекарств принимали участие крупнейшие химики-органики — академики В. М. Родионов, Е. А. Чичибабин, И. Н. Назаров и др.

ВНИХФИ организовал многочисленные экспедиции, руководимые П. С. Массажетовым, М. Н. Варлаковым и др., для сбора дикорастущего лекарственного сырья, из которого были выделены десятки новых алка-

¹ В статье частично использованы материалы, любезно предоставленные проф. В. М. Карасиком.

лоидов (работы акад. А. П. Орехова с сотр. и др.). Часть этих алкалоидов получила медицинское применение (платифиллин, пахикарпин, соли и др.).

Для изучения биологической эффективности синтезируемых и природных веществ во ВНИХФИ была организована фармакологическая лаборатория, которой в течение ряда лет руководил В. И. Скворцов. В последующем эта лаборатория была реорганизована в отдел, который возглавляет М. Д. Машковский. Аналогичные лаборатории возникли и в других, позже организованных, научно-исследовательских химико-фармацевтических институтах (Ленинград, Харьков, Тбилиси и др.).

В 1923 г. в Институте экспериментальной медицины (ныне ИЭМ АМН СССР) — Н. П. Кравковым был основан Отдел фармакологии. После смерти Н. П. Кравкова с 1924 по 1936 г. отделом руководил ближайший ученик И. П. Павлова В. В. Савич. За 12 лет под руководством В. В. Савича в отделе была развернута интенсивная научно-исследовательская работа, оставившая большой след в отечественной фармакологии. Особенно важное значение имели работы по фармакологии центральной нервной системы (противосудорожное действие солей магния и др.) и кровообращения (анализ действия камфоры). Большое значение для развития отечественной эндокринологии имели работы отдела в этой области. В связи с созданием в 1936 г. Всесоюзного института экспериментальной медицины Отдел фармакологии в Ленинградском филиале был ликвидирован, а соответствующий отдел был создан в Москве. В 1948 г. в Ленинграде в ИЭМ АМН СССР С. В. Аничковым был вновь организован Отдел фармакологии. В 1955 г. в Москве был открыт Институт фармакологии и химиотерапии АМН СССР, к руководству которым привлечен В. В. Закусов. В 1931 г. был организован Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений, располагающий сетью зональных опытных станций и занимающийся рационализацией заготовки и поисками новых дикорастущих лекарственных растений, изучением проблем физиологического, химического и технологического содержания.

Разнообразные растения отечественной флоры, в особенности те, что применялись в народной медицине, внимательно изучались многими фармакологами Советского Союза. Особо эффективными в этом отношении были работы коллектива, которым руководил Н. В. Вершинин, награжденный за эти исследования Сталинской премией. Значительное число исследований проведено в лаборатории Дальневосточного филиала АН СССР, в Фармакологической лаборатории АН Казахской ССР, на кафедрах фармакологии Казахского медицинского института (И. И. Сиверцев), Ереванского медицинского института (С. А. Мирзоян) и др.

В результате синтеза большого количества лекарственных веществ разнообразного действия (в том числе оригинальных — промедол, дибазол, фенатин, парамион, дитилин, унитиол и др.) и в результате широкого использования дикорастущих и культивируемых лекарственных растений для изготовления различных препаратов (группы сердечных гликозидов, камфоры, ганглиолитиков и мн. др.) Советский Союз освободился от необходимости импорта этих и многих других фармакологических средств. Это с ясностью следует из сопоставления VI издания Российской фармакопеи с VII и VIII изданиями Государственной фармакопеи СССР.

Необходимость изыскания, изучения и экспериментальной оценки лекарственных средств, а наряду с этим возникновение большого числа (более 80) новых медицинских, фармацевтических и ветеринарных вузов вызвали потребность в новых научных и преподавательских кадрах. Сначала эти кадры готовились на тех кафедрах, которые имелись в немногих ранее существовавших вузах. Наиболее многочисленная школа была создана Н. П. Кравковым (Ленинград). Подготовка специалистов велась также на кафедрах, руководимых А. А. Лихачевым, С. В. Аничковым, В. В. Закусовым и В. Н. Карасиком (Ленинград), Н. В. Вершининым (Томск), Д. М. Лавровым (Воронеж, Одесса), В. В. Николаевым, В. И. Скворцовым, Н. А. Сошествским и М. П. Николаевым (Москва), И. С. Цитовичем (Ростов-на-Дону), А. И. Черкесом (Харьков, Киев) и др.

Кроме все возрастающего участия фармакологов на всесоюзных съездах физиологов, биохимиков и фармакологов, в последние годы регулярно проводятся специальные проблемно-тематические совещания фармакологов — по вопросам связи между химической структурой и действием (г. Тарту); по проблеме механизмов фармакологических реакций (г. Рига).

Научно-исследовательская деятельность в области фармакологии отражалась в многочисленных публикациях, помещаемых главным образом в «Физиологическом

журнале СССР имени И. М. Сеченова», «Успехах современной биологии» и в специальных сборниках. С 1938 г. издается журнал «Фармакология и токсикология», публикующий значительное число исследований, выполненных по фармакологической и токсикологической тематике. Необходимо также отметить, что за годы Советской власти было издано 10 оригинальных учебных руководств по фармакологии. Специальные монографии с описанием основных, в том числе и ряда оригинальных, методик фармакологического исследования были написаны М. И. Граменицким, М. П. Николаевым и Н. В. Лазаревым с сотрудниками.

В краткой статье чрезвычайно трудно отразить большую и многогранную исследовательскую работу ставшего за годы Советской власти столь значительным коллектива научных работников, непосредственно занятых фармакологическими исследованиями. Трудность эта усугубляется еще и тем, что фармакология, являясь пограничной отраслью знаний между физиологией и терапией, теснейшими узами связана с рядом дисциплин, выделившихся в самостоятельные научные направления (эндокринология, токсикология, химиотерапия и т. д.). Современная фармакология теснейшим образом связана с синтетическими лабораториями, лабораториями, занятыми изучением лекарственных растений, она обслуживает нужды фармацевтической промышленности и животноводства.

В последние годы в связи с развитием ядерной физики и появлением новых дисциплин (радиобиология, медицинская радиология и др.) значительные усилия фармакологов направлены на изыскание средств профилактики и терапии радиационных поражений. Сказанным определяется то, что в излагаемом ниже материале представлены лишь основные направления фармакологических исследований, выполнявшихся за последние 40 лет.

Чрезвычайное значение для изучения лекарственных веществ имеет метод условных рефлексов. Еще в дооктябрьский период в лабораториях творца условных рефлексов, Ивана Петровича Павлова, были заложены основы фармакологии коры головного мозга. Использование метода условных рефлексов для изучения действия лекарственных веществ на центральную нервную систему в дальнейшем значительно расширилось. Выполненные работы обогатили наши представления о характере и механизмах действия большого числа лекарственных веществ, позволили рациональнее использовать их и найти новые препараты, пригодные для лечебного воздействия на центральную нервную систему.

Особо следует подчеркнуть все увеличивающееся и плодотворное использование закономерностей, установленных Н. Е. Введенским для изучения механизма действия лекарственных веществ.

Необходимо отметить большое и все возрастающее значение лекарственных веществ для изучения различного рода физиологических функций. Прежде всего следует указать на применение фармакологических агентов для анализа течения возбудительного и тормозного процессов в центральной нервной системе, для установления типов высшей нервной деятельности (бромиды, кофеин), для изучения явлений парабриоза. Широкое применение получили различные фармакологические агенты для воздействия на интерорецепторы, холинергические и адренергические структуры организма и т. д.

Большое значение для фармакологии имеет разработанный Д. Н. Насоновым с сотрудниками метод изучения типовой реакции клетки на повреждение, вызываемое химическими (и физическими) агентами. Эта типовая реакция клетки, получившая название «паранекроз», характеризуется повышением способности клетки сорбировать основные и кислые красители, потерей ее способности откладывать основные красители в виде гранул и в появлении диффузной окраски протоплазмы и ядра. Названный метод дал возможность сотрудникам Д. Н. Насонова (П. В. Макаров, И. П. Суздальская) дифференцировать «клеточный» и нервный наркоз

(последний может также характеризоваться как организменный и «синаптический»). Наркоз нервного типа наступает под влиянием таких концентраций наркотика, которые еще не вызывают клеточного наркоза. В этом варианте наркоза электрическое раздражение преганглионарного волокна обнаруживает блокаду синаптической передачи при сохранении способности ганглионарных клеток к гранулообразованию.

При изучении взаимодействия организма с теми или иными фармакологическими агентами выясняется локализация процесса, который обуславливает фармакологический эффект. В течение долгого времени эти исследования вынужденно ограничивались установлением органной или тканевой локализации. Существенное значение при этом получил метод изолированных органов, широко применявшийся в работах Н. П. Кравкова и его сотрудников для изучения реактивности к лекарствам и ядам структур организма как в норме, так и при различных заболеваниях.

Необходимо отметить, что Н. П. Кравков за многочисленные и разносторонние фармакологические исследования был в числе первых ученых, отмеченных высокой правительственной наградой — Ленинской премией.

За последнее время для суждения о локализации взаимодействия организма с лекарствами и ядами все шире используются методики, позволяющие охарактеризовать биохимическую локализацию фармакологических и токсических эффектов и их биохимическое содержание. Возможность ближе охарактеризовать биохимическое содержание взаимодействия организма с лекарствами стала доступной в связи с успехами биохимии (главным образом в области биохимической динамики и так называемой функциональной биохимии) и использованием лекарственных веществ для анализа биохимических процессов, протекающих в организме.

Из многочисленных исследований фармакологов этого направления можно указать следующие: в работах А. И. Черкеса с сотрудниками (Киев) изучается влияние сердечных гликозидов на обмен сердечной мышцы; в работах, руководимых С. В. Аничковым, для суждения о влиянии различных средств на трофические процессы используется метод «меченных» соединений: с помощью этого метода показано влияние веществ, блокирующих передачу нервных импульсов, на трофические процессы; доказано лечебное действие ганглиолитиков при рефлекторных дистрофиях. Изучение влияния фармакологических агентов на геминные системы и макроэргические соединения организма проведено в лабораториях, руководимых В. М. Карасиком. Вопросам кислотно-щелочного равновесия организма для действия лекарственных веществ и ядов были посвящены исследования К. А. Шмелева с сотрудниками (Саратов) и т. д.

Для выяснения влияния наркотиков, анагетиков и других средств на синаптическую передачу в центральной нервной системе и в вегетативных нервных узлах В. В. Закусовым и его сотрудниками весьма последовательно были использованы электрофизиологические методы исследований.

Для понимания механизма действия лекарств и для целеустремленного синтеза их большое значение имеет выяснение зависимости между химическим строением вещества и его фармакологическими эффектами. Этой проблемой занимались и занимаются многие фармакологи Советского Союза (С. В. Аничков, С. Я. Арбузов, М. Д. Машковский, М. Я. Михельсон и др.). Особое значение за последние годы получили работы, в которых изучаются эффекты веществ, по своему строению сходных с веществами, свойственными организму. В настоящее время прочно установлено, что вещества сходного химического строения и поведения конкурируют друг с другом за взаимодействие с биоструктурами, причем конкуренция эта может выражаться в возникновении как сходных, так и противоположных фармакологических эффектов. Поэтому многие аналоги метаболитов могут

оказаться, как часто выражаются, «антиметаболитами», т. е. могут нарушать усвоение первых. Такие антиметаболиты широко используются в качестве средств, подавляющих жизнедеятельность микробов (например, сульфаниламиды в порядке конкуренции подавляют размножение микробов, нуждающихся в парааминобензойной кислоте). Большое число вновь синтезированных лекарств является конкурентами ацетилхолина, адреналина, гистамина и других веществ, свойственных организму.

Для экспериментальной оценки лекарственных веществ существенно изыскать возможно более избирательные биологические пробы (тесты) на эти вещества, особенно в тех случаях, когда химическое определение соответствующих агентов либо недоступно, либо затруднительно. В таких случаях лекарства дозируются не в весовых, а в биологических единицах: фармаколог определяет наименьшее количество испытуемого препарата, которое у большинства испытуемых животных вызывает соответствующий тест. Препарат, содержащий установленное фармакопеей число биологических единиц, используется в качестве стандарта. Лишь биологическая оценка соответствующего лекарственного сырья позволила получать препараты, содержащие витамины и гормоны во все большей и большей концентрации, пока многие из них не были получены в химически чистом виде, а некоторые даже стали синтезироваться. Очень много для научной постановки биологической оценки лекарств сделали М. П. Николаев и Б. Д. Саргин.

Поскольку в качестве тест-объектов при биологической оценке лекарств используются различные животные, проблема биологической оценки тесно связана с проблемами сравнительной фармакологии, устанавливающей особенности в фармакологических реакциях у различных видов родов и классов животного мира (работы А. И. Кузнецова и др.). Эта же проблема находится в тесной связи с важнейшей проблемой фармакологии и фармакотерапии — установлением зависимости между дозой и действием лекарств. Поскольку в разных случаях оценка лекарства производится на разных животных и выражается в лягушечьих, мышинных, кроличьих, кошачьих и других единицах действия, постольку и средняя терапевтическая доза того или иного лекарства, определяемая во врачебной практике, является не чем иным, как «человеческой» единицей действия. Обнаружение весьма значительных колебаний в реактивности различных животных одного и того же вида и даже одного и того же животного в разное время дня и в зависимости от иных условий дает возможность лучше ориентироваться в причинах аналогичных колебаний у человека (особенно резки такие колебания при различных заболеваниях).

Только что сказанное дает возможность охарактеризовать достижения и задачи возрастной фармакологии. Основной проблемой последней в течение многих лет была проблема дозы, и решалась она крайне примитивно: врач стремился найти коэффициент, при помощи которого он мог бы дозу любого лекарственного вещества для ребенка того или иного возраста вычислить из дозы взрослого. Экспериментальные исследования обнаружили незакономерность таких поисков, так как в зависимости от физиологических особенностей той или иной стадии развития организма последний в разных возрастах может быть то более, то менее устойчивым к лекарствам, причем по отношению к разным лекарствам реактивность должна изучаться самостоятельно. Особое внимание разработке проблем возрастной фармакологии уделялось в лабораториях, руководимых И. С. Цитовичем, В. М. Карасиком, Е. А. Стегайло и другими. Ряд исследований по этой тематике выполнен в лаборатории возрастной физиологии (Москва), руководимой И. А. Аршавским.

Среди различных биологических тестов, при помощи которых ведется оценка лекарственного сырья и лекарственных препаратов, существенное

место занимают те, что воспроизводят лечебный эффект, т. е. отвечают применению лекарств в практической медицине. Такие испытания являются не чем иным, как экспериментальной терапией, основоположником которой в нашей стране был И. П. Павлов.

Исследования, посвященные экспериментальной терапии различных, экспериментально же вызываемых заболеваний, выполнялись и выполняются во многих фармакологических лабораториях Советского Союза. Ряд таких работ был выполнен М. П. Николаевым с сотрудниками и коллективом, руководимым Н. В. Лазаревым. Исследования, посвященные экспериментальной терапии заболеваний органов пищеварения, сердечно-сосудистой и нервной систем, выполняются в Отделе фармакологии ИЭМ АМН СССР, руководимом С. В. Аничковым.

Как указано в начале статьи, арсенал медикаментозных средств за последние десятилетия подвергся значительным изменениям. За это время создано большое число лекарственных средств, являющихся веществами, которые по своей химической структуре родственны веществам организма (витамино-препараты, гормоны-препараты и др.). Появление этой новой и все расширяющейся группы веществ дает возможность охарактеризовать весьма значимый вариант лекарственного воздействия: лекарство возмещает организму вещество, недостаток или утрата которого является причиной (или одной из причин) заболевания.

Создано также большое число средств, весьма избирательно влияющих на живых возбудителей различных заболеваний. Наряду с этим следует назвать и средства, используемые в качестве противоядия. Характер лечебного воздействия этих средств может быть сформулирован следующим образом: лекарство обезвреживает в организме вещество или живой болезнетворный агент, являющийся причиной (или одной из причин) заболевания.

Наиболее многочисленной группой лекарств, за последние годы увеличивающейся более, чем предыдущие, являются средства, используемые для направленного изменения тех или иных функций организма.

Если в первых двух вариантах лекарство восстанавливает постоянство внутренней среды организма, а тем самым восстанавливает и постоянство его функций, то в третьем варианте лекарство изменяет те или иные функции организма, в ряде случаев не восстанавливая, но временно подавляя их. За последние годы значительно увеличилось число лекарств, при помощи которых можно (а это часто оказывается необходимым для врачающего) временно подавить функции рефлекторной дуги, выключая то или иное из ее звеньев. Ряд новых средств используется для местной анестезии, для подавления возбуждения в синаптических структурах центральной нервной системы, для блокирования передачи возбуждения в вегетативных ганглиях и на периферии. Вместе с тем в результате целенаправленных изысканий появились новые средства, при помощи которых возможно восстановление функции различных звеньев рефлекторной дуги, нарушенных теми или иными болезнетворными воздействиями.

В этом значительном обогащении арсенала лекарственных средств деятельное участие принимали и принимают фармакологи Советского Союза. Необходимо отметить тот существенный вклад, который внесен для пополнения средств возмещающей терапии учеными, непосредственно занятыми изучением витаминов и гормонов (А. А. Лихачев и М. П. Николаев, В. В. Савич, С. В. Цыганов — Одесса, В. И. Скворцов и др.).

Значительный вклад в изучение средств обезвреживающей терапии был внесен рядом лабораторий Советского Союза. Эти исследования позволили организовать промышленное производство противомаларийных, противотуберкулезных, сульфаниламидных и других препаратов.

Некоторые из исследователей, успешно работавших в области изучения средств обезвреживающей терапии, были отмечены высокими правительственными наградами — Сталинскими премиями (С. В. Аничков, Г. Н. Першин).

Изучением средств так называемой регулирующей терапии, как уже указано, занимались в той или иной мере все фармакологические лаборатории Советского Союза. При этом провозглашенный И. П. Павловым принцип нервизма, определяющий ведущее значение нервной системы в регуляции жизнедеятельности организма, несомненно, будет влиять на развитие фармакологии и в дальнейшем. Последовательное применение метода диалектического материализма для познания фармакологических закономерностей обеспечивает советским фармакологам правильный материалистический подход к изучаемым явлениям.

Представленная нами краткая характеристика основных направлений фармакологических исследований за 40 лет Советской власти свидетельствует о проведенной огромной работе и значительных успехах. Однако выполнение задач, поставленных XX съездом КПСС, требует дальнейшего сосредоточения усилий фармакологов, химиков-синтетиков и других специалистов, занимающихся изысканием лекарств, на проблемах, имеющих важное для советского здравоохранения значение. Эти проблемы выделены в решениях планирующих организаций, они охватывают большой круг вопросов и включают все три направления, приведенной нами схемы о роли лекарства в лечебном эффекте.

В заключение следует отметить, что успешное изыскание новых, более эффективных лечебно-профилактических средств в конечном счете определяется расширением теоретических исследований и в значительной мере достижениями в области синтетической химии. В отношении последнего следует отметить, что мы еще далеко не в полной мере используем те возможности, которые имеются в этом отношении в нашей стране.

Завоевания Великой Октябрьской революции создали безграничные возможности для быстрого развития науки и практического применения ее достижений. Наша обязанность заключается в том, чтобы использовать эти возможности для успешного решения вопросов, выдвигаемых насущными потребностями развития нашего социалистического отечества по пути к коммунизму.

A BRIEF ACCOUNT OF PHARMACOLOGICAL RESEARCH ACCOMPLISHED SINCE THE GREAT OCTOBER REVOLUTION

By *N. A. Kharauzov*

Institute of Experimental Medicine, Leningrad

ЗНАЧЕНИЕ РЕТИКУЛЯРНОЙ ФОРМАЦИИ ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ
ФОРМ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

П. К. Анохин

Москва

Поступило 9 VII 1957

В последние годы становится все более и более ясным, что физиология ретикулярной формации должна составить один из главнейших этапов в разрешении той проблемы, которую лаборатория И. П. Павлова определила как проблему соотношения коры и подкорковых образований. Именно в этом плане приобретают особенное значение те замечательные предвидения И. П. Павлова, которые он высказал много лет тому назад, указывая, что подкорка представляет собой «источник силы» для работы коры головного мозга, без которого вообще невозможна полноценная высшая нервная деятельность.

С еще большей четкостью этот взгляд им был выражен в представлении о том, что подкорка является носителем «слепой силы», направление которой и упорядоченное использование осуществляет кора головного мозга.

Едва ли нужно говорить о том, что открытие физиологических особенностей ретикулярной формации ствола мозга и с каждым днем расширяющееся исследование этой области дают возможность именно нам, ученикам И. П. Павлова, сделать попытку заполнить тот пробел, который до сих пор имеется в проблеме соотношения коры и подкорковых аппаратов. Эта новая область исследования позволяет нам иначе поставить вопрос как о механизмах самой замыкательной функции коры головного мозга, так и об энергетическом потенциале корковой деятельности.

Особенное значение этой новой области исследования проявляется в том, что она дает богатейший материал для понимания физиологических механизмов тех тормозящих воздействий коры на подкорковую деятельность, которые И. П. Павлов выразил в понятии «высшее торможение» (Павлов, 1933; Анохин, 1955).

Если оставить в стороне несомненно чрезмерную и ошибочную переоценку роли ствола мозга в формировании сознания (Penfield, 1952), то чисто физиологические исследования, проводимые в различных странах, в огромной своей массе дают довольно согласованные результаты (Moruzzi a. Magoun, 1949; Magoun, 1950; Moruzzi, 1956; Dell, Bonvallet, 1956).

Эта область исследования имеет не только теоретическое значение. Она соприкасается также непосредственно и с важнейшими проблемами клиники, особенно с теми, где длительные отрицательные и конфликтные эмоциональные состояния человека становятся исходной причиной тяжелых соматовегетативных страданий.

Конечно трудно на настоящей стадии исследовательской работы претендовать на какое-либо законченное представление об этих механизмах. Однако уже в первом периоде работы результаты проделанных экспериментов сделали для нас совершенно отчетливым тот путь, по которому надо идти, чтобы хоть немного осветить в значительной степени темную область корково-подкорковых взаимодействий.

В настоящей работе я делаю попытку обобщить материалы нашей лаборатории, полученные мной и моими сотрудниками при изучении физиологической роли ретикулярной формации в отношении процессов высшей нервной деятельности (Шумилина 1956; Агафонов, 1956; Анохина, 1956; работы М. В. Сербиненко, В. Н. Шелихова, В. Гавличек, Ю. А. Макарова, В. А. Полянцева — подготовлены к печати).

Я ограничусь разбором лишь тех материалов, которые относятся к изучению специфических особенностей двух огромных категорий реакций человека и животных, названных И. П. Павловым «положительными» и «отрицательными» в широком биологическом смысле (Павлов, 1949).

После работ Дэла стало общепризнанным, что адреналин, будучи введенным в кровь, обуславливает «реакцию пробуждения» («arousal reaction») в коре головного мозга не непосредственным действием на корковую ткань, а через возбуждение рострального отдела ретикулярной формации. И уже эта последняя, повышая свое активирующее действие на кору больших полушарий, приводит к десинхронизации корковой электрической активности (Bonvallet, Dell, Hiebel, 1954). Это положение Дэла было в последнее время подтверждено целым рядом исследователей, особенно в недавнем обстоятельном сообщении Ротбаллера (Rothballe, 1956).

С нашей точки зрения, центральным пунктом этой проблемы является то, что ростральная часть ретикулярной формации имеет особенно повышенную чувствительность к адреналину и, следовательно, должна функционально включаться во всех тех случаях жизни организма, когда в его крови появляется в значительном количестве адреналин. Это особенно касается случаев «реакции напряжения» («stress reaction» Selye) и всех тех жизненных ситуаций, когда животному и человеку приходится экстренно мобилизовывать свои энергетические ресурсы на борьбу с предстоящей опасностью или затруднениями.

Исследования М. Фогт, проведенные биохимическим методом, показали, что для такого предположения имеются вполне достоверные основания: именно в области гипоталамуса и ретикулярной формации содержится в большом количестве адреналин и норадреналин.

В специальных экспериментах нашей лаборатории, подробно доложенных на XX Международном конгрессе физиологов в Брксселе, было показано, кроме того, что эта мобилизация может быть блокирована аминазином как на уровне симпатических ганглиев, так и на уровне ретикулярной формации ствола мозга (Анохина, 1956; Агафонов, 1956). Морфологический анализ верхнего шейного симпатического ганглия показал, что блокирующее действие аминазина на симпатические ганглии связано с обратимыми деструктивными изменениями в тех «сателлитных» клетках симпатического ганглия, которым Де-Кастро приписывал определенную рецептивную функцию в передаче возбуждения через синапсы (De Castro, 1932).

Особенный интерес заключается в том, что этот аминазиновый блок снимается адреналином, как и адреналиновый эффект на кровяном давлении снимается инъекцией аминазина (Анохина, 1956). В последние годы в поисках специфических характеристик для химических особенностей ретикулярной формации мы применили цветную реакцию Манойлова,

специально выявляющую симпатические элементы. Кусочки симпатического нерва, или симпатического ганглия, помещенные в этот реактив, дают отчетливо голубое окрашивание. Другие ткани, особенно парасимпатический субстрат, такого окрашивания не дают или окрашиваются в розовый цвет.

В наших исследованиях ствол мозга был разделен фронтальными разрезами на кусочки толщиной 2 мм. Каждый из таких кусочков был положен в пробирки с реактивом Манойлова. Пробирки, содержащие кусочки ствола мозга из его роstralной части, как правило, окраши-

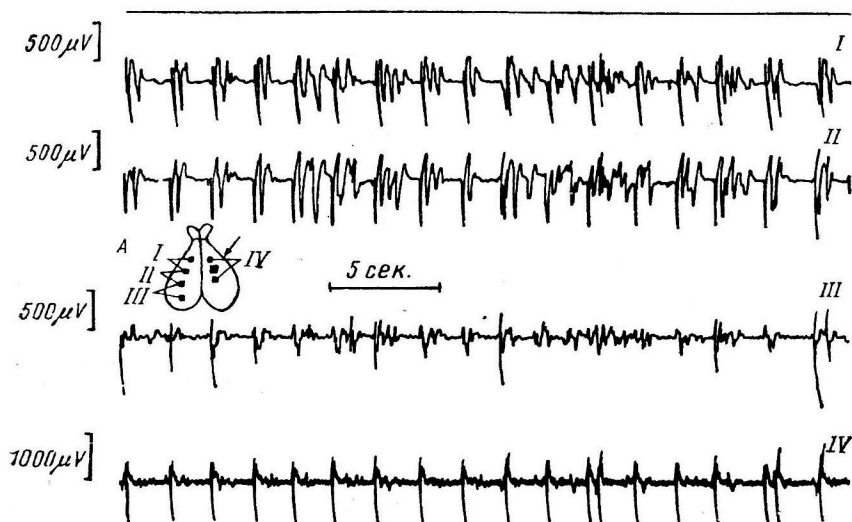


Рис. 1. Исходный фон электрической активности коры головного мозга через 40 мин. после наложения бумажки, смоченной стрихнином. Отведения обозначены на рисунке (А). Видны типичные стрихнинные разряды во всех пунктах коры полушарий головного мозга. Стрелка — место наложения бумажки, смоченной 1%-м раствором стрихнина.

вались в голубой цвет, что давало возможность более уверенно говорить о химическом сходстве этой области с симпатическими элементами. Иначе говоря, эти наблюдения еще больше укрепили нас в той точке зрения, что роstralная область ретикулярной формации осуществляет свою функцию на основе адренэргических механизмов и вместе с тем является специфическим рецептором адренэргических влияний через кровь (Анохин, 1956; Bovet a. Longo, 1956).

Реципрокные соотношения адреналина и аминазина в их воздействии на роstralную часть ретикулярной формации ствола мозга особенно отчетливо выявились в опытах нашей лаборатории с изменением стрихнинных разрядов в коре головного мозга (Шелихов).

Опыт ставился в следующем виде: на определенный участок коры мозга одного полушария (темянной) накладывался, по методу Бальони и Амантеа, кусочек фильтровальной бумажки, смоченной раствором стрихнина. Через несколько минут от нескольких пунктов коры обоих полушарий можно было отвести пачки быстрых разрядов, характеризующих стрихнинное возбуждение (рис. 1).

Наличие таких синхронизированных разрядов во всех отделах коры мозга заставляло думать, что причиной их могли бы быть только исходные разряды в каком-то контролирующем всю кору отделе мозга. Как показано многочисленными исследованиями, таким отделом мозга

является таламическая и стволовая ретикулярная формация, оказывающая одновременное активирующее воздействие на все отделы коры. Это предположение было подтверждено в последующих экспериментах с охла-

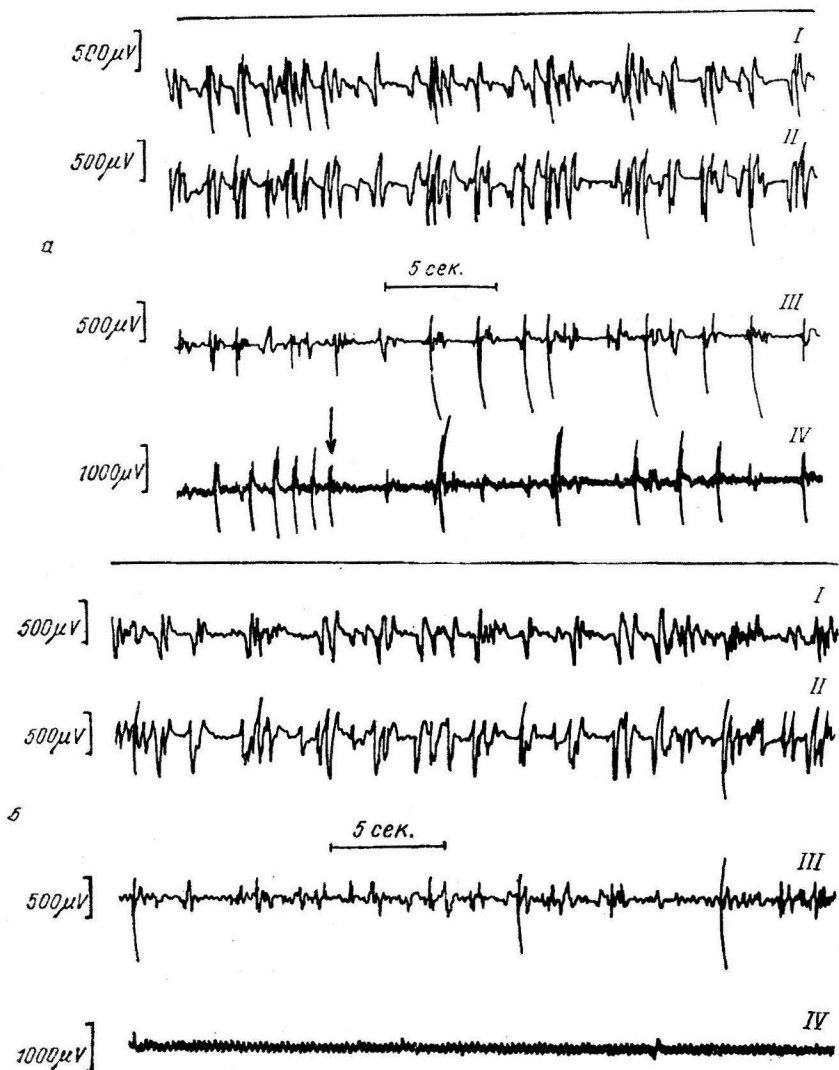


Рис. 2. Две стадии изменения электрической активности коры: а — в момент наложения кусочка льда на предварительно стрихнинизированный пункт коры и б — через 5 мин. после наложения кусочка льда. Видно полное исчезновение разрядов в пункте наложения стрихнина. Наоборот, во всех остальных пунктах коры продолжают разряды в том же темпе и с той же интенсивностью.

Обозначения те же, что на рис. 1.

ждением того пункта коры, на который первоначально был наложен стрихнин (рис. 2).

Как можно видеть по электроэнцефалограмме, через 5 мин. после наложения кусочка льда на стрихнинизированный пункт коры головного мозга электрические колебания в этом пункте полностью прекращаются. Однако во всех остальных пунктах коры мозга синхронизи-

ванные разряды продолжались по-прежнему с той же интенсивностью и в тех же темпах (рис. 2).

Эти результаты являются четким указанием на то, что синхронизированные, так называемые «стрихнинные», разряды по коре больших полушарий, являются стрихнинными лишь по генезу, а не по механизму. В какой-то момент благодаря нисходящему возбуждающему действию стрихнина на подкорковые образования эти последние приобретают

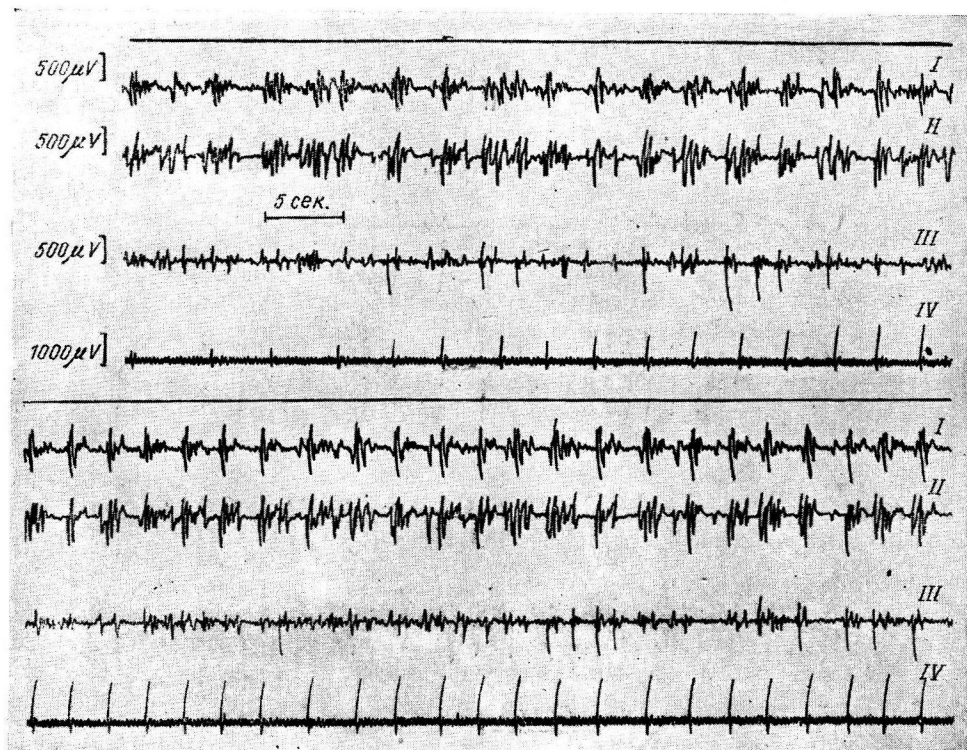


Рис. 3. Восстановление электрической активности в пункте наложения кусочка льда. Вначале видна аритмия между этим пунктом и остальными пунктами коры. Обозначения те же, что на рис. 1.

способностью самостоятельно давать ритмические генерализованные разряды.

Особенно интересным является то, что в периоде восстановления стрихнинного пункта от охлаждения, когда он уже начинает давать несколько редуцированные разряды, эти разряды идут в совершенно другом ритме, чем продолжающиеся разряды в других отделах коры, где они были когда-то вызваны этим же самым стрихнинным пунктом (рис. 3).

Таким образом, мы смогли убедиться в том, что одновременные стрихнинные разряды во всех областях коры являются, по-видимому, результатом ритмической флюктуации возбудимости в области ствола мозга.

Если эти предположения были бы правильными, то аминазин, блокирующее действие которого на ростральный отдел ретикулярной формации было хорошо нами изучено (Агафонов, 1956; Анохин, 1956), дол-

жен был бы приостановить генерализованные стрихнинные разряды в коре головного мозга.

Опыт показал, что если на фоне непрекращающихся электрических разрядов после наложения стрихнина произвести инъекцию аминазина, то стрихнинные разряды через несколько секунд прекращаются (рис. 4).

Если же на фоне подавления аминазином стрихнинных разрядов произвести инъекцию адреналина, то сейчас же после полного отсутствия залпов стрихнинных разрядов последние вдруг вновь появляются (рис. 5).

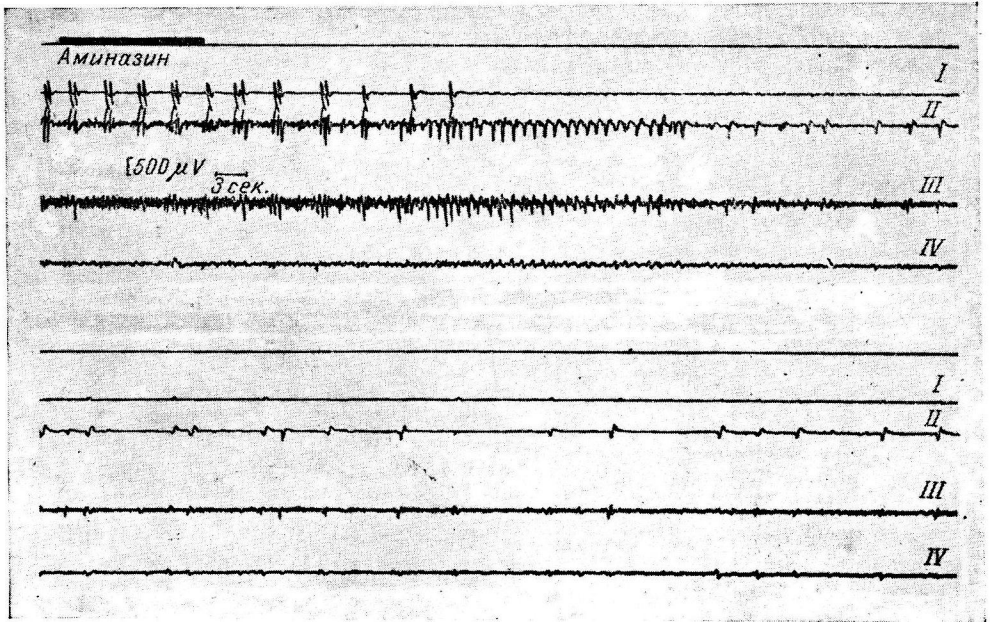


Рис. 4. Инъекции аминазина. Видно почти немедленное устранение оставшихся после наложения кусочка льда всплеск электрической активности в нетронутых частях коры головного мозга.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Вся описанная выше серия экспериментов привела нас к следующим заключениям.

1. Ростральная часть ретикулярной формации ствола мозга представляет собой область, легко возбуждающуюся с коры головного мозга, обладающую высокой чувствительностью к адреналину и легко образующую очаги застойного возбуждения.

2. Аминазин проявляет свое адреналитическое действие именно в этой области, причем это адреналитическое действие является обратимым и легко устраняется инъекцией в кровь небольших количеств адреналина. Надо думать, что именно с этим механизмом связан терапевтический эффект некоторых нейроплегических средств.

3. Все приведенные эксперименты приводят к одному общему убеждению, что адреналин и аминазин являются реципрокными веществами в смысле их воздействия на адренэргические механизмы рострального отдела ретикулярной формации ствола мозга.

Если учесть то обстоятельство, что механизм активации корковой деятельности через аппарат ретикулярной формации доказан многими

исследованиями последних лет, то перед нами должен был неизбежно встать вопрос: какое общее значение для поведения животных имеет антагонизм между адренэргическим механизмом и аминазином? Какое влияние могут оказать оба этих вещества на качественную сторону поведения животных?

Для ответа на поставленные выше вопросы мы провели три формы экспериментов.

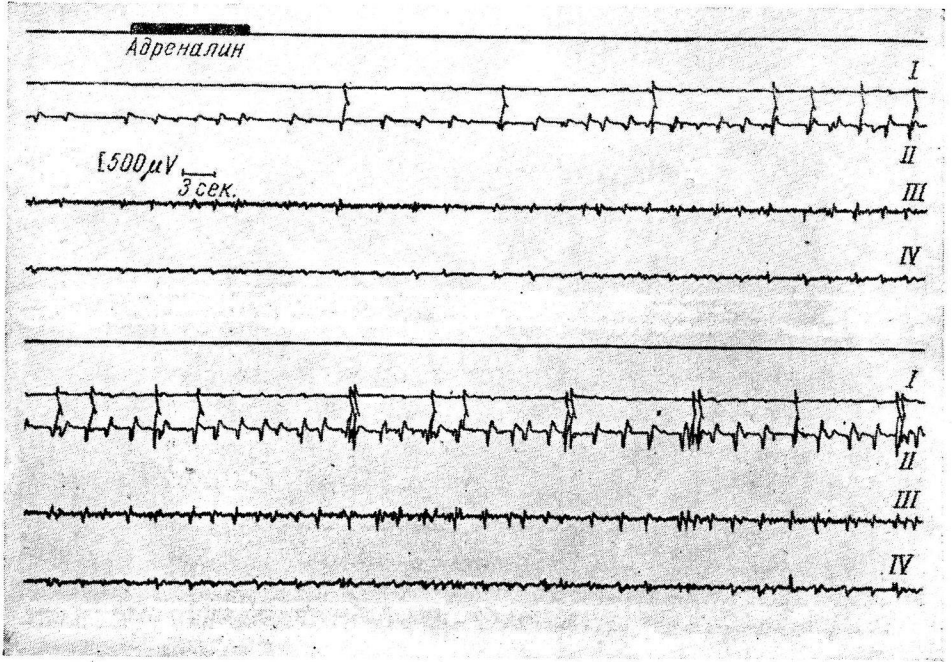


Рис. 5. Инъекция адреналина на фоне действия аминазина. Видно восстановление электрической активности, вызванной стрихнином. Обозначения те же, что на рис. 1.

1. В хронических условиях были вживлены три пары электродов, расположенных на коре, в таламусе и в ретикулярной формации ствола мозга. В этом случае важны систематические наблюдения за распространением возбуждений, как в процессе выработки условных рефлексов, так и в стадии их упрочения.

2. В обстановке опыта с условными рефлексами, как с пищевыми, так и оборонительными, мы проводили наблюдения за состоянием электрической активности коры головного мозга с применением в отдельных случаях аминазина.

3. В экспериментах с условными рефлексами по классическому павловскому методу и по методу оборонительных условных рефлексов производилась сравнительная оценка действия на обе формы условных рефлексов аминазина и адреналина. Зная хорошо из предыдущих исследований взаимотношения этих веществ на уровне ретикулярной формации, мы надеялись вскрыть их значение и для целостного поведения животных.

Исследования, проведенные по всем этим трем сериям, дали нам весьма важный материал. Прежде всего необходимо разобрать опыты, выполненные в нашей лаборатории В. Гавличком (Прага).

У кролика вырабатывался оборонительный условный рефлекс на основе болевого безусловного раздражения, создаваемого электрическим раздражителем кожи задней левой конечности. Кролик помещался в экспериментальном «гамаче», который позволял вести опыты с электрокожным раздражением и с непрерывной записью электроэнцефалограммы от 3—4-х пунктов коры головного мозга.

Как правило, достаточно было помещения такого кролика в обстановку эксперимента с оборонительными условными рефлексам, как

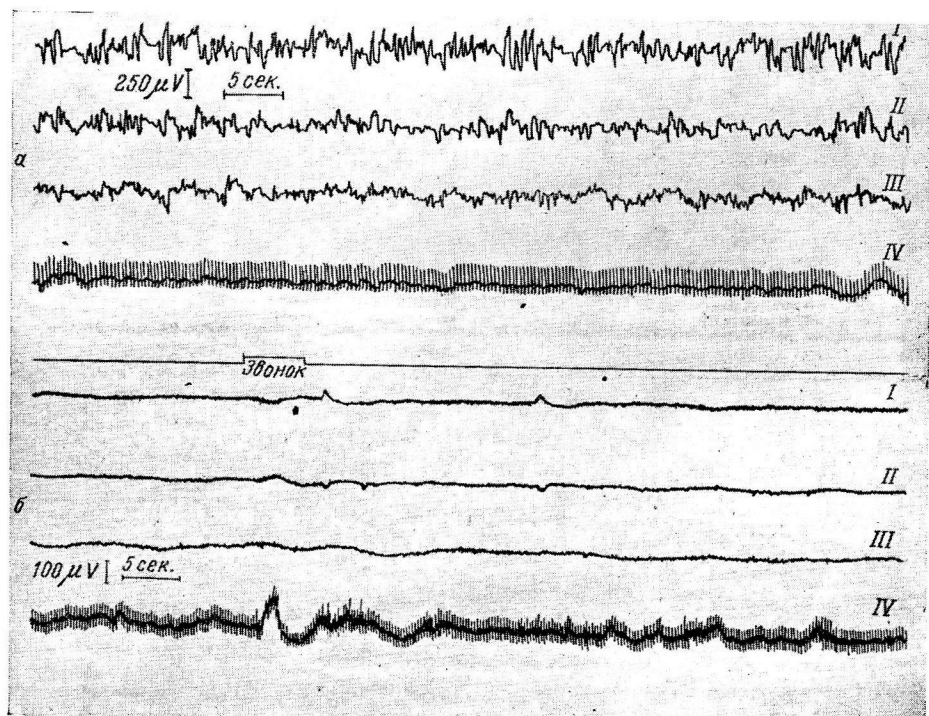


Рис. 6. ЭЭГ кролика, находящегося в экспериментальном «гамаче»: *а* — до введения оборонительных раздражений, *б* — после нескольких подкреплений электрокожным безусловным раздражителем. Видна резкая десинхронизация корковой электрической активности.

IV—ЭКГ. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

в коре головного мозга немедленно возникала десинхронизация электрической волновой активности (рис. 6).

Как видно из приведенной электроэнцефалограммы, электрическая активность коры головного мозга кролика в той стадии наблюдений, когда еще не было применено электрокожное болевое раздражение, являлась обычной, содержала медленные и высокоамплитудные колебания потенциалов, обычно соответствующие успокоенному состоянию животных (рис. 6, *а*).

Однако стоило в данной экспериментальной обстановке применить несколько раз электрокожное болевое раздражение, как электрическая активность коры резко изменялась. Она претерпела хорошо заметную десинхронизацию, которая появлялась сразу же, как только кролик помещался в данную экспериментальную обстановку (рис. 6, *б*). С точки зрения физиологии высшей нервной деятельности, мы здесь имеем хорошо известное условнорефлекторное действие всей обстановки эксперимента

в целом. В случае работы только с пищевыми условными рефlekсами обстановка эксперимента создает обычно доминирующее пищевое возбуждение, в случае же работы с болевыми электрокожными раздражителями та же обстановка эксперимента вызывает доминирующее оборонительное, защитное состояние.

Этот факт вполне ясен. Наиболее важный вопрос состоит в том, как эти два биологически антиподные состояния коррелируются с электроэнцефалограммой.

Если исходить из общепризнанного и хорошо доказанного факта, что всякая десинхронизация (или активация) корковой электрической

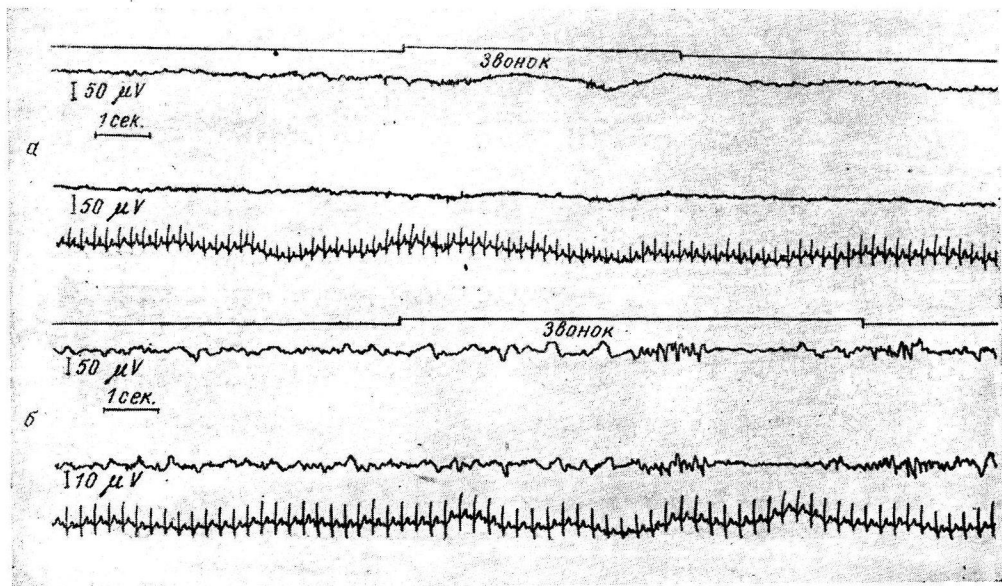


Рис. 7. ЭЭГ, типичная для опыта с оборонительными условными раздражителями. Полная десинхронизация электрической активности (а); ЭЭГ, снятая через 1½ часа после введения аминазина (б). Хорошо заметно восстановление синхронизации электрической активности. Видно также кратковременное усиление синхронизации в момент действия условного оборонительного раздражителя (звука).

активности является результатом активирующего действия ростральной стволовой и интраламинарной таламической частей, ретикулярной формации на кору головного мозга, то наличие различных форм корковой электрической активности при пищевом и болевом безусловных рефlekсах может быть хорошо понято.

Это бы значило, что болевое, или защитное, возбуждение, возникающее в ответ на сигнальное действие обстановки в целом, приводит, через аппарат ретикулярной формации, к особенно большой активации корковой электрической активности. Наоборот, пищевое возбуждение от той же обстановки эксперимента развивается в совершенно других нервных структурах подкорки с другой химической спецификой и имеет значительно более низкую интенсивность. В связи с этим следует отметить, что нарочитое повышение возбудимости путем предварительного голодания экспериментального кролика также приводит к явлению десинхронизации корковой активности, хотя она и не столь интенсивна, как при оборонительном рефlekсе (Гавличек).

Кроме того, на фоне уже синхронизированной электрической активности коры после инъекции аминазина применение пищевых раздражителей приводит к десинхронизации.

Как можно видеть из описанных выше фактов, мы были поставлены лицом к лицу с двумя рядами явлений. С одной стороны, мы совершенно отчетливо показали, что оборонительная обстановка в целом, как и отдельные условные болевые раздражители, неизменно создают явления повышенной активации корковой электрической активности. С другой стороны, данные лаборатории Дэла, последние исследования Ротбаллера, а также целая серия исследований нашей лаборатории (Агафонов, Анохина, Сербиненко, Шелихов) убеждали нас в том, что активирующее действие подкорковых аппаратов на кору головного мозга осуществляется через включение каких-то адренэргических механизмов ретикулярной формации ствола мозга.

Естественным желанием, возникшим на основе этого сопоставления, было применить такое испытанное адреналитическое средство, как аминазин, и проследить изменение обоих рядов явлений — электроэнцефалографического и поведенческого в условиях опытов с оборонительными условными рефлексам. Мы надеялись получить в этом варианте опыта сведения о биологической и физиологической природе активирующего действия ретикулярной формации на электрическую активность коры больших полушарий.

Результаты были весьма интересны и совершенно отчетливы по своему физиологическому смыслу. Через несколько секунд (10—20) после инъекции аминазина (в вену уха) на фоне исходной оборонительной десинхронизации начинали появляться отдельные медленные колебания, а через 3—5 мин. электрическая активность коры головного мозга принимала обычный характер, свойственный, например, обстановке опыта с пищевыми условными раздражителями (рис. 7).

Самым замечательным феноменом этой серии экспериментов было радикальное изменение поведения кролика в полном соответствии с эволюцией электроэнцефалограммы.

Всякая попытка предложить кролику, находящемуся в обстановке экспериментов с оборонительными условными рефлексам, наиболее лакомый для него корм — морковь, приводила к усилению и без того доминирующей оборонительной реакции. Кролик отбрасывался в сторону и иногда отдергивал ранее раздражавшуюся электрическим током заднюю конечность. Однако как только, после инъекции аминазина, десинхронизация стала сменяться отчетливой синхронизацией, поведение кролика радикально менялось: он весьма охотно схватывал морковь и с заметным аппетитом съедал ее (рис. 8).

Важно то, что он мог теперь есть морковь даже в том случае, если был пущен в действие условный оборонительный раздражитель, сигнализирующий приближение электрического болевого раздражителя.

Такое соответствие резкой перемены в поведении кролика с изменением электроэнцефалограммы настолько демонстративно и постоянно, что мы легко могли его демонстрировать некоторым гостям нашей лаборатории. Интересно, что применение адреналина в тех же условиях эксперимента способствовало повышению возбудимости оборонительных рефлексов и заметно обостряло их выявление.

Описанным опытам вполне соответствовали материалы и другой серии экспериментов, проведенных в обычных условиях павловского эксперимента, но в специальном варианте (опыты Ю. А. Макарова).

У нескольких собак были выработаны условные рефлексы в таком виде, что оборонительные условные рефлексы вырабатывались в одной

камере, а положительные пищевые условные рефлексы вырабатывались в другой камере. Благодаря такому пространственному распределению биологически-положительных и биологически-отрицательных условных рефлексов экспериментальные животные стали в конце концов вести себя четко и дифференцированно.

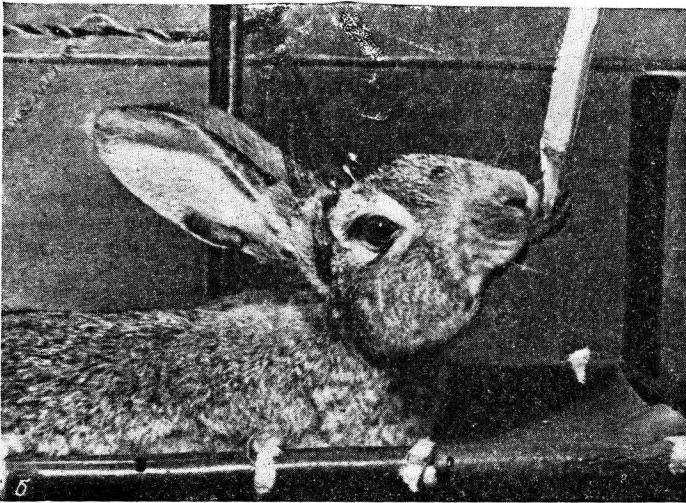
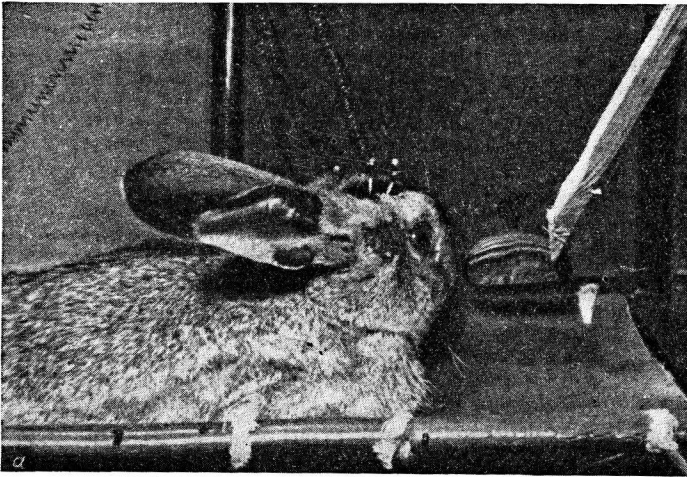


Рис. 8. Два состояния подопытного кролика; *а* — до инъекции аминазина, *б* — после инъекции аминазина.

Однако в определенной стадии выработки этого дифференцирования можно было видеть и неадекватные реакции, когда в ответ на пищевой раздражитель животное реагировало оборонительной реакцией.

Воспользовавшись этой стадией двух скрытых доминирующих состояний антиподного характера, мы вводили подопытному животному попеременно: в один опытный день — адреналин, в другой опытный день — аминазин.

В большинстве опытов мы получили полное соответствие прежним находкам в этой области: инъекция адреналина способствовала выявле-

нию оборонительной реакции независимо от той обстановки, в которой применялся условный раздражитель, наоборот, аминазин полностью устранял оборонительные реакции и давал перевес положительным пищевым реакциям (Ю. Макаров, 1957 — не опубликовано).

Только что приведенные опыты Макарова находятся в полном соответствии с прежними данными нашей лаборатории, полученными моей сотрудницей А. И. Шумилиной. Она показала, что аминазин устраняет специфические вегетативные проявления, свойственные защитным условным реакциям. В особенности это видно по дыхательному компоненту условной реакции (Шумилина, 1956).

Сопоставляя все приведенные выше данные, мы пришли к заключению, что ключ к активирующему действию ретикулярной формации на кору головного мозга лежит в химической специфичности тех целостных реакций, которые формируются уже на уровне гипоталамуса и ствола мозга. Бросается в глаза одна особенность в облегчающих и тормозящих влияниях аминазина и адреналина на область промежуточного мозга.

В то время как адреналин создает доминирование и облегчает влияние по преимуществу тех реакций, которые и нормально протекают с преобладающим участием симпато-адреналовой системы, аминазин, наоборот, блокирует формирование именно этих реакций и, следовательно, по правилу реципрокности, дает преимущественное выявление реакциям биологически-положительного знака.

В самом деле, как мы видели, инъекция аминазина отнюдь не подавляет в о о б щ е деятельности подкоркового аппарата. Аминазин действует совершенно избирательно на системы связей и центры б и о л о г и ч е с к и - о т р и ц а т е л ь н о й р е а к ц и и. Наоборот, биологически-положительная деятельность является даже несколько подчеркнутой. Это хорошо иллюстрируется описанным выше поведением кролика под аминазином. Кроме того, известно, например, из клинической практики, что при лечении психически больных аминазином в периоды устранения патологических эмоциональных состояний у больных вдруг появляется «волчий аппетит».

Избирательное действие аминазина на нервные аппараты, формирующие болевые реакции или реакции напряжения, видно из экспериментов моего сотрудника В. Полянцева. Работая на децеребрированном препарате (кошка), он показал, что раздражение язычного нерва неизменно дает рефлекторную секрецию из подчелюстной слюнной железы. Раздражение же седалищного нерва с таким же постоянством тормозит эту секрецию слюны. Если на таком препарате произвести инъекцию аминазина, то положительный секреторный рефлекс полностью сохраняется, в то время как тормозящее действие на эту секрецию раздражения седалищного нерва полностью устраняется. Ясно, что в данном случае аминазин также действует избирательно на ту систему связей, которая формирует болевую реакцию, обычно затормаживающую все другие деятельности организма.

Таким образом, сопоставляя все варианты изложенных выше экспериментов нашей лаборатории, мы можем сделать ряд заключений, несколько расширяющих наши представления о формировании целостных деятельности организма и особенно об их значении при изучении высшей нервной деятельности.

1. Результаты исследований показали, что все внешние условия, формирующие оборонительные и болевые реакции коры больших полушарий, осуществляют это через возбуждение адренэргических образований в гипоталамусе и в ретикулярной формации ствола мозга. Эта система связей специфична по своим химическим особенностям и, веро-

ятно, составляет основу для формирования вообще биологически-отрицательных реакций в смысле И. П. Павлова (рис. 9).

2. Система адренэргических связей находится в реципрокных отношениях с биологически-положительными реакциями, которые она вытормаживает уже на уровне подкорковых аппаратов.

3. Специфическое и избирательное действие аминазина как аденолитического средства на реакции биологически-отрицательного характера (защитные, болевые) еще более укрепляет предположение о том, что система биологически-отрицательных связей в центральной нервной системе является четко отграниченной, в химическом отношении специфической, и потому может быть объектом специфической химиотерапии.

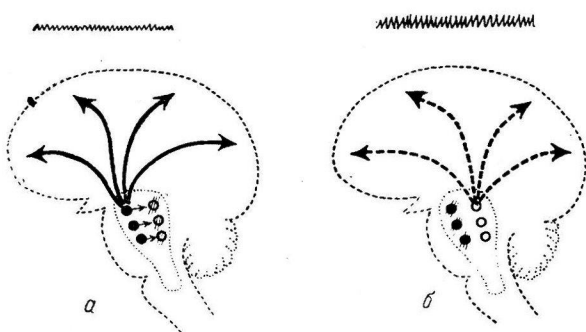


Рис. 9. Схематическое изображение двух возможных систем возбуждений, обладающих нервным субстратом различной химической специфичности.

a — состояние нервной системы в условиях оборонительной ситуации; *б* — состояние после блокирования аминазином адренэргических механизмов ретикулярной формации ствола мозга.

исследования — центральная нервная система и симпатическая нервная система — должны получить в настоящее время органическое объединение. Это положение вытекает, прежде всего, из того, что десинхронизирующее действие подкорки на кору связано с действием адреналина на адренэргические системы подкорки.

4. Резкая химическая очерченность биологически-отрицательных и биологически-положительных реакций подтверждает наше прежнее представление о том, что, хотя обе системы в одинаковой степени могут быть взяты за основу при выработке условных рефлексов, однако они не могут быть отождествлены при оценке тормозных условных рефлексов (Анохин, 1935, 1949, 1956).

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов В. Г., Журн. невропатолог. и психиатр., 56, в. 2, 94, 1956.
 Анохин П. К. Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности. 385, Горький, 1935; Проблемы высшей нервной деятельности. 51, М., 1949; Сесс. Моск. общ. физиолог., тез. докл., 4, М., 1955.; Тр. XX Междунар. физиолог. конгр., 151, М., 1956.
 Анохина И. П., Журн. невропатолог. и психиатр., 56, в. 6, 478, 1956.
 Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Л., 121, 1934.
 Павлов И. П. (1935), Собр. тр., 3, 477, 1949а; 3, 555, 1949б.
 Шумилина А. И., Журн. невропатолог. и психиатр., 56, в. 2, 116, 1956.
 Vonvallet M., P. Dell, A. Hugelin, J. Physiol. (Paris), 45, № 1, 1954.
 Vonvallet M., P. Dell, I. Hiebel, C. R. Soc. Biol., 147, № 13—14, 1162, 5, 1953; EEC. Clin. Neurophysiol., 6, 119, 1954.

С биологической точки зрения, эта химическая специфичность нервных связей, формирующих биологически-отрицательные реакции организма, указывает на то, что нервные аппараты защиты и напряжения развивались в связи и на фоне развития симпато-адреналовой системы организма. В этом может лежать одна из причин широкого участия симпатической нервной системы в деятельности головного мозга (Орбели, 1934).

Изложенные в этой статье материалы показывают, что обе плоскости

- B o v e t D., V. L o n g o, Symp. «XX International Physiological Congress», 306, 1956.
- D e l l P., M. B o n v a l l e t, Symp. «XX International Physiological Congress», 286, 1956.
- D e C a s t r o F. Penfield's Book of Cytology and Cellular Pathology of the Nervous System, 1, 93—143, № 1, 1932.
- M a g o u n H., Physiol. Rev., 30, № 4, 459, 1950.
- M o r u z z i G., Symp. «XX International Physiological Congress», 269, 1956.
- M o r u z z i G. a. H. M a g o u n, EEG Clin. Neurophysiol., 1, 455, 1949.
- P e n f i e l d W., Arch. Neurol. a. Psychiatry, 67, 178, 1952.
- R o t h b a l l e r A. EEG Clin. Neurophysiol., 8, № 4, 603, 1956.

ROLE OF THE RETICULAR FORMATION IN VARIOUS FORMS OF HIGHER NERVOUS ACTIVITY

By *P. K. Anokhin*

Moscow

A review of numerous investigations performed by the author's collaborators synthesizes data on the role of subcortical mechanisms, especially that of the reticular formation, in the development of biologically negative and of biologically positive behavioural acts. Experimental evidence is presented showing that the patterning of biologically negative conditioned reflexes elaborated by means of nociceptive reinforcement depends on the existence of a specific neural substratum of an adrenergic nature. The posterior hypothalamus and rostral part of the brain stem reticular formation are considered to be the most likely sites for this substratum.

О РАЗЛИЧЕНИИ ЗВУКОВЫМ АНАЛИЗАТОРОМ ЧЕЛОВЕКА СЛОЖНЫХ РАЗДРАЖЕНИЙ С ВОЗРАСТАЮЩИМ КОЛИЧЕСТВОМ ИНФОРМАЦИИ

Г. В. Гершуни

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

Поступило 24 III 1957

Вряд ли имеется необходимость доказывать важность исследования процесса различения сложных раздражителей; достаточно лишь напомнить, что способность различения сложных раздражений, достигающих своей вершины в письменных знаках и звуках речи, есть свойство, глубоко отличающее мозг человека от других представителей животного мира.

Однако количественное изучение этого вопроса представляет громадные трудности как вследствие отсутствия научно обоснованной меры сложности раздражителя, так и из-за недостаточности приемов количественной оценки различения организмом сложных раздражений.

В физиологических исследованиях за критерий сложности раздражителя обычно принимается количество отдельных, отличных друг от друга компонентов, на которые может быть расчленен раздражитель. Чем больше число этих отдельных компонентов, из которых составляется раздражитель, тем он сложнее. Так, при исследовании условных рефлексов сложными обозначаются раздражители, состоящие из двух, трех, четырех и т. д. компонентов, действующих или одновременно, или последовательно (Воронин, 1952). Однородные нерасчленяемые раздражители, например одиночный тональный звуковой сигнал, рассматриваются как простые раздражители. Такого рода раздражители, как известно, широко применяются для количественного исследования биологических анализаторов — органов чувств (Кравков, 1946).

Во всех этих случаях речь идет об оценке физической сложности отдельного раздражителя.

Однако вопрос в целом не исчерпывается этой стороной дела. Отдельный, однократно действующий раздражитель есть определенная абстракция. Действие всякого раздражителя осуществляется и исследуется многократно в определенных конкретных условиях, в которых обычно действуют и другие, отличные раздражители; поэтому всякий раздражитель, независимо от того, сложен ли он или прост физически, является элементом определенной совокупности раздражителей.

Рассмотрим, как это представлено на рис. 1, два звуковых раздражителя, воздействующих на организм. Первый из них состоит из одного короткого звука (рис. 1, а), другой — из четырех последовательных коротких звуков, отличающихся друг от друга по длительности (рис. 1, б). Несомненно, четырехчленный раздражитель по своим физическим свой-

ствам является более сложным раздражителем, чем одночленный. Но, кроме физической сложности этого раздражителя, должна быть оценена вся совокупность раздражителей, элементом которой является данный раздражитель. Предположим, что этот четырехчленный раздражитель используется как положительный условный сигнал в опытах по выработке дифференцировок, в которых дифференцировочным (тормозным) раздражителем служит также четырехчленный сигнал, но с другим расположением средних членов. Таким образом, совокупность раздражителей, которая может воздействовать на организм в данных условиях, состоит из двух комбинаций четырехчленного раздражителя. Предположим, что одночленный простой звук используется в опытах по определению так называемого абсолютного различения какого-либо качества звука, например длительности, причем в условиях данных опытов используются восемь отличающихся друг от друга по длительности звуков. В этом случае та совокупность раздражений, из которой в каждый данный момент избирается действующий одночленный раздражитель, статистически сложнее, чем совокупность, из которой избирается многочленный раздражитель, хотя последний физически сложнее.

Таким образом, помимо своей физической сложности каждый раздражитель характеризуется сложностью той совокупности, элементом которой он является. Эту характеристику можно обозначить как статистическую сложность раздражителя (Fitts et al., 1956).

Количественная оценка статистической сложности раздражителя стала возможной благодаря использованию методов, разработанных в той области знания, которую обозначают как теорию информации.

Отнюдь не претендуя на изложение этих методов, которое может быть найдено в ряде работ и руководств (Шэннон, 1953; Харкевич, 1955; Долуханов, 1955; Вудворд, 1955, и др.), остановлюсь на элементарном приложении некоторых понятий теории информации к интересующему нас вопросу.

Статистическая сложность системы раздражителей может быть количественно охарактеризована числом входящих в нее, отличающихся друг от друга по определенным признакам, раздражителей. Как мы видим в приводимом примере, в одном случае это число равно двум, в другом восьми. Обычно как единица измерений используется двоичный логарифм количества возможных раздражителей. Эта величина используется не случайно. Она характеризует количество возможных альтернативных выборов, необходимых для того, чтобы выделить данный раздражитель из всей совокупности. В нашем случае это даст величины 3 и 1 двоичных единицы (при выборе из 8 раздражителей $\log_2 8 = 3$ дв. ед.; при выборе из 2 $\log_2 2 = 1$ дв. ед.). Приведенные величины получаются в том случае, если вероятность воздействия каждого из элементов совокупности одинакова в данных условиях. Такой случай может иметь место в условиях определения так называемого абсолютного различения, при которых каждая градация звука предъявляется в опыте равное число раз. Если принять, что в случае выработки дифференцировок положительные условные раздражители предъявляются в 4 раза чаще, чем дифференцировочные, тогда вероятности появления каждого из двух раздражений оказываются неравными друг другу. Такая система будет статистически

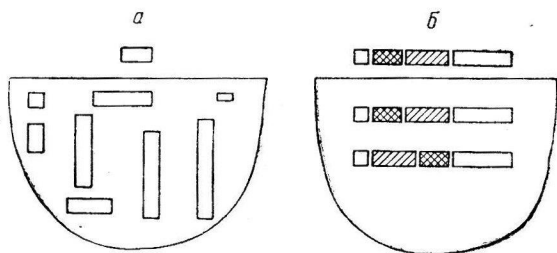


Рис. 1. Схематическое изображение наличного раздражителя (над чертой) и совокупности раздражителей (обведено чертой).

а. Над чертой — одночленный раздражитель; обведено чертой — совокупность из 8 одночленных раздражителей, отличающихся друг от друга по одному качеству. б. Над чертой — наличный раздражитель, состоящий из 4 одночленных раздражителей, отличающихся друг от друга по одному качеству; обведено чертой — совокупность из двух четырехчленных раздражителей, отличающихся друг от друга расположением средних членов.

характеризоваться уже меньшим количеством возможных выборов. Для данного отношения положительных и дифференцировочных раздражений количественно это выразится в величине 0.72 двоичных единиц на раздражение. Таким образом, в наших руках оказывается новая единица измерений, при помощи которой может быть количественно охарактеризована сложность системы раздражений.

Это частный случай использования нового количественного понятия, которое появилось в науке, понятия количества информации. В общем виде количество информации характеризует то возможное количество состояний, которое может принимать данная система. Математически количество информации определяется как

$$J = - \sum_{k=1}^n p(k) \log_2 p(k)$$
, где p — вероятность возникновения данного события k (в данном случае появление раздражителя).

С точки зрения содержащегося в ней количества информации может быть рассмотрена любая система раздражителей.

При определении так называемого абсолютного порога происходит различение минимальных по интенсивности внешних раздражителей от

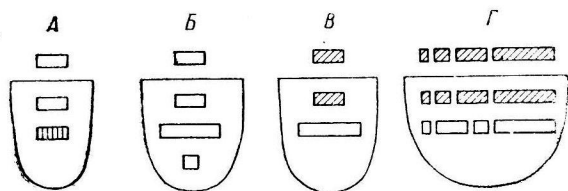


Рис. 2. Схематическое изображение наличного раздражителя (над чертой) и совокупности раздражителей (обведено чертой), используемых при определении порогов и выработке дифференцировок. А — определение абсолютных порогов; Б — определение дифференциальных порогов; В — дифференцировка простых раздражений; Г — дифференцировка сложных раздражений.

постоянного существующего и характерного для данного анализатора фона. Для звукового анализатора этот фон создается шумами самого тела, включая сосудистые шумы уха, для светового анализатора — так называемым собственным светом сетчатки. Поэтому при определении абсолютного порога приходится признать возможность выбора из двух отличающихся раздражений: внешнего сигнала и фонового раздражения (Бронштейн, 1946; Munson, Karlin, 1954; Гершуни, 1957). При определении дифференциальных порогов осуществляется обычно различение между тремя значениями раздражителя: стандартного и двух отличающихся от него, одного в сторону возрастания, другого в сторону уменьшения количественных характеристик данного качества, например частоты, интенсивности и т. п. (Кравков, 1946).

При выработке дифференцировок как простых, так и сложных, происходит выбор из двух возможных родов условных сигналов — положительного и дифференцировочного.

На рис. 2 изображены системы раздражителей, используемые при определении абсолютных и дифференциальных порогов и выработке дифференцировок на простые и сложные раздражения.

При подсчете информации для упомянутых систем раздражителей соответственно получают следующие количества информации в двоичных единицах на стимул: 1.00 (А); 1.58 (Б); 0.72 (В); 0.72 (Г).

Чрезвычайно существенно, что количество информации может быть подсчитано для любой совокупности раздражителей. В частности, такой подсчет оказывается возможным осуществить и для звуков речи. Подобный подсчет, сделанный Миллером (Miller, 1951) дает величину порядка 12 двоичных единиц на слово, а в единицу времени — величины порядка 18 двоичных единиц на стимул в секунду.

Из рис. 3 видно, что между звуками речи и теми системами раздражителей, которые обычно применяются в физиологических исследованиях, лежит громадная пустая область. Естественны попытки заполнить эту

область, применив в экспериментах систему раздражений, несущую большее количество информации на раздражение.

При попытках использования в экспериментальных условиях различных систем раздражителей, содержащих большое количество информации, всегда встает весьма важный вопрос о тех способах комбинаций элементов, которые могут быть применены для составления данной системы раздражителей. Этот вопрос в общей теории связи обозначается как вопрос о коде.

Действительно, элементы, из которых складываются системы раздражителей, могут быть комбинированы разными способами. Так, на рис. 1, а мы видим, что восемь возможных раздражителей в системе созданы за счет восьми градаций одного качества — длительности. Подобную систему раздражителей можно обозначить как одномерную (однозначную) с восемью градациями (одномерный восьмиричный код). Можно составить системы раздражителей с различным числом качеств и различным числом градаций каждого качества; например, при двух градациях частоты, интенсивности и длительности звука образуем трехмерную двоичную систему, при наличии трех градаций каждого из этих трех качеств — трехмерную троичную систему, и т. д.

Количество информации (I) в системе раздражителей при равной вероятности всех раздражителей может быть подсчитано по формуле

$I = n \log_2 m$, где n — число размерностей (качеств), а m — число градаций каждой размерности. Так, например, для случая трехмерного двоичного кода информация в образуемой системе раздражителей будет равна $I = 3 \log_2 2 = 3$ (т. е. 3 двоичные единицы на раздражение). То же количество информации будет содержать система из 8 градаций одного качества (рис. 1, а), так как в этом случае $I = 1 \log_2 8 = 3$. Хотя в этих двух системах количество возможных раздражителей одинаково (8), способы их составления (код) отличны.

Таким образом, создаваемые для экспериментального исследования системы раздражителей должны быть охарактеризованы не только общей статистической сложностью системы, выражаемой в количестве информации в двоичных единицах на стимул, но и способом комбинации элементов системы (кодом).

Теория информации рассматривает еще ряд весьма важных характеристик совокупности сигналов и их передачи. Однако для разбираемого нами случая экспериментальных систем раздражений, составляемых при условии равновероятности всех комбинаций, можно ограничиться указанными выше характеристиками, дополнив их лишь временным фактором, дающим возможность судить о скорости, с которой передается информация, содержащаяся в данной системе раздражителей. Эта скорость количественно может быть охарактеризована числом двоичных единиц на стимул в секунду.

Из сказанного вытекает, что для любого анализатора, в первую очередь для светового и звукового, могут быть созданы различные системы

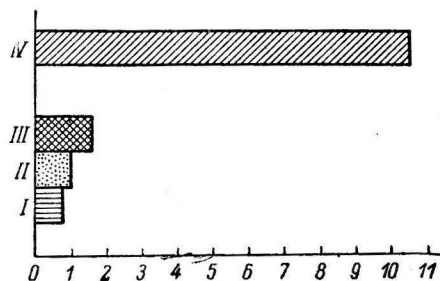


Рис. 3. Количество информации для словесных раздражений и раздражителей, используемых при определении абсолютных и дифференциальных порогов и выработке дифференцировок.

По оси абсцисс — количество информации (в двоичных единицах на стимул); I — дифференцировка, II — абсолютные пороги, III — дифференциальные пороги, IV — словесные раздражители.

раздражений, начиная от простых и кончая весьма сложными, научно обоснованная оценка которых возможна по следующим признакам: количеству информации на раздражитель, характеру кода, скорости передачи информации.

Возможность научно обоснованной оценки сложных систем раздражений естественно выдвигает второй важный вопрос — о методах исследования самого процесса различения человеком или животным подобного рода раздражителей. Для того чтобы исследовать различение элементов любой системы раздражителей, ответные реакции организма должны находиться в определенном соответствии с элементами этой системы. Так, простые системы раздражителей, которые используются при исследовании абсолютных и дифференциальных порогов у человека и дифференцировок у животных, образуются, как уже говорилось, из двух или трех отдельных элементов. Этому количеству отличающихся друг от друга элементов, входящих в систему, должно соответствовать количество отличающихся друг от друга реакций организма. Так, в процессе дифференцирования возникают две отличные условные реакции соответственно наличию двух раздражителей в системе (положительного и тормозного или двух положительных); эти два рода реакций могут выражаться или в градациях величины одной и той же реакции, например в различных величинах слюнной секреции, возникающих на положительный и тормозный раздражитель, или в возникновении на каждый положительный раздражитель отличной условной реакции, как это, например, имело место в опытах Конради (1932) и других при наличии разного подкрепления.

Чем больше количество возможных раздражителей в данной системе, тем больше должно быть отличных реакций организма для того, чтобы каждый раздражитель мог быть связан с соответственной ему реакцией. У животных подобное исследование ограничивается до сих пор методическими трудностями одновременной выработки целого ряда отдельных условных реакций на различные раздражители.¹ У человека соответствие между системой раздражителей и реакциями достигается благодаря возможности использования словесных инструкций и словесных ответов.

Количественно различие раздражений, входящих в совокупность, может быть оценено по степени соответствия ответов раздражителям, которые их вызывают. Это соответствие может быть выражено в процентах правильных ответов. Процент правильных ответов представляет, однако, всегда частную меру. Некоторые положения теории информации дают возможность из распределения правильных и ошибочных ответов рассчитать количество информации, потерянное при восприятии раздражителей организмом.

Основы подобных методов расчета воспринимаемой организмом информации раздражителя были подробно рассмотрены Гарнером и Хэйком (Garner и Hake, 1951). В случае безошибочных ответов воспринимаемая организмом информация (I_t) равна всей информации, содержащейся в раздражителе (I_s); в случае наличия ошибочных ответов обнаруживается потеря информации при восприятии ее организмом. Таким образом, воспринятая организмом информация будет равна информации раздражителя (I_s) минус потерянная информация (E_s), которая высчитывается из распределения правильных и ошибочных ответов ($I_t = I_s - E_s$).

Изложенное определяет возможность исследования вопросов о закономерностях различения раздражителей в зависимости от количества содержащейся в них информации и характера кода.

Опыты, которые были проведены рядом исследователей, дали возможность обнаружить некоторые общие закономерности различения

¹ Так, например, выработка у собаки пяти отличных условных двигательных реакций на пять различных звуков хотя и возможна, но представляет значительные трудности (Tunturi, 1955).

звуковых и световых раздражителей. Было найдено, что: 1) при возрастании количества информации в сигнале, т. е. использовании систем раздражителей возрастающей сложности, наблюдается достижение некоторой предельной величины воспринятой информации, которая уже не возрастает при увеличении информации в раздражителе (Pollack, 1952, 1953; Klemmer a. Frick, 1953); 2) максимум воспринятой информации, достигаемый при использовании различных комбинаций элементов (кода), неодинаков; так, оптимальными в отношении максимума воспринятой организмом информации являются системы раздражителей, составленные на основе малого числа градаций (для звука — две) многих качеств (Pollack, 1954); 3) при возрастании количества информации, содержащейся в раздражителе, растет время реакции организма на этот раздражитель (Нуман, 1953).

В работе, которая проводилась в нашей лаборатории, была поставлена задача выяснить, как происходит различение звуковых раздражений возрастающей статистической сложности. В отличие от работы Поллака, посвященной этому же вопросу, использовались звуки малой длительности и исследовались не только распределение правильных и ошибочных ответов, но и временные характеристики возникающих реакций человека. Это давало возможность характеризовать процесс восприятия информации во времени.

В опытах А. А. Сагал (1956) для этой цели были использованы следующие звуковые раздражения: тональные, изменяемые по частоте, интенсивности, длительности, числу перерывов; шумовые, изменяемые по интенсивности и числу перерывов. Из различных комбинаций этих качеств раздражителя, из которых каждое могло иметь две, три и более градаций, составлялись совокупности звуковых раздражений, содержащее разное количество информации.

Опыты состояли в предъявлении испытуемому всех возможных в данной серии комбинаций раздражений и регистрации его ответов. Использовалось автоматическое реле и чернилопишущий осциллограф. Расчет информации производился по способу Гарнера и Хейка, с некоторыми изменениями, которые ввел А. А. Сагал.

Остановлюсь на двух основных сериях опытов Сагала. В одной серии совокупность звуковых раздражений создавалась из комбинации шести качеств звука при двух градациях каждого качества, в другой серии опытов — из комбинации четырех качеств звука при 3 градациях каждого качества. На таблице представлены соответственные данные. Как видно из таблицы, в обеих сериях опытов использовалась статистически более сложная система раздражителей, чем применяемая в обычных способах исследования анализаторов. Различия в количестве информации в обеих сериях раздражителей незначительны. В первой серии опытов (2 града-

ции шести качеств) $I = 6 \log_2 2 = 6.0 \frac{\text{дв. ед.}}{\text{стимул}}$; во второй (3 градации

четырёх качеств) $I = 4 \log_2 3 = 6.3 \frac{\text{дв. ед.}}{\text{стимул}}$.

На рис. 4 и 5 представлены полученные А. А. Сагалом данные, характеризующие количественное различение сложных звуковых раздражений. На рис. 4 показателем процесса различения служит высчитанное из данных распределения правильных и ошибочных ответов количество воспринятой информации. Две кривые соответствуют двум сериям раздражений (см. таблицу). Из рисунка видно значительное возрастание количества воспринятой информации при возрастании числа опытных дней.

Это явление тренировки в различении сложных звуков протекает неодинаково в обеих сериях опытов. Легко видеть, что система раздра-

Характеристика совокупностей звуковых раздражителей
(из опытов А. А. Сагала)

Качества звукового раздражителя (<i>n</i>)	Градации качеств (<i>m</i>)		
	2 градации (первая серия раздражителей; 64 равновероятные комбинации)	3 градации (вторая серия раздражителей; 81 равновероятная комбинация)	
Т О Н	Частота.	400 гц 2000 »	400 гц 1100 » 2000 »
	Интенсивность.	20 дб 60 »	20 дб 35 » 60 »
	Длительность.	1.5 сек. 2.5 »	0.7 сек. 1.5 » 2.5 »
	Число перерывов.	1 в сек. 3 » »	0 в сек. 1 » » 3 » »
Ш У М	Интенсивность.	20 дб 60 »	Не использовались.
	Число перерывов.	0 в 1 сек. 1 » » »	» »

жителей, составленная на основе двух градаций, начинает различаться полностью значительно ранее, чем система с тремя градациями.

Процесс различения сигнала занимает определенное время. Об этом времени можно суммарно судить по тому времени, которое протекает от начала воздействия раздражителя до момента возникновения или окончания реакций. Разделив количество воспринятой информации на это время (в секундах), получаем другую характеристику процесса различения, выражаемую количеством воспринятой информации, отнесенным к единице времени (в двоичных единицах на стимул в секунду).

На рис. 5 приведена подобная характеристика, которая может быть обозначена как скорость восприятия информации (в дв. ед./сек.) для тех же серий опытов, что и на рис. 4. Из рисунка видно, что отличие между сериями опытов с двумя и тремя градациями качеств раздражителя выступает при оценке скорости восприятия информации еще более резко. Так, при системе раздражений, составленной на основе двух градаций каждого качества раздражителя, восприятие одного и того же количества информации за единицу времени осуществляется скорее, чем при системе, составленной на основе трех градаций. Эти отличия становятся особенно отчетливыми после 8—9-го дня тренировки. Несомненно, эта характеристика скорости восприятия информации, представляющая значительный интерес, должна быть в дальнейшем более подробно изучена и расчленена; по существу измеренное время характеризует суммарно протекание всех процессов в нервной системе, возникающих в промежутке времени от начала действия звука до момента прекращения ответной

реакции. Так как собственно время восприятия занимает лишь часть этого времени, строго говоря, термин скорость восприятия информации является недостаточно точным. Поэтому можно пользоваться, как это делают многие (Гарнер и Хэйк), более суммарным термином передачи информации организмом, включающим все этапы процесса различения.

Несмотря на целый ряд неясных в настоящее время вопросов, все же очевидно, что указанные новые характеристики процесса различения раздражителей различной статистической сложности, как-то: количество воспринятой (переданной) информации, скорость восприятия информации — представляют для физиологии анализаторов значительный интерес.

Действительно, в отличие от таких установившихся характеристик деятельности анализаторов, как чувствительность абсолютная и дифференциальная, эти новые критерии характеризуют принципиально иные стороны функционирования анализаторных систем. Они характеризуют общий объем функции, выраженный в различении

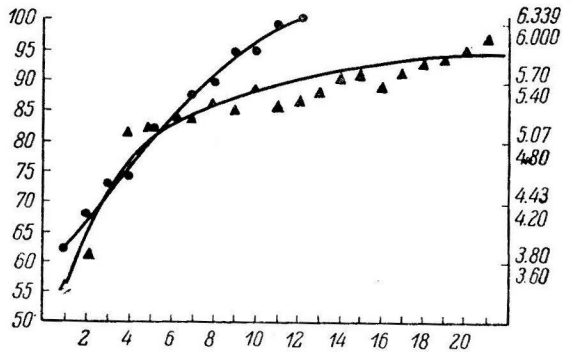


Рис. 4. Воспринятая информация в двоичных единицах на стимул (из опытов А. А. Сагала). По оси абсцисс — дни исследований; по оси ординат справа — величина воспринятой информации в абсолютных величинах (в двоичных единицах на стимул: верхний ряд цифр относится к серии опытов с 3 градациями, нижний — к серии с 2 градациями); по оси ординат слева даны отношения между воспринятой информацией (I_t) и информацией, содержащейся в раздражителе (I_s) в процентах (т. е. $\frac{I_t}{I_s} \cdot 100$), 100% соответствует полному восприятию всей информации, содержащейся в раздражителе (т. е. в условиях безошибочных ответов). Кривая с точками — серия опытов с 2 градациями; с треугольниками — серия опытов с 3 градациями.

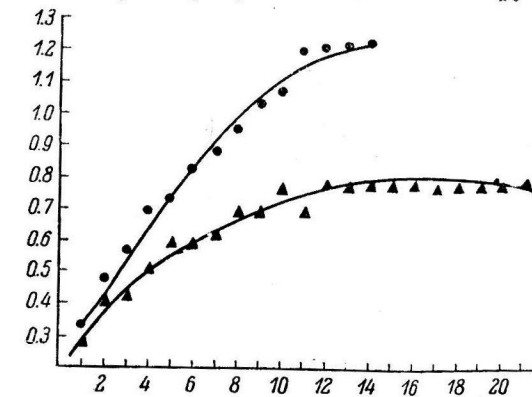


Рис. 5. Скорость восприятия информации в двоичных единицах на стимул в секунду в разные дни исследования.

По оси абсцисс — дни исследования; по оси ординат — скорость восприятия информации (в двоичных единицах на стимул в секунду). Точки — опыты с 2 градациями, треугольники — опыты с 3 градациями.

мира на различных этапах эволюционного процесса.

Возможность исследования раздражителей с возрастающим коли-

некоторого предельного дня данных условий количества комбинаций раздражителя. Мера этого различения выражается в количестве воспринятой (переданной) информации, в равной степени приложима к разным анализаторным системам, резко отличным по своему строению и функции. Возможность приложения единой меры для характеристики некоторых общих сторон функционирования различных анализаторных систем, несомненно представляет значительный интерес для сравнительной характеристики этих систем, как у одного и того же животного, так и у разных представителей животного

чеством информации представляет значительный интерес не только для физиологии анализаторов, но и для физиологии высшей нервной деятельности вообще.

Выше уже говорилось об отличиях между физической сложностью отдельного раздражителя и статистической сложностью раздражителя, которая характеризуется количеством информации.

При исследовании физиологии высшей нервной деятельности вопросу различения (анализу и синтезу) физически сложных (многокомпонентных) раздражителей было посвящено значительное количество работ (Воропин, 1952). При этом использовались, как уже говорилось, статистически простые совокупности раздражителей. Вопрос о различении раздражителей, входящих в статистические сложные совокупности, которые характеризуются значительным количеством возможных комбинаций, специально не подвергался исследованию в школе И. П. Павлова. Однако чрезвычайная важность этого вопроса о различении комбинаций раздражителей для характеристики высшей нервной деятельности человека и животных была ясна И. П. Павлову уже в первое десятилетие исследований условных рефлексов и подчеркнута им с чрезвычайной отчетливостью (Павлов, 1907).

Несомненно, отсутствие методических возможностей препятствовало изучению этого вопроса, и тем более насущным является его исследование в настоящее время, когда такие возможности появились; принцип возрастания количества возможных комбинаций в системе раздражений должен быть наиболее адекватным для приемов исследования, претендующих характеризовать направление эволюции высших функций нервной системы.

Совершенно ясно, что различение систем раздражений с возрастающим количеством информации требует возрастания объема вырабатываемых и дифференцируемых друг от друга отдельных условных связей. Так, в наиболее простых системах раздражений, например в случае простой дифференцировки, всегда имеются два отличающихся друг от друга раздражителя, на которые постепенно происходит выработка двух родов реакций, свойственных положительному и тормозному раздражителям. Точно так же при дифференцировании двух положительных раздражителей происходит выработка двух разных условных реакций.

Если совокупность раздражителей более сложна и образуется, как это, например, имело место в опытах А. А. Сагала, на основе двух градаций шести качеств звука, различение отдельной комбинации признаков раздражителя из 64 возможных (см. таблицу) может осуществиться после предварительной выработки и полного отдифференцирования друг от друга двенадцати отдельных условных связей соответственно двенадцати признакам, характеризующим совокупность раздражителей.

Однако характеристика общего объема выработанных условных связей еще отнюдь не достаточна для описания процессов, лежащих в основе различения сложных раздражителей.

Так, если система раздражителей образуется на основе другого порядка комбинаций признаков, например на основе 3 градаций четырех качеств звука, то различение отдельной комбинации из 81 возможных (см. таблицу) требует также выработки двенадцати связей соответственно двенадцати возможным признакам в системе раздражителей.

Однако процесс дифференцирования в обоих приведенных случаях, как видно из представленных выше данных, протекает неравнозначно. Переход от первой ко второй серии опытов сопровождается затруднением дифференцирования, что выражается в значительном удлинении необходимого времени тренировки.

Рассмотрим более подробно характеристики, которые могут быть использованы для описания обеих систем раздражителей. Эти характеристики выражаются в: а) количестве признаков раздражителя (12), б) общем количестве отличных раздражителей, которые могут быть получены на основе комбинаций этих признаков (64 и 81), в) количестве отличных качеств раздражителей (6 и 4), г) количестве противопоставляемых (несовместимых) градаций каждого качества (2 и 3), 5) степени отличий между отдельными раздражителями друг от друга по одним и тем же качествам (частота, интенсивность, длительность).

Как видно из представленных данных, количество признаков раздражителей в обеих сериях одно и то же; общее количество комбинаций близко друг к другу; количество отличных качеств раздражителей падает от более легкой к более трудной серии опытов. Естественно поэтому обратить особое внимание на значение четвертой и пятой характеристик, т. е. на возрастание числа противопоставляемых градаций одного и того же качества с 2 до 3, и на уменьшение степени отличий между противопоставляемыми градациями — уменьшение интервалов между частотами и интенсивностями звуков (см. табл.).

Очевидно, что изменение именно этих характеристик должно вызывать затруднение различения раздражителей второй серии.

Специальные опыты независимого изменения указанных характеристик, проведенные в лаборатории, показали значение каждой из них для различения раздражителей (Сагал, 1956).

Относящиеся к этому вопросу данные, имеющиеся в литературе, также свидетельствуют, что как возрастание числа противопоставленных раздражителей (Pollack, 1952; Pollack a. Ficks, 1954), так и уменьшение отличий между противопоставляемыми раздражителями (Hartman, 1954; Pollack, 1956) затрудняют их различение.

При различении раздражителей возрастающей сложности центральная нервная система должна, таким образом, одновременно осуществлять ряд задач, состоящих в: 1) возрастании объема вырабатываемых связей, 2) образовании систем условных связей на противопоставляемые градации признаков раздражителя, 3) более точном дифференцировании раздражителей.

Оптимальные условия для осуществления каждой из этих задач находятся в определенном противоречии друг с другом. Так, оптимальные условия для восприятия наибольшего количества информации, требующие максимального объема вырабатываемых связей, создаются при малом числе противопоставляемых градаций (наименьшим числом являются две) и наибольших отличиях между раздражителями, которые облегчают их дифференцирование.

Оптимальные условия для наиболее тонкого дифференцирования создаются при наименьшем объеме вырабатываемых связей и наименьшем числе противопоставляемых градаций. Подобные условия, как известно, создаются при определении дифференциальных порогов и выработке дифференцировок (рис. 3).

Есть все основания полагать, что анализаторный прибор в этих условиях функционирует как прибор с переменными характеристиками, которые благодаря саморегулирующим механизмам настраивают его соответственно требованиям осуществляемой деятельности. Так, имеются факты, которые свидетельствуют, что дифференциальная чувствительность слухового прибора закономерно изменяется при изменении величины градаций между противопоставляемыми частотами (Чистович и Войтинский, 1957) и интенсивностями (Pollack, 1956) и применением числа противопоставляемых раздражений (Чистович и Войтинский, 1957).

Другие факторы, определяющие изменение абсолютной и дифференциальной чувствительности анализатора, рассматривались уже ранее в ряде работ лаборатории (Марусева и Чистович, 1954; Гершуни, 1956).

Можно полагать, что деятельности звукового анализатора человека в условиях различения статистически сложных раздражителей не будут соответствовать количественные характеристики процесса различения (в частности, величины дифференциальной чувствительности), которые получены в традиционных условиях исследования статистически простых систем раздражителей. Изучение физиологических механизмов, создающих переменность характеристик анализаторного прибора в целом организме, в различных условиях различения сигналов представляет собой одну из существенных задач физиологии анализаторов, особенно важную для понимания процессов различения сложных сигналов.

ВЫВОДЫ

1. В работе рассматривается вопрос о различении сложных раздражителей. Подчеркивается важность оценки не только физической сложности (многокомпонентности) отдельного раздражителя, но и статистической сложности всей совокупности раздражителей.

Вопрос о количественной оценке статистической сложности раздражителя рассматривается на основе использования некоторых понятий теории информации.

2. Приводятся данные исследования различения человеком звуковых раздражителей, входящих в совокупности, в которых возможны 64 и 81 равновероятных комбинаций признаков раздражителя. Комбинация признаков раздражителя в одной серии опытов осуществляется за счет 2 градаций шести качеств звукового сигнала, в другой — за счет 3 градаций четырех качеств сигнала.

Результаты исследования показывают более быструю тренировку и более полную степень различения раздражителей, входящих в совокупность, образованную на основе 2 градаций каждого качества звука.

3. Рассматривается вопрос о значении таких новых характеристик процесса различения раздражителей, как количество воспринятой информации на стимул и скорость восприятия информации.

Оцениваются с точки зрения этих характеристик некоторые приемы исследования функции биологических анализаторов (определение абсолютных и дифференциальных порогов, простые и сложные дифференцировки). Обращается внимание на чрезвычайно малое количество информации на стимул, характерный для этих приемов, и недостаточность их для оценки функции анализатора в целом.

ЛИТЕРАТУРА

- Бронштейн А. И. Сенсбилизация органов чувств. Изд. ВМА, 1946.
 Воронин Л. Г. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Медгиз, 1952.
 Вудворд Ф. М. Теория вероятностей и теория информации с применением в радиолокации. Изд. «Советское радио», 1955.
 Долуханов М. П. Введение в теорию передачи информации по электрическим каналам связи. Связьиздат, 1955.
 Гершуни Г. В., Акуст. журн., 2, в. 2, 137, 1956; Журн. высш. нервн. деят., 7, в. 1, 13, 1957.
 Конради Г. П., Тр. физиолог. лабор. И. П. Павлова, 4, в. 1—2, 60, 1932.
 Кравков С. В. Очерк общей психофизиологии органов чувств. Изд. АН СССР, 1946.
 Марусева А. М. и Л. А. Чистович, Журн. высш. нервн. деят., 4, в. 4, 465, 1954.
 Павлов И. П. (1907), Полн. собр. тр., 1, 383, Изд. АН, 1940.

- Сагал А. А., Тез. докл. 17-го совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Изд. АН СССР, 1956.
- Харкевич А. А. Очерки общей теории связи. М., 1955.
- Чистович Л. А. и Е. Я. Войтинский, Биофизика, 2, в. 2, 142, 1957.
- Шэннон К., в сб. «Теория передачи электрических сигналов при наличии помех». Изд. иностр. лит., 1953.
- Fitts P. M., M. Weinstein, M. Rappoport, N. Anderson и I. A. Leonard, J. of Experim. Psychol., 51, 1, 1956.
- Garner W. R. а. H. W. Hake, Psychol. Review, 58, 446, 1951.
- Hartman E., Am. J. Psychol., 67, 1, 1954.
- Human R., J. of Experim. Psychol., 45, 188, 1953.
- Klemmer E. T. а. F. C. Frick, J. of Experim. Psychol., 45, 15, 1953.
- Miller G. A. Speech and Language. В кн.: Handbook of Experiment. Psychol., N. Y., 1951.
- Munson W. A. а. S. E. Karlin, J. Acoustic. Soc. Am., 26, 542, 1954.
- Pollack J., J. Acoustic Soc. Am., 24, 745, 1952; 25, 763, 1953.
- Pollack J., J. Acoustic Soc. Am., 28, 906, 1956.
- Pollack J. а. L. Ficks, J. Acoustic Soc. Am., 26, 155, 1954.
- Tunturi A. R., Am. J. Physiol., 181, 225, 1955.

DISCRIMINATION OF COMPLEX STIMULI INCREASING
AMOUNTS OF INFORMATION BY HUMAN AUDITORY
ANALYSER

By *G. V. Gershuni*

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

ОБ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОТЕНЦИАЛАХ В ЦЕРЕБРОСПИНАЛЬНОМ СТВОЛЕ И ДВИГАТЕЛЬНОМ РЕФЛЕКТОРНОМ АППАРАТЕ ПРИ СЕЧЕНОВСКОМ ТОРМОЖЕНИИ

П. А. Киселев

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

Поступило 26 VII 1957

Первый опыт электрофизиологического изучения установленного И. М. Сеченовым (1863) таламического угнетения двигательных рефлексов был сделан С. Е. Рудашевским (1940; 1954). Автор наблюдал угнетение потенциалов действия рефлекторных сокращений *m. semitendinosi* при раздражении промежуточного мозга по Сеченову. О. В. Верзилова и А. Н. Магницкий (1948) и Г. А. Левитина и А. Н. Магницкий (1948) при этом воздействии не обнаружили влияния на ритм потенциалов действия в двигательном аппарате. Результаты наблюдений последних авторов находятся в известном противоречии с фактом полного угнетения рефлекторных реакций двигательных центров при таламическом раздражении.

Задачей данного исследования было выяснение физиологической природы сеченовского феномена таламической задержки двигательных рефлексов путем изучения влияния раздражения промежуточного мозга на электрические потенциалы в различных отделах мозгового ствола и двигательном рефлекторном аппарате.

МЕТОДИКА

Опыты ставились на лягушках *Rana temporaria*. Производилась децеребрация по переднему краю *thalami optici* с удалением полушарий. Вскрытие позвоночника и обнажение спинного мозга производились в области тех сегментов, с которых отводились потенциалы. При регистрации потенциалов в двигательном рефлекторном аппарате препаровались *ramus profundus n. ischiadici*, иннервирующая сгибательную мускулатуру бедра, для отведения потенциалов и *n. peroneus ips* — для рефлекторного раздражения.

Отведение потенциалов мозга производилось концентрическими электродами с диаметром погружаемой в мозг проволоочки 0.05 мм. Для отведения потенциалов с эфферентного нерва и электрического раздражения афферентного нерва служили специальные погружные электроды с межполюсным расстоянием 4—5 мм.

Биопотенциалы регистрировались катодным осциллографом с усилителями по резонансно-емкостной схеме. Частотная характеристика соответствовала полосе пропускания 1.5—1500 гц. Раздражение промежуточного мозга производилось кристаллом NaCl или катодом постоянного тока. В последнем случае применялся цинковый неполяризующийся электрод. Индифферентным электродом служила серебряная пластинка 12 кв. мм, располагавшаяся в ротовой полости. В части опытов время таламического раздражения точно отмечалось на пленке отклонением луча на втором канале осциллографа или зажиганием лампочки перед объективом фоторегистратора. Для раздражения афферентного *n. peronei* применялись ритмические электрические стимулы от неонламповой или индукционной цепи. Частота раздражения в различных опытах менялась от 20 до 50 в секунду.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В первой серии наблюдений изучалось влияние раздражения промежуточного мозга на биоэлектрические потенциалы самой раздражаемой области, а также нижележащих частей головного мозга — *lobi optici*, мозжечка, продолговатого мозга.

При отведении потенциалов с промежуточного мозга электрод погружался в мозг с дорзальной поверхности промежности на расстоянии 0.3—0.4 мм от среза. Вслед за погружением электрода наблюдалась мощная электрическая активность. Она состояла из относительно медленных волн, амплитуда которых колебалась в пределах 25—100 мкв. Частота волн была довольно устойчива и соответствовала 10—12 в секунду. Наряду с осцилляциями такого типа при регистрации непосредственно вслед за погружением электрода наблюдались мощные выбросы потенциала, имевшие характер скорее стационарного электротонического, чем ритмического процесса. Амплитуда выбросов значительно превосходила 100 мкв. В течение 1.5—2 мин. амплитуда потенциалов постепенно снижалась до минимальной величины, сохранявшейся затем на более или менее постоянном уровне (рис. 1). Мощная электрическая активность непосредственно вслед за погружением электрода несомненно связана с механическим раздражением клеток промежуточного мозга уколом электрода. В связи с этим эффектом следует упомянуть отмечаемое Сеченовым полное угнетение двигательных рефлексов в течение 1.5—2 мин. после нанесения поперечного разреза по промежуточному мозгу. Нанесение разрезов выше и ниже промежуточного мозга не сопровождалось подобным эффектом. Сеченов заключил, что при нанесении разреза по промежуточному мозгу механическому раздражению подвергаются нервные элементы, оказывающие специфическое задерживающее влияние на спинномозговые двигательные центры.

После снижения эффекта укола до постоянного, обычно невысокого, уровня электрической активности наносилось раздражение среза промежуточного мозга кристаллом NaCl. Рис. 2 иллюстрирует эффект солевого раздражения промежуточного мозга на его электрическую активность. Наложение кристалла соли вызвало в начале своего действия мощную вспышку потенциалов мозга. Максимальные амплитуды потенциалов достигали 100 мкв, частота соответствовала 8—10 в секунду. Ритмическая активность протекала не непрерывно, а в виде повторяющихся вспышек. На осциллограмме *Б* зарегистрирован момент затухания электрической активности до минимальной интенсивности. Но следующая

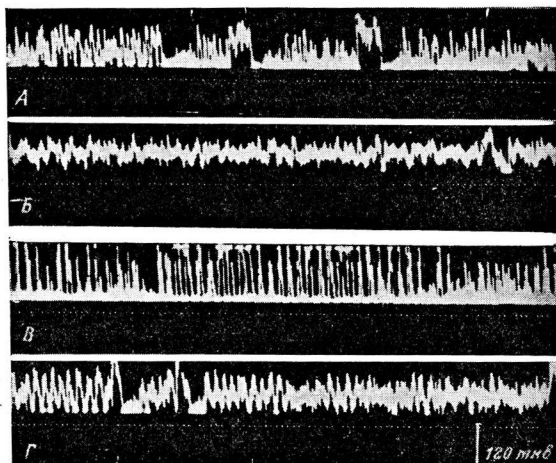


Рис. 1. Электрическая активность промежуточного мозга при механическом его раздражении. *А* — отведения с правой стороны сразу после укола мозга электродом; *Б* — через 90 сек. после погружения электрода; *В* — отведение с левой стороны сразу после укола мозга электродом; *Г* — через 90 сек. после погружения электрода. На всех рисунках пунктирная линия — отметка времени (0.05 сек.). Оп. 20 X 1953.

осциллограмма *В* иллюстрирует новую мощную вспышку осцилляций, совершенно сходную с наблюдавшейся в начале действия солевого раздражения на осциллограмме *А*. Ниже будет показано, что развитие тормозного влияния на рефлекторную импульсацию центров при солевом раздражении также характеризовалось в ряде наблюдений волнообразной сменой усиления и ослабления тормозного действия. После удаления кристалла соли и отмывания промежуточного мозга раствором Рингера электрическая активность полностью исчезла (осциллограмма *Г*).

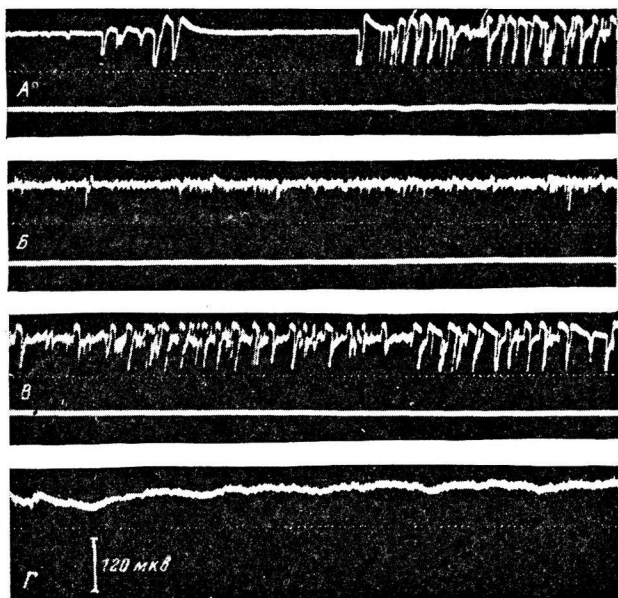


Рис. 2. Электрическая активность промежуточного мозга при раздражении его кристаллом NaCl . *А* — в начале действия солевого раздражения; *Б* — через 10 сек. после *А*; *В* — через 20 сек. после начала действия соли; *Г* — после удаления кристалла соли и отмывания среза. На всех рисунках сплошная линия — отметка раздражения. Оп. 14 X 1953.

Наряду с влияниями механического и химического раздражений уже И. М. Сеченов (1863) демонстрировал эффекты угнетения при электрическом раздражении таламической области индукционными стимулами. З. А. Сосновская (1955) показала, что весьма действенным агентом для получения таламического угнетения рефлексов является катод постоянного тока. В связи с этим фактом было важно выяснить характер влияний катодической поляризации на электрическую активность поляризуемой мозговой области. Для решения этого вопроса была выполнена специальная серия опытов с отведением потенциалов промежуточного мозга на фоне поляризации его катодом постоянного тока.

Результаты наблюдений обнаружили мощное действие катодической поляризации на электрическую активность поляризуемой области (рис. 3). Оно выражалось в появлении весьма регулярной ритмической активности, состоящей из двухфазных колебаний (осциллограмма 3, *Б*). Частота колебаний соответствовала 9—10 в секунду, не меняясь при увеличении силы поляризующего тока, амплитуда увеличивалась при усилении поляризации. При непрерывной длительной поляризации

эффект постепенно ослабевал, но все же через 40 сек. действия катода оставался весьма значительным (осциллограмма 3, *В*). Такой эффект катодической поляризации наблюдался не только в промежуточном мозгу, но и во всех отделах цереброспинального ствола. Следует отметить, пожалуй, несколько меньшую частоту осцилляций для эффектов поляризации спинного мозга по сравнению с эффектами различных частей головного мозга.

Регистрация электрической активности нижележащих частей головного мозга — зрительных бугров, мозжечка, продолговатого мозга —

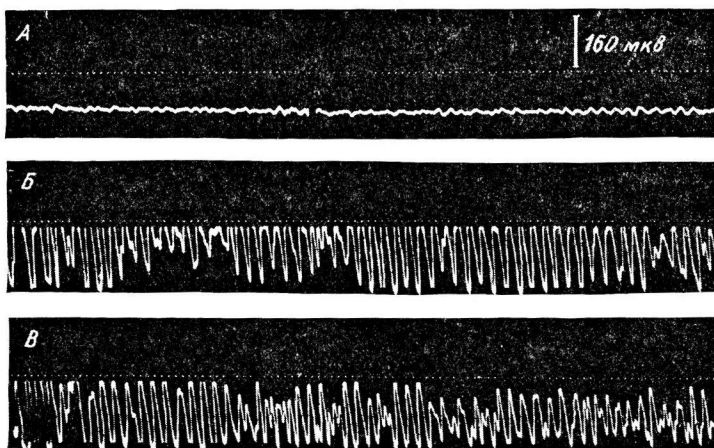


Рис. 3. Влияние катода постоянного тока на потенциалы промежуточного мозга. *А* — до приложения катода; *Б* — через 3 сек. после начала действия катода постоянного тока силой 220 мка; *В* — через 40 сек. после начала действия катода той же силы. Оп. 18 XII 1954.

обнаружила значительное усиление ее на фоне раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl. Совершенно иной результат был получен при этом воздействии в отношении электрической активности спинного мозга.

Следует отметить, что при поперечном отведении, когда электроды погружаются одним полюсом в мозг со стороны дорзальной поверхности, а другим прикасаются к ней на том же уровне, редко удается наблюдать электрическую активность в спинном мозгу без рефлекторного раздражения. Она появляется только непосредственно вслед за погружением электрода вследствие раздражения уколком и быстро угасает. Это отсутствие электрической активности, по-видимому, связано с неблагоприятными условиями поперечного отведения: малым межэлектродным расстоянием и возможностью шунтирования белым веществом, т. е. проводниковыми элементами спинного мозга. Значительно более успешным оказалось продольное отведение. При этом отведении спинной мозг пересекался под IX корешком и каудальный отрезок удалялся. Электроды погружались с поперечного среза вдоль мозговой оси. В этом случае можно было погрузить электрод вдоль спинномозгового канала, окруженного серым веществом, и тем самым исключить шунтирующее влияние белого вещества, т. е. проводниковых элементов. Величина межэлектродного расстояния при продольном отведении может значительно меняться за счет удлинения проволоки того полюса, который погружается в мозг.

Проведенные в такой методике наблюдения обнаружили полное угнетение ритмической электрической активности спинного мозга при раздражении промежуточного мозга кристаллом соли. Для иллюстрации этого факта приведем результаты наблюдений из опытов данной серии.

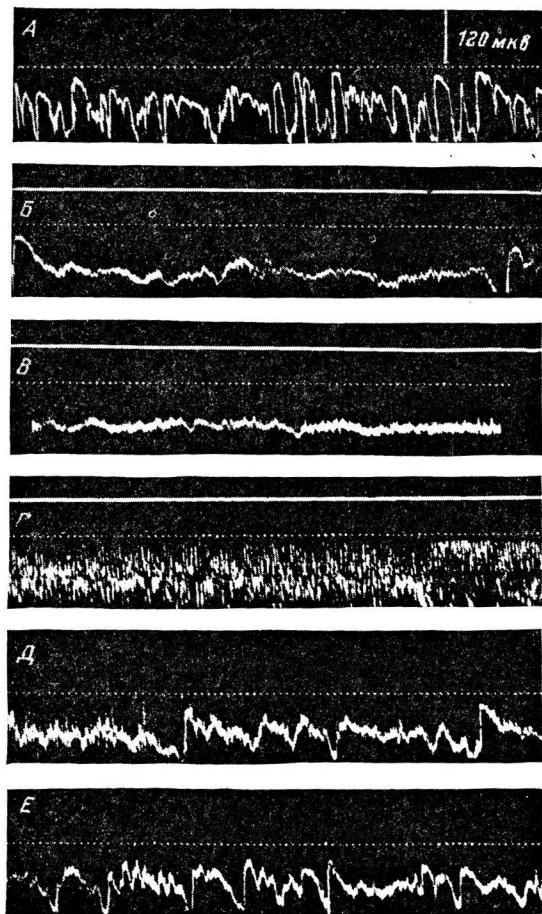


Рис. 4. Влияние раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl на потенциалы спинного мозга.

A — отведение с VII—IX сегментов; *B* — через 3 сек. после приложения кристалла соли; *B* — через 20 сек. после начала действия соли; *Г* — через 35 сек. после начала действия соли; *Д* и *Е* — после удаления соли и отмывания мозга раствором Рингера. Оп. 21 I 1955.

рые потенциалы снизились до минимума и затем исчезли, но появились снова медленные колебания (*Д*). Через 30 сек. после удаления соли регистрация потенциалов была повторена; она обнаружила полное восстановление исходной электрической активности серого вещества спинного мозга (*Е*). Эта исключительная по своей четкости последовательность изменений электрической активности спинного мозга не вызывает сомнений в том, что резкое подавление ритмической электрической деятельности серого вещества связано с тормозными влияниями солевого раздражения с промежуточного на спинной мозг.

На рис. 4 до раздражения промежуточного мозга наблюдалась мощная электрическая активность при отведении от серого вещества VII—IX сегментов. Она почти полностью состояла из весьма медленных колебаний, частота которых не превышала 5—6 в секунду, максимальная амплитуда была свыше 150 мкв (*A*). Через 3 сек. после наложения кристалла соли на срез промежуточного мозга обнаружилось резкое ослабление электрической активности. Амплитуда медленных волн снизилась до едва заметных колебаний (*B*). Через 20 сек. действия кристалла на промежуточный мозг наблюдалось практически полное подавление электрической ритмической активности серого вещества спинного мозга (*B*). В конце 35 сек. действия соли вспыхнула мощная электрическая активность проводникового типа. Она состояла из очень частого ритма быстрых потенциалов, амплитуда которых превышала 100 мкв (*Г*). Это результат наступления судорожной фазы солевого раздражения, вызванной проникновением соли в зрительные бугры. После записи судорожного возбуждения кристалл соли был удален и промежуточный мозг орошен из пипетки раствором Рингера, вследствие чего быстрые

Рис. 5 показывает влияние раздражения промежуточного мозга на электрическую активность спинного мозга у стрихнинизированного животного. Через 5 мин. после введения 1 мл раствора стрихнина концентрации 0.05% отведение потенциалов с области VII—IX сегментов спинного мозга обнаружило значительную электрическую активность (А). Характерно присутствие наряду с медленными волнами быстрых аксонных

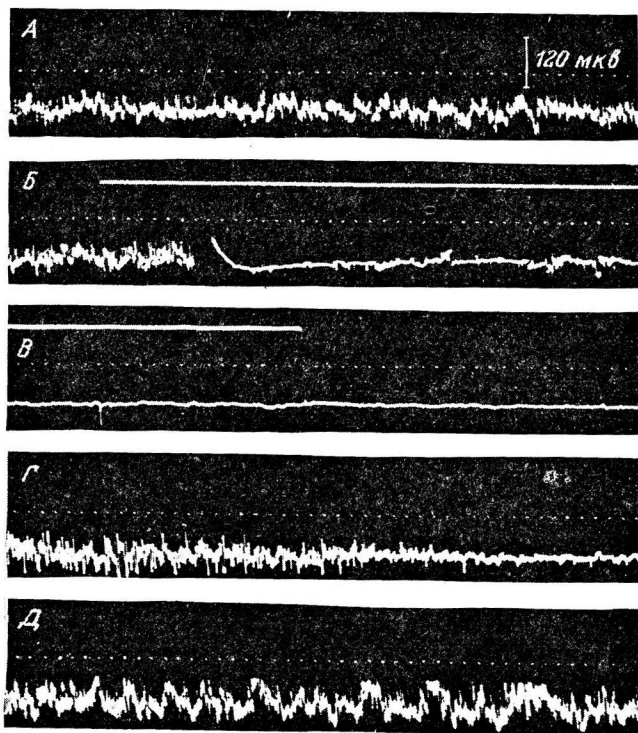


Рис. 5. Влияние раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl на потенциалы спинного мозга. А — отведение с области IX—VII сегментов через 5 мин. после инъекции 1 мл раствора азотнокислого стрихнина (0.05%); Б — в момент приложения кристалла NaCl; В — в момент удаления кристалла через 20 сек. после начала действия соли; Г — сразу после удаления кристалла; Д — после отмывания мозга раствором Рингера. Оп. 24 III 1955.

потенциалов. Наложение кристалла соли на промежуточный мозг вызвало резкое угнетение электрической активности (Б). Скрытый период тормозного эффекта равен 0.5 сек. Записи осциллограмм через 20 сек. солевого раздражения обнаружили продолжающуюся полное угнетение потенциалов спинного мозга (В). После 20 сек. действия кристалл соли был удален, что вызвало кратковременную вспышку электрической активности (Г). После орошения промежуточного мозга раствором Рингера электрическая активность полностью восстановилась и значительно усилилась по сравнению с исходной интенсивностью (Д).

После выяснения влияний раздражения промежуточного мозга на электрическую активность цереброспинального ствола были выполнены опыты по изучению влияний этого раздражения на потенциалы ритмической импульсации двигательных центров, поддерживаемой рефлектор-

ным раздражением. Наблюдения проводились на рефлекторной дуге сгибательного рефлекса задней конечности.

При электрическом раздражении п. *peronei* в *ramus profundus* п. *ischiadici*, иннервирующей м. *semitendinosus* и другие сгибательные мышцы бедра той же конечности, возникает поток рефлекторных эфферентных импульсов. Эти импульсы выражают собой ответ нервных центров сгибательного рефлекса, возникающий при раздражении ипсилатерального афферентного нерва голени. На фоне поддерживаемой афферентным раздражением рефлекторной импульсации двигательного

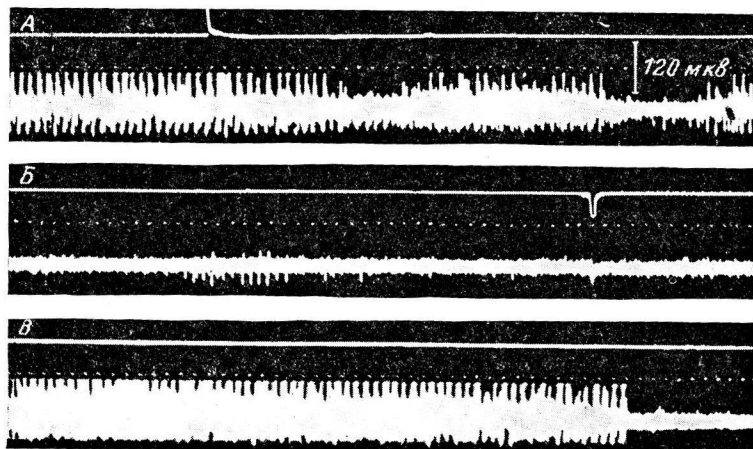


Рис. 6. Влияние раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl на потенциалы рефлекторной импульсации флексорного центра. А — приложение кристалла NaCl; Б — продолжение А; В — после отмывания промежуточного мозга раствором Рингера. Отклонения вверх и вниз линии верхнего луча — начало и конец солевого раздражения. Оп. 13 V 1953.

центра прикладывалось раздражение к промежуточному мозгу и наблюдались изменения рефлекторной импульсации под влиянием этого раздражения.

На рис. 6, приводится наблюдение тормозного таламического эффекта, характеризующегося отчетливо выраженной волнообразностью своего развития. Первая волна угнетения импульсации наступила со скрытым периодом 0.45 сек., максимальные амплитуды снизились более чем вдвое (А). Тормозной эффект развивался очень круто. Потенциалы действия максимальной амплитуды следуют в довольно правильном ритме с интервалом 30 мсек. По окончании скрытого периода первый очередной ответ оказался почти полностью заторможенным. Следовательно, тормозной эффект достиг значительной интенсивности за промежуток, равный интервалу между максимальными по амплитуде ответами, т. е. в течение 30 мсек. Первая волна угнетения длилась 0.25 сек., после чего наступило частичное восстановление рефлекторных ответов, длившееся 0.6 сек. Вторая волна угнетения выразилась в почти полном подавлении рефлекторной импульсации: наблюдались только единичные потенциалы действия минимальной амплитуды. Длительность ее не превышала 0.3 сек., после чего наступило очень кратковременное восстановление, длившееся 0.25 сек. Из осциллограммы В видно, что кратковременное восстановление рефлекторных ответов после второй волны угнетения сменилось полным торможением рефлекторной импульсации — третьей

волной. Третья волна угнетения закончилась очень незначительным и преходящим восстановлением рефлекторных ответов, после чего наступило полное и стойкое угнетение рефлекторной импульсации. Удаление кристалла соли с мозгового среза не вызвало непосредственного восстановления рефлекторных ответов. Но после промывания мозгового среза раствором Рингера на осциллограмме *В*, снятой через 30 сек. после осциллограммы *Б*, наблюдалось полное восстановление рефлекторной импульсации при той же частоте и силе афферентного раздражения.

Еще ученик И. М. Сеченова Ф. Маткевич (1864) визуально наблюдал торможение стрихнинных судорог при раздражении зрительных черто-

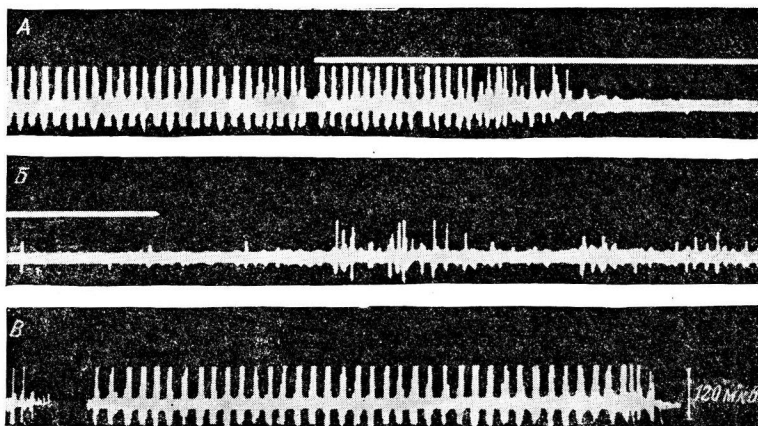


Рис. 7. Влияние раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl на потенциалы афферентной импульсации флексорного центра при стрихнинных судорогах.

А — приложение кристалла NaCl; *Б* — продолжение *А*; *В* — после отмывания промежуточного мозга раствором Рингера. Скорость съемки 25 мм в 1 сек. Оп. 16 V 1953.

гов кристаллом соли. Нами были выполнены опыты в электрофизиологической методике с раздражением промежуточного мозга кристаллом соли на фоне стрихнинных судорог. Для регистрации стрихнинного возбуждения центров отводились потенциалы действия с центрального конца той же ветви, с которой регистрировался в предыдущих опытах ответ центров сгибательного рефлекса на афферентное раздражение. Рис. 7 иллюстрирует влияние раздражения зрительных чертогов кристаллом соли на стрихнинное возбуждение нервных центров. В этом наблюдении после приготовления препарата в подкожный лимфатический мешок было введено 0.5 мл раствора азотнокислого стрихнина концентрации 0.05%. Через 20 мин. действия стрихнина наступили судороги. Осциллограмма *А* рис. 7 зарегистрирована в момент наложения кристалла соли на фоне приступа стрихнинного возбуждения центров. Это возбуждение на осциллограмме характеризуется чрезвычайно регулярной последовательностью групповых вспышек афферентных импульсов. Поражает постоянство амплитуды и интервала этих вспышек, создающее впечатление эффекта, обусловленного действием стандартного по амплитуде и частоте ритмического раздражения. Но электрическое раздражение отсутствовало, и данный эффект всецело обусловлен действием на нервные центры стрихнина. Частота вспышек афферентных импульсов соответствовала 10 в секунду. Наложение кристалла соли на срез промежуточного мозга сопровождалось полным угнетением

стрихнинных судорог. Тормозной эффект наступил со скрытым периодом 1.2 сек., и время развития его от первых признаков до полного угнетения соответствовало 0.8 сек. Обращает внимание на осциллограмме *A* следующая деталь: в момент прикосновения кристалла к мозговому срезу очередная вспышка импульсов выпала. Это выпадение, очевидно, является результатом механического раздражения промежуточного мозга в момент приложения кристалла. Оно показывает, что для механического раздражения мозга скрытый период угнетения измеряется немногими миллисекундами. Полное торможение стрихнинного возбуждения спинальных центров поддерживалось в течение всего времени действия соли на мозговой срез. Следует отметить, что стрихнинные судороги охватывали всю мускулатуру и торможение в равной мере выявилось на всей мускулатуре конечностей и туловища. Кристалл соли был удален через 5.5 сек. действия на срез (*B*). В течение 1.4 сек. наблюдалось полное торможение в последствии, затем появились нерегулярные группы импульсов. Но полное восстановление судорожного возбуждения наступило только после промывания мозга раствором Рингера (*B*).

В таблице приводится величина скрытого периода тормозного действия при болевом раздражении промежуточного мозга для 12 наблюдений. В приведенных наблюдениях тормозной эффект протекал в весьма выразительной и ничем не осложненной форме и точность отметки тормозного раздражения не вызвала сомнений. Согласно таблице наибольшая величина скрытого периода равна 2.2 сек., наименьшая — 0.4 сек.

Скрытый период сеченовского торможения при раздражении промежуточного мозга кристаллом каменной соли

Дата наблюдения	Скрытый период (в сек.)	Тип реакции	Примечание
13 V 1953	2.2	Сгибательный рефлекс.	
15 V 1953	1.2	Стрихнинные судороги.	
22 V 1953	0.45	Сгибательный рефлекс.	Повторное раздражение.
23 V 1953	2.2	»	
23 V 1953	1.75	»	
26 V 1953	1.6	»	
26 V 1953	1.0	»	
7 IX 1953	1.4	»	
7 IX 1953	1.2	»	
7 IX 1953	1.6	»	
22 VIII 1954	1.2	»	
22 VIII 1954	0.4	»	Повторное раздражение.

Скрытый период таламического угнетения при солевом раздражении мозга должен значительно удлиняться и колебаться за счет времени растворения кристалла и диффузии молекул соли в мозговой ткани. Поэтому для более точной характеристики развития во времени таламического угнетения в качестве агента для раздражения мозга был применен катод постоянного тока.

На рис. 8 показан результат раздражения промежуточного мозга катодом постоянного тока на фоне рефлекторной импульсации. Раздражение п. *regonei* индукционными стимулами частотой 40 в секунду и силой 18 см р. к. вызвало мощную рефлекторную импульсацию флексорного центра (*A*). Аfferентное раздражение той же силы было повторено

с приложением к промежуточному мозгу катода постоянного тока силой 300 мка и длительностью 1.2 сек. Катодическая поляризация вызвала отчетливо выраженное угнетение: частота и амплитуда потенциалов действия рефлекторных импульсов во время поляризации значительно снижены. Эффект наступил со скрытым периодом 0.125 сек. и имел последствие длительностью 0.5 сек., после которого рефлекторная импульсация постепенно приближалась к исходной интенсивности (Б). Через

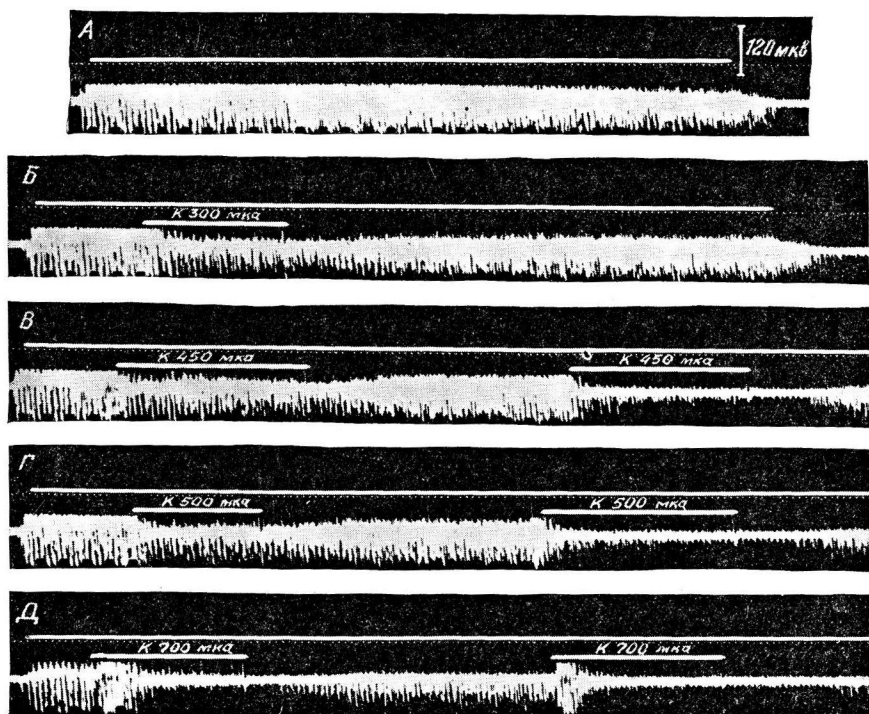


Рис. 8. Влияние раздражения промежуточного мозга катодом постоянного тока на потенциалы рефлекторной импульсации флексорного центра.

А — рефлекторная импульсация при раздражении п. regionei индукционными стимулами силой 18 см р. к. и частотой 40 в секунду; Б — поляризации промежуточного мозга катодом на фоне рефлекторной импульсации; В — то же через 5 мин. после В; Г — через 3 мин. после В; Д — через 3 мин. после Г. Верхняя сплошная линия — отметка раздражения п. regionei, нижняя — поляризация промежуточного мозга. Оп. 30 X 1954.

5 мин. вновь было нанесено афферентное раздражение, вызвавшее мощную рефлекторную импульсацию. На фоне рефлекторной импульсации дважды прикладывался катод постоянного тока силой 450 мка. Первая поляризация длительностью 2 сек. вызвала отчетливое, но неполное угнетение рефлекторной импульсации; снижение амплитуды потенциалов действия при силе тока 450 мка оказалось даже несколько меньше, чем при силе тока 300 мка, но увеличение силы поляризующего тока отчетливо сказалось в укорочении скрытого периода угнетения до 0.075 сек. Последствие при этом сохраняло величину порядка 0.5 сек. При непрерывном афферентном раздражении через 2.2 сек. после первой поляризации повторная поляризация длительностью 1.9 сек. вызвала полное и крутое угнетение рефлекторной импульсации. Скрытый период укоротился до 0.05 сек., последствие сохраняло прежнюю величину — 0.5 сек. (В). Увеличение силы поляризующего тока с 450 до 500 мка не

вызвало изменений в эффекте: первая поляризация вызвала неполное угнетение рефлекторной импульсации, вторая — крутое и полное угнетение рефлекторного ответа (Γ). Скрытый период и последствие сохраняли прежние значения — 0.05 и 0.5 сек. При увеличении силы поляризующего тока до 700 мкв наблюдалось характерное изменение влияния поляризации на рефлекторную импульсацию флексорного центра: эффект поляризации становится двухфазным. Начальная фаза действия поляризации выражалась в резком усилении рефлекторной импульсации.

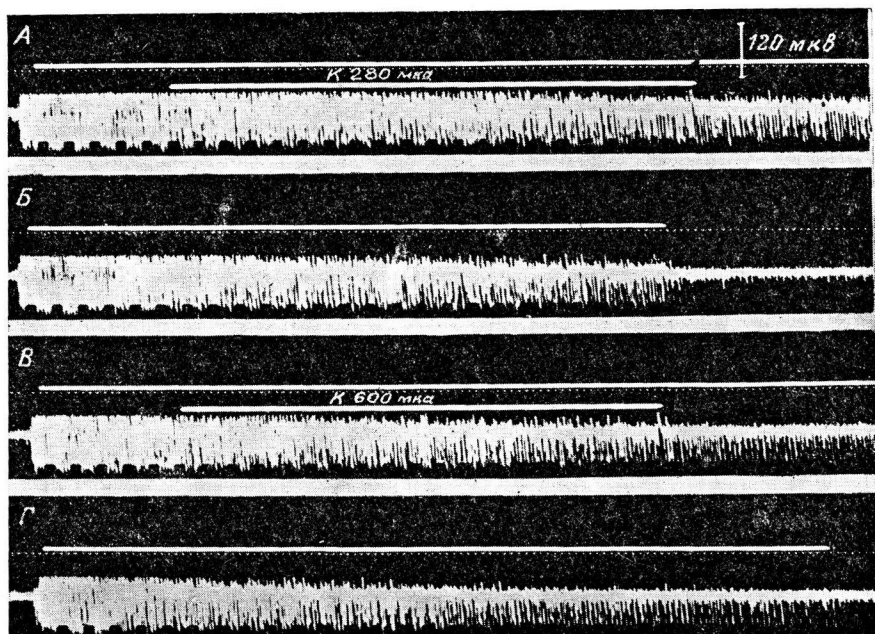


Рис. 9. Раздражение промежуточного мозга катодом постоянного тока на фоне рефлекторной импульсации флексорного центра при поперечной перерезке ствола под продолговатым мозгом.

А — приложение катода; *Б* — после выключения постоянного тока; *В* — повторное приложение катода; *Г* — после выключения постоянного тока. Верхняя сплошная — отметка раздражения п. *peronei* силой 28 см р. к., нижняя — раздражения промежуточного мозга. Оп. 28 X 1954.

В первом приложении катода силой 700 мкв и длительностью 1.3 сек. она длилась 0.2 сек. За ней следовала фаза полного угнетения рефлекторной импульсации, продолжавшаяся в последствии в течение 0.3 сек. Восстановление импульсации протекало более медленно, чем при меньших силах катода, и в течение 2.5 сек. по прекращении поляризации рефлекторный ответ не достиг прежней величины. Повторное приложение катода той же силы (700 мкв) через интервал в 2.5 сек. дало совершенно сходный двухфазный эффект: вначале усиление рефлекторной импульсации, затем крутое и полное угнетение ее. Тормозной эффект и в этом случае двухфазного действия заметно усилился при повторной поляризации. Это усиление выразилось в укорочении первой (начальной) фазы подкрепления рефлекса с 0.3 до 0.2 сек. и удлинении последствия с 0.3 до 1 сек. (Δ).

Контрольные опыты на препаратах с поперечной перерезкой ствола под продолговатым мозгом обнаружили полное выпадение эффекта поляризации промежуточного мозга при нарушении цереброспинальных

связей (рис. 9). Этот факт исключает возможность объяснения эффекта поляризации данной области мозга влиянием физического электротона непосредственно на спинной мозг.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Регистрацией биоэлектрических процессов на фоне раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl или катодом постоянного тока было обнаружено появление или усиление электрической активности при этом воздействии в самой раздражаемой области, зрительных буграх и продолговатом мозгу. Электрическая активность промежуточного мозга характеризовалась медленными колебаниями клеточного типа, аксонные потенциалы отсутствовали. Этот факт свидетельствует о неучастии нисходящих проводящих путей от полушарий в таламической задержке и находится в полном согласии с данными Б. Д. Стефанцова (1939), получившего таламическую задержку спинномозговых двигательных рефлексов через 18 дней после удаления полушарий, т. е. после перерождения нисходящих путей от удаленных частей мозга.

При отведении потенциалов из глубины серого вещества спинного мозга можно обнаружить значительную электрическую активность в отсутствие специальных афферентных раздражений. Тен Кате с сотрудниками (Ten Cate, Walter a. Koorman, 1947; Ten Cate, 1950) пришли к заключению, что эта активность выражает тоническую деятельность двигательных спинномозговых центров, поддерживающую тонус Бронжиста. Раздражение промежуточного мозга кристаллом NaCl вызвало полное угнетение спонтанной электрической активности серого вещества спинного мозга. В связи с этим следует отметить, что нами наблюдалось торможение мышечного тонуса при солевом раздражении промежуточного мозга (Киселев П. А., 1948). Обнаруженное при раздражении промежуточного мозга кристаллом NaCl усиление электрической активности среднего и продолговатого мозга и полное подавление ее в спинном мозгу подтверждает правильность точки зрения И. М. Сеченова (1864, 1865) о локализации блокирующего действия промежуточного мозга на уровне замыкания коротких рефлекторных дуг, т. е. в спинном мозгу.

И. М. Сеченов (1891) отметил высокую скорость возникновения таламической задержки спинальных рефлексов. Данные, полученные в миографической методике регистрации рефлексов, также указывали на высокую подвижность этой реакции (Киселев П. А., 1948). Электрофизиологическое изучение таламической задержки позволило точно определить развитие ее во времени. При солевом раздражении таламической области мозга скрытый период реакции в 12 определениях колебался от 0.4 до 2.2 сек. С. Е. Рудашевский (1954) в методике регистрации потенциалов действия *m. semitendinosi* струнным гальванометром обнаружил длительность скрытого периода таламической задержки, равную 0.9 сек. По нашим данным, при механическом и электрическом раздражениях промежуточного мозга скрытый период укорачивался до 50 мсек. Время развития максимального угнетения, даже при солевом раздражении в ряде наблюдений не превышало 30 мсек. Длительность последствия для солевого агента трудно определить вследствие остаточного действия соли после удаления кристалла. При поляризации же катодом постоянного тока последствие в зависимости от силы и длительности поляризующего тока колебалось от 0.2—0.3 сек. до 1.5—2 сек.

Интересно сопоставить значения временных характеристик для таламической задержки рефлексов с данными о динамике рефлекторного

торможения. Лиддел и Шеррингтон (Liddel a. Sherrington, 1925) для перекрестного экстензорного рефлекса обнаружили колебания латентного периода от 20 до 50 мсек. Беллиф, Фултон и Лиддел (Ballif, Fulton a. Liddel, 1925) определили длительность торможения коленного рефлекса ипсилатеральным одиночным афферентным раздражением в пределах от 0.7 до 1.6 сек. в зависимости от силы тормозного раздражения. Максимум тормозного действия от одиночного стимула в случае реципрокного торможения сгибательного рефлекса соответствует интервалу от 30 до 70 мсек. (Eccles a. Sherrington, 1931). Длительность тормозного действия одиночного раздражения афферентного нерва соответствует 0.2—0.3 сек. (Самойлов и Киселев, 1927; Киселев М. А., 1931). Приведенные данные показывают с достаточной определенностью значительное сходство временного течения таламической задержки рефлексов с динамикой рефлекторного торможения двигательных центров спинного мозга. Этот факт даст серьезные основания для заключения о межцентральной тормозной природе механизма таламической задержки двигательных спинномозговых рефлексов.

ВЫВОДЫ

1. Механическое, химическое и электрическое раздражения промежуточного мозга вызывали появление в нем мощной ритмической электрической активности. Эта активность характеризовалась медленными волнами частотой 10—12 в секунду и амплитудой свыше 100 мкв. При данном воздействии наблюдалось также значительное усиление электрической активности зрительных бугров и продолговатого мозга.

2. Раздражение промежуточного мозга кристаллом NaCl сопровождалось полным подавлением спонтанной электрической активности спинного мозга. Эффект поддерживался до наступления судорожного возбуждения, вызванного распространением соли на нижележащие части головного мозга. После удаления кристалла соли и отмывания промежуточного мозга раствором Рингера электрическая активность спинного мозга восстанавливалась до исходного уровня.

3. Раздражение промежуточного мозга кристаллом NaCl или катодом постоянного тока вызывало подавление эфферентной импульсации сгибательного центра задней конечности, поддерживаемой электрическим раздражением *p. regione ips.* или стрихнинным отравлением.

Действие таламического раздражения выражалось в уменьшении амплитуды и понижении ритма потенциалов действия эфферентной импульсации до полного их угнетения. Скрытый период эффекта солевого раздражения колебался от 0.4 до 2.2 сек., для катодической поляризации уменьшался до 50 мсек. Время от начала до максимума угнетения как при солевом, так и электрическом раздражениях в ряде наблюдений было не более 30 мсек. Последствие при электрическом раздражении колебалось в зависимости от силы и длительности поляризации, от 0.2—0.3 до 1.5—2 сек.

4. Данные электрофизиологических наблюдений позволяют сделать следующие заключения о механизме таламической задержки двигательных рефлексов: а) задерживающие влияния локализуются в центральном звене коротких спинальных, но не длинных медуллярных или средне-мозговых рефлекторных дуг; б) эти влияния имеют характер общего надсегментарного действия промежуточного мозга на двигательные спинальные центры; в) скорость развития задерживающих влияний промежуточного мозга находится в близком соответствии с динамикой центрального торможения в двигательных иннервациях.

Полученные данные подкрепляют точку зрения И. М. Сеченова (1866) на таламическую задержку двигательных спинальных рефлексов как

на проявление цереброспинального межцентрального торможения в двигательных иннервациях. По своим свойствам она относится к типу реакций, характерных для ретикулярной субстанции головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- Верзилова О. В. и А. Н. Магницкий, Физиолог. журн. СССР, 34, № 4, 465, 1948.
- Киселев М. А., Казанск. мед. журн., № 4—5, 389, 1931.
- Киселев П. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 26, в. 1, 27, 1948.
- Левитина Г. А. и А. Н. Магницкий, Физиолог. журн. СССР, 34, № 3, 355, 1948.
- Маткевич Ф., Мед. вестн., № 1—4, 1, 9, 17, 25, 1864.
- Рудашевский С. Е., Тез. докл. 8-го совещ. по физиолог. пробл., 51, Л.—М., 1940; Уч. зап. ЛГУ, № 164, сер. биол., в. 32, 76, 1954.
- (Самойлов А. Ф. и М. А. Киселев) Samojloff A. u. M. Kiseleff, Pflüg. Arch., 215, 699, 1927.
- Сеченов И. М. (1863), Избр. произв., 2, 361, Изд. АН СССР, 1956; (1864), 2, 416; (1865), 2, 447; Физиология нервной системы. 252, СПб., 1866; (1891), Избр. произв., 2, 795, Изд. АН СССР, 1956.
- Сосновская З. А., Физиолог. журн. СССР, 41, № 2, 279, 1955.
- Стефанцов Б. Д., Бюлл. exper. биол. и мед., 15, в. 5, 357, 1939.
- Ballif L., J. F. Fulton a. E. G. Liddel., Proc. Roy. Soc., S. B., 98, 589, 1925.
- Eccles I. C. a. C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc., S. B., 109, 91, 1931.
- Liddel E. a. C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc., S. B., 97, 488, 1925.
- Ten Cate I., W. G. Walter a. L. I. Koopman, J. Neurophysiol., 10, № 3, 223, 1947.
- Ten Cate I., J. EEG Clin. Neurophysiol., 11, 445, 1950.

ACTION POTENTIALS OF THE CEREBROSPINAL AXIS AND OF THE MOTOR REFLEX SYSTEM CONCERNED WITH SETCHENOV INHIBITION

By P. A. Kiselev

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

Data are reported of an electrophysiological investigation of the I. M. Setchenov (1863) phenomenon of thalamic delay of spinal motor reflexes in frogs. Mechanical chemical and electrical stimulations of the optic thalamus were accompanied by the appearance of slow potentials of over 100 μ v amplitude and 10—12 per second frequency, at the site of stimulation, by an increase of electrical activity of midbrain and medulla oblongata and by depression of spontaneous electrical activity of the spinal cord. Efferent impulsation of spinal motor centers was suppressed. Latency, rate of development and length of after effect of the thalamic depression are of a similar order as those of central inhibition of motor reflexes. The thalamic delay of the Setchenov reflex belongs to the supra-segmental type of inhibitory reactions of cerebral reticular structures.

ЯВЛЕНИЕ ОПТИМУМА И ПЕССИМУМА В ТОНИЧЕСКОМ
НЕРВНО-МЫШЕЧНОМ ПРИБОРЕ

Е. К. Жуков

Физиологический институт им. А. А. Ухтомского Лен. гос. университета

Поступило 14 I 1957

Явление оптимума и пессимума раздражения было изучено главным образом на икроножной мышце лягушки (Введенский, 1886). Как известно, икроножная мышца является смешанной; в ней имеются как тетанические, так и тонические мышечные волокна (Жуков, 1956а). Наличие тонических волокон в икроножной мышце усложняет картину оптимума-пессимума, препятствуя полному расслаблению мышцы во время пессимума и обуславливая возникновение второго оптимума силы раздражения (Жуков, 1956в). Нельзя ли, однако, подобрать такие условия, которые позволили бы наблюдать явление оптимума и пессимума в тетанических и тонических приборах мышцы порознь? Это дало бы новые материалы о функциональных особенностях нейромоторных единиц, осуществляющих быстрые тетанические сокращения мышцы и медленные тонические.

Раздельное изучение деятельности тетанических и тонических приборов смешанной мышцы может быть достигнуто, если принять во внимание факт различной возбудимости нервных волокон, иннервирующих тот и другой прибор. Нервные проводники, иннервирующие тетанические мышечные волокна, обладают более высокой возбудимостью, чем те, которые иннервируют тонические волокна (Kuffler a. Gerard, 1947; Верещагин и Жуков, 1948). Очевидно, что при раздражении нерва таким током, сила которого недостаточна, чтобы возбудить тетанические нервные волокна, но недостаточна, чтобы возбудить тонические, смешанная мышца будет производить чистое тетаническое сокращение, свободное от тонического компонента. Вероятно, можно подобрать и такую силу тока, которая оставалась бы ниже порога тонических волокон, но была бы уже пессимальной для тетанического прибора мышцы. Если усилить раздражение так, чтобы начали возбуждаться и тонические нервные волокна, то на фоне пессимального расслабления тетанических волокон должно появиться сокращение тонических волокон мышцы — тонический оптимум сокращения. При еще большем усилении тока мы, очевидно, сможем наблюдать и пессимум тонических элементов.

Опыты полностью подтвердили это предположение. На рис. 1 представлена миограмма полусухожильной мышцы лягушки, в которой имеются как тетанические, так и тонические мышечные волокна. Порог для тетанических нервных волокон в этом опыте оказался равным 55 см р. к., порог же для тонических волокон был равен 40 см р. к. (см. появление остаточного укорочения после кратковременного тетануса в левой половине миограммы). При длительном раздражении седального нерва силой 42 см р. к. происходит сильное и быстрое тетаническое сокращение, которое вскоре сменяется пессимальным расслаблением. Когда расслабление становится почти полным, сближаем катушки до 29 см. В ответ на это мышца дает новое сокращение. Однако это сокращение отличается от

предыдущего плавностью своего развития и протекания. Как показало специальное исследование (Жуков, 1956в), это вторичное сокращение мышцы является типичным т о н и ч е с к и м сокращением. При ослаблении стимуляции до 40 см р. к. тоническое сокращение постепенно сходит на нет.

Как показали эксперименты, тетанические нейромоторные единицы легко впадают в состояние пессимума (рис. 1 и 2). Сильное раздражение при частоте 100 в секунду первоначально вызывает быстрое и высокое сокращение мышцы. Однако уже через 2—3 сек. сокращение сменяется пессимальным расслаблением.

Это расслабление может быть полным — несмотря на продолжающееся раздражение мышца возвращается к исходной длине покоя. На нисходящем колене миограммы иногда обнаруживается замедление спуска (рис. 2). В некоторых опытах оно имело форму вторичной волны сокращения. Эта вторичная волна

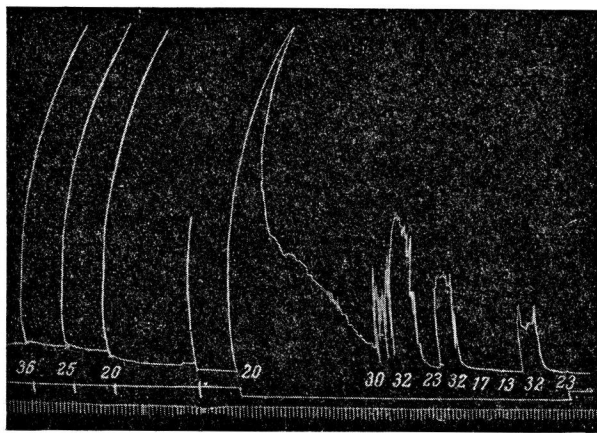


Рис. 2. Миограмма чисто тетанического *m. sartorius*. Отсутствие тонических сокращений при разных силах раздражения его нерва. Нагрузка 2 г. Температура 17°. Обозначения те же, что на рис. 1.

20 см не сопровождается никаким расслаблением мышцы.

В тоническом нервно-мышечном приборе, как правило, не выявляется и пессимум частоты раздражения. На рис. 3 видно, что учащение раздражения с 200 до 350 в секунду при относительно слабых раздражениях нерва *m. ileofibularis*, захватывающих лишь его тетанические элементы, выявляет отчетливую картину оптимума и пессимума. Напротив, такие же вариации частоты, но при сильных раздражениях, обуславливающих сокращение лишь тонических приборов мышцы, никаких явлений оптимума и пессимума не обнаруживают. Малая склонность тонических при-

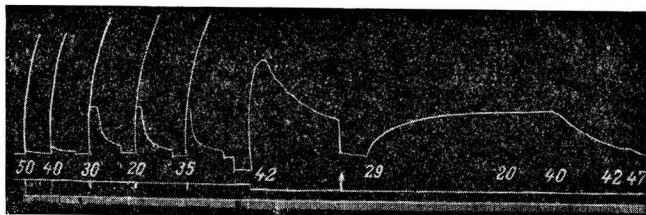


Рис. 1. Изменение характера сокращения смешанной мышцы (*m. semitendinosus*) лягушки при изменении силы раздражения.

Сверху вниз: миограмма; отметка раздражения; отметка времени (2 сек.). Цифры отметки раздражения — сила раздражения в р. к. Частота раздражения 100 в сек. Нагрузка 2 г. Температура 18°. Стрелкой обозначена остановка кимографа на 1 мин.

является типично тетанической; она кратковременна, сопровождается клоническими подергиваниями мышцы и двухфазными потенциалами действия. Очевидно, она свидетельствует о наличии второго оптимума деятельности тетанического прибора, природа которого требует специального изучения.

В противоположность вышеуказанному пессимальное расслабление в тоническом нервно-мышечном приборе выражено слабо, а иногда и совсем отсутствует. Так, на рис. 1 видно, что усиление раздражения с 29 см р. к. до

боров к пессимуму отмечалась также в работах Гинецинского и Михельсон (1937), Жукова и Богомоловой (1949), Грибоедовой (1950), Леушиной (1953), Шамариной (1956).

Таким образом, создается впечатление о существенном отличии функциональных свойств тетанических и тонических нейромоторных единиц.

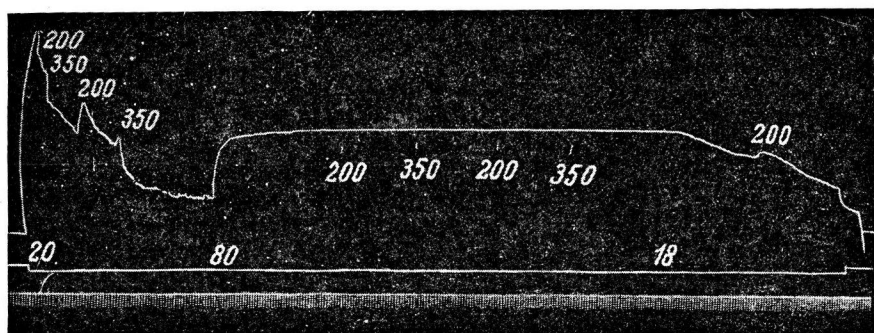


Рис. 3. Пессимум частоты раздражения в тетанических приборах *m. ileofibularis* и видимое отсутствие его в тонических приборах. Раздражение генератором пилообразных стимулов. Цифры у миограммы — частота раздражения (в сек.); цифры у отметки раздражения — сила (в делениях потенциометра). Нагрузка 2 г. Температура 19°.

В тетанических элементах при усилении или учащении раздражения развивается состояние пессима, в тонических же оно не развивается. Однако, как показали осциллографические исследования, это различие

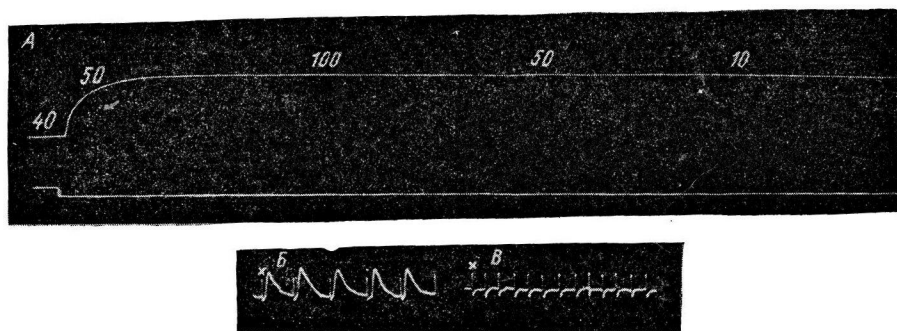


Рис. 4. Пессимальное торможение нервных импульсов в нервно-мышечных окончаниях тонических волокон.

A — миограмма тонического пучка *m. ileofibularis*. Частота раздражения указана над миограммой. Внизу — отметка раздражения. *B* — потенциалы действия мышцы (двухфазное отведение) при частоте раздражения 50 в сек. *B* — то же, при частоте 100 в сек. В обеих осциллограммах кратковременные пики (*x*) представляют собой петли раздражающего тока.

лишь кажущееся. Переход к состоянию пессима имеет место и в деятельности тонических приборов.

Из миограммы, представленной на рис. 4, видно, что переход от частоты раздражения 50 в секунду к частоте 100 в секунду не сопровождается расслаблением тонического сокращения мышцы. Вместе с тем осциллограммы *B* и *B* показывают, что при смене раздражения с частоты 50 на частоту 100 происходит чрезвычайное уменьшение мышечных потенциалов действия. Вместо отчетливо выраженных однофазных волн электронегативности, свойственных тоническим мышечным волокнам (Верещагин, Жуков

и Иванова, 1947; Kuffler a. Gerard, 1947), при большой частоте возникают еле заметные трансформированные в ритме колебания потенциала.

Эти и аналогичные им факты показывают, что по своей способности к пессимальному торможению в области нервно-мышечных окончаний тонические нейромоторные единицы ничем существенно не отличаются от тетанических. В тонических приборах, так же как и в тетанических, в области нервно-мышечных окончаний происходит угнетение чрезмерно частых нервных импульсов и трансформация их ритма.

Если лабильность нервно-мышечных окончаний в тетанических приборах, по данным Н. Е. Введенского (1886), равна 100—150 в секунду, то их лабильность в тонических приборах равна примерно 60—80 в секунду. Наш вывод о меньшей лабильности тонических нервно-мышечных окончаний совпадает с данными Аристовой (1952), обнаружившей меньшую резистентность этих структур к действию различных альтерирующих агентов.

Почему же, однако, при ослаблении воздействий с нерва на мышцу тонические волокна расслабляются столь медленно, что это расслабление

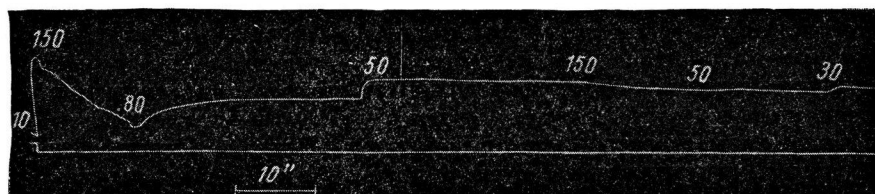


Рис. 5. Проявление пессимального состояния *m. semitendinosus* в миограмме. Внизу — отметка раздражения. Цифра над миограммой — частота раздражения (в сек.); цифры у отметки раздражения — сила (в делениях потенциометра).

иногда не удается уловить совсем? Замедленное расслабление тонических волокон при пессимуме происходит, по-видимому, вследствие двух обстоятельств. Первое состоит в том, что сокращенное тоническое волокно находится в состоянии местного слитного возбуждения, отличающегося своей медленной обратимостью (Жуков, 1956а). Второе состоит в том, что сокращенное тоническое волокно обладает повышенной вязкостью. Это сопротивление деформации за счет возросшей вязкости также медленно обратимо. За счет остаточной вязкости и может происходить поддержание груза на прежней высоте, несмотря на уменьшение нервных воздействий (Верещагин, Жуков и Леушина, 1950; Жуков, 1956б).

В пользу этого предположения говорят следующие факты. Во-первых, увеличение нагрузки на мышцу способствует выявлению тонического пессимума; наилучшим условием для его обнаружения является изометрический режим (на это же указывает Шамарина). Во-вторых, пессимум в тоническом приборе легко выявить, если действовать сначала пессимальным раздражением, вызывающим неполное сокращение мышцы, а потом перейти к оптимальному. Так, на рис. 5 видно, что при частоте 150 в секунду и силе 80 делений потенциометра возникает постепенно нарастающее тоническое сокращение. Однако это сокращение, несомненно, несет в себе черты пессимальности, так как переход к более редким раздражениям (50 в секунду) сопровождается значительным возрастанием сокращения. Сократившаяся мышца затем как бы застывает в своей новой длине, вследствие чего возвращение к пессимальной частоте 150 ведет лишь к очень небольшому и очень медленному расслаблению.

Причины малой склонности тонических мышечных волокон к пессимальному расслаблению были исследованы также в интересной работе Шамариной (1956). Автор полагает, что сокращение тонического волокна состоит из двух компонентов: из распространяющихся волн сокращения,

аналогичных тем, которые имеют место в тетанических волокнах, и из ацетилхолиновой контрактуры. Пессимум первого компонента маскируется отсутствием пессимума второго. При подавлении контрактуры слабыми концентрациями кураре пессимум «тетанического механизма» тонического волокна отчетливо выявляется. Представление о наличии в пределах одного волокна двух сократительных механизмов-тетанического и тонического типа — находит подтверждение в работе Стрелиной, Иванова и Жукова (1957). Авторы показали, что тонус скелетных мышц осуществляется, по-видимому, при участии белка не идентичного актомиозину.

ВЫВОДЫ

1. Варьируя силу раздражения двигательного нерва смешанной мышцы, можно получать явление оптимума-пессимума раздельно в ее тетанических и тонических приборах.

2. Применение чрезмерно сильных или частых раздражений приводит к ослаблению и к трансформации потока нервных импульсов в области нервно-мышечных окончаний тонического прибора. В этом отношении тонический прибор ничем существенно не отличается от тетанического.

3. Пессимальное торможение нервных импульсов, как правило, не сопровождается сколько-нибудь заметным расслаблением тонических мышечных волокон. Такое расхождение между возбуждением и сокращением при тонусе мышцы может быть объяснено медленно обратимым возрастанием «вязкости», сопровождающим возбуждение тонических волокон. Наилучшим условием для выявления пессимального расслабления этих волокон является изометрический режим деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристова Н. К., Бюлл. exper. биол. и мед., 33, 20, 1952.
 Введенский Н. Е. (1886), Полн. собр. соч., 2, 11, Л., 1951.
 Верещагин С. М. и Е. К. Жуков, Физиолог. журн. СССР, 33, 335, 1947; Физиолог. журн. СССР, 34, 207, 1948.
 Верещагин С. М., Е. К. Жуков и Т. П. Иванова, Докл. 7-го Всесоюз. съезда физиолог., 52, М., 1947.
 Верещагин С. М., Е. К. Жуков и Л. И. Леушина, Физиолог. журн. СССР, 36, 673, 1950.
 Гинецинский А. Г. и Н. И. Михельсон, Усп. совр. биол., 6, 339, 1937.
 Грибоедова Е. А., Тр. Лен. сан.-гиг. мед. инст., 7, 167, 1950.
 Жуков Е. К. Исследования о тонусе скелетных мышц. Медгиз. 1956а; Физиолог. журн. СССР, 42, 95, 1956б; Сб. работ, посвящ. 70-летию акад. М. С. Бериташвили «Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем», 437, Тб., 1956в.
 Жуков Е. К. и Т. П. Богомоллова, Физиолог. журн. СССР, 35, 73, 1949.
 Леушина Л. И. «О сезонной перестройке двигательного аппарата у амфибий». Дисс., ЛГУ, 1953.
 Стрелина А. В., И. И. Иванов и Е. К. Жуков. Физиолог. журн. СССР, 43, 351, 1957.
 Шамарина Н. М., в сб. Материалы по эволюционной физиологии, 1, 349, Изд. АН СССР, 1956.
 Kuffler S. W. a. R. W. Gerard, J. Neurophysiol., 10, 383, 1947.

OPTIMAL AND PESSIMAL PHENOMENA IN A TONIC NERVEMUSCLE UNIT

By E. K. Zhukov

From the A. A. Ukhtomski Physiological Institute, Leningrad University

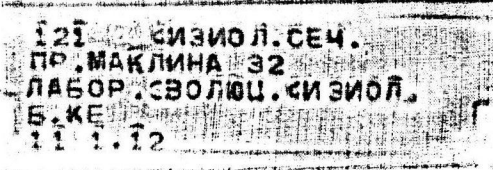
СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
К 40-й годовщине Великой Октябрьской социалистической революции	1005
И. В. Д а н и л о в и П. С. К у п а л о в. Основные черты развития физиологии высшей нервной деятельности после Великой Октябрьской социалистической революции	1003
И. Б е р и т о в. К развитию физиологии центральной нервной системы в Советском Союзе за 40 лет	1021
Н. В. З и м к и н. Достижения физиологии физических упражнений в Советском Союзе	1037
И. А. Б а р ы ш н и к о в. Краткая характеристика состояния физиологии сельскохозяйственных животных в СССР	1045
Г. Е. В л а д и м и р о в. Очерк развития советской биохимии за 40 лет	1052
Н. А. Х а р а у з о в. Краткая характеристика фармакологических исследований, выполненных после Великого Октября	1065
П. К. А н о х и н. Значение ретикулярной формации для различных форм высшей нервной деятельности	1072
Г. В. Г е р ш у н и. О различении звуковым анализатором человека сложных раздражений с возрастающим количеством информации	1086
П. А. К и с е л е в. Об электрических потенциалах в цереброспинальном стволе и двигательном рефлекторном аппарате при сеченовском торможении	1098
Е. К. Ж у к о в. Явление оптимума и пессимума в тоническом нервно-мышечном приборе	1112

CONTENTS

The fortieth anniversary of the Great October Socialist Revolution	1005
I. V. D a n i l o v and P. S. K u p a l o v. Main features of the development of the physiology of higher nervous activity after the Great October Socialist Revolution.	1008
I. B e r i t o v. On the progress of physiology of the central nervous system in the Soviet Union	1021
N. V. Z i m k i n. Advances in physiology of exercise in the Soviet Union	1037
I. A. B a r y s h n i k o v. Brief outline of research in physiology of farm animals	1045
G. E. V l a d i m i r o v. An outline of the development of Soviet biochemistry since the Great October Revolution	1052
N. A. K h a r a u z o v. A brief account of pharmacological research accomplished	1065
P. K. A n o k h i n. Role of the reticular formation in various forms of higher nervous activity	1072
G. V. G e r s h u n i. Discrimination of complex stimuli conveying increasing amounts of information by human auditory analyser	1086
P. A. K i s e l e v. Action potentials of the cerebrospinal axis and of the motor reflex system concerned with Setchenov inhibition	1098
E. K. Z h u k o v. Optimal and pessimal phenomena in a tonic nerve-muscle unit	1112

9 руб.



К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

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

Размер рукописи не должен превышать 11 машинописных страниц текста. Рукописи большего размера могут присылаться только после предварительного согласования с Редакцией. Число рисунков или таблиц при рукописи не должно превышать пяти. Все графы в таблицах и сами таблицы должны иметь заголовки; сокращение слов в таблицах не допускается.

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

При наличии ссылок на литературу желательно полное упоминание современных советских авторов; к рукописи должен быть приложен список литературы. Список литературы помещается в конце статьи и должен включать только тех авторов, имена которых упоминаются в тексте статьи. В список включаются в алфавитном порядке сначала русские авторы, а затем иностранные. После названия журнала или книги указываются: том, страница, год, например: Петрова Н. И., Физиолог. журн. СССР, 19, 137, 1953; номер тома выделяется подчеркиванием; при указании иностранных журналов следует придрерживаться 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 адреса, а также имя и отчество полностью.

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