

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XLIII, № 12

ДЕКАБРЬ



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)

П-1

НОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ИСТЕРИОЗИСУ ВВЕДЕНСКОГО¹

Э. Ш. Айрапетьянц

Ленинград

Отечественная физиология за истекшие 40 лет своего существования прошла поистине грандиозный путь. За этот период было осуществлено широкое и интенсивное изучение важнейших сторон деятельности нервной системы и в особенности функций головного мозга объективным методом. Возникли новые, первостепенного значения направления во многих областях физиологии, обогащающие наши знания об организме как целом. Учение о высшей нервной деятельности своими новыми разделами и в своем новом развитии оказало огромное преобразующее влияние на психологию, биологию, медицину. Советская физиология, по всеобщему признанию, заняла ведущую роль в мировом развитии этой области естествознания.

Для всей мировой науки стало поучительным, что вслед за свержением капиталистического строя государство рабочих и крестьян, правящая партия коммунистов в лице своего великого вождя В. И. Ленина высоко оценили «совершенно исключительные заслуги академика И. П. Павлова, имеющие огромное значение для трудящихся всего мира».²

В связи с этим следует подчеркнуть, что и физиологическое учение Н. Е. Введенского раскрылось в своем великом значении для биологии, медицины, психологии только благодаря советским условиям развития науки. Демократические принципы научно-исследовательской деятельности, признание обществом, строящим социализм, первостепенного значения всесторонней разработки теории биологии и физиологии, огромное и массовое стремление советской студенческой молодежи к самым трудным областям естествознания впервые обеспечили широкую пропаганду идей Н. Е. Введенского. Настоящий смысл его учения раскрылся перед физиологами советского поколения, проникнутыми материалистическим мировоззрением. Монизм в трактовке Введенским природы возбуждения и торможения оказался идейно созвучным марксистско-ленинской теории диалектического единства развития. Нелегко был путь преодоления специальных трудностей в освоении весьма сложного предмета исследований Н. Е. Введенского. Но с глубоким удовлетворением нужно признать, что проблемы Н. Е. Введенского теперь вошли в текущую исследовательскую жизнь большого количества лабораторий Советского Союза и привлекли внимание многих клиник.

¹ Часть фактического материала доложена 15 мая 1957 г. на научной конференции, посвященной проблемам парабриза Н. Е. Введенского.

² В. И. Ленин, Сочинения, т. 32, стр. 48.



В 1912 г. в журнале «Русский врач» Н. Е. Введенский опубликовал небольшую по размерам статью с таким, казалось бы, неопределенным названием: «Об одном новом своеобразном состоянии нервных центров, вызываемом продолжительным раздражением чувствительного нерва». Явление, обнаруженное Н. Е. Введенским, было обозначено им термином «истеризис».¹ Автор, хотя и оговаривал, что «откладывает полное изложение произведенных и стоящих на очереди опытов, а равно и их теоретический смысл до другого раза», однако больше не возвращался не только к указанной теме, но и вообще к вопросам центральной нервной системы. Исследовательский интерес его в этот последний период жизни был неожиданно прикован в особенности к другому его открытию — к перизлектро-тону.

Несмотря на одновременное опубликование этой работы на трех языках, закономерности, открытые Введенским, оставались вне исследовательского поля зрения как физиологов, так и клиницистов. И это не было игнорированием, а пока что только непониманием: Н. Е. снова выступал с необычными фактами. Действительно, ни одно открытие Н. Е.: не воспринималось «с ходу». Вспомним, что законы парабьоза, моистическая характеристика основных нервных процессов, изложенные Н. Е. Введенским в книге «Возбуждение, торможение и наркоз», по существу не получили позитивного отражения ни в теоретических обобщениях, ни в лабораторных исследованиях того времени. Только спустя более 20 лет это важнейшее открытие вышло из границ его лаборатории и нашло, наконец, экспериментальное подтверждение в лаборатории И. П. Павлова. Парабиотические закономерности нервного проводника приобрели кардинальное значение также в изучении работы клеток коры головного мозга — в динамике высшей нервной деятельности.

Теперь, спустя ряд десятилетий, привлекают к себе внимание не только закономерности, сообщенные в статье Введенского по истеризису, но и вся предыстория глубокого, хотя и спорадического обращения Н. Е. к физиологии и патологии нервных центров. Позволим себе попутно заметить, что подобно тому, как для И. П. Павлова слюнный аппарат был только одной из удачных призм для объективного изучения законов высшей нервной деятельности, так и для Н. Е. Введенского нервно-мышечный препарат был только демонстративной моделью для выявления универсальных законов развития нервного процесса в любой возбудимой ткани. Опыты по истеризису ведут свое начало от далеких экспериментальных проб Введенского в области физиологии центральной нервной системы (1879, 1889, 1897 гг.); указанные исследования по своей сути вытекали из определенных теоретических предпосылок Введенского, но в то же время конкретные результаты опытов поставили даже автора, по его словам, «перед совершенно новым и неожиданным вопросом».

В чем суть открытия Н. Е. Введенского?

Поводом постановки этих исследований оказался известный опыт И. М. Сеченова (1868 г.), в котором длительным раздражением чувствительного нерва создавалось глубокое торможение в центрах. Н. Е. решил доказать, исходя из своего представления о торможении, что ослаблением силы раздражения нерва можно с течением времени, вместо угнетения, создать условия для повышения возбудимости в центрах. Естественно, предположение оправдалось (О. Н. Шишова, 1910 г.; А. А. Шлигер, 1911 г.), но вслед за этим возникла новая задача — изучить влияние повышенной возбудимости нервного центра, вызванной длительным раздражением одного афферентного нерва, на воз-

¹ В статье этой Н. Е. Введенский ограничился указанием, что «влияние. . . напоминает некоторыми чертами картину истерии», а в последующих — немецкой и французской статьях было сказано, что «состояние это можно было обозначить, как истеризис» (Собр. соч., т. IV, второй полутом, изд. ЛГУ, 1938).

будимость другого афферентного нерва. Эксперименты велись на децеребрированных лягушках. Один из нервов (например, левый малоберцовый) подвергался длительному тетаническому раздражению умеренной силы, а другой нерв (например, правый малоберцовый или левый большеберцовый) служил пробным, нервом-свидетелем, который периодически, через каждые 10 мин., кратковременно раздражался. Эффекты регистрировались на полусухожильных и трехглавых мышцах. Тетанизация длилась 3—4 часа. Опыт обнаружил действительно нечто «своеобразное». С течением времени тетанизируемый нерв теряет способность вызывать какие-либо рефлексы, но вместе с этим резко и сильно повышается возбудимость пробного нерва. Таким образом, длительное, непрерывное, умеренной силы раздражение какого-либо соматического афферентного проводника с одной стороны лишает последний возможности вызывать местный рефлекс, но зато с другой стороны становится причиной создания чрезмерно высокой возбудимости нервных центров, имеющих отношение к другим афферентным нервам. «Это состояние нервной системы, — заключает Введенский, — имеет... сходство с соматическими симптомами истерии с характерными для последней сосуществованиями гиперестетических и анестетических зон». Автор придавал важнейшее значение этим зарегистрированным закономерностям и прямо указывал, что применяемая им «длительная тетанизация чувствующего нерва обещает оказаться весьма полезным методическим средством для исследования подробных соотношений между отдельными частями центральной нервной системы вообще».

Мы не будем касаться весьма поучительных сопоставлений между «доминантой» Ухтомского и «истериозисом» Введенского. Заметим только, что нельзя назвать случайностью пробуждение экспериментального интереса Н. Е. Введенского к физиологии центров в 1911 г., вслед за завершением диссертации А. А. Ухтомского (1911 г.) по физиологии межцентральных взаимоотношений. Но столь же симптоматично, что первая экспериментальная попытка А. А. Ухтомского (М. Н. Блатова, И. А. Ветюков) понять факты по истериозису была произведена только после опубликования концепции доминанты и в разгар расцвета доминантных закономерностей в 1923 г. Характерно, что исследования М. П. Блатовой (1923 г.) и И. А. Ветюкова (1923 г.) (отмеченные А. А. Ухтомским в его статье—1926 г.) были посвящены изучению условий, ведущих к образованию то доминанты, то истериозиса. Но этим и исчерпывается на долгие годы изучение истериозиса. Любопытно и то обстоятельство, что истериозис никогда не находился в счастливом ряду тех проблем научного наследия Н. Е. Введенского, разработка которых издавна составляла содержание и долг физиологических лабораторий Ленинградского университета. Весьма вероятно, что это не забвение, а скорее всего выжидание того естественного и созревшего момента, когда само собой выявится в исканиях путей решения той или иной проблемы потребность приложения закономерностей истериозиса.

В дальнейшем И. А. Ветюков (1941, 1949, 1952, 1955, 1956 гг.) специально изучал на собаках некоторые стороны нарушений межцентральных взаимоотношений, удачно сопоставляя состояние истериозиса с невротическими реакциями. Он же показал в опытах на лягушках, что при низкой температуре окружающей среды задерживается развитие истериозиса, а ряд фармакологических веществ, например морфин и хлоралгидрат, ведут к устранению истериозиса. О. Р. Мелинская и О. В. Плотинова (1936 г.) изучали хронаксию при длительной тетанизации. Венгерские физиологи Е. Михали и К. Лишак (1952 г.) показали зависимость развития истериозиса от частоты раздражения. В лаборатории А. И. Караева (Караев, 1955 г.; А. Г. Дадашев, 1956, 1957 гг.; Г. Гасанов, 1957 г.) успешно используется методика длительной тетанизации нерва и явление истериозиса при изучении патологии обмена веществ. Н. М. Щербаков (1955, 1957 гг.), основываясь на явлении истериозиса, весьма интересно трактует клиническую эпилепсию.

2

В исследованиях по физиологии interoцепции и внутренних анализаторов¹ мы постоянно имели возможность наблюдать роль параметра лабильности в звеньях дуги interoцептивного рефлекса. Проявление того или иного эффекта от раздражения внутренних рецепторов зависело от силы и частоты раздражающего агента, но также и от того, имеем ли мы дело с высоколабильным или низколабильным висцероафферентным аппаратом. Решающую роль, как показывают наши факты, играет текущая подвижность центров, то вступающая в конфликт со слабыми, подпороговыми, но частыми, монотонно и длительно повторяющимися раздражениями, то, напротив, остающаяся «безответной» на сильные interoцептивные раз-

¹ Э. Ш. Айрапетьянц. Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов. Изд. АН СССР, 1952.

дражения. Отсюда становится очевидным, что между лабильностью рецепторного аппарата внутреннего органа и лабильностью центральных структур можно отметить тонкие динамические взаимоотношения. Здесь и выявляются механизмы, которые в одном ряду удерживают эффект в пределах нормы, а в другом ряду указывают на патологическое течение процесса. Эти закономерности в особенности помогают уяснить форму и характер взаимодействия между внешними и внутренними рецепторами, их сопряженную согласованность или нарушенную соподчиненность. Таким образом, открытие Н. Е. Введенского представляет одну из важных теоретических и методических предпосылок в изучении тех нарушений в организме, которые К. М. Быковым и его школой в точном соответствии с учением И. П. Павлова систематизируются как закономерности кортико-висцеральной патологии.

Наше первое обращение к симптомокомплексу и с т е р и о з и с а относится к 1938 г. (в лаборатории Ленинградского университета) в связи с исследованиями свойств интероцептивного оборонительного условного рефлекса и неожиданно при этом образовавшегося невроза. Привлекло внимание явление, напоминавшее истериозис, но развившееся с участием кортикальной области головного мозга. Факт был таков: механическое раздражение рецепторов желудка после ряда подкреплений электрическим раздражением задней конечности всегда локально вызывало отдергивание лапы; опыт повторялся ежедневно и в течение длительного времени; с определенного момента слабый электрический ток, впервые приложенный к любому участку кожи перед пуском условного раздражителя, стал вызывать резкие невротические реакции с переходом в состояние истерии, а сам по себе условный сигнал с соответствующим подкреплением или без подкрепления не сопровождался неврозом.¹ Явление истериозиса естественным ходом анализа фактов по физиологии интероцепции было привлечено в круг исследовательских задач при изучении сигналов снизу вверх и их извращений при высоко возбуждимом состоянии нервных центров.

Совместно с сотрудниками, начиная с 1947 г., мы пытаемся осуществлять систематическую разработку проблемы истериозиса в следующих двух аспектах. Во-первых — изучаются некоторые висцеральные факторы, способствующие или задерживающие развитие истериозиса и того симптомокомплекса, который создается в организме длительными слабыми тетаническими раздражениями. Во-вторых — изучается комплекс функциональных следствий из состояния истериозиса, вызывающих нарушения нормальной деятельности некоторых внутренних органов, вместе с ними и звеньев внутреннего химического анализатора.

В настоящей статье сообщается часть фактического материала по этим двум циклам исследований, выполненных вместе с О. Андриайсен, Н. Василевской, Л. Даниловой, Л. Лебедевой, К. Личкус, Н. Майоровой, Н. Моисеевой, О. Ониско, Н. Поляковой, Ю. Роснер, Е. Склярчик, И. Фельбербаум.

3

В первом цикле исследований были осуществлены следующие опыты.

1. В первую очередь представилось важным воспроизвести явление, открытое Н. Е. Введенским, в условиях раздражения не соматических, а висцеральных нервов, т. е. получить феномен, который можно назвать в е г е т а т и в н ы м истериозисом, и в то же время оба варианта истериозиса — соматический и вегетативный, исследовать на теплокровных

¹ Э. Ш. Айрапетьянц, Уч. зап. ЛГУ, № 59, 1940.

животных. Сперва на лягушках (1947 г.), затем на кошках (1947, 1952 гг.) было показано, что у децеребрированных животных указанный феномен Введенского можно создать длительным тетаническим раздражением не только малоберцового или большеберцового нервов, но и чревного нерва (а в настоящее время О. Ониско, В. Кисляков и Л. Лобанова продемонстрировали его при раздражении блуждающего нерва).

Вместе с этим удалось уловить еще и следующие факты. Прежде всего оказалось, что вегетативный истерииозис развивается гораздо быстрее, а после прекращения тетанизации повышенная возбудимость удерживается дольше, чем при соматическом истерииозисе, и это при всем том, что пороги падают всего на 15—20 см р. к. Далее, если при длительном раздражении, например п. *splanchnici*, не выявляется резкого понижения порогов нерва-свидетеля (п. *regonci*), то после прекращения раздражения чревного нерва дополнительная кратковременная тетанизация одного из п. *regonci* приводит очень быстро к значительному понижению порогов пробного нерва. Следовательно, импульсы с тетанизуемого вегетативного нерва успели создать в центральной нервной системе все условия для истерииозиса, но его проявления при испытании соматического нерва оказались по каким-то причинам задержанными. Теперь благодаря побочному, кратковременному вмешательству одного из соматических нервов с наименьшим препятствием завершается переход в явное состояние истерииозиса. И еще одно наблюдение: в результате тетанизации висцерального нерва оказываются извращенными реакции мышц-антагонистов. Конкретно это выражается то в одновременном их сокращении, то в угнетении сгибателей с усилением разгибателей или, наконец, в том, что пробное раздражение малоберцового нерва может вызвать «неположенное» сокращение полусухожильной мышцы противоположной стороны.

2. Разнообразные варианты опытов указывают на постоянную зависимость развития истерииозиса от текущего состояния организма в целом. Так, в ряде случаев, несмотря на 6—8-часовую непрерывную тетанизацию нерва, возбудимость остается неизменной. Но вместе с этим у некоторых животных (в особенности в весенние месяцы или летние жаркие периоды) при прочих равных условиях постановки острого опыта тетанизация с места же (спустя несколько минут) приводит к п а р а б и о т и ч е с к о м у торможению. Небезынтересно заметить, что чаще всего это происходит при раздражении висцеральных нервов. Время возвращения возбудимости к норме после прекращения тетанизации варьирует в широких пределах — от 10—15 мин. до часа и больше. По крайней мере этот диапазон характерен для теплокровных животных. Резко сказывается на эффекте от длительного ритмического раздражения нерва также состояние нервной системы животных во время течки и в первой половине б е р е м е н н о с т и: быстро и до высокого уровня повышается возбудимость с характерным извращением мышечных и вегетативных реакций. Напротив, во второй половине беременности центры, как правило, проявляют подобие адаптации к потоку импульсов, идущих с какого-либо афферентного нерва — пороги незначительно изменяются. В этом состоянии центральной нервной системы вместо истерииозиса может развиваться определенный (родовой) доминантный очаг.

3. Интерес представляет эффект, полученный при длительной тетанизации нерва в разные периоды о н т о г е н е з а животных. Помимо эпизодических наблюдений на котятках, случайно и экстренно попадавших на опыт, мы провели специальные исследования на щенках нескольких возрастных групп, включая и ранние периоды постнатальной жизни. В условиях наркоза тетанизации подвергался малоберцовый нерв одной стороны, а такой же нерв другой стороны служил в качестве нерва-свидетеля. У непрозревших щенков начало повышения возбудимости насту-

падет уже через 5, максимум 12 мин. после начала тетанизации, однако затем в течение длительного времени пороги остаются без изменений, и только спустя 90—120 мин. возбудимость оказывается наибольшей (на 14 см р. к. ниже порога). У щенков одно-двухмесячного возраста истерикозис наступает с некоторыми индивидуальными вариациями уже на 30—40-й минуте, тогда как у взрослых собак этот процесс может затягиваться до 220 мин. Таким образом, чем моложе животное (котятка и щенки), тем быстрее формируется истерикозис, легче наступают невротические реакции. Но в то же время он характеризуется быстрой обратимостью: с прекращением тетанизации в течение 10—15 мин. пороги успевают возвратиться к исходным показателям возбудимости. Здесь мы видим еще одну демонстрацию высокой пластичности центральной нервной системы в ранних этапах онтогенеза.

4. Подвергая электрическому раздражению афферентный нерв, можно проследить начало и судьбу нарастающей возбудимости в центрах путем нарочитых вмешательств химического вещества через гуморальную систему. Конечно, во всех острых опытах значение имеет примененный наркоз, в наших же опытах его роль оказалась весьма существенной. Так, например, во многих опытах (на кошках) введение растворов уретана в кровь блокировало эффект от тетанизации: порог возбудимости или не изменялся, или понижался незначительно. Еще больший угнетающий эффект на состояние центров во время тетанизации оказывает совместное действие растворов уретана и ацетилхолина. У 11 из 12 кошек, в опытах с тетанизацией ацетилхолин (10^{-8} — 10^{-12} , по 15 мл), введенный в плечевую вену, на фоне уретанового наркоза (10%-й раствор, 18—45 мл) снижал возбудимость ниже исходных показателей: пороги по сравнению с нормой повышались еще на 5—12 см р. к.

Иные результаты получены на декортицированных животных: на фоне длительной тетанизации действие сильных концентраций ацетилхолина (10^{-6} и даже 10^{-3}) ограничивается кратковременным, хотя и резким снижением возбудимости, сроком не более 30 мин., но затем возбудимость вновь и круто нарастает. При повторном введении ацетилхолина также происходит кратковременное угнетение. Таким образом, ацетилхолин при значительном усилении его действия, но без вмешательства уретана и при выключении только коры головного мозга оказывается неспособным более чем на 1 час противодействовать эффекту длительной тетанизации афферентного нерва. Об исследованиях слабых концентраций ацетилхолина будет сказано в следующем разделе. Побутно заметим, что такое же кратковременное угнетение на фоне длительной тетанизации мы наблюдаем при введении гистамина.

Совершенно обратное действие происходит при инъекции адреналина. Во-первых, в условиях уретанового наркоза он снимает тормозящее влияние последнего на эффект от тетанизации нерва, и истерикозис не встречает препятствия в своем развитии. Во-вторых, адреналин при декортикации играет на руку импульсации, вызванной раздражением афферентного нерва: в тех случаях, когда нерв-свидетель показывает умеренное повышение возбудимости центров, инъекция адреналина в сильной концентрации (10^{-3}) почти вдвое усиливает состояние истерикозиса, снижая пороги еще на 18—20 см р. к. Нам еще предстоит уловить переход в пессимум при сочетании действия адреналина с чрезмерно возросшей возбудимостью центров.

Веществами, блокирующими развитие соматического истерикозиса, оказались соляная кислота, поваренная соль и хлористый аммоний, вводимые непосредственно в кровь в разной концентрации и в разные сроки от начала тетанизации нерва. Опыты проводились в условиях декортикации. Приведем несколько примеров: а) под влиянием соляной кислоты

(10 мл 0.25%-го раствора) через 10—20 мин. снижается возбудимость до начального порога, затем в течение 90 мин. кривая возбудимости волнообразно повышается, вторичное введение кислоты вновь вызывает временное угнетение; б) за 1½—2 часа до начала тетанизации постепенно вводится в вену раствор поваренной соли (1.5—5%-й), затем в течение 4 часов производится попытка вызвать истериозис, однако вместо какого-либо повышения возбудимости происходит медленное ее понижение (пороги с 17 см р. к. доходят до 9 см); в) в связи с другим нашим исследованием, выясняющим роль химического внутреннего анализатора при нарушении барьерной функции печени, мы провели специально опыты с кратковременным насыщением организма аммиаком — в виде растворов хлористого аммония — также в условиях соматического истериозиса. Если до тетанизации введенный в кровь раствор хлористого аммония (1.5 мл 1½—3%-го) незначительно изменяет в ту или другую сторону пороги при пробном раздражении нерва (от 1 до 6 см р. к.), то после 3-часового прерывистого раздражения малоберцового нерва внутривенная инъекция этого вещества вызывает резкое падение возбудимости (пороги повышаются на 20 см р. к.). Характерно, что действие хлористого аммония сказывается тем резче, чем выше возбудимость центров в момент введения его в кровь.

Все эти факты указывают, во-первых, на тесную связь между возбудимостью висцеральных центров и центров аппаратов локомоций; во-вторых, состояние истериозиса не есть локальное изменение возбудимости какого-либо одного центра, в нашем случае связанного с длительным раздражением чревного нерва или берцового нерва, а выражение сложной переинтеграции на определенный отрезок времени всех соотношений между центральными очагами нервной системы. Так, не всегда уловимые источники стойких воздействий из висцеральной области, еще не дающие непосредственно о себе знать в «верхних этажах», могут внезапно и в резкой форме проявиться в экзальтационном состоянии центральной нервной системы по поводу слабых раздражений, падающих на внешние рецепторы. Несмотря на внешнее сходство этого влияния с доминантой, здесь совершенно отчетливо проявляется истериозис. И в истериозисе, как и в доминанте, пользуясь термином А. А. Ухтомского, выступает констелляция центров, но истериозис в противоположность доминанте всегда и повсюду своей природе представляет собой патологическое преобразование функций центров.

Предстоит еще много потрудиться, чтобы уяснить себе сложный механизм становления истериозиса и его функциональную структуру как на путях от источника «истериозации» до центров с катастрофически возросшей возбудимостью, так и в центральных очагах с экстренно изменившимися уровнями возбуждения и торможения.

Факты и наблюдения позволяют отметить некоторые общие черты в эволюции возбуждения при истериозисе. Под влиянием длительного ритмического раздражения какого-либо афферентного нерва изменение возбудимости в центрах развивается последовательно несколькими фазами — они в совокупности характеризуют разные стороны состояния истериозиса. В начале тетанизации можно уловить тормозную фазу — кратковременное падение исходной возбудимости, затем фазу постепенного нарастания возбудимости. Дальше процесс развивается по одному из двух вариантов: либо возбудимость, неуклонно повышаясь, переходит в экзальтационную фазу — чрезмерно повышенную возбудимость (типичная картина истериозиса по Введенскому); либо нарастание возбудимости внешне приостанавливается, стойко удерживаясь на относительно невысоком уровне, с готовностью от разных поводов перейти в фазу экзальтации. Указанный переход может и не произойти, но тем не

менее в этой фазе — обозначим ее фазой з а д е р ж к и — обнаруживается фактическое влияние истериозиса, так или иначе способного изменить нормальный ход прочих рефлексов. Отметим еще две особенности в развитии истериозиса. При длительном раздражении, в особенности висцеральных нервов, наблюдается также и ц и к л и ч н о с т ь — последовательная смена понижения и повышения возбудимости, что вообще характерно для механизма трансформации центрами интероцептивных импульсов. В ряде опытов на лягушках можно также уловить следующую модификацию сеченовского рефлекса: в процессе тетанизации возбудимость начинает внезапно падать, но если выключить тетанизацию, то возбудимость резко поднимается, часто превышая ее максимальный уровень.

4

Во втором цикле исследований изучались разносторонние влияния истериозиса на висцеральные рефлексы.

1. Приведем вначале доказательства влияния перманентного ритмического раздражения одного соматического нерва не только на возбудимость другого нерва, как в условиях опыта Н. Е. Введенского, но также на кожную рецепцию и на сердечную деятельность.

а. Опыты ставились на таламических лягушках, выдержанных при комнатной температуре. На правой задней лапке тетаническому раздражению подвергается правый большеберцовый нерв, а малоберцовый той же стороны служит нервом-свидетелем. Регистрировались сокращения мышц бедра — полусухожильной и трехглавой. К о ж н а я ч у в с т в и т е л ь н о с т ь определяется по Тюрку на левой лапке раздражением раствором соляной кислоты (0.2%-й); время рефлекса измерялось через каждые 5 мин. тетанизации. Результаты таковы: до тетанизации пороговая возбудимость нерва — 12 см р. к., время рефлекса по Тюрку — 30 сек. Спустя 100 мин. порог возбудимости нерва — 46 см р. к., одновременно изменяется время кожного кислотного рефлекса, укорачиваясь до 1 сек. В опытах, где при тетанизации затягивалась тормозная фаза, соответственно удлинялось время кислотного рефлекса, а при смене фаз истериозиса также происходило изменение промежутков времени между раздражением лапки и ее отдергиванием.

б. На бульбарных и таламических лягушках изучалось влияние истериозиса на с е р д е ч н у ю д е я т е л ь н о с т ь в условиях дополнительных механических и термических раздражений желудка и кишечника. В результате тетанизации малоберцового и большеберцового нервов и значительного понижения порогов нерва-свидетеля (падение порогов на 17—47 см р. к.) существенно изменяется амплитуда сердечных сокращений: при тетанизации малоберцового нерва отмечалось преимущественно их усиление (с 22 до 36 мм), а большеберцового — угнетение (с 11 до 6 мм). Эти закономерности обнаруживались также в фазе задержки дальнейшего повышения возбудимости соматических центров. Раздражение механорецепторов нижнего и верхнего участка кишечника, кардиальной и пилорической частей желудка на фоне развившегося истериозиса вызывает укорочение латентного периода, резкое урежение, а в большинстве случаев — остановку сердечных сокращений. То же самое происходит при раздражении химиорецепторов кишечника холодом (от 3 до 11°), теплом (от 35 до 40°). С прекращением интероцептивного раздражения сердечная деятельность быстро возвращается к исходному состоянию; контрольная новокаинизация интероцепторов на определенное время устраняет эти влияния. Если до тетанизации механо- и терморецептивные раздражения обнаруживали достаточно высокий уровень текущей возбудимости вегетативных центров, а в результате тетанизации возбудимость еще

резче повысилась, то присоединение на этом фоне раздражений определенных участков желудочно-кишечного тракта приводило к мгновенной остановке сердца, что являлось выражением пессимального торможения. В настоящее время продолжается изучение этого важного вопроса в условиях электрокардиографической регистрации.

2. Обратимся к нарушениям в висцеральной сфере, наблюдаемым в опытах на теплокровных животных (кошках). Начнем с более наглядного факта. Определим пороговый эффект влияния на уровень кровяного давления минимальной концентрации ацетилхолина при введении его в кровь (через плечевую вену) и измерим в это же время пороги раздражения нерва-свидетеля. Теперь будем производить тетанизацию другого нерва и следить на этом фоне и в разные периоды тетанизации за эффектом ацетилхолина. Разумеется, контрольный пороговый эффект строго индивидуален и широко варьирует у разных животных. Если у данного животного вообще высока чувствительность к ацетилхолину (например, до тетанизации концентрация 10^{-8} вызывает отчетливый эффект), то уже спустя 125 мин. тетанизации эта же концентрация вызывает сильнейшее возбуждение. В опытах же, где у животных, наоборот, понижена чувствительность к ацетилхолину (например, концентрация 10^{-10} вызывает только пороговый эффект), спустя 195 мин. тетанизации нерва чрезвычайно слабая концентрация — 10^{-15} становится слишком сильным раздражителем и приводит к резкому падению уровня кровяного давления. Обратим внимание, что вегетативный резонанс от длительной тетанизации соматического нерва осуществлялся при всем том, что уровень возбудимости по показателям нерва-свидетеля не выходил из фазы задержки.

3. Демонстративные результаты выявились в опытах по безусловным интероцептивным рефлексам с перфузионной методикой, т. е. в условиях полного исключения гуморальной связи между ангиорецепторами внутренних органов, которые подвергаются химическим раздражениям, и центрами, где развивается истериозис. Приведем опыты с химиорецепцией кишечника, матки и мочевого пузыря у кошек.

а. До тетанизации соматического нерва 1 мл ацетилхолина 10^{-5} , введенный в перфузат участка кишечника, вызывает слабое повышение уровня кровяного давления. Прекращается перфузия, включается тетанизация слабыми электрическими импульсами малоберцового нерва в течение 120 мин. — пороги спускаются на 15 см р. к. Теперь прекращается тетанизация на 30—60 мин. и включается перфузия соседнего участка кишечника. Новая проба разных концентраций ацетилхолина показывает резкое повышение химиорецепции: для порогового эффекта теперь достаточно раствор ацетилхолина 10^{-9} , а 10^{-4} и в особенности 10^{-3} оказываются настолько сильными раздражителями, что вызывают необратимую остановку сердца. И здесь заметим, что подобные факты с образованием чрезмерной возбудимости вегетативных центров, с летальным исходом при нанесении раздражения на внутренние рецепторы обнаруживаются даже спустя 1 час по прекращении длительной тетанизации.

б. В результате ритмического раздражения малоберцового нерва растворы хлористого калия, ацетилхолина, введенные в сосуды перфузируемого рога матки, выявляют резкие сдвиги рецепции. Вначале отмечается, что пороговый сердечно-сосудистый эффект выявляется при введении, например, 0.25%-го раствора хлористого калия в перфузат рога матки. После 4-часовой тетанизации соматического нерва указанная концентрация становится надпороговым раздражителем, а уже заметную реакцию вызывает теперь 0.03%-й раствор хлористого калия.

Характерно, что у беременных кошек в состоянии экспериментально вызванного истериозиса не только в разной степени повышается чувствительность к слабым концентрациям ацетилхолина, но последний при действии на рецепторы матки извращает

сосудистые реакции — вместо кратковременного депрессорного появляется длительный волнообразный прессорный эффект.

в. Производится контрольное (без применения перфузионной методики) растяжение мочевого пузыря баллончиком, в которой медленно вводится 75 см³ воздуха — уровень кровяного давления повышается на 22 мм рт. ст. Длительная тетанизация малоберцового нерва приводит к снижению порогов на 17 см р. к., при этом обе полусухожильные мышцы сокращаются одновременно, т. е. отсутствуют нормальные антагонистические отношения. Тотчас или спустя 60 мин. после тетанизации растяжение пузыря тем же объемом воздуха вызывает вдвое больший подъем кровяного давления. Но вот что привлекает специальное внимание: если на высоком уровне истериозиса, поддерживаемого тетанизацией соответствующего нерва в момент раздувания мочевого пузыря, усилить тетанизацию, сблизив катушки всего на 2 см р. к., то подобная суммация раздражителей приводит к необратимому шоковому состоянию.

Как видно, здесь образуется поистине *circulus vitiosus*. В самом деле, тетанизация соматического нерва создает иррадированную патологическую высокую отзывчивость центральных аппаратов; в этом состоянии интероцептивное раздражение доводит до крайности возбудимость центрального образования тетанизируемого нерва, и с этого момента незначительное усиление потока импульсов по этому ли нерву, или по висцеральным путям становится критическим для всей центральной нервной системы.

г. Иллюстрацией подобного рода закономерностей служат следующие два варианта опытов. В первом — у одних собак вшивается небольшой камень в почечную лоханку, у других — перевязывается один из мочеточников, и затем спустя 3—120 дней хронического наблюдения исследование обеих групп животных завершается острым опытом. В сосуды перфузируемого, гуморально изолированного участка кишечника вводятся различные химические вещества, в том числе растворы ацетилхолина, регистрируются показания сердечно-сосудистых рефлексов. Результаты таковы: чем дольше у животных после операции на почках сохраняется камень в лоханке или препятствие к выведению мочи, тем более высокой становится чувствительность хеморецепторов кишечника. Пороговая концентрация ацетилхолина в некоторых опытах снижалась до 10⁻¹³. Во то же время отмечаются парадоксальные отношения между силой раздражения и эффектом.

Таким образом, вместо электро-эксцитаторного воздействия на нерв была применена в условиях целого организма длительная натурально-патологическая стимуляция центров интероцептивными импульсами. Повышенная возбудимость висцеральных центров, первоначально вызванная стойким раздражением рецепторов почек и поддержанная затем комплексом патологических нарушений в других смежных с почечным аппаратом интероцептивных систем, стала проявляться и при пробных раздражениях отдаленных афферентных образований.

Во втором варианте сразу в остром опыте перевязывается один из мочеточников и спустя несколько часов осуществляется обычная тетанизация соматического (малоберцового) нерва: уже через 15—30 мин. развивается экзальтационная фаза истериозиса, о чем свидетельствует нарушение нормальных координационных отношений синергистов и антагонистов.

4. Исследования на кошках уровня желудочной, желчной и панкреатической секреции в состоянии истериозиса дали следующие результаты.

а. Под уретановым наркозом у кошек с наложенной на желудок фи-стулой определяется количество сока, выделяющегося после подкожной

инъекции 0.3 см³ 0.1%-го раствора гистамина; затем на фоне тетанизации соматического нерва производится трехкратное воздействие гистамином. Спустя 1½ часа тетанизации нерва секреция оказывается увеличенной в 5—6 раз, через 45—60 мин. после прекращения раздражения в итоге 4-часовой тетанизации наблюдается увеличение секреции в 16 раз (8 см³), и только после 4—5 час. от начала прекращения тетанизации эффект от гистамина возвращается к контрольным величинам. Чтобы уяснить себе механизм действия гистамина в период истериозиса, было испытано блокирующее действие атропина и спартеина на парасимпатический и симпатический нервы — гистамин по-прежнему в состоянии истериозиса вызывал повышенную секрецию. Следовательно, можно полагать, что истериозис вызывает также повышенную рецепцию нервно-железистого аппарата желудка и гистамин, во всяком случае в этих патологических условиях, становится непосредственным возбудителем желудочной секреции.

б. Желчная секреция также при уретановом наркозе регистрируется за часовые интервалы через канюлю, вставленную в общий желчный проток (пузырный проток перевязан). К концу первого часа тетанизации малоберцового нерва наблюдается заметное усиление спонтанной секреции желчи, через 3 часа пороги нерва-свидетеля понижаются на 18 см р. к., а количество отделяемой желчи за этот час почти в 5 раз больше, чем до тетанизации. Следует отметить, что увеличение спонтанной секреции обнаруживается и в фазе задержки истериозиса, когда пороги понижаются только на 2—3 см. Резкое увеличение секреции на фоне экальтанной фазы истериозиса вызывается внутривенной инъекцией 1 мл желчи — одного из активных натуральных желчегонных раздражителей. Таким образом, в условиях истериозиса происходит повышение активности печеночных клеток и чувствительности последних к адекватным гуморальным раздражителям.

в. Детальному изучению подвергалась функция поджелудочной железы в связи с выявлением роли нервного фактора во внешне-секреторном эффекте при действии с е к р е т и н а.

Опыты велись на кошках частью под уретановым наркозом, частью в условии дцеребрации. Образование истериозиса осуществлялось при использовании разнообразной комбинации соматических нервов — антагонистов, синергистов, а также при тетанизации блуждающего нерва. Регистрировались мышечные сокращения, количество и ход панкреатической секреции. В части опытов определялась величина сухого остатка и рН сока. Внутривенная инъекция секретина производилась в одних опытах ежедневно, в других — каждые 10 мин.

Прежде всего в условиях истериозиса неожиданным оказалось наличие так называемой спонтанной панкреатической секреции, т. е. без специальных раздражающих агентов, и при этом в большом количестве. В условиях длительной тетанизации любого афферентного нерва в различных фазах истериозиса изменяется панкреатическая секреция, вызванная секретинном. В большинстве опытов наблюдается угнетение секреции и вместе с этим удлинение латентного периода. Следовательно, несомненен факт зависимости гуморального механизма секретинового эффекта от состояния возбудимости центральной нервной системы. Выяснение конкретных путей нервной регуляции этих взаимоотношений является предметом наших текущих исследований. В виде предположения можно сказать, что здесь вмешиваются в одних условиях преимущественно вегетативные центры, а в других — преимущественно рецепторные аппараты экзокринной паренхимы железы.

5) Наконец, кратко изложим еще одну серию исследований, относящихся, подобно опытам с секретинном, к влиянию состояния истериозиса на гормональные факторы.

а. В условиях перфузионной методики изучается рецепция матки у кошек после предварительного насыщения организма ф о л л и к у л и -

и о м (в 2—3 приема и в общей дозе от 200 до 1200 *Me*). Опыт с истериозисом осуществляется в пределах 2—14 дней, считая от последней инъекции. Раздражителями ангиорецепторов рогов матки и участков кишечника служат растворы хлористого калия, ацетилхолина. Тетанизации подвергается малоберцовый нерв. При встрече в центрах импульсов от двух разнородных стимуляторов — гормональных и нервно-эксцитарных — процессы развиваются в следующих направлениях: вначале ускоренно повышается возбудимость — за короткий срок наступает фаза экзальтации — истериозис наступает гораздо раньше, чем у нефолликулизованных животных. Спустя 35 мин. после тетанизации введённые пороговой концентрации хлористого калия (0.25%-го) или ацетилхолина (10^{-6}) в перфузируемый рог матки или участок кишечника вызывает извращенный сосудистый эффект — резкое снижение уровня кровяного давления. Однако после 2—3—5-часовой тетанизации проба той же концентрации указанных веществ (на новом участке кишечника и свежем отпрепарованном другом роге матки) повторяет пороговый эффект, более того — чувствительность падает ниже исходной. Значит, на фоне чрезмерного насыщения организма фолликулином дополнительное и чрезмерное напряжение центров благодаря длительной тетанизации нерва может закончиться состоянием, напоминающим пессимальное угнетение.

б. Результаты опытов по секретину и фолликулину, разумеется, выявили не узко специфическое влияние истериозиса на эти два, совершенно отличные друг от друга гормональные воздействия, а, напротив, подчеркнули наличие соподчиненности нарушений в гормональной системе в условиях, когда происходит патологическая дискоординация в центральных нервно-регуляторных аппаратах. Для углубленного понимания этих весьма сложных взаимосвязей необходимо было привлечь в сферу экспериментальной разработки ряд других гормонов, прежде всего непосредственно связанных с регуляцией важнейших сторон метаболизма. Сообщим факты, относящиеся к одному из этапов углеводного обмена — регуляции поступления сахара в кровь и к инсулину о м у э ф ф е к т у в состоянии истериозиса.

Исследование ведется у кошек под пентоталовым наркозом. Сахар крови (из яремной вены) определяется по методу Хагедорн—Иенсена. После выполнения всех контрольных измерений включается соматическая тетанизация.

К концу второго часа в фазе экзальтации истериозиса кривая гипергликемии круто поднимается — уровень сахара в крови (у разных животных) 90—130—155 мг% достигает 400—411 мг%. Дальше в течение часа происходит столь же резкое снижение (155 мг%), и к 4-му часу уровень сахара крови вновь достигает цифры 363 мг%, а далее удерживается на этом уровне в течение нескольких часов. Гипергликемия в других опытах может держаться долго на одном уровне после выключения тетанизации, если состояние чрезмерной повышенной возбудимости еще стойко сохраняется. С падением возбудимости сахарная кривая постепенно возвращается к норме, а чаще всего переходит в гипогликемию.

В разных фазах истериозиса и, следовательно, на разных уровнях гипергликемии включается в этот процесс инсулин (подкожно 20 *Me*). Если инъекция инсулина происходила в начальном периоде тетанизации, например через 1 час, то действие инсулина развивается с полной силой и, несмотря на повышение возбудимости в центрах, гипергликемия не наступает. К концу 4-го часа непрекращающейся тетанизации резко падает уровень сахара в крови. Если же инсулин вводится в фазе стойкой экзальтации только после 5—6-часовой тетанизации нерва, то он оказывается неспособным не только вызвать гипогликемию, но и в значительной степени снизить повышенное истериозисом содержание сахара в крови.

Отчего блокируется влияние инсулина как регулятора нарушенного этапа углеводного обмена, сопряженным ли вмешательством адреналина или глубоким расстройством процессов ассимиляции углеводов тканями и синтеза гликогена печенью? Это предмет наших текущих исследовательских задач. Во всяком случае нужно считаться с тем, что и предполагаемые нарушения есть следствия влияния того же истериозиса.

* * *

В заключение позволим себе подчеркнуть еще раз наиболее принципиальные следствия из нашего сообщения. Симптомокомплекс явления, описанный Н. Е. Введенским и обозначенный им как истериозис, представляет весьма важное, к сожалению недостаточно оцененное до сих пор, открытие в физиологии и патологии. Дальнейшая разработка его механизмов сулит новые перспективы в понимании закономерностей нарушенной регуляции висцеральных функций. В особенности важное значение приобретает знание природы истериозиса в исследованиях некоторых существенных вопросов кортико-висцеральной патологии. Трактовка И. П. Павлова сущности неврозов, основывающаяся на учении об условных рефlekсах, и высказывания Н. Е. Введенского по поводу явления истериозиса, основывающаяся на учении о парабозе, исходят из одних и тех же общих представлений. В основе их лежат зависимости патологических нарушений нервной функции от условий взаимодействия процессов возбуждения и торможения — от силы, частоты и времени действия раздражителя. Если перенапряжение силы нервных процессов во времени является одним из решающих факторов образования невроза, то в той же мере этот фактор, длительно действующий, ведет к истериозису. Мы далеки от отождествления истериозиса и неврозов — обширный ряд кортикальных неврозов (со специфичным происхождением), разумеется, не ограничивается сопоставлением только механизмом истериозиса. Последний следует рассматривать как одно из характерных, хотя и специальных проявлений невроза.

Наши экспериментальные исследования представляют собой попытку вскрыть в феномене истериозиса закономерности его развития, универсальность сопряженных влияний на висцеральные функции. Многочисленные факты, полученные в разнообразных вариантах опытов, обнаружили определенные фазы состояния истериозиса, от тормозной до экзальтационной. Здесь же отмечена промежуточная фаза истериозиса, которая при всепродолжающейся длительной тетанизации характеризуется устойчивой задержкой дальнейшего повышения возбудимости, при всем том, что сопряженные с истериозисом влияния распространяются в полной мере. Состояние истериозиса вызывает патологическое нарушение функций висцеральной сферы — они обратимы, если исчезают причины, вызвавшие истериозис, но они оказываются критическими для жизнедеятельности организма, если возникают побочные поводы, хотя и незначительной силы воздействия на центры. Следует отметить, что характер, течение и продолжительность патологического резонанса специфичен для каждого органа или в отношении той или иной функции. Процесс развития истериозиса в разных своих фазах создает определенную цепь нарушений регуляций, и здесь представляется важным уловить в первую очередь те реакции, которые противостоят сдвигам в патологическую сторону. Н. Е. Введенский был убежден, что весь комплекс реакций этих «поучительных явлений» «может быть вызван и взят под управление экспериментатором».

RECENT INVESTIGATIONS ON THE HYSTERIOSIS PHENOMENON
OF N. E. WEDENSKI

By E. Sh. Airapetiantz

Leningrad

О ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СДВИГАХ В НЕРВНЫХ ЦЕНТРАХ ПРИ ИММОБИЛИЗАЦИИ КОНЕЧНОСТИ

Г. А. Наследов

Кафедра общей биологии Медицинского института, Калинин

Поступило 21 V 1956

Частое применение в клинике с лечебной целью гипсовой иммобилизации конечности еще в прошлом веке привело к открытию того факта, что неподвижность конечности, ее функциональная бездеятельность уже сама по себе вызывает в последней значительные морфологические и функциональные нарушения.

Это открытие, имеющее огромное значение для клиники и представляющее также несомненный интерес для изучения функций двигательного аппарата, не могло не привлечь к себе внимания физиологов.

В начале XX в. целый ряд работ был направлен на изучение механизма действия иммобилизации в эксперименте на животных; ими установлен рефлекторный характер влияний с иммобилизированной конечности (Meyer, 1912; Schiff u. Zak, 1912; Fröhlich u. Meyer, 1916, и др.). Глубокое влияние иммобилизации конечности на отношения внутри центральной нервной системы впервые показано Шпигелем (Spiegel, 1927). Он описывает опыты, в которых одностороннее удаление двигательной зоны коры головного мозга приводило к увеличению разгибательной ригидности на контралатеральной стороне при фиксации задних конечностей в разгибании, и на гомолатеральной — при их фиксации в сгибании.

Позднее этот вопрос исследовали многие авторы. Бете (1934), наблюдая за животными после наложения им гипсовой повязки, пришел к выводу, что фиксация одной конечности производит глубокое общее торможение всех двигательных актов. По-видимому, эти наблюдения касались лишь первых дней иммобилизации.

С. И. Франкштейн (1951), рассматривая иммобилизацию как источник длительных раздражений, сделал заключение об образовании в нервных центрах стойких, доминантного типа очагов возбуждения в результате импульсации из рецепторов иммобилизированной конечности.

Аналогичного взгляда придерживаются А. Я. Алымов и Д. Ф. Плещитый (1949). При этом, изучая реакцию на введение столбнячного токсина, они показали различие в функциональном состоянии спинномозговых центров мышц-антагонистов в зависимости от иммобилизации в положении сгибания или разгибания. М. Рафики (1953) тоже говорит об образовании в этих условиях очагов возбуждения в нервных центрах, но считает, что позднее они могут модифицироваться в тормозные.

Иную точку зрения высказывает А. Б. Гандельсман (1952). По его мнению, в результате иммобилизации конечности как в коре мозга, так и в двигательных нейронах, иннервирующих конечность, возникают локализованные очаги торможения. Они и создают тот покой конечности, для получения которого применяется иммобилизация в клинике.

О. В. Тарушкин (1955) путем электрофизиологических исследований на кроликах пришел к выводу, что наряду с торможением в коре мозга происходит повышение возбудимости в спинальных мотонейронах (которое обуславливает начальную стадию развития иммобилизационной контрактуры). При этом функциональные сдвиги и в коре, и в мотонейронах связываются с понижением лабильности соответствующих субстратов. В дальнейшем продолжающаяся иммобилизация приводит к еще большему снижению лабильности в мотонейронах и к их торможению (когда контрактура конечности зависит уже от начавшихся изменений в самих мышцах). В это время в коре мозга происходит нормализация процессов. Е. К. Жуков (1955) считает, что при иммобили-

зации конечности может происходить усиление активности красного ядра и мотонейронов спинного мозга. В его работе с сотрудниками (Верещагин, Жуков и Лебедева, 1956) описывается развивающееся в нервных центрах задних конечностей состояние повышенной возбудимости, переходящее, по-видимому, в состояние стационарного (доминантного) возбуждения. Однако при дальнейшем развитии фиксационной контрактуры происходит понижение чувствительности и сухожильных рефлексов подопытной конечности, что связывается с развитием в ее нервных центрах парабитического торможения. При этом рефлексы с контрольной конечности продолжают усиливаться; этот момент авторы объясняют явлениями индукции в центрах мышц-антагонистов.

Настоящая работа посвящена изучению состояния нервных центров в условиях иммобилизации конечности. Как видно из приведенного краткого обзора, по этому вопросу уже имеются определенные сведения. Однако многое остается еще неясным, а в имеющихся сведениях встречаются противоречивые данные.

МЕТОДИКА

У кошек при помощи гипсовой повязки производилась фиксация задней левой конечности в согнутом положении (способ наложения повязки у кошек подробно описан Мейером — Meyer, 1912, в последние годы этот метод применялся многими авторами). В гипсовой повязке животные содержались от 16 дней до 3 месяцев. В течение этого времени проводилось тщательное наблюдение за общим поведением и реакциями животных на различные тактильные раздражения, наносимые как на свободный от гипса конец лапы, так и на другие части тела. После снятия гипсовой повязки производился острый опыт, во время которого регистрировались механическим способом движения обеих задних конечностей в ответ на электрическое раздражение кожной поверхности этих конечностей, а также при раздражении соответствующих этим конечностям двигательных точек коры головного мозга. Для этого под эфирно-хлороформным наркозом делалась обычная операция по обнажению нужной области коры. Раздражение производилось псевдоуниполярным способом, при помощи двух одинаковых активных электродов (по электроду на каждое полушарие) и одного диффузного, который помещался на кожу в области лопаток. После нахождения симметричных точек, соответствующих сгибанию задних конечностей, активные электроды прочно фиксировались на этих точках путем укрепления на штативчике, ввинченном в *ossa nasalia*. Для раздражения использовался синусоидальный ток с частотой 50 в секунду, получаемый от индукционной катушки, питающейся трансформированным током городской сети. Раздражающий ток через определенные перерывы (обычно 0.5 мин. в серии раздражений) подавался поочередно на одноименные точки правого и левого полушарий. Принимались все меры к тому, чтобы условия раздражения обеих точек были возможно более одинаковыми. Записи движений производилась так, что сгибание конечностей отмечалось на кимограмме подъемом кривой, а разгибание — ее опусканием.

Опыты проведены на 23 кошках. Из них 10 носили гипсовую повязку от 16 дней до 1 месяца включительно, 6 — полтора месяца и 7 — от 2 до 3 месяцев.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Остановимся на результатах, полученных при раздражении двигательной зоны коры мозга. Известно, что у кошек раздражение области сигмовидной извилины вызывает движение определенной части тела. В частности, раздражение определенной точки на одном полушарии вызывает сгибание задней конечности на противоположной стороне и разгибание на стороне раздражения.

Наши эксперименты с раздражением кортикальных двигательных точек, соответствующих сгибанию задних конечностей, показали вполне определенные изменения в характере ответов. Именно, левая подопытная конечность отвечает сгибанием уже не только на раздражение в соответствующей точке на правом полушарии, но также и на раздражение симметричной точки на левом полушарии. Значит, пробыв какое-то время в фиксированном положении, конечность приобретает способность отвечать не только на раздражение, непосредственно к ней адресованное, но также и на раздражение, адресованное другой конечности (рис. 1, А, Б).

Вариации, которые наблюдались в различных опытах, заключались лишь в том, что правая, контрольная, конечность, т. е. обычный адресат,

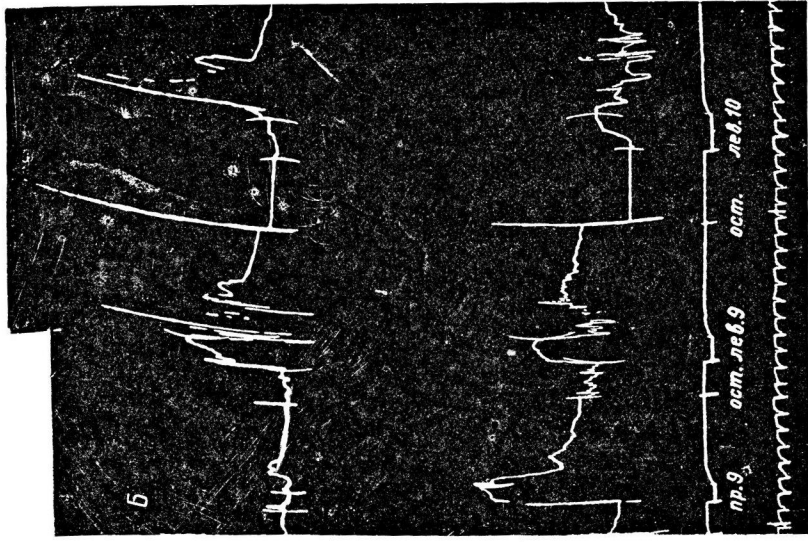
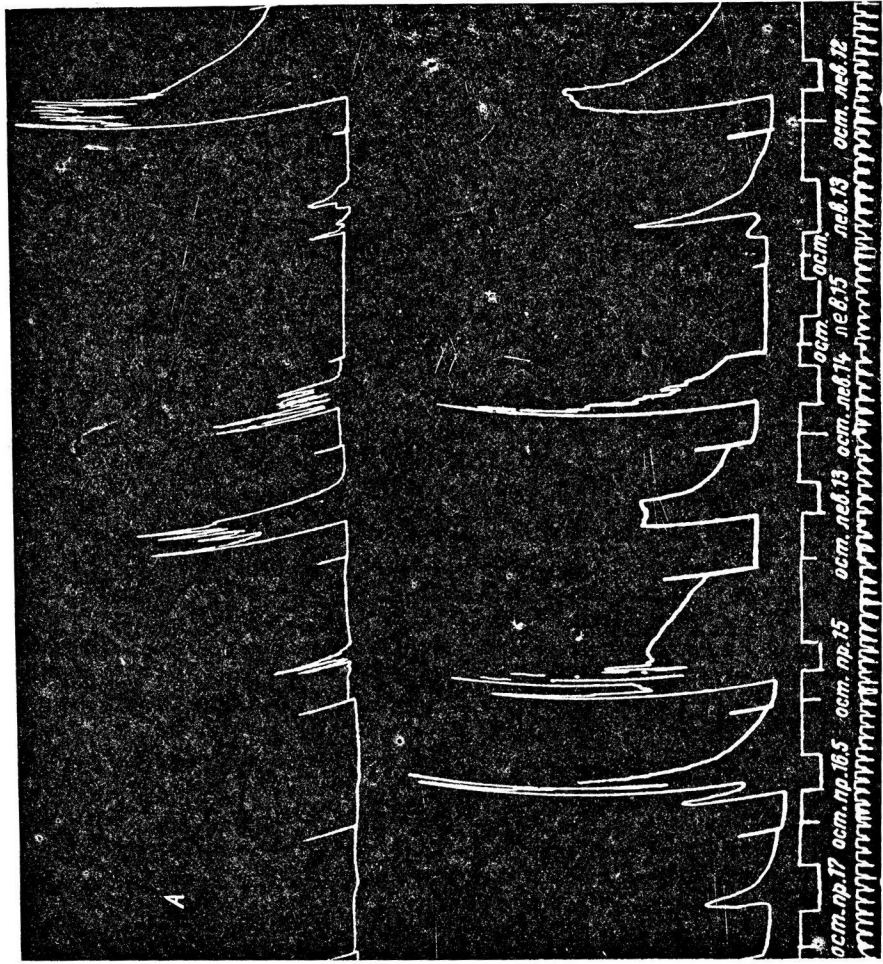


Рис. 1. Кимограммы движений конечностей при раздражении двигательных точек коры головного мозга.

А — через 1 месяц, Б — через 2.5 месяца иммобилизации левой конечности. *Свертку вниз* на рис. 1, 2, 4 и 5: движения правой конечности; движения левой конечности; отметка раздражения; отметка времени (1 сек.). *Цифры* — см. шкалы индуктора при раздражении правой (пр.) и левой (лев.) сторон; *ост.* — остановка записи.

могла сгибаться одновременно с левой (рис. 1, А) или же могла слегка разгибаться (рис. 1, В). В последнем случае получилась реакция, полностью противоположная обычной. Раздражение точки на правом полушарии, как правило, вызывало нормальный ответ — сгибание левой конечности.

Описанные особенности реакций были обнаружены на всех обследованных нами сроках иммобилизации, приблизительно в $\frac{3}{4}$ всего количества опытов. Однако надо отметить, что реакции, приведенные на рис. 1, А, чаще наблюдались на более ранних сроках иммобилизации конечности (1—1.5 месяца), а приведенные на рис. 1, В — чаще на более поздних.

Известно, что в опытах с раздражением двигательных точек коры необходимо соблюдать большую осторожность, так как в случае применения слишком сильного тока или при повреждении коры во время операции на черепе можно и у нормального животного получить одновременные сокращения антагонистических мышц. В наших опытах мы старались делать все возможное, чтобы не сомневаться относительно зависимости получаемых результатов именно от влияния предшествовавшей иммобилизации конечности. В пользу достоверности описываемых изменений говорит, прежде всего, повторяющаяся во всех опытах однозначная асимметрия реакций, ибо трудно предположить, чтобы артефакт наблюдался всегда на одной и той же стороне. Кроме того, описанное сгибание подопытной конечности при раздражении ипсилатеральной корковой точки вместе с торможением сгибателей на той стороне, где в норме они должны возбуждаться, всегда наблюдалось нами при более слабом воздействии на кору, чем при вызывании одновременного сгибания обеих конечностей (рис. 1, В). Это тоже говорит против погрешностей в постановке опытов.

Описанный факт изменения ответов на раздражение двигательных точек коры головного мозга наводит на мысль о доминантном состоянии двигательных центров иммобилизованной конечности. Действительно, эти центры как бы притягивают к себе возбуждение, адресуемое к центрам другой конечности. Эта мысль находит подтверждение в приводимых ниже наблюдениях, которые, как нам кажется, достаточно ясно говорят о таких признаках доминанты, как инерционность и способность к суммации возбуждений (Ухтомский, 1926).

В четырех опытах, на 2.5—3-месячном сроке иммобилизации, нам удалось отметить движения подопытной конечности, совпадающие с «дыхательными» движениями животного (рис. 2). Это явление, по-видимому, идентично описанному К. И. Кунетман и Л. А. Орбели (1924) для деафферентированной конечности, так как в основе того и другого лежит повышение возбудимости в двигательных нейронах.

Придя к заключению о развитии состояния доминанты в двигательных центрах при иммобилизации конечности, мы поставили перед собой вопрос о том, в каких отношениях находятся между собой центры сгибателей и разгибателей в этих условиях. Некоторые сведения по этому вопросу нам удалось получить, наблюдая за поведением животных после снятия гипсовой повязки, в условиях их свободного передвижения.

Прежде всего обращает на себя внимание чрезвычайная неловкость и замедленность движений освобожденной конечности. Если иммобилизация продолжалась 1—1.5 месяца, то конечность еще участвует в акте ходьбы, однако это происходит с большими затруднениями, так что животное сильно хромает. Часто при наблюдении создается впечатление, что конечность просто мешает животному. Это и понятно, так как животное за прошедший срок вполне научилось ходить на 3 конечностях. По-видимому, существенная причина неловкости шагательных движений конечности заключается в том, что в результате длительной бездеятельности оказались нарушенными нормальные иннервационные взаимоотношения центров сгибателей и разгибателей и их реципрокное возбуждение и тор-

можение. Через 2—3 месяца иммобилизации в силу развившейся контрактуры конечность обычно остается полусогнутой и даже не касается пола, хотя при ходьбе и совершает в воздухе некоторое подобие шагательных движений.

Нам удалось заметить определенные особенности в зависимости от времени иммобилизации. На более ранних обследованных сроках — 1—1.5 месяца — животное после снятия гипсовой повязки часто производило силь-

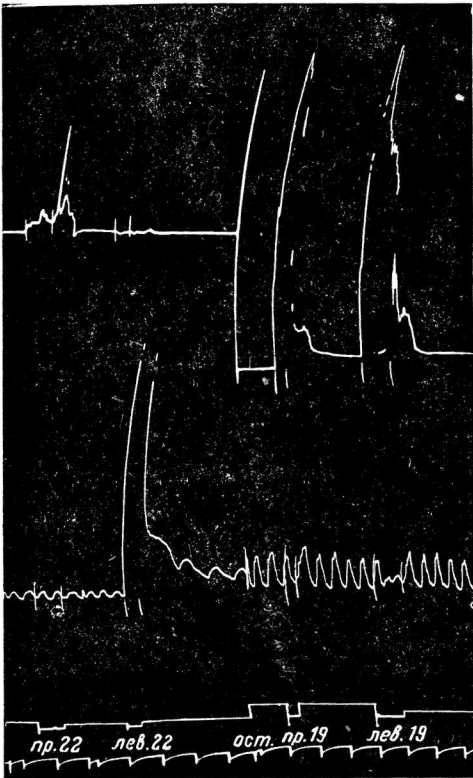


Рис. 2. «Дыхательные» движения левой конечности после ее иммобилизации в течение 2.5 мес.

Отмечены раздражения конечностей. Отметка времени 5 сек.

обеспечивает акт ходьбы, но поступающие импульсы лишь подкрепляют состояние возбуждения в доминирующем центре разгибателей. И чем больше возбуждается локомоторный аппарат, тем сильнее проявляется возбуждение в этом центре; оно уже не чередуется с возбуждением центра сгибателей, а оказывается инертным, застойным. Центры сгибателей же, по-видимому, в это время впадают в состояние сопряженного торможения.

При более длительной иммобилизации, длящейся 2—3 месяца, на смену вышеописанным приходят явления, позволяющие говорить о развитии доминанты в центрах сгибателей. Прежде всего к этому времени у кошек развивается иммобилизационная контрактура, по крайней мере ее первая рефлекторная стадия — гипертония. Теперь, после снятия гипсовой повязки, полностью отсутствует разгибательная реакция. Напротив, согнутое положение конечности при возбуждении животного еще

но, нарочито разгибание конечности во всех суставах, так что она вытягивалась и отводилась назад (рис. 3 верхний). Интересно, что особенно часто это происходило тогда, когда животное побуждалось к локомоции. В некоторых опытах можно было проследить, что животное держало лапу полусогнутой пока стояло на месте и разгибало ее, отводя несколько назад, когда начинало передвигаться. Экстензия становилась чрезвычайно резкой, когда животное переходило от ходьбы к бегу. Всего разгибательная реакция была обнаружена в 11 опытах: 7 опытов при сроке 1 месяц, 3 — при сроке 1.5 месяца и 1 — при сроке 2.5 месяца.

Это наблюдение заставляет сделать вывод, что обнаруженное в острых опытах состояние доминанты двигательных центров при сроке 1—1.5 месяца надо отнести к центрам, иннервирующим мышцы разгибатели подопытной конечности. Действительно, в спокойном состоянии эта доминанта часто никак себя не проявляет. Но она обнаруживается тотчас, как только локомоторный аппарат приходит в возбуждение. При этом уже не происходит нормального чередования возбуждения и торможения в антагонистических центрах подопытной конечности, которое

более усиливается. В ответ на малейшее прикосновение к этой конечности животное сильно сгибает ее и длительно так удерживает, лишь очень постепенно расслабляя до исходного полусогнутого положения (рис. 3 нижний). При даче эфирного наркоза, когда кошка начинает засыпать, однако сон не стал еще очень глубоким, подопытная конечность впадает в состояние резкого длительного сгибания. Оно удерживается за счет сильного напряжения сгибателей; лапу не удается разогнуть рукой даже при применении значительного усилия. В это же время контрольная конечность находится в разогнутом положении, у нее обычно несколько напряжены разгибатели, как это часто и наблюдается в норме при даче наркоза.

Таким образом, мы приходим к заключению, что после 2 месяцев иммобилизации доминанта в двигательных нейронах мышц-разгибателей уступает место доминанте в нейронах мышц-сгибателей. На повышенную возбудимость и явления доминанты в двигательных нейронах как на непосредственную причину повышения тонуса мышц и начала развития контрактуры при иммобилизации уже указывали некоторые авторы (Франкштейн, Тарушкин, Верещагин, Жуков и Лебедева).

Остановимся и на тех результатах, которые получены при раздражении самих конечностей. Прежде всего надо сказать, что одним из наиболее заметных результатов длительной иммобилизации конечности является повышение ее чувствительности. Оно ясно выражено на всех обследованных нами сроках во всех без исключения опытах

и проявляется в том, что животные становятся очень чувствительны к тактильным раздражениям выступающего из гипсовой повязки кончика лапы. Особенно эта чувствительность обостряется после снятия гипсовой повязки. В острых опытах, как правило, пороги для раздражения подопытной конечности ниже, чем для раздражения контрольной. Так, если для контрольной конечности порог чаще всего составлял 14—15 см шкалы индуктория,

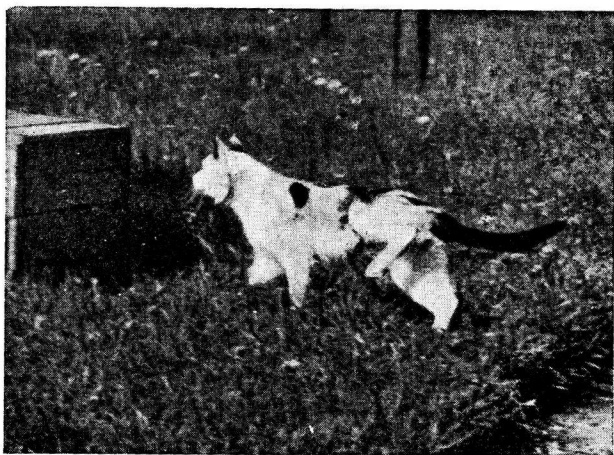


Рис. 3. Подопытные животные после снятия гипсовой повязки.

Вверху — через 1 месяц, *внизу* — через 2.5 месяца иммобилизации левой конечности.

то для подопытной — 17—18 см. Разница между порогами была обычно 2 или 3 см, доходя в некоторых опытах до 6 см. Исключение составили лишь 2 опыта, в которых соотношение порогов было обратное.

В опытах со сроками иммобилизации 16—30 дней обнаружены следующие особенности. При раздражении контрольной конечности ответная реакция сохраняет свой обычный характер, т. е. при слабых силах раздражения происходит сгибание только на стороне раздражения. Иная

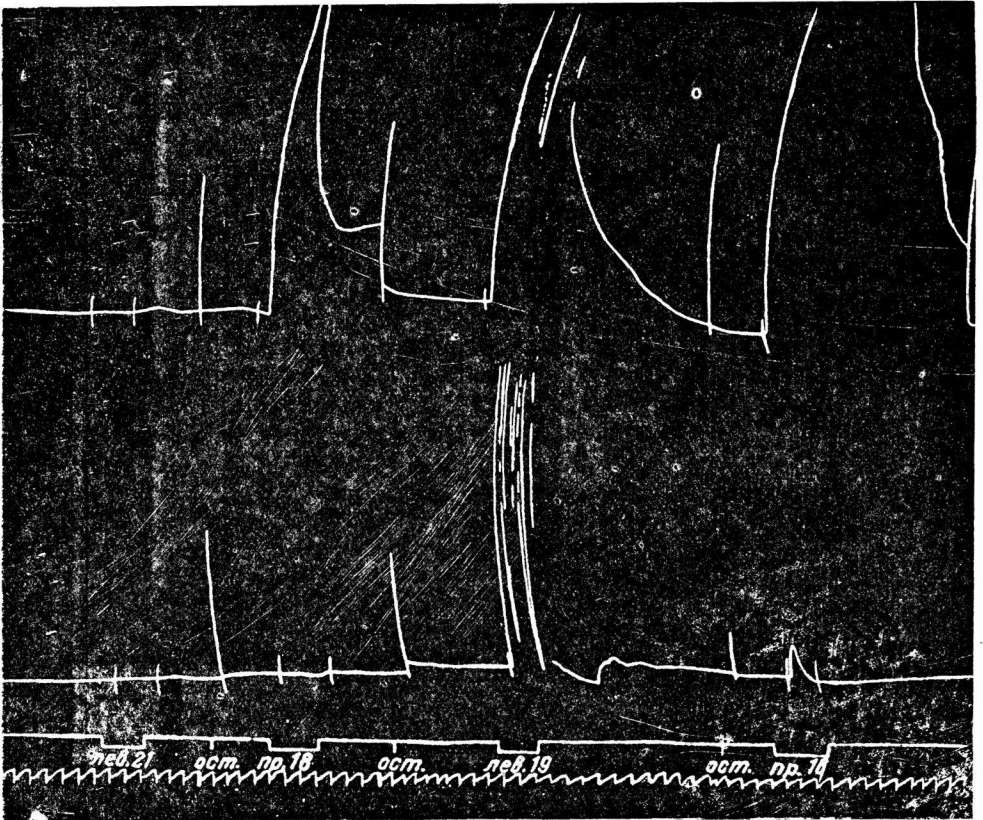


Рис. 4. Движения задних конечностей при раздражении кожи индукционным током. Иммобилизация левой конечности в течение 1 месяца.

картина наблюдается при раздражении подопытной конечности. Даже при пороговых силах происходит сгибание не только раздражаемой, но и второй конечности (рис. 4). Такие ответы имели место в 7 опытах из 10. Описанный факт говорит о том, что возбуждение легче, чем обычно, иррадирует из центров подопытной конечности в другие центры. Можно было бы предположить, что здесь имеет место притягивание возбуждения центрами контрольной конечности (скажем, по типу доминанты). Однако против этого предположения говорит наличие более низкого порога раздражения для подопытной конечности, чем для контрольной.

В период от 1.5 до 3 месяцев фиксации запись движений конечности в ответ на раздражения давала результат, прямо противоположный описанному для более ранних сроков. Из рис. 5 видно, что при раздражении подопытной конечности другая, контрольная, конечность не производит

движения или производит небольшое разгибание, т. е. наблюдается то, что обычно бывает в норме. Напротив, подопытная конечность оказывается склонной производить значительное сгибание не только тогда, когда она сама раздражается, но и при раздражении контрольной конечности. В последнем случае обе конечности производят сгибательное движение одинаково большой амплитуды. Этого в норме обычно не наблюдается, по крайней мере при раздражении умеренной силы. Мы же никогда не пользовались чрезмерно сильным раздражением. Интересно, что порог раздражения остается на подопытной стороне, как и раньше, более низ-

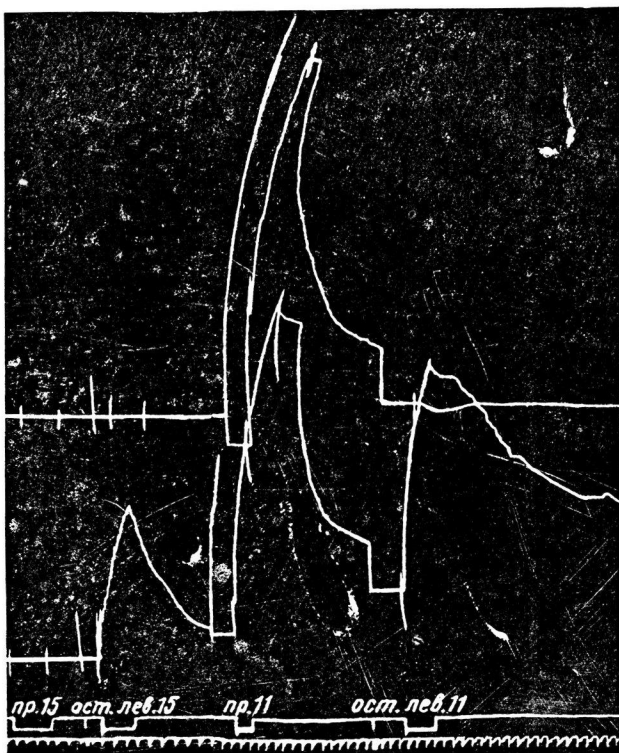


Рис. 5. Движения задних конечностей при раздражении кожи индукционным током. Иммобилизация левой конечности в течение 2.5 месяцев.

ким. Из 13 опытов, проведенных на этих сроках иммобилизации, закономерность обнаружена в 8 опытах.

Разобраться в результатах острых опытов нам помогают наблюдения за общим поведением животного до опытов. Повышенная чувствительность при прикосновении к подопытной конечности имеет место на всех сроках ее иммобилизации. Но через 16—30 дней после начала иммобилизации даже легкое раздражение подопытной конечности простым прикосновением вызывает общую оборонительную реакцию животных. Оборонительная реакция проявляется у кошек в общем двигательном возбуждении, беспокойстве, агрессивной реакции, рычании и т. п. Раздражение же контрольной конечности или любых других частей тела не вызывало такого эффекта. Позднее, начиная приблизительно с 1.5 месяцев иммобилизации, поведение животного становится иным. Теперь все его внимание направлено на подопытную конечность: еще находясь в гипсовой повязке,

особенно сразу после освобождения от нее, кошка непрерывно облизывает и покусывает эту конечность, при ходьбе постоянно делает ею отряхивательные движения (хотя конечность в силу развившейся к этому сроку гибательной контрактуры при ходьбе не касается пола). Но особенно характерно то, что раздражение других частей тела вызывает такую реакцию, как будто раздражается опытная конечность: кошка трясет ею, тянется к ней зубами, и т. п.

Очевидно, что результаты острых опытов и наблюдений за поведением животных до опыта однозначны. В первый период (16—30 дней) при раздражении подопытной лапы имеет место иррадиация возбуждения по нервным центрам, чего нет при раздражении других частей тела. Такое состояние очень похоже на начальную стадию развития истериозиса, полученного Н. Е. Введенским (1912) при длительном раздражении центростремительного нерва у лягушки. Можно предположить, что гипсовая повязка оказывает на сенсорные центры кошки какие-то влияния, приводящие в течение месяца к сдвигам, аналогичным с таковыми у лягушек при непрерывном раздражении нерва в течение нескольких часов. Как там начальная стадия развивающегося истериозиса проявляется в облегченном реагировании на раздражение другого нерва этой же лапки, так и здесь сдвиги проявляются в повышенных реакциях животного на раздражение этой же конечности. Сама же реакция носит тот же характер общего «диффузного» возбуждения, напоминающего ответ на раздражение при легком стрихнинном отравлении. Надо отметить, что вопрос о сдвигах в нервных центрах при иммобилизации конечности, сходных по механизму с истериозисом, уже был поставлен М. Рафики.

Во второй период, примерно с 1.5 месяцев иммобилизации, все данные говорят о доминантном состоянии нервных центров фиксированной конечности. А. А. Ухтомский (в работе с Каплан, 1923) вызывал в спинном мозгу лягушки путем локального фармакологического воздействия сенсорную и моторную доминанту. Он пишет, что в обоих случаях препарат отвечает на раздражение любых частей тела движением «отравленной» лапки. Но только в случае моторной доминанты эта лапка потирает место фактического раздражения, в случае же сенсорной доминанты движение не направлено на место раздражения (происходит «потирание лапки самой на себя»). Можно заключить, что в нашем эксперименте речь идет о типичной сенсорной доминанте, поскольку раздражение различных мест на теле кошки вызывает отряхивание и облизывание подопытной конечности.

Выше на основании результатов опытов с раздражением двигательных точек коры был сделан вывод о развитии доминанты в двигательных центрах иммобилизованной конечности. На основании опытов с раздражением самих конечностей, а также наблюдений за животными до острого опыта мы вынуждены считать, что наряду с доминантой в двигательных центрах, при сроках около 1 месяца, имеет место состояние, очень похожее на начальную стадию развития истериозиса. Последнее следует отнести скорее всего к сенсорным спинномозговым центрам, поскольку, во-первых, развитие истериозиса Введенский приурочивал именно к сенсорным центрам, сравнивая его с развитием стрихнинных судорог, а во-вторых, состояние доминанты, имеющее место в это время в двигательных центрах, совершенно отлично по своим проявлениям от состояния истериозиса. Поскольку позднее, с 1.5 месяцев иммобилизации, появляются данные о наличии доминанты и в сенсорных спинномозговых центрах, то начиная с этого времени можно говорить о доминанте в центрах иммобилизованной конечности вообще.

Выше указывалось, что в зависимости от сроков некоторая разница реакции намечалась и при раздражении коры. На рис. 1, А (1 месяц иммо-

билизации) видно, что раздражение корковой точки на подопытной стороне производит одновременное сгибание обеих конечностей, на рис. 1, Б (2.5 месяца иммобилизации) показано, что при слабых раздражениях подопытной стороны на контрлатеральной конечности удалось получить торможение сгибателей. Эта, казалось бы, незначительная разница в свете описанных выше данных приобретает определенное значение: иррадирующий процесс в первый период сменяется способностью к сопряженному торможению, когда в состояние доминанты приходят все спинальные центры подопытной конечности.

ВЫВОДЫ

1. Исследовалось функциональное состояние нервных центров у кошек при длительной (до 3 месяцев) иммобилизации задней конечности гипсовой повязкой в согнутом положении.

2. Данные, полученные при раздражении двигательных точек коры головного мозга, а также обнаруженные нами «дыхательные» движения подопытной конечности, подтверждают мнение других авторов относительно развития в двигательных центрах при иммобилизации состояния доминанты.

3. На более ранних обследованных нами сроках — до 1.5 месяцев — в состоянии доминанты находятся двигательные центры мышц-разгибателей иммобилизированной конечности. Позднее, через 2—3 месяца иммобилизации, доминанта развивается в центрах мышц-сгибателей; это согласуется с развитием у кошек на этих сроках фиксационной контрактуры.

4. На всех обследованных сроках иммобилизации обнаружена повышенная возбудимость центров подопытной конечности. Через 16—30 дней после начала иммобилизации она проявляется в форме, напоминающей начальную стадию развития истериозиса, описанного Введенским. Позднее, начиная с 1.5 месяцев иммобилизации, состояние нервных центров приобретает черты сенсорной доминанты. Это проявляется в преимущественных ответах подопытной конечности на раздражения не только ее самой, но и других частей тела; в последнем случае ее движения носят такой характер, как будто раздражения приложены к ней самой.

ЛИТЕРАТУРА

- Альмов А. Я. и Д. Ф. Плечитый, Докл. АН СССР, 68, 189, 1949.
 Бете А., Усп. соврем. биолог., 3, 91, 1934.
 Введенский Н. Е. (1912), Собр. соч., 4, 325, Л., 1953.
 Верещагин С. М., Е. К. Жуков и Е. М. Лебедева, Тр. Ленингр. научно-исслед. инст. травматолог. и ортопед., в. 5, 241, 1956.
 Гандельсман А. Б. Двигательная функция и иммобилизация. Дисс. Л., 1952.
 Жуков Е. К., Науч. сесс. Одесск. научно-исслед. психоневролог. инст., тез. докл., 20, Одесса, 1955.
 Кунстман К. И. и Л. А. Орбели, Изв. научн. инст. им. Лесгафта, 9, 187, 1924.
 Рафики М., Вестн. ЛГУ, № 7, 83, 1953.
 Тарушкин О. В. Электрофизиологическое исследование механизмов иммобилизационных мышечных гипертоний и контрактур. Дисс. Л., 1955.
 Ухтомский А. А. (1926), Собр. соч., 1, 208, Л., 1950.
 Ухтомский А. А. и И. И. Каплан (1923), Собр. соч., 1, 173, Л., 1950.
 Франкштейн С. И. Рефлексы патологически измененных органов. М., 1951.
 Fröhlich A. u. H. N. Meyer, Arch. f. d. Experim. Pathol. u. Pharmacol., 79, 55, 1916.
 Meyer A. W., Mitteilungen a. d. Grenzgebiete d. Med. u. Chir., 35, 651, 1912.
 Schiff A. u. E. Zak, Wien. Klin. Wchnschr., № 18, 651, 1912.
 Spiegel E. Der Tonus des Skelettmuskulatur. Berlin, 1927.

ON THE FUNCTIONAL ALTERATIONS OCCURRING IN NERVOUS
CENTERS ON IMMOBILIZATION OF AN EXTREMITY

By G. A. Nasledow

From the department of general biology, Medical Institute, Kalinin

Investigations of the functional condition of nervous centers made in cats over long periods (up to 3 months) of immobilization of a hind limb in a plaster of Paris cast support the views of other authors on the development of a dominant state in motor centers under these conditions. It has also been shown, that at early stages of the observation period — within 1.5 month — the dominant state prevails in motor centers for extensors of the restrained limb. At later dates — after 2 to 3 months of immobilization — the dominant state develops in centers for flexors; this agrees with the appearance of fixation contracture observed in the cats at this stage of the experiment. Enhanced excitability of centers for the restrained extremity could be shown all through the observation period; after 16 to 30 days from the beginning of immobilization, it assumed a form similar to the initial stage in the development of hysteriosis, described by Wedenski. At later dates, when about 1.5 month of immobilization had elapsed, the condition of the nervous centers assumed features of sensory dominance.

О НАЛИЧИИ ДВУХ ТИПОВ ИЗМЕНЕНИЯ ЭЭГ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ РЕЦЕПТОРОВ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Лю Шу-юй

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

Поступило 30 XII 1956

По вопросу изучения влияния раздражения внутренних органов на ЭЭГ имеется несколько работ.

Впервые Ф. М. Лисица (1941) установила, что механическое раздражение кишечника или желудка у курарезированных кроликов в большинстве опытов вызывает изменение потенциалов коры или в виде появления группы зубцов и повышения амплитуды медленных колебаний, или в виде резкого понижения амплитуды и учащения медленных колебаний. Э. С. Толмасская (1948), ставя опыты на кроликах, отметила, что раздражение висцеральных рецепторов вызывает депрессию спонтанных ритмов коры и подкорковых образований, более выраженную в коре. В. Е. Делов (1949) наблюдал первоначальное понижение амплитуды и частоты, сменявшееся повышением амплитуды с большой частотой в премоторной зоне коры при раздражении висцеральных нервов и органов. Работая на человеке, П. О. Макаров (1952) пришел к выводу, что раздражение желудка ведет к уменьшению амплитуды и частоты колебаний, наиболее выраженному в теменной и височной областях. Ф. Н. Серков (1955) и Н. В. Братусь (1956) получили сходные результаты, говорящие о том, что в затылочной области при раздражении различных внутренних органов наблюдается угнетение ЭЭГ, а в лобной области наряду с угнетением основного ритма — повышение амплитуды.

Необходимо отметить, что результаты всех упомянутых исследований были получены лишь в остром опыте, за исключением опытов на человеке. И до сих пор еще не имеется ни одной работы по изучению влияния раздражения внутренних органов на потенциалы ЭЭГ в хроническом опыте при бодрствовании животных. Кроме того, в упомянутых исследованиях существует немало разногласий. Согласно одним авторам — раздражение внутренних органов вызывает усиление электрической активности, другие считают, что раздражение приводит к ее понижению. Некоторые авторы считают, что изменение потенциалов наблюдается только в определенном анализаторе, вместе с тем есть указания, что изменения отмечаются и в других областях коры.

В ряде работ были сделаны попытки использовать ЭЭГ для изучения коркового представительства блуждающего нерва. Впервые Бейли и Бремер (Bailey a. Bremer, 1938) обнаружили повышение потенциала орбитальной коры. В дальнейшем это было подтверждено (Barker a. Cellhorn, 1947; Dell a. Olsen, 1951). Другим авторам (Zanchetti, Wang a. Moruzzi, 1952) удалось наблюдать только депрессию потенциалов во всей коре при раздражении вагуса. В 1951 г. Амасян (Amassian, 1951) и Даунмен (Downman, 1951) установили наличие зон для чревного нерва. В. Н. Черниговский (1956) на основании исследований К. М. Кулланды высказал мнение о наличии первой и второй зон для тазового нерва. Несомненно, большинство вышеуказанных данных может служить материалом для наших сведений о корковых ядрах этих нервов. Однако они не могут дать представления о принципе корковой локализации внутренних органов у животных при их деятельности в нормальном физиологическом состоянии.

Настоящая работа, проведенная в лаборатории высшей нервной деятельности (зав. Э. Ш. Айрапьянц) Физиологического института им. А. А. Ухтомского при Ленинградском университете, посвящена изучению влияния раздражения внутренних органов на ЭЭГ у животных с хронически вживленными электродами, которые находились в нормальном физиологическом состоянии в течение многих месяцев.

МЕТОДИКА

Исследование проводилось в специально экранированной камере на 15 кроликах в возрасте от полутора месяцев до двух лет. У каждого кролика имелось от 6 до 16 вживленных электродов. Операция вживления электродов была произведена по способу А. В. Когана с некоторыми, разработанными нами усовершенствованиями, позволяющими в пределах каждого анализатора одновременно отводить потенциалы от поверхности коры, от разных ее слоев и от подкорковых областей. От поверхности коры биопотенциалы отводились серебряными или оловянными электродами с межполюсным расстоянием 2 мм. Для отведения от глубже лежащих слоев и подкорки употреблялась тонкая серебряная проволока с хлопчатобумажной обмоткой, пропитанной для изоляции лаком. Кончики электродов освобождались от лака на расстоянии 1 мм.¹ В связи с незначительной толщиной черепа молодых кроликов в некоторых случаях для отведения с поверхности коры в качестве электродов также были применены тонкие стальные проволоочки, покрытые эмалью и баккелитовым лаком, подвергнутым в течение двух часов термической обработке при температуре 100°. Электроды укреплялись на поверхности черепа фосфат-цементом.

В опытах изучалось влияние раздражения желудка на электрическую активность мозга. Раздражение производилось раздуванием резинового баллончика под давлением 20—60 мм рт. ст. Баллончик вводился через фистулу перед опытом.

Опыт обычно длился от 1 до 2 час. Число раздражений в одном опыте обычно не превышало 8—12. Интервал между раздражителями составлял 5—10 мин. Однако при специальном изучении устойчивости изменений ЭЭГ мы в одном опыте производили ряд раздражений через каждые 30 сек.—1 мин. На одном и том же кролике опыты ставились через каждые 4—10 дней — в течение многих месяцев. Для опыта кролики брались через неделю после операции вживления электродов. Прежде всего животные приучались спокойно лежать в станке.

Запись биотоков производилась при помощи четырехканальной чернилопишущей осциллографической установки при моно- или биполярном отведении.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

В условиях хронического опыта для ЭЭГ кролика характерны непостоянство частоты и амплитуды колебаний. Однако у животных, которых удавалось приучить спокойно лежать на станке, при одинаковых условиях опыта ЭЭГ коры была довольно постоянной. В ЭЭГ затылочной области преобладали α -подобные волны (Беритов, 1945), частотой 4—7 в секунду и большой амплитуды. В лобно-двигательной области — сравнительно высокочастотные ритмы низкой амплитуды, хотя иногда наблюдались и более медленные волны частотой 1—2 в секунду, которые особенно были выражены у кроликов 1- и 2-месячного возраста.

В условиях наших опытов раздражение желудка вызывает в коре головного мозга изменения двоякого типа. Реакция первого типа — специфическая реакция, отмеченная только в лобно-двигательном анализаторе, проявляется в виде увеличения частоты потенциалов, а иногда в виде высокоамплитудных всплесков. Реакция второго типа — диффузная реакция, наблюдается по всей коре или в форме угнетения α -подобного ритма с увеличением частоты и уменьшением амплитуды более частых колебаний, или в виде уменьшения частоты и амплитуды ритмов, а иногда даже в виде полного сглаживания колебаний потенциалов (рис. 1). Реакция первого типа может быть выражена на протяжении всего периода раздражения. Однако во многих случаях она отмечалась только в начале раздражения. Реакция второго типа имеет последствие; почти на всех приведенных рисунках видно, что эта реакция продолжается некоторое время и после прекращения раздражения.

Вышеописанные два типа изменений ЭЭГ находятся в зависимости от функционального состояния подопытного животного и от силы раздражения. Реакция второго типа наблюдается почти на каждое раздражение, тогда как первый тип ответа даже при среднем и сильном раздувании желудка отмечается не всегда.

¹ Гистологический контроль мест, из которых производилось отведение, еще не произведен.

При небольшой силе раздражения оба типа реакции часто отсутствуют. У сытых, а также у возбужденных кроликов обе реакции менее заметны или отсутствуют.

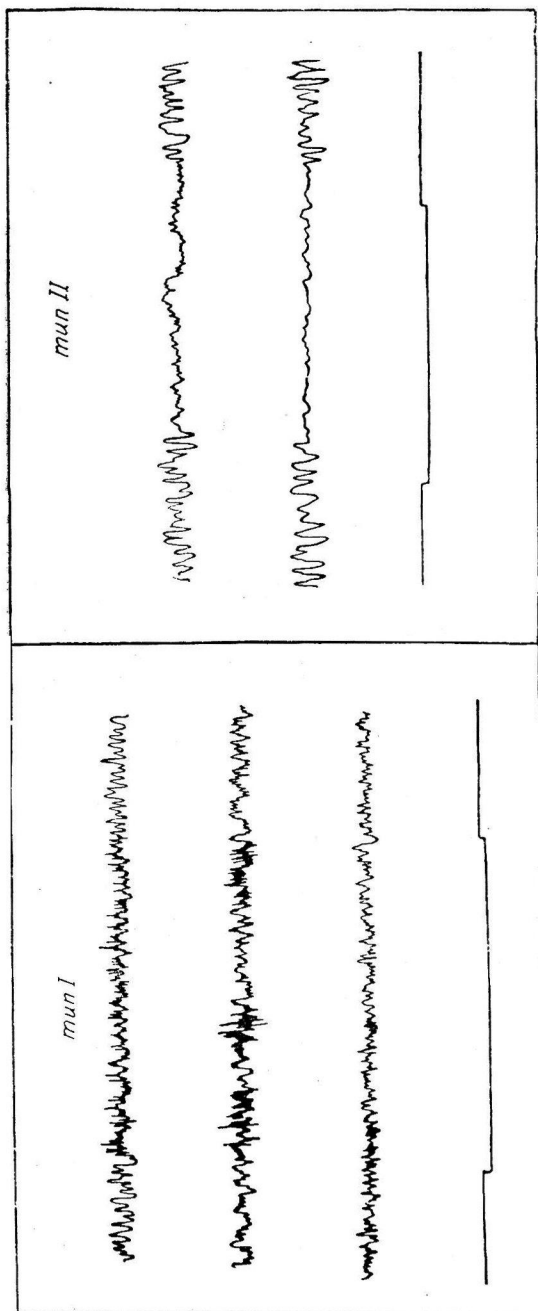


Рис. 1. Два типа изменений ЭЭГ кролика при раздражении внутренних органов.

Тип первый может быть отмечен только в лобно-двигательной области коры головного мозга. *Сверху вниз*: электрограммы соответственно опытам 28 III, 29 V, 20 VI 1956; отметка раздражения. *Тип второй* может быть отмечен по всей коре. *Сверху вниз*: электрограммы соответственно опытам 27 VI и 24 IV 1956; отметка раздражения.

На молодых кроликах эти два типа изменений ЭЭГ оказываются значительно сильнее выраженными и более стойкими, не исчезают после ряда раздражений (рис. 2). Из рисунка видно, что на протяжении 11½-минутной записи мы 13 раз производили раздражение, и тем не менее выше-

описанные изменения сохранялись, хотя имело место некоторое уменьшение выраженности.

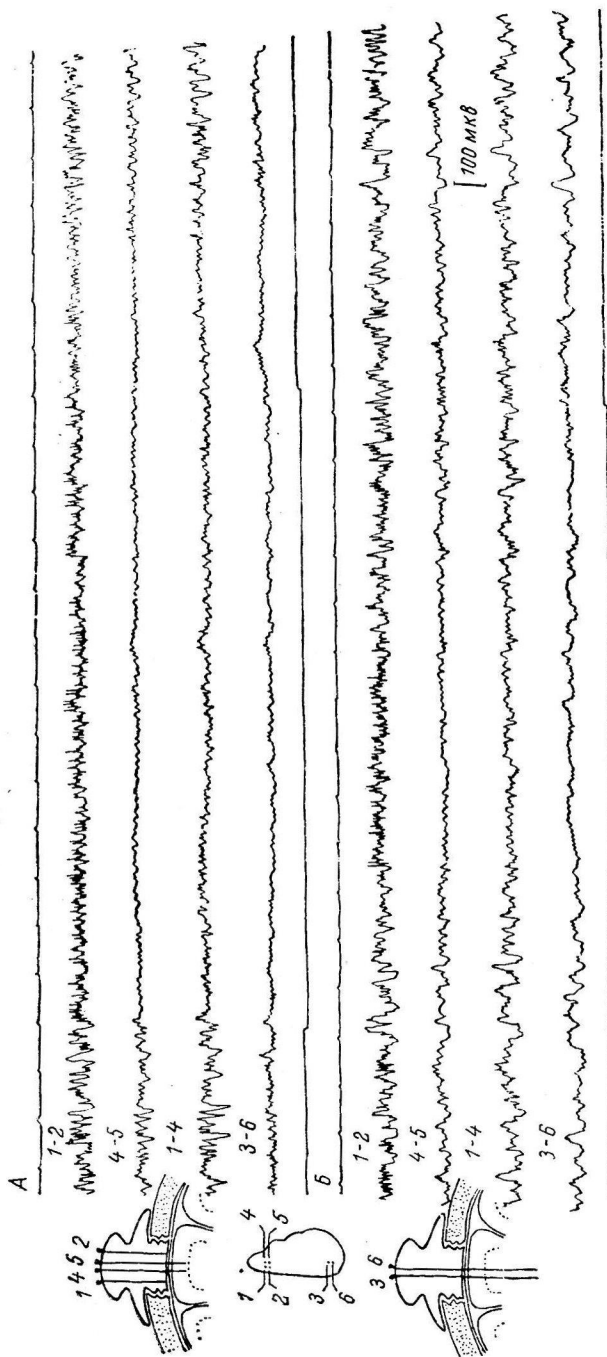


Рис. 2. Сохранение изменений ЭЭГ после ряда повторных раздражений внутренних органов на полуторамесячном крольке.

A — 2-е раздражение; *B* — 12-е раздражение. *Сверху вниз*: отметка времени (1 сек.); отведение от поверхности лобно-двигательной области коры; от лобно-двигательной области коры на глубине 1,5 мм; от затылочной области коры на глубине 9 мм; отведение от подкорки; отметка раздражения. *Цифрами над электродами и на схемах обозначены номера электродов, использованных для отведения биоэлектрических потенциалов.* От. 28 III 1956.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши данные о том, что в затылочной области коры головного мозга кролика преобладают медленные волны большой амплитуды, а в лобно-двигательной области — быстрые волны меньшей амплитуды, согласуются

с данными, полученными на этих животных в условиях острого опыта (Ectors, 1936; Kornmüller, 1932; Толмасская, 1948; Братусь, 1956, и

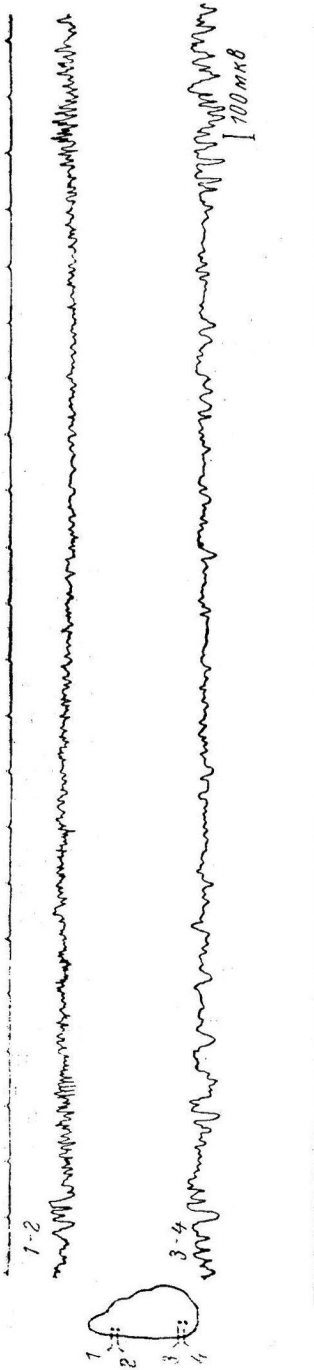


Рис. 3. Реакция второго типа, одновременно зарегистрированная в затылочной и в лобно-двигательной областях. *Сверху вниз:* отметка времени (1 сек.); отведение от поверхности лобно-двигательной области коры; от поверхности затылочной области; отметка раздражения. Оп. 24 VI 1956.

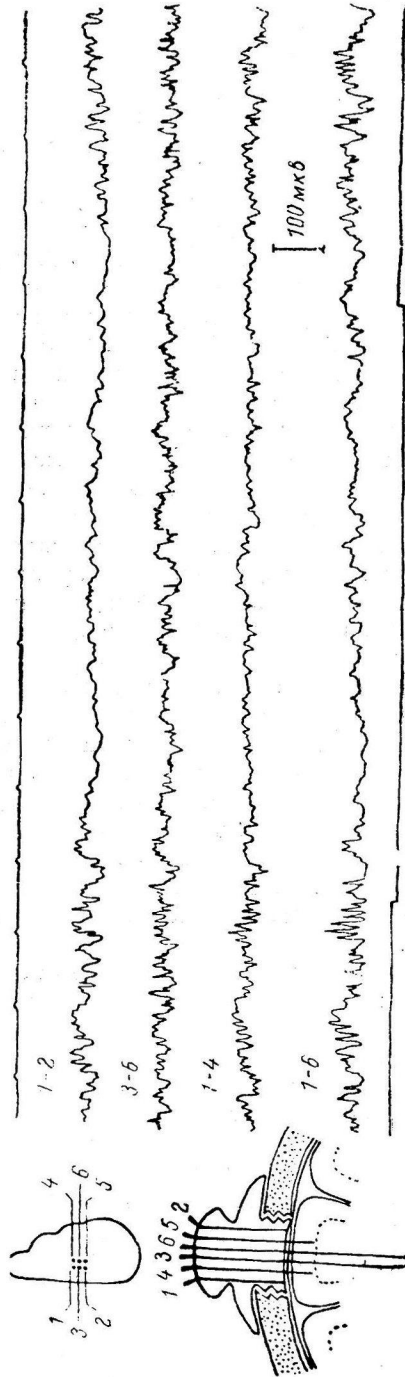


Рис. 4. Наличие реакции второго типа на поверхности коры, в более глубоких слоях ее, а также в подкорковых областях. *Сверху вниз:* отметка времени (1 сек.); отведение от поверхности теменно-слуховой области коры; от теменно-слуховой области коры на глубине 10 мм; от теменно-слуховой области коры на глубине 1 мм; отведения от подкорки; отметка раздражения. Оп. 2 III 1956.

др.). В лобной области иногда наблюдаются медленные потенциалы с частотой 1—2 в секунду, которые особенно выражены у кроликов 1- и 2-месячного возраста; как нам кажется, эти потенциалы тесно связаны с ды-

ханием подопытного животного, что также было отмечено Б. Х. Гуревичем (1952).

В литературе нередко встречаются высказывания или приводятся факты о наличии двух типов изменений ЭЭГ при световом (Bishop a. O'Leary, 1936; Bartley, O'Leary a. Bishop, 1937; Forbes a. Morison, 1939; Bartley, 1941; Monnier, 1952; Gellhorn, 1954, и др.) и звуковым раздражениях (Артемьев, Гершуни и Марусева, 1949; Артемьев, 1951; Новикова, Русинов и Семиохина, 1952; Gellhorn, 1954, и др.). Подобные высказывания имеются также в работах А. И. Ройтбака (1954) и А. Б. Когана (1956). Специфический электрический ответ, имеющий короткий латентный период около 19 мсек. (Larsson, 1953), выражен только в соответствующей проекционной области коры в виде преимущественно двухфазного колебания (Bishop a. O'Leary, 1936, и др.) или в форме зубцов и увеличения амплитуды при прерывистом раздражении (Bernhaut, Gellhorn a. Rasmussen, 1953). Диффузная реакция, имеющая больший латентный период (50—90 мсек. — Larsson, 1953), в виде угнетения спонтанной активности распространяется по всей коре (Ройтбак, 1954, и др.). В наших условиях опыта медленная скорость чернильной записи не позволила уловить эту незначительную разницу латентных периодов между двумя типами реакции. Однако наши данные показывают, что как по характеру изменений, так и по пространственному распределению можно выделить два типа изменений ЭЭГ не только при раздражении внешних анализаторов, но и при раздражении внутренних анализаторов.

Вопрос о природе реакции первого типа решен давно. Что касается диффузной реакции, то ее природа до настоящего времени все еще остается неясной. Ф. Н. Серков (1955) и Н. В. Братусь (1956), наблюдая угнетение электрической активности затылочной области коры при появлении залпов импульсов в лобно-двигательной области, предположили, что реакция второго типа является выражением процесса торможения в коре, развивающегося по принципу индукции. Однако нам удалось наблюдать второй тип реакции одновременно и в затылочной и в лобно-двигательной областях (рис. 3), а также наличие второго типа реакции не только на поверхности коры, но и в более глубоких слоях ее и, кроме того, в подкорковых областях (рис. 2 и 4). Подобные данные были получены Ф. М. Лисицей (1941), Э. С. Толмасской (1948) и П. О. Макаровым (1952). Исходя из вышесказанного, предположение Серкова и Братусь надо признать спорным.

В последние годы появились многочисленные данные (Moruzzi a. Magoun, 1949; Lindsley, Bowden a. Magoun, 1951; M. Scheibel, A. Scheibel, Mallica a. Moruzzi, 1955; Gauthier, Parma a. Zanchetti, 1956, и др.), говорящие о связи реакции второго типа с сетевидной формацией ствола мозга. Однако в связи с чрезвычайной сложностью вопроса эти данные требуют дальнейшего внимательного изучения. Нами выдвигается предположение, что первый тип реакции является нервно-проекционным, а второй, возможно, как-то отражает сложные нервно-сосудистые связи через определенные подкорковые структуры. Мы считаем, что каждый рефлекс представляет собой сложный рефлекторный акт нервно-сосудистого характера (Быков, 1955) и что это особенно имеет место при раздражении внутренних органов.

Нам кажется, что наши данные дают возможность объяснить разногласия, существующие между рядом авторов. Можно полагать, что ответы, описанные Э. С. Толмасской (1948), П. О. Макаровым (1952) и Занчети, Ван и Морuzzi (Zanchetty, Wang a. Moruzzi, 1952), представляют собой реакции второго типа (диффузный ответ). Что касается реакций первого типа (специфический ответ), то они представляют собой следствие проекции внутренних органов в лобно-двигательной области. Подтверждением

этому служат факты В. Е. Делова (1949), Ф. Н. Серкова (1955) и Н. В. Братусь (1956).

Кроме того, приведенные данные также свидетельствуют о том, что механизм отражения в коре головного мозга интероцептивных рефлексов принципиально сходен с механизмом отражения экстероцептивных рефлексов, хотя между ними имеют место и некоторые различия (Айрапетьянц, 1952). Например, изменения ЭЭГ второго типа могут быть легко вызваны раздражением внутренних органов (наши данные и др.); при звуковом раздражении они менее выражены; наименее эффективно световое раздражение (Bernhaut, Gellhorn, Rasmussen, 1953).

ВЫВОДЫ

1. В условиях хронического опыта на кроликах нами было показано наличие двух типов изменений ЭЭГ при раздражении внутренних органов (желудка).

2. Первый тип реакций (специфический ответ) отмечен только в лобно-двигательной области в виде увеличения частоты ритмов, а иногда в виде всплеск колебаний большой амплитуды. Тип второй (диффузный ответ) наблюдается по всей коре в форме угнетения α -подобного ритма, а иногда в виде сглаживания колебаний потенциалов. Высказывается предположение, что первый тип реакций является следствием процессов в проекционных зонах коры, а второй не является выражением процесса торможения в коре по принципу индукции.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов. М.—Л., 1952.
- Артемьев В. В., Физиолог. журн. СССР, 37, № 6, 688, 1951.
- Артемьев В. В., Г. В. Гершуни и А. М. Марусева, VII Всесоюзн. съезд физиолог., биохим. и фармаколог., АМН СССР, 99, 1949.
- Беритов И. С., Бюлл. exper. биол. и мед., 20, в. 6, 11, 1945.
- Братусь Н. В., Физиолог. журн. СССР, 42, № 2, 232, 1956.
- Быков К. М., Физиолог. журн. СССР, 41, № 6, 731, 1955.
- Гуревич Б. Х. Исследования в области ЭЭГ коры ненаркотизированных животных. Автореф. дисс. Л., 1952.
- Делов В. Е., Сб., посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, 117, Изд. ВММА, 1949.
- Коган А. Б., Докл. 20-й Междунар. конгр. физиолог., 259, 1956.
- Лисица Ф. М., Бюлл. exper. биол. и мед., 12, в. 5—6, 261, 1941.
- Макаров П. О., Физиолог. журн. СССР, 38, 281, 1952.
- Новикова Л. А., В. С. Русинов и А. Ф. Семиохина, Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 6, 844, 1952.
- Ройтбак А. И. О биоэлектрических явлениях в коре при ее прямом раздражении и при периферических раздражениях. Автореф. дисс. Тбилиси, 1954.
- Серков Ф. Н., сб. «Высшая нервная деятельность и кортико-висцеральные взаимоотношения в норме и патологии», Киев, 68, 1955.
- Толмасская Э. С., Бюлл. exper. биол. и мед., 24, в. 5, 413, 1948.
- Черниговский В. Н., Журн. высш. нервн. деят., 6, в. 1, 53, 1956.
- Amassian V. E., J. of Neurophysiol., 14, 433, 1951.
- Bailey P., E. Brauer, J. of Neurophysiol., 1, 405, 1938.
- Barker S. H., E. Gellhorn, J. of Neurophysiol., 10, 133, 1947.
- Bartley S. H. Vision. N. Y., 1941.
- Bartley S. H., J. L. O'Leary, G. H. Bishop, Am. J. Physiol., 120, 604, 1937.
- Bernhaut M., E. Gellhorn, A. T. Rasmussen, J. of Neurophysiol., 16, № 1, 21, 1953.
- Bishop G. H., J. L. O'Leary, Am. J. Physiol., 117, 292, 1936.
- Dell P., R. Olsen, C. R. Soc. Biol., Paris, 145, 1084, 1951.
- Downman C. B. B., J. Physiol., 113, 434, 1951.
- Ectors L., Arch. int. de physiol., 43, № 3, 287, 1936.
- Forbes A., B. R. Morison, J. of Neurophysiol., 2, 112, 1939.

- Gauthier C., M. Parma, A. Zanchetti, EEG Clin. Neurophysiol., 8, № 2, 237, 1956.
Gellhorn E., Brain, 77, № 3, 401, 1954.
Kornmüller A. E., J. Psych. Neurol., 44, № 4, 447, 1932.
Larsson L.-E., EEG Clin. Neurophysiol., 5, № 3, 377, 1953.
Lindsley O. B., J. W. Bowden, H. W. Magoun, EEG Clin. Neurophysiol., 14, 265, 1951.
Monnier M., J. of Neurophysiol., 15, № 6, 469, 1952.
Moruzzi G., H. W. Magoun, EEG Clin. Neurophysiol., 1, № 4, 455, 1949.
Scheibel M., A. Scheibel, A. Mallica, G. Moruzzi, J. of Neurophysiol., 18, № 4, 309, 1955.
Zanchetti A., S. C. Wang, G. Moruzzi, EEG Clin. Neurophysiol., 4, № 3, 357, 1952.

EXPERIMENTAL STUDY OF THE TWO TYPES OF EEG RESPONSES TO STIMULATION OF INTERNAL ORGAN

By Liu Shih-yih

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

The responses of the cortex to stimulation of the stomach have been studied in unanesthetized rabbits by means of implanted electrodes. The existence of two independent types of responses has been established. Type I (specific response) is characterized by spikes, or by augmentation of the electrical potentials, shown only in the frontal motor cortex. Type II (diffuse response) is marked by blocking of spontaneous cortical potentials, or even by prevalence of «flat» waves widespread over the whole cortex.

These observations have been discussed and shown to cast doubt upon the hypothesis that type II responses depend upon a mechanism of negative induction within the cerebral cortex.

К ВОПРОСУ ОБ АДАПТАЦИИ РЕЦЕПТОРОВ

В. Г. Бокша

Физиологическая лаборатория Института хирургии им. А. В. Вишневского, Москва
Поступило 27 II 1956

В связи с широким размахом исследований по интероцепции большое значение приобретает детальное изучение функциональных особенностей рецепторов и природа их адаптации. Как известно, адаптация является одним из важных физиологических свойств рецепторов, имеющих большое значение как в нормальной деятельности организма, так и при ее нарушении.

В работах Эдриана (1931, 1935), Мэтьюса (Matthews, 1931), Бронка (Bronk, 1929), изучавших явления адаптации в рецепторах, имеется лишь указание на отличие адаптации от утомления: первая развивается быстро, а второе — медленно. Однако ни один из этих авторов не подошел к решению вопроса о природе адаптации рецепторов. Из зарубежных ученых только Гогланд (Hoagland, 1936; Hoagland, Rubin, 1936) провел исследования для выяснения данного вопроса. Он выдвинул химическую теорию адаптации кожного тактильного рецептора, объяснив ее воздействием ионов калия на свободные нервные окончания, возбудимость которых при этом понижалась.

Советские ученые более глубоко подошли к решению этой проблемы. Характерным для них является подход к вопросу с общепарабиологических позиций, рассматривающих адаптацию рецепторов как одну из приспособительных реакций организма. Эту мысль особенно отчетливо подчеркивает А. А. Ухтомский (1934, 1945). Он указывает, что «адаптация — это самоограничение начавшейся активности в субстрате; своими собственными продуктами в возбужденном состоянии субстрат пользуется как ограничивающим фактором для углубления возбуждения на месте». Ухтомский связывает адаптацию рецепторов с парабиотическим торможением, указывая на ее активный приспособительный характер. Об активном тормозном характере адаптации говорят также В. П. Черниговский (1949), А. М. Уголев, В. М. Хаюгин, В. Н. Черниговский (1950), В. М. Хаюгин (1952) в своих исследованиях по интероцептивной адаптации.

В лаборатории П. К. Анохина в течение ряда лет изучались функциональные особенности различных интероцепторов. На основании этих исследований было выдвинуто положение о том, что рецепторы каждого органа имеют свои специфические особенности, свое собственное время и характер адаптации, в зависимости от той функции, которую данный орган выполняет (Анохин и Шумилина, 1947; Анохин, 1951; Широкая, 1951; Бокша, 1952). Естественно, что в ходе этих работ также встал вопрос о природе адаптации рецепторов. П. К. Анохин (1953) отмечает, что «когда мы говорим об адаптации рецепторов, то имеем в виду их тормозное состояние». Однако более подробно вопрос о природе адаптации на основании проведенных в лаборатории исследований освещен не был.

Мы изучали несколько лет физиологические особенности интероцепторов мочевого пузыря, их адаптацию. В данной работе представлены результаты экспериментальных исследований, которые дают нам возможность высказать свои соображения по вопросу о природе адаптации рецепторов.

МЕТОДИКА

Для разрешения поставленного вопроса мы использовали осциллографическую методику. Естественно, что поскольку речь идет об исследовании функционального состояния самих рецепторов, то об этом можно достоверно судить только по изучению посылаемых ими нервных импульсов, при улавливании этих импульсов непосредственно около рецепторов.

Опыты проводились на децеребрированных или на нормальных кошках, находящихся под внутривенным уретановым наркозом. После вскрытия брюшной полости кошки, в стенку ее мочевого пузыря вставлялись две канюли. Через одну из них под определенным давлением в пузырь поступал теплый физиологический раствор. Другая канюля соединялась с водным манометром для регистрации на кимографе внутрипузырного давления. Для длительного удерживания высокого давления в пузыре мочеиспускательный канал перевязывался. После достижения адаптации рецепторов опорожнение мочевого пузыря производилось искусственно через канюлю, которая до этого служила для поступления жидкости в пузырь. Импульсы отводились от периферического отрезка тазового нерва. Для отведения применялись серебряные электроды. Животное помещалось в экранизированную камеру. Регистрация электрических потенциалов производилась двухлучевым катодным осциллографом с усилителем.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При пустом мочевом пузыре (внутрипузырное давление 0 мм) импульсы в периферическом отрезке тазового нерва обычно отсутствуют. Иногда достаточно небольшого повышения давления в пузыре (10—20 мм вод.

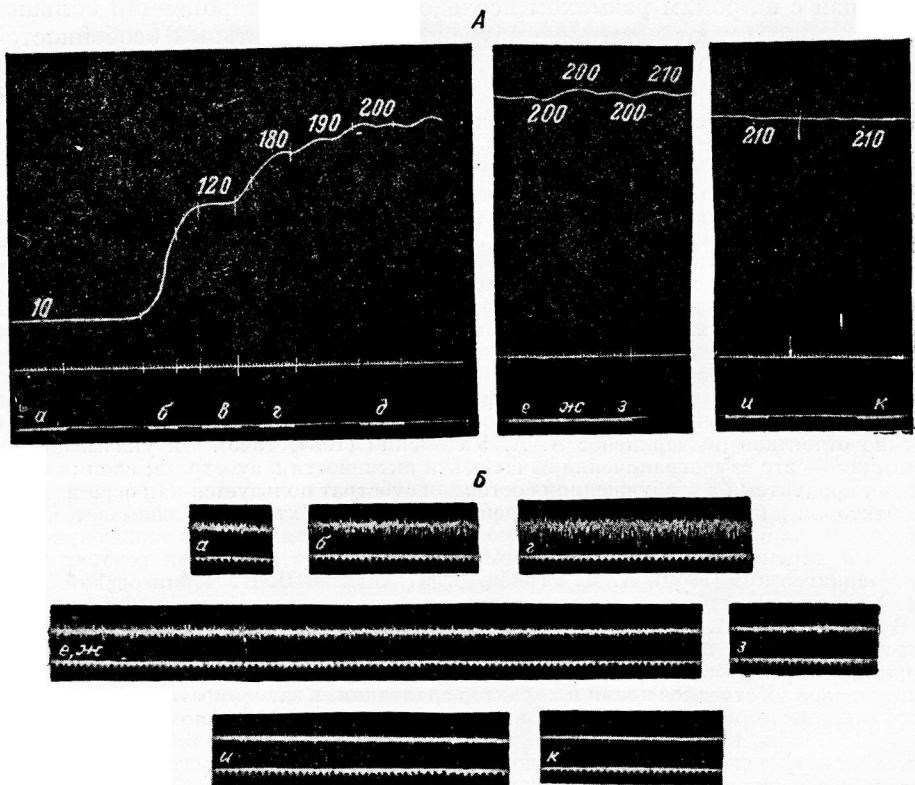


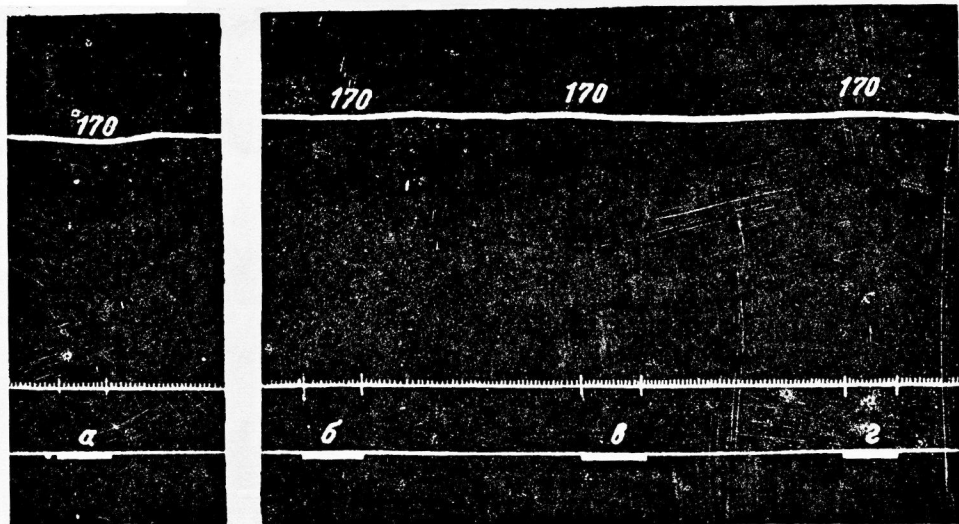
Рис. 1. Регистрация внутрипузырного давления (А) и импульсов с периферического отрезка тазового нерва (Б) в момент повышения давления в мочевом пузыре и при длительном удержании его на высоком уровне.

Сверху вниз для всех рисунков. Для А: запись внутрипузырного давления (в мм вод. ст.); отметка времени (1 сек.); отметка момента регистрации нервных импульсов. Для Б: импульсы в периферическом отрезке тазового нерва; отметка времени (1/20 сек.). Стрелкой отмечен момент остановки кимографа.

ст.), чтобы в нервах появилась отчетливая импульсация (рис. 1: А, а; Б, а). Наполняя мочевой пузырь физиологическим раствором и тем самым повышая внутрипузырное давление, мы следили за изменением нервных импульсов, возникающих в рецепторах мочевого пузыря. Увеличение давления

в пузыре вызывает резкое усиление импульсации как по амплитуде, так и по частоте параллельно увеличению этого давления (рис. 1: А, б, г; В, б, г). Внутрипузырное давление повышалось до определенного уровня (170—220 мм вод. ст.) и затем длительно удерживалось на этом уровне. На этом фоне наблюдались колебания давления в пределах 5—30 мм вод. ст. В начале опыта эти колебания были большими; со временем амплитуда их уменьшалась, и, наконец, они исчезали совсем. Эти колебания связаны с изометрическими сокращениями *m. detrusoris*. Во время колебаний

А



Б

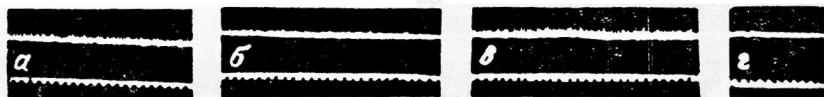


Рис. 2. Волнообразный характер импульсаций в периферическом отрезке тазового нерва (Б) при стабильном внутрипузырном давлении (А).

импульсация усиливается при подъеме и уменьшается при снижении давления (рис. 1: А, е, ж, з; В, е, ж, з). Другими словами, импульсация в тазовом нерве точно отражает все колебания внутрипузырного давления.

Длительное удерживание внутрипузырного давления на высоком уровне, означающее, что интероцентры мочевого пузыря подвергаются действию постоянного, длительно действующего раздражителя, приводит к характерному изменению импульсации в тазовом нерве. Амплитуда импульсов постепенно уменьшается. Затем уменьшается также их частота, т. е. происходит урежение ритма. Наконец, импульсация полностью исчезает (рис. 1: А, и, к; В, и, к).

Следует указать еще на один факт в характере изменения импульсации. Несмотря на то, что со временем колебания внутрипузырного давления прекращаются, в ряде опытов исчезновение импульсации приобрело волнообразный характер. Импульсация прежде чем исчезнуть то усиливалась, то ослаблялась, то вновь усиливалась (рис. 2: А, а, б, в, г; В, а, б, в, г). Это изменение импульсации, как мы только что указали, не

было связано с колебаниями внутрипузырного давления и зависело, видимо, от каких-то иных процессов в рецепторах, о чем мы подробнее будем говорить при обсуждении полученных результатов. Итак, несмотря на продолжающееся раздражение интероцепторов мочевого пузыря, импульсация в тазовом нерве исчезает. Мы рассматриваем это исчезновение импульсации как выражение адаптации интероцепторов мочевого пузыря. Промежуток времени, необходимый для исчезновения импульсации, мы обозначаем как время адаптации рецепторов. Время адап-

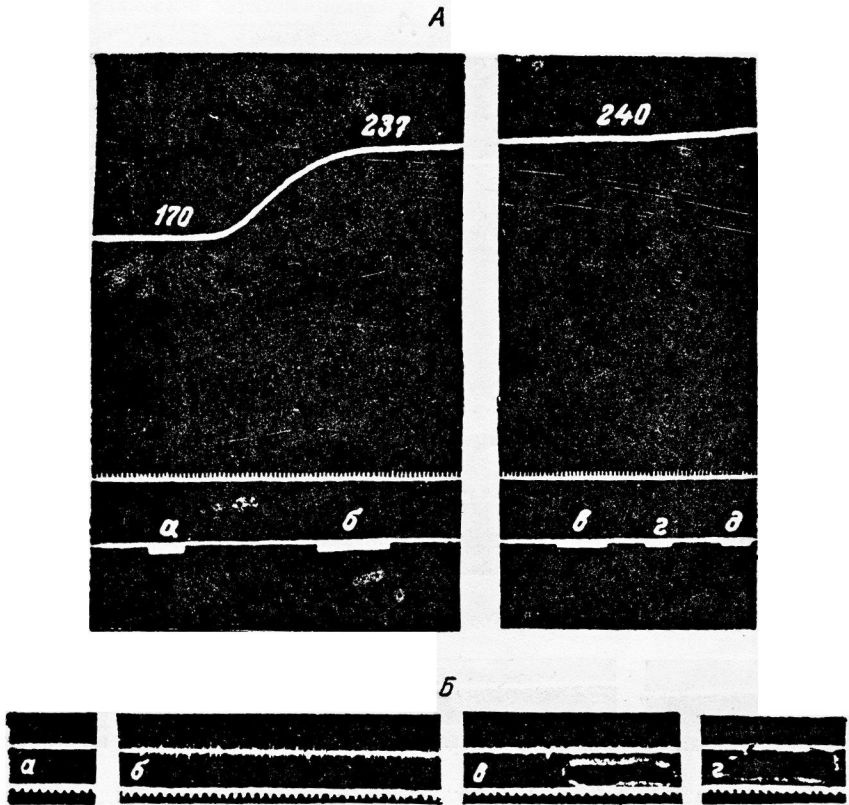


Рис. 3. Регистрация внутрипузырного давления (А) и импульсов с периферического отрезка тазового нерва (Б) при дополнительном подъеме давления в мочевом пузыре.

тации интероцепторов мочевого пузыря при длительном удерживании внутрипузырного давления на физиологическом уровне (170—220 мм вод. ст., или 13—17 мм рт. ст.) равняется 25—60 мин., причем чем выше давление, тем время адаптации больше.

Достигнув состояния адаптации рецепторов, мы дополнительно повышали давление в пузыре до 250—300 мм вод. ст. Повышение давления вновь вызывало в нерве появление импульсов. Если это повышенное давление поддерживалось, то появившаяся импульсация постепенно ослабевала и, наконец, исчезала — та же самая картина, которая имела место до этого (рис. 3: А, а, б, в, г; Б, а, б, в, г). Однако в этом случае импульсация исчезала довольно быстро — уже через несколько минут. Это зависит от того, что давление в пузыре во втором случае увеличивалось всего на 50—100 мм вод. ст., считая от уровня 170—220 мм как исходного. Очевидно, что рецепторам для адаптации к более слабому раздражителю требуется меньше времени, чем для адаптации к раздражителю сильному.

После достижения адаптации рецепторов наполнение мочевого пузыря прекращалось и производилось его искусственное опорожнение; внутрипузырное давление соответственно начинало снижаться. Снижение давления само по себе не возрождает импульсацию в нервном стволе, но малейший подъем давления вслед за снижением его сразу же вызывает появления импульсов, амплитуда и частота которых зависит от величины, на которую мы повысили давление (рис. 4: А, а, б, в; Б, а, б, в). Этот факт

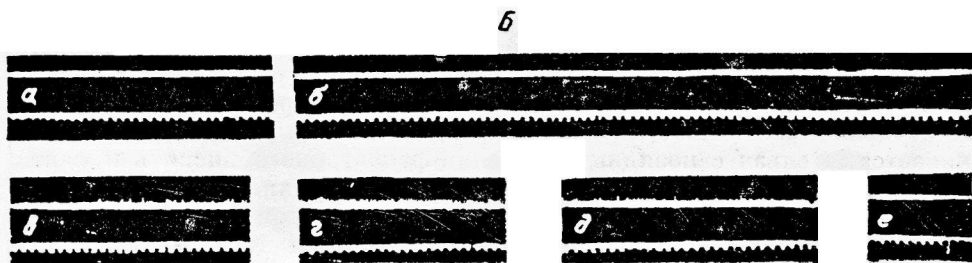
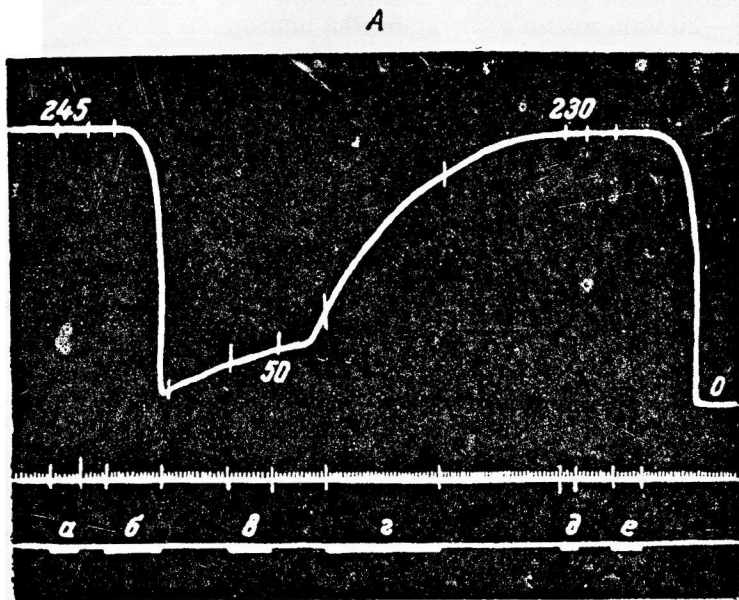


Рис. 4. Регистрация внутрипузырного давления (А) и импульсов с периферического отрезка тазового нерва (Б) в момент достижения адаптации рецепторов, при снижении давления в мочевом пузыре и в период повторного наполнения пузыря.

говорит о том, что интероцепторы приобретают способность реагировать на новое раздражение чрезвычайно быстро после удаления предыдущего раздражителя.

Мы добивались обычно полного опорожнения пузыря, снижая давление в нем до исходных цифр (0—20 мм вод. ст.). После опорожнения, спустя некоторый промежуток времени, который колебался в наших опытах от 0.5 до 20 мин., мы снова нагнетали жидкость в пузырь. Во всех случаях при повторном наполнении мочевого пузыря в тазовом нерве появлялась импульсация. Она усиливалась параллельно увеличению давления и затем при длительном удерживании давления на высоком уровне постепенно исчезала, т. е. вновь наступала адаптация рецепторов (рис. 4: А, г, д, е; Б, г, д, е). Однако время адаптации при повторном

наполнении пузыря изменялось в зависимости от того, через какой промежуток времени производилось повторное нагнетание жидкости. Чем меньше этот промежуток, тем быстрее адаптируются рецепторы при повторном нагнетании. Например, в одном из опытов были получены следующие цифры. При первом наполнении мочевого пузыря адаптация была достигнута за 54 мин. При перерыве 7 мин. время адаптации при повторном наполнении пузыря оказалось равным 22 мин. При перерыве 0.5 мин. адаптация наступила уже через 1.5 мин. Опытами установлено, что при перерыве 18—20 мин. время адаптации при повторном длительном раздражении интероцепторов мочевого пузыря равнялось времени адаптации при первичном раздражении рецепторов. Следовательно, если способность к восстановлению импульсации в ответ на новое раздражение появляется сразу же после удаления предыдущего постоянного раздражителя, то способность к длительному удерживанию этой импульсации к восстановлению первоначального времени адаптации появляется значительно медленнее. Для суждения о скорости восстановления функциональных свойств рецепторов надо принимать во внимание оба эти фактора.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прежде всего необходимо обсудить следующее предположение: не является ли исчезновение импульсации при длительном повышении давления в мочевом пузыре следствием утомления рецепторов? Такое предположение следует отвергнуть. Мы указывали, что если после исчезновения импульсации снизить давление в пузыре, то даже небольшой подъем его вслед за снижением сразу же снова вызывает появление импульсов в нерве. Это указывает на то, что рецепторы после снижения давления тотчас же приобретают способность реагировать на новое раздражение. Как известно, после наступления утомления должно пройти довольно длительное время для того, чтобы восстановилась функциональная способность рецепторов. Мы наблюдали, что более слабое раздражение интероцепторов вызывает и более быстрое исчезновение импульсации в нерве. Рассматривая это явление с точки зрения утомления рецепторов, трудно объяснить, почему такое «утомление» развивается скорее от действия слабого раздражителя и наступает медленнее, когда сила раздражителя увеличивается. Нельзя с позиции утомления рецепторов объяснить и факт волнообразности в процессе изменения импульсации. Следовательно, мы должны отказаться от теории утомления рецепторов и связать исчезновение импульсации в нерве под влиянием длительного раздражения интероцепторов мочевого пузыря с процессом другого характера.

Для решения вопроса о природе этого процесса обратимся к осциллограммам. Внешним выражением адаптации рецепторов является изменение афферентных импульсов. В этом изменении можно отметить ряд фаз. Вначале импульсация имеет большую амплитуду и высокую частоту. Постепенно амплитуда начинает уменьшаться. Вслед за тем частота становится более редкой. Наконец, импульсация исчезает совсем — момент, характеризующий завершение развития процесса адаптации. Все эти изменения импульсации (уменьшение амплитуды, урежение ритма, исчезновение импульсов) происходят несмотря на то, что сила раздражителя остается постоянной. По нашему мнению, это позволяет провести аналогию между этими явлениями и теми переходными фазами, которые наблюдаются при развитии парабактериального торможения. Далее, мы указывали, что при повторном раздражении рецепторов время адаптации тем меньше, чем короче перерывы, «отдых» рецепторов. Это можно объяснить тем, что торможение, возникающее при повторном длительном раздражении рецепторов, суммируется с торможением, оставшимся после пре-

дыдущего раздражения; естественно, что чем меньший промежуток времени, через который происходит повторное раздражение рецепторов, тем в более короткий срок разовьется полное торможение или адаптация рецепторов.

Опираясь на высказывания И. П. Павлова (1932), что охранительному торможению находят аналогии и в низших отделах нервной системы, законно провести параллель между адаптацией рецепторов и охранительным торможением. Как охранительное торможение, являясь активным процессом, служит для защиты нервных корковых клеток от дальнейшего истощения при чрезмерной работе, так и адаптация, в основе которой также лежит тормозная реакция, ограждает рецепторные клетки от утомления, давая возможность организму приспособливаться к изменяющимся условиям среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., Тр. 4-й сесс. АМН СССР, 5, М., 1951; в сб. «Нервная регуляция кровообращения и дыхания», 147, М., 1953.
- Анохин П. К. и А. И. Шумилина, Физиолог. журн. СССР, 33, № 3, 275, 1947.
- Бокша В. Г., Бюлл. exper. биолог. и мед., 33, в. 5, 24, 1952.
- Павлов И. П. (1932), Полн. собр. соч., 3, ч. 2, 225, 1951.
- Уголев А. М., В. М. Хаятин, В. Н. Черниговский, Физиолог. журн. СССР, 36, № 1, 117, 1950.
- Ухтомский А. А., Физиолог. журн. СССР, 17, 1114, 1934; Собр. соч., 4, 1945.
- Хаятин В. М. Вопросы физиологии интероцепции, в. 1, 524, М.—Л., 1952.
- Черниговский В. Н., Тр. ВММА, 17, 395, 1949.
- Широкая В. М., Физиолог. журн. СССР, 37, № 5, 606, 1951.
- Эдриан Е. Д. Основы ощущений. 1931; Механизм нервной деятельности. М.—Л., 1935.
- Bronk D. W., J of Physiol., 67, 270, 1929.
- Hoagland H., J. Gen. Physiol., 19, 943, 1936.
- Hoagland H., M. A. Rubin, J. Gen. Physiol., 19, 939, 1936.
- Matthews B., J. of Physiol., 71, 64, 1931.

ON THE NATURE OF ADAPTATION OF RECEPTORS

By V. G. Boksha

From the physiological laboratory, A. V. Vishnevski Institute of Surgery, Moscow

Adaptation of interoreceptors of the urinary bladder has been studied in cats by means of oscillographic techniques.

Stimulation of interoreceptors (filling the bladder with saline) evokes the appearance of impulsation along the pelvic nerve. Although the stimulation is applied continuously and with unvarying intensity, the impulsation is subject to alternating rise and fall. This ebb and flow pattern reveals the interaction between excitatory and inhibitory processes. The eventual development of impulsation patterns assumes an orderly sequence — declining amplitude, slowing down of rhythm, disappearance of impulses — which may be likened to the transitory phases of developing parabolic inhibition.

Disappearance of impulsation is an expression of the adaptation attained by receptors. The greater the intensity of stimulation, the longer is adaptation time, an intensive excitatory process opposing the onset of inhibition over a longer period. As soon as stimulation has ceased, the receptor regains its capacity of responding to a new stimulus. On reiterated stimulation, adaptation is developed the sooner, the shorter are intervals between stimuli, the inhibition developing due to summation of residual inhibition persisting after previous stimulation. When intervals reach 18—20 minutes, adaptation time resumes its original values.

О ЛОКАЛИЗАЦИИ ЦЕНТРОВ ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ЛЯГУШКИ

Т. М. Загоруйко

Отдел сравнительной физиологии Института экспериментальной медицины АМН СССР
и Лаборатория зрительного анализатора Института физиологии им. И. П. Павлова
АН СССР, Ленинград

Поступило 21 VI 1956

Наиболее дифференцированным и развитым отделом головного мозга лягушки являются зрительные доли среднего мозга. Тут сходятся различные афферентные пути: зрительные в *tectum opticum*, слуховые в *torus semicircularis*, общей кожной чувствительности тела и головы в передних глубоких отделах *tegmentum*, а также пути из других отделов центральной нервной системы. Отсюда же начинаются многочисленные эфферентные пути, в частности *tr. tecto-bulbaris* и *tr. tecto-spinalis*. Известно, что удаление зрительных долей лягушки вызывает слепоту. Однако в литературе есть указания, что средний мозг амфибий начинает терять значение зрительного центра, хотя и образует еще довольно крупный отдел головного мозга (Шмальгаузен, 1935, и др.).

В то же время ряд авторов (Herrick, 1925, и др.) считает, что передний мозг амфибий по своему уровню развития стоит ниже, чем у рыб. С другой стороны, А. А. Заварзин в «Очерках по эволюционной гистологии нервной системы» дает несколько сравнительных картин строения той части полушарий, на месте которой у млекопитающих развивается новая кора (неокortex). У рыб эта часть представлена просто эпендимой и никаких нервных элементов не содержит. У амфибий, как впервые было показано В. И. Рубашкиным (1903), в ней имеются уже нервные элементы. Эти элементы расположены около эпендимы и имеют довольно правильное плоскостное распределение, свойственное всем оптическим структурам, начиная от сетчатки, среднего мозга и до зрительной области коры млекопитающих, где слоистость достигает своего максимального развития. Кроме того, у амфибий, в отличие от рыб, довольно четко сформирован дорзальный зрительный бугор. В него входят: переднее ядро зрительного бугра, диффузное ядро и наружное коленчатое тело. Диффузное ядро получает волокна общих видов чувствительности из спинного мозга, а наружное коленчатое тело — волокна из зрительного тракта. Рубашкину удалось показать, что отсюда зрительные импульсы и импульсы общих видов чувствительности передаются по *fr. thalamo-corticalis* в кору переднего мозга. Формируются новые эфферентные пути, связывающие передний и промежуточный мозг.

Все это говорит за то, что у амфибий изменяется значение переднего мозга как органа преимущественно обонятельного, как это наблюдается у водных позвоночных. Можно предположить, что соответственно двойным условиям жизни у амфибий, помимо среднемозговых центров, закладываются нервные образования, свойственные наземным животным.

Именно у амфибий, у которых впервые в филогенетическом ряду появляются зачаточные элементы коры, в которую проецируются различные формы чувствительности, впервые отмечается и роль переднего мозга в регуляции различных функций в организме. Была показана регулирующая роль переднего мозга для спинномозговых рефлексов (Сеченов и Пашутин, 1868; Бирюков, 1938; Соловьева, 1939, и др.). После удаления переднего мозга отмечено значительное снижение спонтанных движений, отсутствие защитных реакций, потеря способности к самостоятельному питанию (Goltz, 1869; Бехтерев, 1896). наблюдалось также уменьшение хронаксии и увеличение реобазы двигательного нерва, нарушение водного обмена, окислительно-восстановитель-

ных процессов, снижение прочности условных рефлексов (Баяндуров, 1949; Карамян, 1951, и др.).

Показано, что в ответ на раздражение рецепторов в головном мозгу как теплокровных, так и холоднокровных животных возникают электрические колебания, позволяющие довольно точно определить область, в которую приходят при этом афферентные импульсы (Саркисов, 1938; Ливанов, 1938; Коган, 1949; Ройтбак, 1949; Bernhard, 1940, и др.).

Учитывая рассмотренный литературный материал и разногласия о представительстве зрительного анализатора в головном мозгу лягушек, нам казалось интересным подвергнуть этот вопрос электрофизиологическому изучению.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на озерных лягушках (*Rana ridibunda*). Для обездвиживания животных применялся 25%-й раствор уретана, в количестве 1.0—1.5 мл, вводившийся в брюшную лимфатический мешок. В части опытов обездвиживание осуществлялось

либо кураре (инъецировалось 1—1.5 мл 1%-го раствора), либо разрушением спинного мозга. Веки освещаемого глаза перед опытом удалялись, чтобы исключить закрывания глаз. Через отверстие в черепе обнажались передний, промежуточный и средний мозг. Твердая мозговая оболочка не вскрывалась, чтобы предохранить мозг от высыхания. Исследование проведено на темноадаптированных животных. Освещался левый глаз, правый либо закрывался светонепроницаемым пластырем, либо удалялся. Во время опыта животное находилось в свето- и звукоизолированной экранированной камере. Электрические потенциалы отводились монополярно: один электрод ставился на обнаженную дорзальную поверхность мозга (I), второй (II) — на кость черепа (рис. 1). Разности электрических потенциалов усиливались двухканальным четырехкаскадным усилителем переменного тока. Симметричная схема усилителя обеспечивала возможность независимой регистрации двух процессов при одновременной записи. Регистрация производилась шлейфным осциллографом.

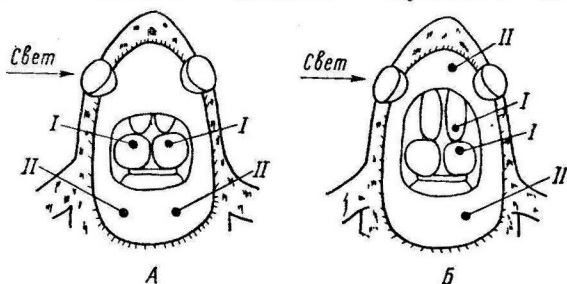


Рис. 1. Схема расположения электродов при отведении от среднего мозга и полушарий переднего мозга.

А — отведение от противоположной и одноименной зрительных покрывшек среднего мозга; Б — от переднего мозга и зрительной покрывшки. Остальные обозначения в тексте.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Электрические реакции зрительных покрывшек среднего мозга. При освещении глаза (в пределах от $1/300$ до $1/2$ сек.) электрическая реакция противоположной зрительной покрывшки является сложной дифференцированной реакцией, при хорошем функциональном состоянии препарата значительно превышающей время действия светового раздражителя. Электрический ответ зрительной покрывшки максимально выражен в передней части дорзомедиальной области. Было обнаружено, кроме того, что в ответ на освещение одного глаза электрическая реакция возникает не только в противоположной по отношению к освещаемому глазу зрительной покрывшке, где оканчивается зрительный нерв раздражаемого глаза, но также и в одноименной зрительной покрывшке. На рис. 2 приведены электрограммы некоторых опытов этой серии. Как можно видеть на кривых, электрическая реакция одноименной зрительной покрывшки начинается после скрытого периода, превышающего скрытый период противоположной зрительной покрывшки. Электрический ответ носит в общем такой же характер как и в противоположной зрительной покрывшке: он состоит из начальных медленных колебаний и иногда следующих за ними медленных повторяющихся волн (рис. 2, В).

Скрытые периоды реакций одноименной и противоположной зрительных покрывок равны в среднем соответственно 94 и 71 мсек. Бóльший, по сравнению с противоположной зрительной покрывкой, скрытый период ответа одноименной покрывки говорит о физиологическом происхождении регистрируемого электрического эффекта. Кроме того, для контроля в отдельных определениях производилась изолированная регистрация процессов в одноименной зрительной покрывке, для чего второй усилитель в камере отключался от препарата (рис. 4, В).

На рис. 3 представлены электрограммы опыта, где интенсивность освещения последовательно составляла 11.5 и 0.5 люкс. При сравнении элек-

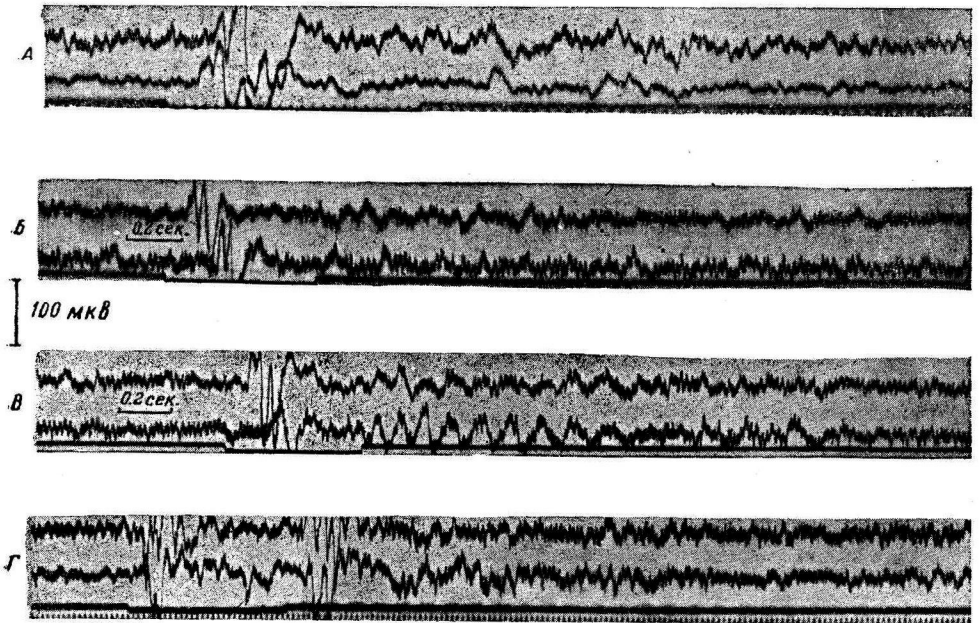


Рис. 2. Электрические реакции зрительных покрывок при освещении глаза.

А — сверху вниз: электрический ответ одноименной зрительной покрывки; противоположной; отметка света; отметка времени (1/50 сек., для *Б* и *В* см. масштаб). *Б, В, и Г — сверху вниз:* электрический ответ противоположной зрительной покрывки; одноименной; остальные обозначения те же, что на осц. *А*. (На осц. *Г* присутствие ответа на выключение света объясняется тем, что животное в этом опыте было обездвижено кураре).

трограмм обращает на себя внимание, что изменение интенсивности светового раздражителя влияет на развитие процессов в обеих покрывках, однако явления в противоположной и одноименной покрывках разыгрываются не параллельно. Так, например, при освещенности 11.5 люкс (*А*), когда электрическая реакция в противоположной покрывке уже почти прекратилась, в одноименной покрывке еще долго сохраняется повышенная электрическая активность. Интересные отношения обнаруживаются при освещенности 0.5 люкс (*Б*): в одноименной зрительной покрывке при этой освещенности отчетливо оформленные электрические колебания развиваются лишь далеко в последствии и уже тогда, когда в противоположной покрывке разыгрываются сильно затянувшиеся следовые явления.

Укорочение времени действия светового раздражителя также вызывает резкое изменение в электрическом ответе одноименной покрывки. Так, электрический ответ на световые стимулы длительностью $1/10$ — $1/300$ сек.

состоит лишь из небольших отклонений и выглядит значительно более слабым и коротким по сравнению с реакциями на раздражители большей длительности. В этой связи укажем, что Ренш (Rensch, 1955) отмечает отсутствие электрических изменений в одноименной покрывке при небольших интенсивностях света.

Нами была предпринята попытка выяснить пути распространения зрительных афферентных импульсов в одноименную зрительную покрывку. Были поставлены опыты, в которых производилась перерезка среднего мозга по границе между левой и правой зрительными покрывками. Электрограммы одного из таких опытов приведены на рис. 4, А, В и В. Можно видеть, что перерезка между зрительными покрывками до кости не уничтожает электрический ответ в одноименной покрывке, а также заметно не увеличивает скрытый период реакции (рис. 4, В).

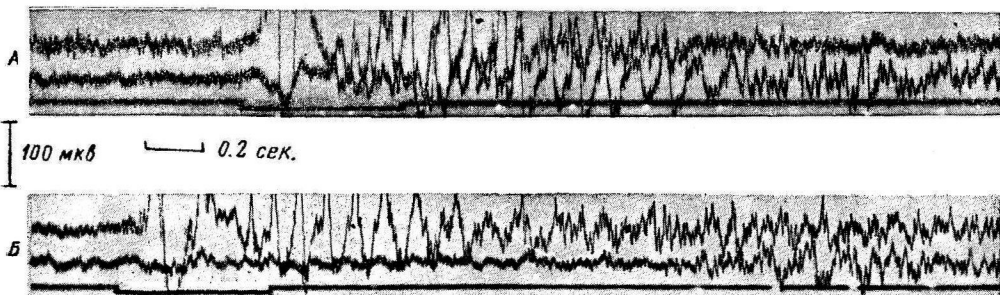


Рис. 3. Электрические реакции зрительных покрывок в ответ на световое раздражение. А — освещенность 11.5; В — 0.5 люкс. *Сверху вниз*: ответ противоположной по отношению к освещаемому глазу зрительной покрывки; одноименной; отметка света. Колебания первой группы волн ответа на кривой А настолько велики, что усилитель частично срезает амплитуду.

Для дальнейшего анализа путей поступления импульсов в одноименную покрывку у лягушки за два часа до опыта удалялся передний мозг и головной мозг отделялся от спинного под продолговатым. В начале опыта производилась одновременная регистрация активности обеих покрывок (рис. 4, Г): на электрограммах можно видеть реакции противоположной и одноименной покрывок. Упрощенная форма ответов, очевидно, обусловлена предшествующей травмой (удаление переднего мозга и отделение головного мозга от спинного). Затем зрительные покрывки отделялись друг от друга, причем перерезка захватывала в этом случае мозжечок, продолговатый мозг и часть промежуточного. Эти опыты позволили установить, что при сохранении связи между правой и левой зрительными долями только через небольшой участок промежуточного мозга электрические реакции в одноименной зрительной покрывке сохраняются почти в таком же виде, как и до перерезки по средней линии продолговатого мозга, мозжечка, среднего мозга и части промежуточного (рис. 4, Д). После продолжения разреза через весь промежуточный мозг электрический ответ не удается зарегистрировать ни в одноименной, ни в противоположной зрительных покрывках (рис. 4, Е). Перерезка захватывала хиазму и, таким образом, прекращала передачу импульсов в мозговые отделы зрительного анализатора.

Электрические реакции полушарий переднего мозга при освещении глаза. Электрическая активность в переднем мозгу регистрировалась нами от дорзальной поверхности противоположного по отношению к освещаемому глазу полушария (рис 5). На электрограммах переднего мозга обращает на себя внимание значи-

тельная спонтанная активность — волны с частотой 8—18 в секунду и амплитудой 30—75 мкв, а также более частые меньшей амплитуды колебания. На рис. 5 (Б—Д) видно, что при освещении глаза, помимо электрического ответа в среднем мозгу, развивается отчетливая электрическая

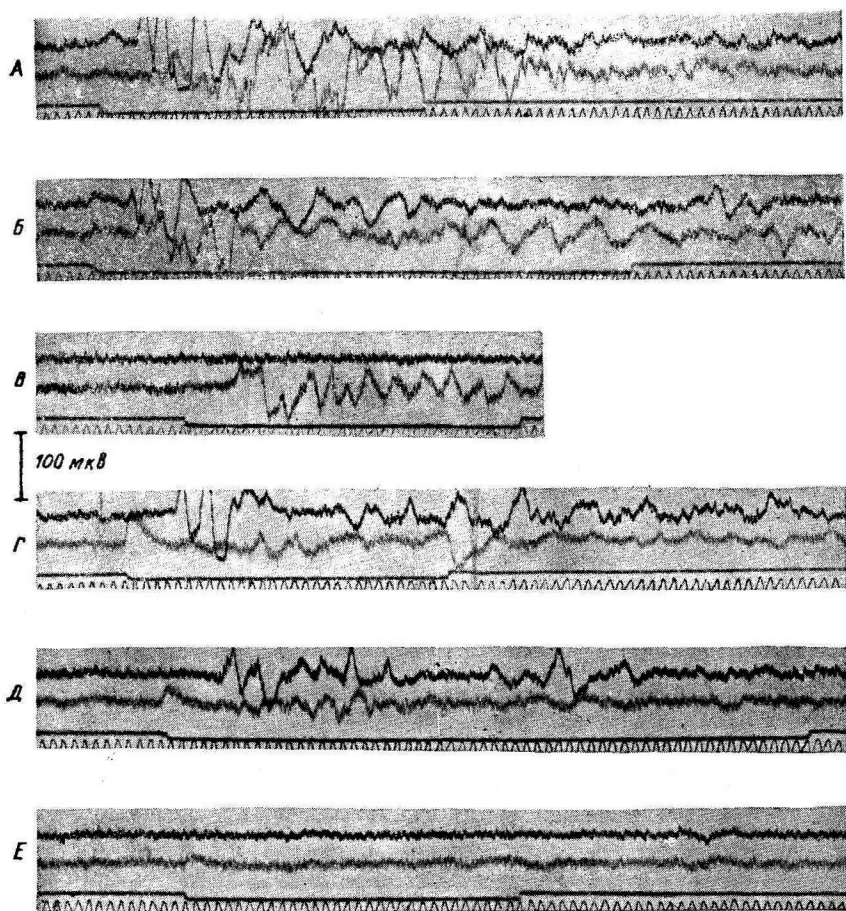


Рис. 4. Электрические реакции зрительных покрывок при освещении глаза.

А — до и *Б* — после перерезки по границе между зрительными долями; *В* — изолированная регистрация одноименной покрывки (нижняя кривая), электроды противоположной зрительной покрывки отключены от усилителя; *Г* — электрическая реакция зрительных покрывок после удаления переднего мозга и отделения спинного мозга под продолговатым; *Д* — электрограмма, полученная на том же препарате после разреза по средней линии через продолговатый мозг, мозжечок и средний мозг; *Е* — электрограмма, полученная на том же препарате после перерезки по средней линии промежуточного мозга. *Сверху вниз*: электрограмма противоположной зрительной покрывки; одноименной; отметка света; отметка времени (1/50 сек.).

реакция также и в полушариях переднего мозга. Реакция эта начинается после скрытого периода, равного в среднем 85 мсек., что на 15 мсек. превышает скрытый период электрической реакции противоположной зрительной покрывки. На представленных кривых видно, что электрический ответ на включение света в переднем мозгу имеет вид медленного однофазного или двухфазного отклонения с амплитудой свыше 100 мкв, вслед

за которым наблюдается еще ряд повышенных, по сравнению со спонтанными, электрических колебаний. На электрограммах (кроме *Д*) имеет место также реакция на выключение света.

Из сравнения скрытых периодов электрических ответов переднего мозга и одноименной зрительной покрывки следует, что скрытый период переднего мозга является более коротким, чем скрытый период одноимен-

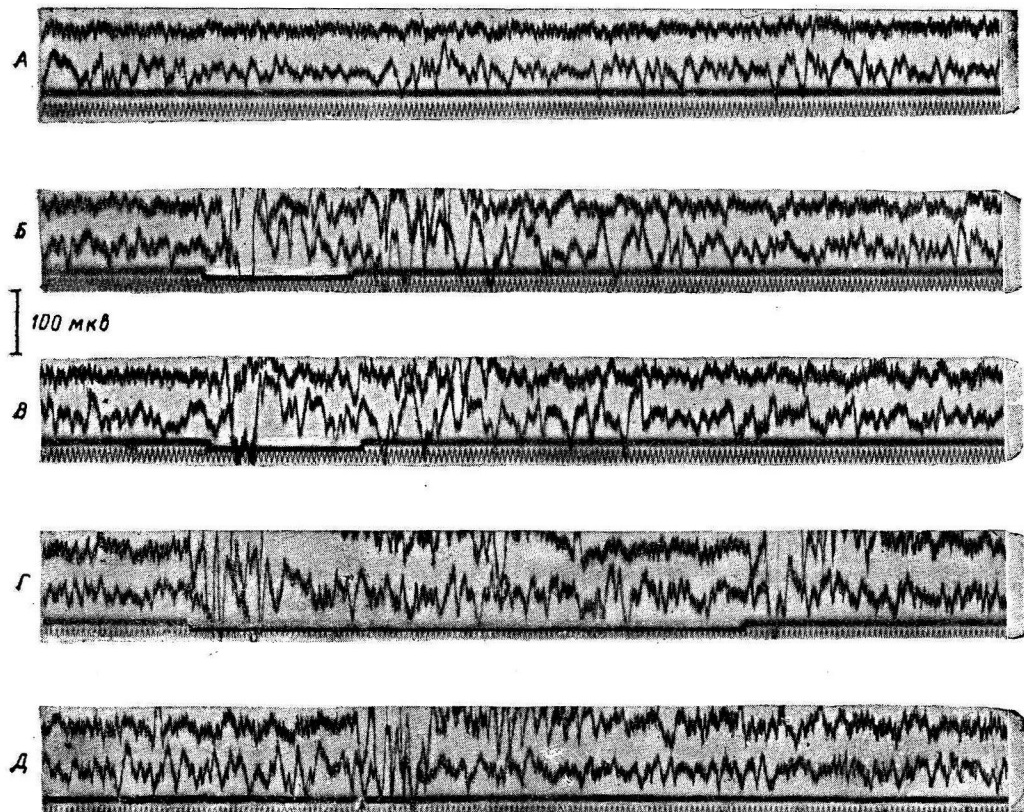


Рис. 5. Электрическая активность зрительной покрывки среднего мозга и полушарий переднего мозга.

А — запись без раздражения; *Б* — электрическая реакция при освещенности 11.5 люкс; *В* — то же при 0.5 люксах; *Г* — электрическая реакция при освещении глаза в течение 2 сек.; *Д* — электрический ответ при длительности вспышки 1/300 сек. Освещенность для *Г* и *Д* — 230 люкс. *Сверху вниз*: электрограмма противоположной зрительной покрывки; полушарий переднего мозга; отметка света (на *Б, В, Г* — смещение линий вниз, на *Д* — стрелка); отметка времени (1/50 сек.).

ной зрительной покрывки, хотя оба они и являются более длинными при сопоставлении со скрытым периодом противоположной зрительной покрывки. При нанесении коротких световых стимулов, когда спонтанный фон, предшествовавший раздражению, был большим, в переднем мозгу вслед за начальным ответом иногда наблюдалось угнетение фоновой активности (рис. 5, *Д*).

Записи электрических ответов на рис. 5 (*Б, В*) показывают, что уменьшение интенсивности освещения снижает амплитуду начальных колебаний как электрической реакции зрительной покрывки, так и ответа переднего мозга. Наличие электрической реакции полушарий переднего мозга

при изолированной регистрации электрической активности только переднего мозга, большой скрытый период этой реакции по сравнению с реакцией противоположной зрительной покрывки и отсутствие электрического ответа переднего мозга при его отделении от промежуточного — все это свидетельствует о том, что перед нами реакция нервных элементов переднего мозга на освещение глаз.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Нами показано, что, несмотря на полный перекрест волокон зрительного нерва у лягушек, возникающие в ответ на освещение глаз электрические реакции не ограничиваются первичными зрительными центрами в противоположной по отношению к освещаемому глазу зрительной покрывке. Они могут быть обнаружены и в одноименной зрительной покрывке.

По каким же путям происходит распространение импульсов в одноименную по отношению к освещаемому глазу зрительную покрывку? Большой по сравнению с противоположной зрительной покрывкой скрытый период ответа покрывки одноименной стороны позволяет предположить более длинный афферентный путь к одноименной покрывке. И. С. Беритов и Л. Р. Цкипуридзе (1942) полагают, что в одноименной покрывке оканчиваются вторичные пути, начинающиеся в противоположной зрительной покрывке. Ренш (Rensch, 1955) в качестве такого пути предполагает комиссуральные волокна покрывок.

Предпринятый нами экспериментальный анализ этого вопроса показал, что электрическая реакция одноименной зрительной покрывки сохраняется и после перерезки волокон, соединяющих обе покрывки (*commissura tecti*): Как следует из исследований Ц. М. Киро (1948), клетки покрывки, дающие начало комиссуральным волокнам, еще не найдены. Однако наши данные позволяют предположить, что хотя зрительные покрывки и являются у лягушек в основном зрительным центром, где сильнее всего представлены нервные элементы, относящиеся к зрительной системе, данные комиссуральные волокна, возможно, и не связаны с этой системой.

Нами было прослежено, что световое раздражение глаза вызывает деятельное состояние одноименной покрывки и тогда, когда приход возбуждения к ней возможен только через промежуточный мозг. В морфологических работах показано, что поверхностный слой волокон зрительного нерва идет к противоположной зрительной покрывке прямо от сетчатки, в то время как осевой пучок, лежащий более глубоко, проходит на своем пути к противоположной зрительной покрывке ядра коленчатых тел (Kappers, Huber a. Crosby, 1936). Эти авторы указывают, что связи зрительного тракта у бесхвостых амфибий простираются в промежуточном мозгу главным образом внутри дорзального таламуса, где окончания или коллатерали зрительного нерва подходят к латеральным коленчатым телам, *n. pretectalis* и *n. Bellonci*. Кроме того, к дорзальному таламусу амфибий подходят волокна ряда перекрещивающихся и неперекрещивающихся трактов из среднего мозга: *tr. tr. tecto-thalamicus et hypothalamicus (rectus, cruciatus, anterior, posterior)*, *fasc. tecto-geniculate*. Задняя часть комплекса коленчатых тел имеет и геникуло-тектальные волокна.

Таким образом, возможен путь от сетчатки через противоположную зрительную покрывку, перекрещивающиеся или неперекрещивающиеся тракты к дорзальному таламусу и уже оттуда обратно в средний мозг к одноименной зрительной покрывке или, во-вторых, минуя противоположную зрительную покрывку, непосредственно через ядра дорзального таламуса к одноименной зрительной покрывке.

В литературе описан ряд фактов, говорящих о связи, существующей у лягушек между сетчатками обоих глаз. Так, еще Т. В. Энгельманом (Engelmann, 1885) при изучении движения колбочек и пигментных клеток было замечено, что засвечивание одного глаза вызвало их световое положение и в сетчатке другого. Далее Нахмахер (Nachmacher, 1893) при раздражении зрительного нерва одного глаза кристаллом поваренной соли получил сокращение колбочек сетчатки другого глаза. Было показано, что связь обеих сетчаток осуществляется через центробежные волокна зрительного нерва.

Наши данные показывают, что связь между освещаемым глазом и зрительной покрывкой одноименной стороны может осуществляться через промежуточный мозг, что интегративная функция в осуществлении целостных реакций организма начинает распространяться у амфибий и на промежуточный мозг.

Нами было показано, что электрический ответ зрительной покрывки максимально выражен в передней части дорзомедиальной области и обусловлен, по-видимому, активностью основных нейронов — главных воспринимающих элементов зрительной покрывки, концентрация которых, как показали исследования Херрика и Ц. М. Киро, также является наибольшей именно в этой области. Наблюдаемое при больших интенсивностях света сходство по форме электрических ответов одноименной и противоположной зрительных покрывок позволяет предположить, что электрические реакции одноименной зрительной покрывки также отражают деятельность основных нейронов, составляющих основную массу нервных элементов покрывок, к дендритам которых подходят окончания как волокон зрительного нерва (Ц. М. Киро), так, по всей вероятности, и внутрицентральных трактов. Это тем более вероятно, если учесть, что будучи воспринимающими элементами зрительных покрывок, основные нейроны вместе с тем являются и важнейшими эффекторными элементами, их нейриты входят в состав выходящих из глубокого медулярного слоя главных эфферентных путей.

Помимо электрического ответа в противоположной и одноименной зрительных покрывках, нам удалось зарегистрировать в ответ на освещение глаза электрическую реакцию также и в переднем мозгу.

Данных об электрических реакциях в полушариях переднего мозга лягушек в ответ на световое раздражение глаза в литературе нам найти не удалось. Можно указать, что А. И. Ройтбак (1949) при однократном электрическом раздражении седаличного нерва лягушки наблюдал во всех отделах центральной нервной системы — от спинного мозга до больших полушарий включительно — возникновение электрических потенциалов.

Исследовавшие спонтанную электрическую активность переднего мозга И. С. Беритов и Л. Р. Цкипуридзе (1942) не наблюдали в полушариях электрических ответов при нанесении разнообразных внешних раздражений. Мы полагаем, что причиной тому было недостаточно хорошее функциональное состояние препарата. Работа указанных авторов была выполнена частично на изолированной голове, либо на животных, обездвиженных кураре.

Мы не можем на основании собственных данных судить о том, насколько существенен у амфибий передний мозг в осуществлении зрительных функций. Однако указания о том, что только начиная от амфибий наблюдается активное формирование переднего мозга (Заварзин, 1941, и др.), а также исследования Л. Я. Пинеса и Пригонникова (1938), установивших, что колеччатые тела, являющиеся одним из мест переключения на пути к переднему мозгу, у амфибий весьма слабо развиты и имеют примитивную структуру, — все это говорит в пользу того, что ведущего значения, какое он имеет у млекопитающих, передний мозг лягушек еще не приобрел.

Тем не менее результаты наших опытов находятся в согласии с данными В. Рубашкина, показавшего у амфибий *tr. thalamo-corticalis* и закладку корковых клеток в полушариях переднего мозга, а также исследованиями, в которых установлено участие переднего мозга амфибий в ряде рефлекторных реакций, в том числе и в образовании условных рефлексов на свет, и свидетельствуют о наличии в переднем мозгу амфибий представительства зрительного анализатора. Интересен в этой связи материал, полученный нами в последнее время на рыбах (кары), у которых в переднем мозгу нам не удалось получить электрической реакции в ответ на световое раздражение глаза, в то время как в зрительных долях среднего мозга и мозжечке эта реакция была отчетливо выражена. Сопоставление этих данных с наличием электрического ответа при освещении глаз в переднем мозгу лягушек позволяет, как нам кажется, считать, что попытка ряда исследователей рассматривать головной мозг амфибий менее развитым по сравнению с мозгом рыб (Herrik, 1925; Беритов, 1932, и др.) является неверной.

ВЫВОДЫ

1. Раздражение светом одного глаза вызывает у лягушек электрическую реакцию не только в противоположной по отношению к освещаемому глазу зрительной покрывке, но также и в зрительной покрывке одноименной стороны. Скрытый период электрического ответа противоположной зрительной покрывки равен в среднем 71 мсек., одноименной — 94 мсек. Связь между освещаемым глазом и зрительной покрывкой одноименной стороны может осуществляться через промежуточный мозг.

2. При освещении глаза электрический ответ возникает также и в противоположном полушарии переднего мозга. Электрическая реакция переднего мозга имеет форму медленного однофазного или двухфазного отклонения, вслед за которым наблюдается ряд повышенных электрических колебаний. Скрытый период этой реакции равен в среднем 85 мсек.

3. Полученные данные дают основание прийти к выводу о наличии представительства зрительного анализатора у амфибий не только в среднем мозгу, но также и в промежуточном и в полушариях переднего мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- Баяндуров Б. И. Трофическая функция головного мозга. Медгиз, 1949.
 Беритов П. С. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932.
 Беритов И. С. и Л. Р. Цкипуридзе, Сообщ. Акад. наук ГрузССР, 3, 81, 1942.
 Бехтерев В. М. О локализации сознательной деятельности у животных и человека. СПб., 1896.
 Бирюков Д. А., Бюлл. экпер. биол. и мед., 5, в. 3, 264, 1938.
 Данилевский В. Я. Сравнительные наблюдения над гипнотизмом животных. Харьков, 1888.
 Заварзин А. А. (1941). Избранные труды, 3. Изд. АН СССР, 1950.
 Карамян А. П. О механизмах формирования высшей нервной деятельности в филогенезе. Дисс. Л., 1951.
 Киро Ц. М., в Сб. памяти акад. А. А. Заварзина, 54, Изд. АН СССР, Л., 1948.
 Коган А. Б. Электрофизиологическое исследование центральных механизмов некоторых сложных рефлексов. Изд. АМН СССР, 1949.
 Ливанов М. П., Тр. Инст. мозга, в. 3—4, 487, М., 1938.
 Пинес Л. Я. и Пригонников, Тр. сессии Инст. мозга, 11, Л., 1938.
 Ройтбак А. П., Гагрские беседы, I, 254, Изд. АП ГрузССР, Тбилиси, 1949.
 (Рубашкин В.). Rubaschkin W., Arch. f. mikr. Anat., 62, 207, 1903.
 Саркисов С. А., Тр. Инст. мозга, в. 3—4, 3, М., 1938.
 Сеченов И. М. и студент В. Папутин (1868). См.: И. Сеченов. И. Павлов, И. Введенский. Избранные труды, 3, 73, Медгиз, 1952.

- Соловьева Н. А., Тр. Инст. мозга, 12, Л., 1939.
Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии. Биомедгиз, 1935.
Bernhard C. G., Acta physiol. scand., 1, Suppl. I, 1—94, 1940.
Engelmann T. W., Pflüg. Arch., 35, 499, 1885.
Goltz F. Beitrage zur Lehre von den Funktionen der Nervencentren des Frosches.
Berlin, 1869.
Herrik C., J. of Comp. Neurol., 39, 433, 1925.
Kappers A., D. Huber, E. Crosby. The comparative anatomy of the nervous
system of vertebrates, II. New York, 1936.
Nachmacher W., Pflüg. Arch., 53, 375, 1893.
Rensch B., Zeitschr. f. vergl. Physiol., 37, 496, 1955.

ON THE LOCALIZATION OF CEREBRAL CENTERS OF THE VISUAL ANALYZER IN THE FROG

By T. M. Zagorulko

From the department of comparative physiology and pathology, Institute of Experimental Medicine and from the visual analyser laboratory, I. P. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

Electrophysiological investigation of cerebral representation of the visual analyser in the frog (*Rana ridibunda*) has shown, that photic stimulation of one eye, evokes an electrical response from the ipsilateral, as well as from the contralateral tectum. The electrical response of the contralateral tectum has an average latent period of 71 msec., that of the ipsilateral — 94 msec. The stimulated eye may be connected with the ipsilateral tectum through the mesencephalon.

Stimulation of the eye (light) also brings about an electrical response from the contralateral hemisphere of the forebrain. This response is recorded as a single or bi-phasic slow deflection followed by a series of oscillations of a higher intensity. This response has an average latent period of 85 msec.

It may be concluded that the visual analyser of amphibians is represented in the hemispheres of the forebrain and the mesencephalon, as well as in the midbrain.

ЯВЛЕНИЕ ОПТИМУМА И ПЕССИМУМА ВВЕДЕНСКОГО В НЕРВНО-МЫШЕЧНОМ ПРИБОРЕ МОЛЛЮСКОВ

Х. С. Коштоянц и Дэн Чжи-чэн

Кафедра физиологии животных Московского университета им. М. В. Ломоносова

Поступило 11 X 1956

Как известно, Н. Е. Введенский под названием пессимума описывал такое состояние более или менее полного расслабления мышцы, в которое впадает мышца под действием сильных и частых раздражений нерва. Им было установлено, что мышца, тетанизируемая с нерва, не безразлично относится к частоте и силе раздражений и что «при раздражениях максимальных тетанус наибольшей высоты достигается лишь при определенной частоте, все меньшей, чем дольше продолжается тетанизация; при частоте, остающейся постоянной и не очень малой, тетанус наибольшей высоты достигается при определенной силе раздражения, все меньшей, чем долее длится тетанизация. Когда частота в первом случае, а интенсивность во втором становятся выше этого, мышца переходит в состояние более или менее полного расслабления (pessimum)» (Введенский, 1885). Причину этого явления Введенский видел в том, что при определенной частоте и интенсивности тока концевые пластинки приходят в состояние видимой недейтельности, или угнетения. Крайне важным для развития теории торможения является то обстоятельство, что Введенский рассматривал явления пессимума как одну из возможных форм явления торможения в нервной системе.

Явление пессимума было описано Н. Е. Введенским для нервно-мышечного прибора поперечно-полосатой мускулатуры амфибий. В дальнейшем явления пессимума были обнаружены также на поперечно-полосатой мускулатуре теплокровных животных.

Для сравнительной физиологии особенный интерес представляет вопрос о приложимости правила Введенского к гладким мышцам и иннервирующим их нервам. Что касается беспозвоночных животных, этот вопрос в теоретическом аспекте ставил Введенский (1885), ссылаясь на классические опыты И. П. Павлова (1940), наблюдавшего расслабление гладкой мускулатуры ноги анодонты при определенной форме раздражения нервов этого органа. Кроме того, как это видно из дневника 3-го Пироговского съезда врачей (1889), Введенский сообщил, что он стремится выяснить значение результатов своих исследований в отношении силы и частоты раздражения также на других раздражительных аппаратах, в том числе на нервно-мышечном аппарате клешни рака.

Экспериментальный анализ вопроса о применении правила Введенского к гладкой мускулатуре беспозвоночных животных был поставлен Х. С. Коштоянцем в utrechtской лаборатории Иордана в 1930 г. При раздражении индукционным током различной частоты нервных волокон, идущих от подглоточного ганглия к мускулатуре ноги виноградной улитки,

не удалось получить пессимальной реакции, а всегда имело место длящееся часами тоническое сокращение без спада с достигнутой высоты сокращения. Результаты этих опытов были опубликованы в 1933 г. в работе Иордана и Люллис (Jordan u. Lüllies, 1933). И. А. Аршавский (1933) пришел к выводу, что и гладкая мускулатура третьего века кошки при раздражении преганглионарных волокон симпатического нерва индукционным током при различной вариации ритма и интенсивности стимулов не впадает в состояние пессимума, а находится в состоянии длительного тонического сокращения.

Приведенные факты давали основание для вывода, что реакция пессимума будто бы не является универсальной для всех сократимых тканей и что гладкие мышцы, характеризующиеся тоническим типом сокращений, в отличие от поперечно-полосатых мышц, пессимальную реакцию не дают. Однако в 1936 г. Е. К. Жуковым были опубликованы данные, ясно показавшие явления оптимума и пессимума силы и частоты раздражения в опытах с раздражением комиссуры у двустворчатых моллюсков (анадонты), а в 1940 г. были опубликованы новые опыты Аршавского, которые показали, что гладкая мускулатура третьего века дает типичную картину смены оптимума и пессимума при использовании в качестве раздражителя симпатических нервов прерывистого гальванического тока с длительностью протекания отдельного периода его 3—3.5 мсек. Оказалось, что при частоте стимулов 160 в 1 сек. наступает пессимум, который сменяется реакцией оптимума при частоте стимулов 40 в 1 сек.

Из работы Аршавского следует, что источником неверного вывода об отсутствии реакции пессимума в гладкой мышце третьего века в первых его опытах явилось применение неадекватной формы электрического раздражения как для гладких мышц, так и симпатических нервов (Кирзон).

Что касается гладкой мускулатуры легочных моллюсков, то следует отметить, что в упомянутых опытах Коштыянца регистрировался тип сокращения мускулатуры ноги *Helix pomatia* в целом, которая, как известно, содержит нервную сеть с включенными в нее ганглиозными элементами. Эти особенности строения и условия электрического раздражения педального нерва и могли служить причиной отрицательного ответа на вопрос о наличии явления пессимума в гладкой мускулатуре легочных моллюсков по опытам Коштыянца 1930 г.

Для экспериментального пересмотра этого важного вопроса сравнительной физиологии необходимо было подобрать объект с более простыми структурными отношениями и применить адекватные формы электрической стимуляции нерва. В качестве такого объекта мы избрали нервно-мышечный аппарат, включающий в себя гладкую мышцу ретрактора глотки и иннервирующую ее веточку, идущую от подглоточного ганглия у *Helix pomatia*.

МЕТОДИКА

Мы применяли описанную Ремзой (Ramsay, 1940) методику изолированного нервно-мышечного препарата ретрактора глотки с его нервом у *Helix pomatia*.

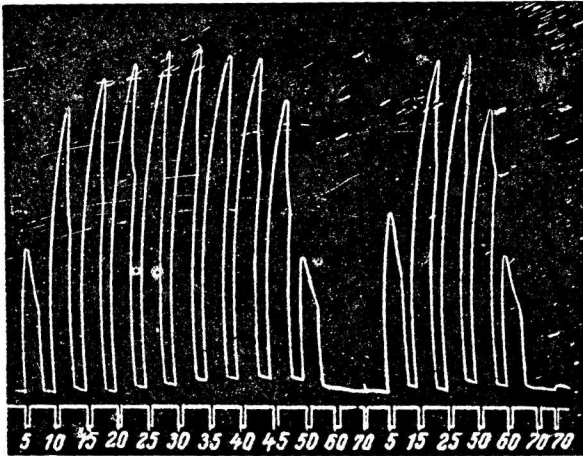
Для приготовления этого препарата снимается раковина и улитка фиксируется на пробковой пластинке. После удаления внутренних органов оставляется верхняя часть кишечника, под которым лежит ретрактор. Кишечник отводится в сторону, и дистальный конец ретрактора перевязывается лигатурой и отрезается от ноги. Вслед за этим ретрактор отводится кверху и становится видна пара тонких нервов, длиной 4—4.5 мм, идущих от педального ганглия к ретрактору. Под эти нервы подводится общая лигатура, как можно ближе к ганглию, после чего они отрезаются от ганглия. Проксимальный конец мышцы фиксируется лигатурой, перевязанной вокруг глотки. Изолированный таким образом от организма препарат помещается в камеру (6 × 1 × 1 см),

наполненную гемолимфой улитки. Проксимальная часть фиксируется в камере неподвижно, лигатура же, наложенная на дистальную часть ретрактора, соединяется с рычажком для миографической регистрации. Один из нервов кладется на серебряные проволочные электроды.

Для электрического раздражения использовался стимулятор ГРАХ-1 Опытного завода АМН СССР. Применялись ритмические раздражения толчками прямоугольного тока (длительность отдельного толчка 5 мсек., сила тока 1.6—1.8 в). Раздражение давалось в течение 2 сек.; интервалы между раздражениями — 2 мин., иногда 3 мин.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ВЫВОДЫ

Результаты опытов показывают, что высота тонических сокращений мышцы в ответ на раздражение с одной и той же частотой стимулов колеблется очень незначительно. На рисунке иллюстрируется опыт, в котором частота раздражения нерва последовательно увеличивается на 5 гц. Кривая четко показывает, что сначала наблюдается градация величины сокращения в зависимости от частоты стимуляции, затем амплитуда достигает



Зависимость между частотой раздражения нерва и амплитудой сокращения мышцы. *Сверху вниз*: сокращения мышцы; отметка раздражения; *цифры* — частота раздражения в 1 секунду.

максимума, после чего дальнейшее увеличение частоты дает последовательное снижение высоты сокращений, вплоть до полной невозможности получить ответ мышцы (пессимум).

Частоты раздражения, соответствующие оптимуму и пессимуму ретрактора глотки улитки, постоянно находятся в определенных интервалах. Обычно оптимум наблюдается при частоте 30—40 гц; при частоте 40—70 гц амплитуда последовательно снижается, а частота раздражений свыше 70—90 гц не вызывает сокращений.

Таким образом, наши опыты показывают возможность получения оптимума и пессимума частоты раздражения на гладко-мышечном препарате легочных моллюсков (*Helix pomatia*), так же как это ранее было показано Е. К. Жуковым в отношении двустворчатых моллюсков.

Описанная Е. Н. Введенским форма торможения по типу пессимума имеет место в гладко-мышечных образованиях представителей беспозвоночных, так же как в соматической и гладкой мускулатуре позвоночных животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А., Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 12, 46, 1933; Бюлл. эксп. биолог. и мед., 10, в. 5, 343, 1940.
- Введенский П. Е. (1885), Собр. соч., 4, 109, 110, изд. ЛГУ, 1935.
- Жуков Е. К., Физиолог. журн. СССР, 20, № 1, 92, 1936.
- Павлов И. П., Полн. собр. соч., 1, 297, Изд. АН СССР, 1940.
- Jordan H. J. u. H. Lüllies, Z. vergl. Physiol., 19, 659, 1933.
- Ramsay I. A., J. Exp. Biol., 17, 1, 96, 1940.

OPTIMAL AND PESSIMAL WEDENSKI PHENOMENA DISPLAYED
UPON NERVE-MUSCLE PREPARATION OF MOLLUSCUS

By *Kh. S. Koshtoyantz* and *Den Chi-chen*

From the department of animal physiology, Moscow University

О РОЛИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ПОДДЕРЖАНИИ ТОНИЧЕСКОГО СОКРАЩЕНИЯ ГЛАДКОЙ МЫШЦЫ

А. В. Кибяков, Н. Г. Богданов

Кафедра нормальной физиологии Казанского государственного медицинского института, Казань

Поступило 15 X 1955

Как известно, гладкая мускулатура внутренних органов находится в состоянии постоянного тонического сокращения. Нервные пути вызывают усиление или ослабление тонического напряжения этих мышц. Однако вопрос о механизме, лежащем в основе тонического состояния гладкой мышцы, и связь его с нервной деятельностью не является решенным.

Некоторые гладкомышечные структуры, как например мигательная мембрана кошки, кровеносные сосуды, развивают тоническое напряжение в результате постоянно поступающих к ним импульсов по соответствующим вегетативным нервам. Отсюда перерезка нервов приводит к полному выпадению тонического сокращения. У других же гладкомышечных органов, например гладкой мускулатуры бронхов, тоническое состояние кажется совсем независимым от влияния нервной системы. Так, Д. Т. Алексеев (1940) при изучении вопроса о физиологических свойствах бронхиальной мускулатуры установил, что бронхиальная мускулатура находится в состоянии постоянного тонического сокращения, которое держится и после перерезки обоих вагусов.

Задачей настоящей работы было выяснение зависимости тонического сокращения *m. retractor penis* собаки от нервной системы. Кроме того, в ходе данной работы мы столкнулись с необходимостью исследовать и влияние химических посредников, симпатина и ацетилхолина, на развитие тонической деятельности гладкой мускулатуры. Это влияние исследовалось путем нарушения синтеза медиаторов, по методу, принятому в нашей лаборатории: выключение большей части хромафинной ткани приводит к заметному нарушению синтеза симпатина, а удаление большей массы поджелудочной железы влечет за собой расстройство синтеза ацетилхолина. Рядом исследований сотрудников лаборатории (Сенкевич, Богданов, Хамитов и др.) была установлена зависимость тонического состояния гладкомышечных структур от химических посредников.

МЕТОДИКА

В качестве экспериментальных животных были взяты взрослые собаки-самцы как неоперированные, так и оперированные по нижеописанному методу. Непосредственным объектом исследования был *m. retractor penis* с его периферическим нервным аппаратом. Выбор указанной гладкой мышцы объяснялся следующими морфологическими особенностями: это гладкомышечное образование имеет продольное направление всех мышечных волокон, оно не содержит ганглиозных элементов, оно имеет раздельную двойную (симпатическую и парасимпатическую) иннервацию, с достаточно длинными

преганглионарными и постганглионарными путями, обеспечивающими возможность изолированной перерезки. С целью нарушения синтеза химических посредников были проведены следующие операции: 1) удаление правого надпочечника и выжигание термокаутером мозгового слоя левого надпочечника, 2) удаление большей массы поджелудочной железы с перевязкой ее протоков. У другой части собак производили выключение как симпатической, так и парасимпатической иннервации ретрактора. Группе собак после операции удаления мозгового слоя надпочечных желез с целью компенсации вводился ежедневно внутривенно фармакологический адреналин по 1.0 мл 1 : 1000, начиная с 3-го дня после операции.

Острые опыты в основном ставились под морфинно-уретановым наркозом (1.0 г уретана на 1 кг веса животного), и лишь незначительная часть опытов была поставлена под эфирно-хлороформенным наркозом. Запись движений мышцы велась на законченной ленте кимографа. Раздражение нервов производилось прерывистым индукционным током от санного аппарата. Наличие тонуса мышцы определялось по ее способности к расслаблению при воздействии ацетилхолина или теплого рингеровского раствора, а также при раздражении п. п. erigentes. Способность к тоническому сокращению определялась путем воздействия ацетилхолина. Всего было поставлено 72 опыта.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Перерезка преганглионарных и постганглионарных путей симпатической и парасимпатической иннервации ретрактора не сопровождалась какими-либо изменениями тонуса исследуемой мышцы. Отсюда можно заключить, что развитие тонического сокращения *m. retractor penis* не зависит от импульсов, приходящих по этим нервам. В связи с этим мы предприняли дальнейшие опыты, в которых исследовали влияние дегенерации перерезанных нервов на тоническое состояние ретрактора.

В опытах, поставленных с 5-го по 11-й день после перерезки преганглионарных парасимпатических путей, обнаружилась независимость тонического напряжения мышцы от преганглионарной парасимпатической иннервации. В этих же опытах мышца на раздражения постганглионарных парасимпатических волокон отвечала расслаблением с последующим восстановлением прежнего уровня тонуса, причем часто наблюдалась и ритмическая деятельность. В опытах с перерезкой и последующей дегенерацией постганглионарных парасимпатических путей также не было установлено изменения тонического напряжения ретрактора.

В другой серии опытов было установлено, что дегенерация преганглионарных волокон симпатической иннервации вызывает некоторые изменения в состоянии тонического напряжения. В опытах, проведенных с 4-го по 13-й день после операции, не наблюдалось ритмической деятельности мышцы. Мышца обладала весьма незначительной способностью восстанавливать прежний уровень тонического напряжения после расслабления, вызванного раздражением тазовых нервов.

Наиболее существенные изменения в тоническом напряжении ретрактора были обнаружены при дегенерации постганглионарных симпатических волокон. По мере их перерождения можно было наблюдать постепенное падение тонического напряжения. Если на 2-й день перерождения тонус заметно не снижался по сравнению с мышцей неоперированной собаки, то с 3-го дня дегенерации по 7-й день (рис. 1) происходило снижение тонического напряжения мышцы вплоть до атонического состояния (рис. 2). Последнее наблюдалось и на 8—9-й дни после перерезки. С 11-го дня дегенерации начиналось постепенное восстановление тонического напряжения, а к 13-му дню наблюдали хорошо выраженные как тонус, так и ритмическую деятельность (рис. 3). Наблюдения, проведенные в последующие сроки перерождения нервных волокон, показали, что наступало полное восстановление тонического напряжения и ритмической деятельности.

На основании опытов А. В. Кибякова (1941) по выяснению механизма возникновения периферического тонуса третьего века мы склонны считать восстановление тонического напряжения десимпатизированного ре-

трактора происходящим за счет гуморальных факторов крови и, вероятно, за счет адреналина.

Ряд авторов (Айрапетьянц, 1930; Лаврентьев, 1939; Фалин, 1954, и др.) свои гистологические наблюдения сочетали с физиологическим

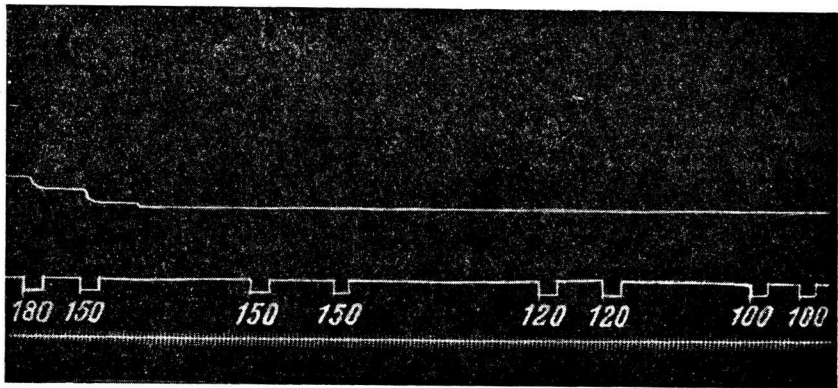


Рис. 1. Сокращение гладкой мышцы на 5-й день после перерезки постганглионарных симпатических волокон.

Сверху вниз: запись сокращений мышцы; отметка раздражения парасимпатических нервов (в мм р. к.); отметка времени (5 сек.).

контролем. Оказалось, что соответственно морфологическим изменениям меняется и функция нервов и нервных окончаний. Мы в своих опытах судили о степени перерождения нервных волокон по изменению их возбудимости. При сравнении данных других авторов с нашим эксперименталь-

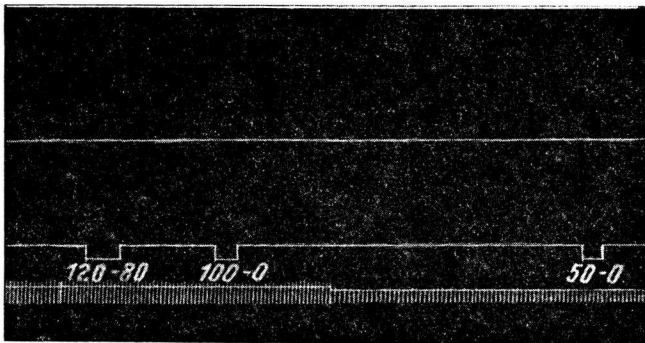


Рис. 2. Сокращение гладкой мышцы на 8-й день после перерезки постганглионарных симпатических волокон.

Обозначения те же, что на рис. 1.

ным материалом можно провести параллель между развитием процесса дегенерации нервных волокон и состоянием тонического напряжения мышцы. Так, из литературного материала известно, что перерождение нервных волокон вегетативной нервной системы происходит в сроки от 3 до 6 дней; в эти же сроки в наших опытах наблюдалось падение тонуса ретрактора. Таким образом, мы можем поставить падение тонического напряжения в зависимость от процесса перерождения симпатических постганглионарных волокон. Многие авторы, изучавшие вопрос тонического напряжения гладкой мышцы на изолированных препаратах глад-

комышечных структур, не имеющих в своем составе нервных ганглиозных элементов, считали, что тонус имеет чисто миогенную природу. Однако, исходя из фактов, которые были получены в наших опытах с перерезкой нервов ретрактора, можно заключить, что развитие тонического сокращения *m. retractor* хотя и не зависит от импульсов с постганглионарного симпатического волокна, но все же требует его нормального физиологического состояния. Дегенерация нерва приводит к выпадению тонуса. Отсюда можно предположить, что нерв и вне импульсации оказывает свое влияние на иннервируемый им орган.

Каков же механизм такого безимпульсного влияния? Наша мысль направилась в сторону воздействия нерва на мышцу через посредство химических медиаторов. Хорошо известно, что медиаторы выделяются в нервных окончаниях и в состоянии покоя; импульсация лишь увеличивает количество освобождающихся химических посредников. В связи

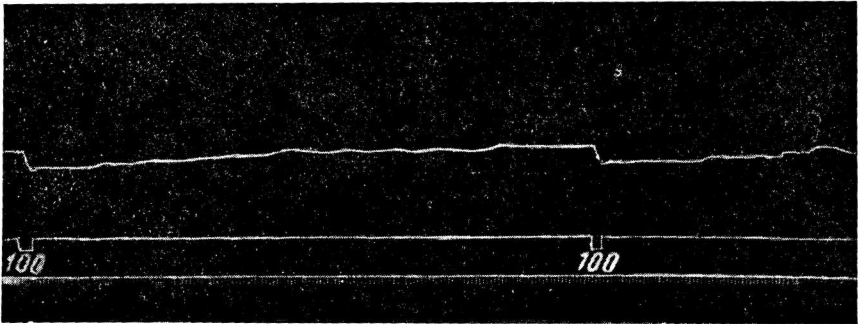


Рис. 3. Сокращение гладкой мышцы на 13-й день после перерезки постганглионарных симпатических волокон. Обозначения те же, что на рис. 1.

с этим наши дальнейшие опыты были направлены на выявление зависимости тонического сокращения гладкомышечной структуры от химических медиаторов нервной активности.

У всех животных с удаленной хромаффинной тканью надпочечников на 5—16-й дни после операции наблюдалось резкое снижение тонуса ретрактора (рис. 4). Ни в одном из этих опытов в указанные сроки мы не наблюдали ритмической деятельности мышцы. К 22-му дню тонус мышцы полностью восстанавливался до уровня, наблюдаемого у нормальных животных. В этом случае многократные раздражения тормозящих нервов вызвали выраженные расслабления мышцы с последующим полным восстановлением исходного тонического сокращения. Части оперированных животных с целью компенсации вводили адреналин. Во всех опытах, поставленных с введением адреналина, было обнаружено хорошее напряжение мышцы. Эти данные говорят о значении симпатина как фактора тонического сокращения гладкой мышцы и ее ритмической деятельности.

Опыты на животных, подвергшихся удалению большей массы поджелудочной железы с перевязкой ее протоков, были поставлены в те сроки, когда наблюдается наиболее выраженное нарушение синтеза ацетилхолина (7—8-й день). Во всех опытах этой серии тоническое состояние мышцы было хорошо выражено. Чаще, чем в норме, наблюдалась и ритмическая деятельность мышцы. В этих опытах было также установлено, что раздражение парасимпатических нервов может не вызвать эффекта расслабления мышцы даже при максимальной силе раздражителя. Однако тонус может быть легко выявлен применением теплого раствора

Рингера, который вызывает расслабление мышцы с последующим восстановлением исходного уровня тонического напряжения. Таким образом, опыты с нарушением синтеза ацетилхолина в организме животного не выявили снижения тонического напряжения исследуемой мышцы. Напротив, мышца представлялась хорошо тонизированной.

Исходя из результатов наших исследований, представляется возможным связать тоническую деятельность гладкой мышцы (*m. retractor pe-*

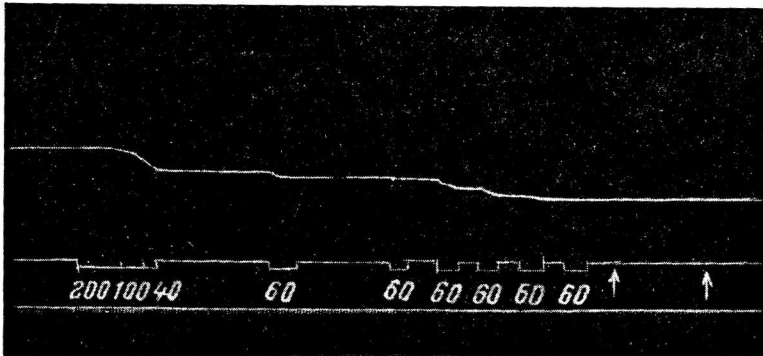


Рис. 4. Сокращение гладкой мышцы на 10-й день после операции удаления хромафинной ткани надпочечников.

Обозначения те же, что на рис. 1. Стрелки показывают действие теплого раствора Рингера на мышцу.

nis) с функцией симпатических моторных нервов, которая возможна только при обязательном участии симпатина. Симпатин, вероятно, секретруется как во время импульсного влияния нерва на гладкую мышцу, так и при внеимпульсном влиянии. Выделяющийся нервными окончаниями симпатических волокон симпатин, видимо, не только вызывает повышение степени тонического сокращения, но и изменяет функциональное состояние гладкомышечной структуры в направлении, наиболее выгодном для выполнения тонической функции.

ВЫВОДЫ

1. *M. retractor penis* собаки, представляющий собой гладкомышечный пучок, имеющий отдельную симпатическую и парасимпатическую иннервации с достаточно длинными преганглионарными и постганглионарными путями, является удобным физиологическим объектом для изучения свойств гладкой мускулатуры и, в частности, для исследования ее тонической функции.

2. Наши данные обнаружили, что: а) перерезка преганглионарных и постганглионарных путей как симпатической, так и парасимпатической нервной системы не влечет за собой заметных нарушений тонического напряжения *m. retractor penis* собаки; б) дегенерация преганглионарных и постганглионарных волокон парасимпатического нерва, а также преганглионарного звена симпатической цепочки также не приводит к понижению тонического состояния ретрактора; в) однако дегенерация постганглионарного пути симпатической иннервации вызывает атонию, т. е. полное выпадение тонуса исследуемой мышцы. Отсюда можно предположить, что тоническое состояние изучаемой нами гладкой мышцы зависит от влияния симпатического нерва.

3. При исследовании механизма этого влияния симпатического постганглионарного звена на развитие тонического сокращения *m. retractor penis* обнаружилось, что: а) нарушение синтеза симпатина путем удаления мозгового слоя надпочечников приводит к значительному снижению тонического напряжения исследуемой мышцы; б) компенсаторное введение оперированным животным адреналина предотвращает понижение тонического напряжения ретрактора; в) нарушение синтеза ацетилхолина путем удаления большей массы поджелудочной железы не оказывает заметного влияния на тоническое напряжение исследуемой мышцы; имеет место лишь нарушение функции п. *erigens*, который теряет свое обычное тормозящее влияние на мышцу. Отсюда можно сделать предположение, что тоническое напряжение *m. retractor penis* собаки обеспечивается постоянным освобождением симпатина в окончаниях постганглионарного звена симпатической иннервации, что имеет место как во время посылки нервных импульсов, так и вне ее.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., Сб. работ Ленингр. гос. унив., посвящ. XXV-летию науч. деят. А. А. Ухтомского, 166, Л., 1930.
Алексеев Д. Т., *Вопр. ото-рино-ларингологии*, 1, 22, 1940.
Кибяков А. В., *Уч. зап. Казанск. гос. унив.*, 11, 29, 1941.
Лаврентьев Б. И., сб. «Морфология автономной нервной системы», М.—Л., 1939.
Фалин Л. И. Некоторые спорные вопросы морфологии и физиологии вторичной дегенерации и периферических нервов. М., 1954.

ROLE OF NERVOUS SYSTEM IN THE DEVELOPMENT OF TONIC CONTRACTION OF SMOOTH MUSCLE

By A. V. Kibjakov and N. G. Bogdanov

From the department of physiology, Medical Institute, Kazan

The tonic function of smooth muscle has been studied upon the retractor penis of the dog.

Interruption of preganglionic and postganglionic paths of both sympathetic and parasympathetic nerve supply to the muscle is not followed by any apparent loss of tonus by the muscle. Neither does it follow degeneration of preganglionic and postganglionic fibers of the parasympathetic nerve or of the preganglionic link of the sympathetic chain. On the other hand, degeneration at postganglionic level of the sympathetic nerve supply of the muscle is followed by complete loss of tonus. Maintenance of tonus in this muscle thus seems to depend on a sympathetic influence. The nature of this influence was investigated. It was found, that suppression of sympathin synthesis by means of removing the medullary layer of suprarenal glands was followed by considerable loss of tonus of the retractor penis muscle; this loss of tonus could be prevented in operated animals by replacement adrenalin administration. Suppression of acetylcholine synthesis by means of pancreatectomy does not seem to affect tonicity of the muscle, although function of the *erigens* nerve becomes impaired, its inhibiting influence upon the muscle being lost.

It is suggested that tonus of the retractor penis muscle of the dog is maintained by continuous liberation of sympathin at nerve endings of the postganglionic link of sympathetic supply, sympathin production being independent of the passage of nerve impulses.

ВЛИЯНИЕ АКТА ЕДЫ НА ВСАСЫВАНИЕ ГЛЮКОЗЫ И ХЛОРИДОВ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ

Н. А. Банникова

Отдел общей физиологии Института экспериментальной медицины АМН СССР,
Ленинград

Получено 3 VIII 1956

Вопрос о регуляции процесса всасывания со стороны центральной нервной системы изучен недостаточно. Это обстоятельство в значительной мере обусловлено тем, что большинство исследований всасывания было направлено на выяснение физико-химических закономерностей этого процесса и проводилось преимущественно в условиях острого опыта. В нормальных же физиологических условиях процесс всасывания изучался очень мало; до последнего времени совсем отсутствовали исследования по вопросу о регуляции процесса всасывания со стороны высших отделов центральной нервной системы.

Одним из первых исследований в этом направлении является работа А. В. Риккль (1939, 1943), в которой была установлена возможность образования условного рефлекса на усиление и уменьшение интенсивности всасывания глюкозы и воды из тонкого кишечника. В последние годы и другими отечественными авторами также было показано, что процесс всасывания в кишечнике и желудке находится под регулирующим влиянием высших отделов центральной нервной системы, в том числе и коры головного мозга (Файтельберг и Фишман, 1949; Файтельберг, 1950, 1953; Угодчикова, 1952; Ловягина, 1953, и др.).

Процесс всасывания тесно связан с процессом пищеварения, первым звеном которого является акт еды. Работами И. П. Павлова и его многочисленных сотрудников было доказано мощное влияние акта еды на работу всех пищеварительных желез. В своем классическом опыте многокормления И. П. Павлов раскрыл физиологический механизм акта еды как сложнорефлекторной реакции, включающей безусловный и условный рефлексы.

Задачей настоящей работы являлось изучение нервных механизмов регуляции процесса всасывания в тонком кишечнике в связи с актом еды.

МЕТОДИКА

Работа проводилась на трех собаках с хронической фистулой верхнего отдела тощей кишки по Тири-Велла.

Исходными растворами при исследовании всасывания служили 1.1%-й раствор хлористого натрия и 0.5%-й раствор глюкозы.

В качестве пищевых раздражителей использовались смешанная пища, которую обычно собаки получали в собачнике (крупа, суп, вареное мясо, хлеб), и колбаса. В зависимости от задачи опыта кормление производилось либо в течение только 1 мин., либо до насыщения животного, показателем чего служил отказ от пищи. Во избежание образования условного рефлекса на обстановку опыта с применением пище-

вых раздражителей ставились не чаще двух раз в неделю. В остальные дни проводились контрольные опыты.

Опыты проводились натощак, через 18—20 часов после последнего кормления. Утром, перед опытом, собаки получали воду до полного удовлетворения. В течение одного дня проводился один опыт на данной собаке.

Каждый опыт состоял из нескольких (в зависимости от задачи, поставленной в нем) отдельных определений величины всасывания, следовавших друг за другом через определенные интервалы. При этом за исходный уровень всасывания в каждом опыте принималась величина, полученная при первом определении в этот день.

Исследование производилось следующим образом. В изолированную кишку после промывания ее водой вводился исходный раствор глюкозы или хлоридов (12 мл), подогретый до 37°, и удерживался в кишке в течение 5 мин. (период всасывания). Затем собиралась невсосавшаяся часть раствора (остаток), после чего петля кишки промывалась водой (20 мл) той же температуры. Извлеченный из кишки после периода всасывания остаток раствора и промытые воды измерялись и исследовались на содержание в них глюкозы или хлоридов. Содержание глюкозы в указанных жидкостях и в исходном растворе определялось по методу Хагедорна—Иенсена, хлоридов — методом потенциометрического титрования. Затем вычислялась величина всасывания — количество вещества, всокавшегося из изолированного отрезка кишки в течение 5 мин. Величина всасывания выражалась в процентах к количеству вещества, введенного в просвет фистулы. При вычислении величины всасывания хлоридов учитывались хлориды кишечного сока, выделившегося в просвет изолированного отрезка кишки в течение периода всасывания.

Сравнение величины и характера всасывания глюкозы или хлоридов при применении пищевого раздражителя с величинами всасывания, определенными в контрольных опытах, позволяло судить о влиянии пищевых раздражителей на всасывание этих веществ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Изучение всасывания глюкозы и хлоридов без применения пищевых раздражителей показало, что у всех подопытных собак за 5 мин. из изолированного отрезка тонкой кишки всасывается 10—20% введенного количества хлористого натра и 40—50% глюкозы. На протяжении одного опыта наблюдаются спонтанные колебания величины всасывания, которые составляют 1—3% для хлоридов и 1—5% для глюкозы.

Следует, однако, заметить, что в начале исследования у всех собак наблюдались более значительные колебания величины всасывания указанных веществ, как в различные дни, так и на протяжении одного опыта. Выравнивание фона происходило постепенно и у разных собак в разные сроки. Так, у собаки Рыжик более или менее ровный фон устанавливался в течение 5—6 дней, у собаки Женька — 7—10 дней, а для установления фона у собаки Джек было необходимо не менее двух недель. Это обстоятельство было связано, по-видимому, с типологическими особенностями нервной системы этих животных.

После того как был изучен фон всасывания глюкозы и хлоридов, были поставлены опыты по изучению влияния акта еды на процесс всасывания этих веществ.

В первой серии опытов исследовались изменения всасывания в связи с кратковременным кормлением собак смешанной пищей в течение 1 мин. В каждом из таких опытов величина всасывания определялась три раза с интервалом 15 мин. Кратковременное кормление собаки производилось во время второго определения величины всасывания, причем раствор вводился в изолированный отрезок кишки одновременно с началом кормления.

Опыты показали, что кратковременное кормление смешанной пищей приводит к уменьшению интенсивности всасывания как глюкозы, так и хлоридов в момент применения пищевого раздражителя. У всех подопытных собак величина всасывания хлоридов снижалась в этом случае в среднем на 3—5%, а глюкозы — на 5—10% по сравнению с исходным уровнем. Затем интенсивность всасывания возвращалась к исходной ве-

личине. Иллюстрацией этого является рис. 1, на котором в виде кривых представлено по два опыта исследования всасывания глюкозы (А) и хлоридов (В) в связи с кратковременным кормлением собак смешанной пищей. Данные остальных опытов, приведенных на этом рисунке, являются контрольными; в этих опытах всасывание исследовалось в те же сроки, но без применения пищевых раздражителей.

Как видно из рис. 1, А, кратковременное кормление собаки Женька смешанной пищей вызвало снижение

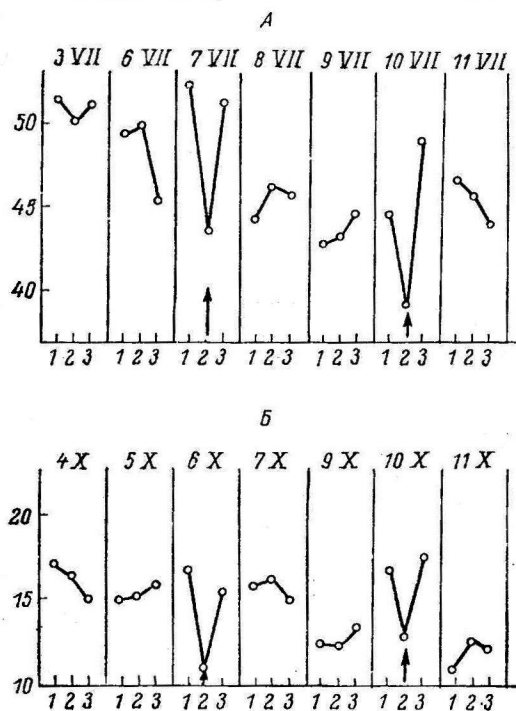


Рис. 1. Влияние кратковременного кормления смешанной пищей на всасывание глюкозы (А) и хлоридов (Б) у собаки Женька.

По вертикали — количество всосавшегося вещества в процентах к количеству введенного вещества; по горизонтали — порядковый номер определения всасывания в каждом опыте. Стрелка — момент кормления. Каждая точка кривой соответствует величине всасывания данного вещества за 5 мин. Интервал между определениями всасывания в каждом опыте — 15 мин.

восстановлением закономерно повторялась во всех опытах с кратковременным кормлением собак смешанной пищей (132 опыта).

Для выяснения продолжительности описанной реакции всасывания были поставлены опыты, в которых раствор исследуемого вещества вводился в изолированный отрезок кишки не одновременно с кратковременным кормлением животного смешанной пищей, а через несколько минут после кормления. Эти опыты показали, что реакция уменьшения интенсивности всасывания во время еды очень кратковременна (1—5 мин.).

Исследование процесса всасывания в течение более длительного времени после кормления показало, что интенсивность всасывания продолжает закономерно изменяться и в более поздние сроки после еды.

величины всасывания глюкозы в опыте от 7 VII на 9%, а в опыте от 10 VII на 5.5% по сравнению с исходным уровнем всасывания каждого из этих дней. На рис. 1, Б представлены кривые, отражающие изменения всасывания хлоридов у этой же собаки. Здесь также видно, что в момент кратковременного кормления смешанной пищей интенсивность всасывания уменьшается сравнительно с исходным уровнем. Аналогичные изменения всасывания глюкозы и хлоридов при кратковременном кормлении смешанной пищей наблюдались и у других собак.

Если сопоставить эти опыты с контрольными, представленными на этих же рисунках, то можно видеть, что кривые, отражающие изменения интенсивности всасывания в связи с кратковременным кормлением смешанной пищей, имеют постоянную определенную форму с более или менее выраженным западением в момент кормления, тогда как кривые, отражающие колебания величины всасывания в опытах без применения пищевого раздражителя, не имеют такого характера.

Реакция снижения величины всасывания в первые минуты от начала еды с последующим ее

В каждом из опытов, проведенных в этом направлении, величина всасывания определялась: натошак, одновременно с кратковременным кормлением смешанной пищей, а затем через 15, 30 мин., 1, 2, 3, 4 и 5 часов после еды. Эти опыты показали, что после уменьшения величины всасывания, обычно наблюдаемого в момент кормления, интенсивность всасывания как глюкозы, так и хлоридов нарастает в течение 30 мин.—1 часа. Затем к концу 1—2-го часа после еды интенсивность всасывания хлоридов снижается до исходной величины и остается на низком уровне на протяжении 3—5 часов после приема пищи. Интенсивность же всасывания глюкозы, достигнув максимума к началу 2-го часа после еды, продолжает оставаться на высоком уровне в течение последующих 3 часов наблюдения (рис. 2).

Как видно из приведенных данных, изменения процесса всасывания в связи с приемом пищи, т. е. первоначальное снижение, а затем быстрое повышение его интенсивности, наблюдаются через такие короткие сроки после еды (1—15 мин.), в течение которых съеденная пища не может еще достигнуть тонкого кишечника и привести к сдвигам химического состава крови в связи с поступлением в нее продуктов переваривания. Поэтому указанные изменения могут быть обусловлены только рефлекторными воздействиями, связанными с актом еды.

Это подтвердили и опыты с атропинизацией изолированного отрезка кишки.

Атропинизация достигалась путем трехкратного орошения изолированного отрезка кишки раствором сернокислого атропина в концентрации 1 : 10 000. Орошение производилось в течение 1—2 мин. при открытых дренажах, так что раствор свободно вытекал из второго отверстия фистулы. Опыты показали, что после атропинизации кишки не наблюдается обычной двухфазной реакции всасывания в связи с актом еды.

Как видно из данных опытов, приведенных на рис. 3, после орошения кишки раствором атропина кратковременное кормление собаки Женька смешанной пищей не сопровождалось ни снижением величины всасывания глюкозы и хлоридов в первые минуты от начала кормления, ни повышением интенсивности всасывания этих веществ в течение 15—30 мин. после еды, тогда как без применения атропина прием пищи вызывал у этой собаки отчетливую двухфазную реакцию всасывания как глюкозы, так и хлоридов.

У других подопытных собак на фоне действия атропина рефлекторная реакция всасывания при еде также отсутствовала.

В литературе имеются указания на участие блуждающего нерва в регуляции процесса всасывания. По данным одних авторов (Душко и Файтельберг, 1948; Файтельберг, 1950; Fox, Grimson, 1950; Пламеневский, 1951), ваготомия, а также инъекция атропина понижают всасывание некоторых веществ, в том числе глюкозы и водно-солевых растворов. Другие авторы (Rabinowitsch, 1927; Horn, Mc. Dougall, Magee, 1934; Blickenstaff, Lewis, 1952) в своих исследованиях наблюдали, наоборот, повыше-

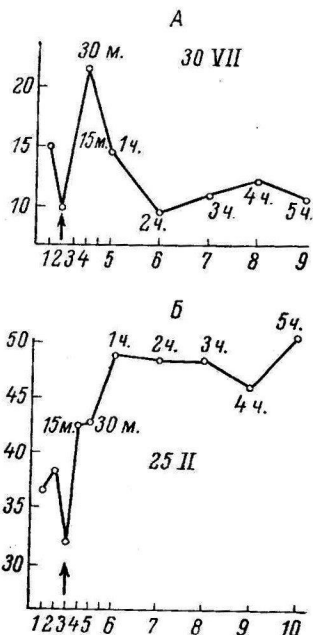


Рис. 2. Динамика изменений всасывания хлоридов (А) и глюкозы (В) у собаки Рыжик в связи с кратковременным кормлением смешанной пищей.

Цифры на кривой указывают время от начала кормления. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ние всасывания этих веществ почти вдвое после перерезки блуждающих нервов или инъекции атропина. Следует отметить, что действие атропина во всех этих работах имело общий характер.

И в наших опытах при местном действии атропина на слизистую оболочку изолированного отрезка кишки также наблюдались изменения уровня всасывания (см., например, опыт от 12 III на рис. 3, А). Однако

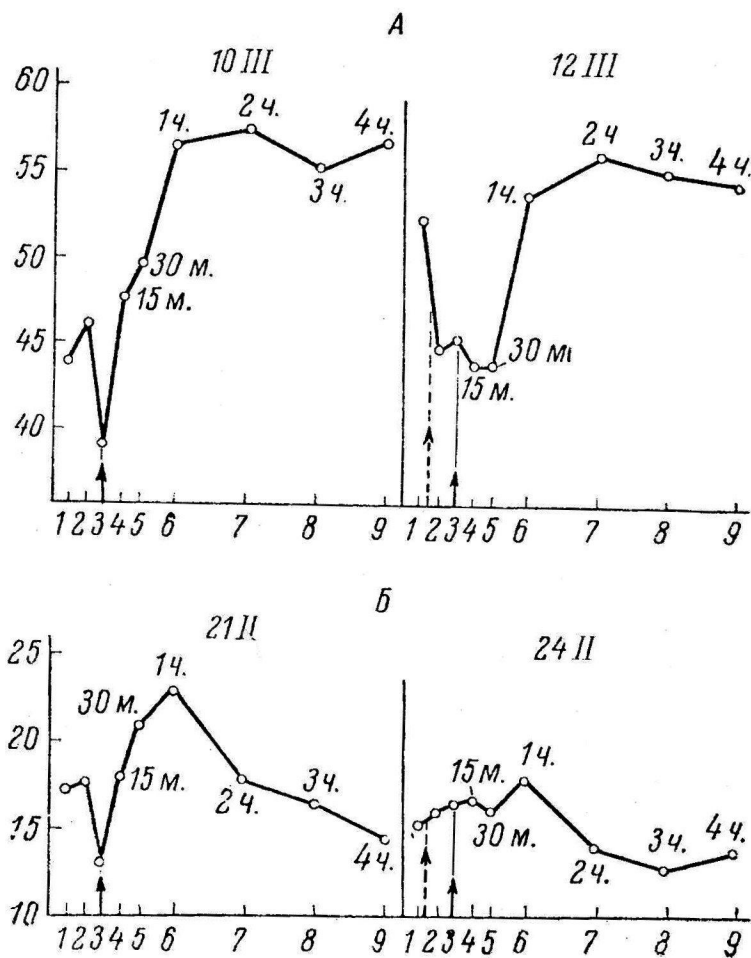


Рис. 3. Динамика изменений всасывания глюкозы (А) и хлоридов (В) при кратковременном кормлении смешанной пищей до (опыты от 10 III и 21 II) и после атропинизации изолированного отрезка кишки (опыты от 12 III и 24 II) у собаки Женька.

Штриховая стрелка — момент орошения изолированного отрезка кишки раствором сернистого атропина 1 : 10 000. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

независимо от того, как изменялся уровень всасывания после атропинизации кишки, исчезновение рефлекторной двухфазной реакции всасывания во время еды на фоне действия атропина было явлением постоянным.

Таким образом, результаты опытов с атропинизацией изолированного отрезка кишки свидетельствуют о рефлекторном механизме описанных двухфазных изменений всасывания, возникающих при акте еды, и позволяют также считать, что эта рефлекторная реакция всасывания осу-

ществляется в ее эфферентном звене с участием парасимпатической нервной системы.

Что касается дальнейшего повышения всасывания, достигающего своего максимума к 1—2-му часу после еды, то в этот период могут действовать уже и гуморальные факторы в связи с поступлением в кровь продуктов переваривания пищи.

Обращает на себя внимание тот факт, что через 1—2 часа после еды, т. е. в разгар пищеварения, наблюдается различный характер изменений всасывания глюкозы и хлоридов: всасывание глюкозы, достигнув к этому времени максимума интенсивности, остается на высоком уровне в течение длительного срока, тогда как интенсивность всасывания хлоридов снижается до исходной величины.

В настоящее время мы не располагаем экспериментальными данными, которые позволили бы дать этому факту полное объяснение. Но на основании литературных данных можно предположить, что наблюдавшееся в наших опытах снижение интенсивности всасывания хлоридов в разгар пищеварения связано с усиленной секрецией кишечного сока в это время. Некоторые авторы (Панкова, 1951; Данилов, 1954) указывают, что пищеварительные соки при местном действии их на слизистую кишечника замедляют всасывание водно-солевых растворов.

Возможно также, что различный характер изменений интенсивности всасывания глюкозы и хлоридов в более поздние сроки после еды зависит от избираемого для опыта участка тонкой кишки, поскольку известно (Nagano, 1902; Fischer, 1949), что поваренная соль более интенсивно всасывается в нижних отделах тонкого кишечника, а глюкоза, наоборот, в верхних. Мы исследовали всасывание только из верхнего отдела тонкой кишки; возможно, что в нижних отделах тонкого кишечника изменения всасывания этих веществ в поздние сроки после приема пищи будут иметь иной характер.

Приведенные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что акт еды сопровождается рефлекторными изменениями интенсивности всасывания в тонком кишечнике. Изучение роли отдельных компонентов сложнорефлекторного акта еды в формировании рефлекторной реакции всасывания при приеме пищи является задачей дальнейшего исследования.

ВЫВОДЫ

1. Акт еды вызывает рефлекторные изменения всасывания в тонком кишечнике, характеризующиеся двумя фазами: в первую фазу величина всасывания кратковременно снижается, во вторую фазу интенсивность всасывания повышается, причем вторая фаза имеет значительно большую продолжительность, чем первая.

2. Указанные рефлекторные изменения всасывания осуществляются при участии парасимпатической нервной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Д а н и л о в Н. В., Тр. научн. совещ. по пробл. физиолог. и патолог. пищеварения, 69, М.—Л., 1954.
Д у ш к о Д. Н. и Р. О. Ф а й т е л ь б е р г, Физиолог. журн. СССР, 34, № 3, 367, 1948.
Л о в я г и н а Т. Н. Влияние коры головного мозга на процесс всасывания продуктов белкового распада. Дисс. Л., 1953.
П а н к о в а Л. П., Тр. 3-й Узб. конф. физиолог., биохим., фармаколог., 57, Ташкент, 1951.
П л а м е н е в с к и й П. Н., Тр. 3-й Узб. конф. физиолог., биохим., фармаколог., 198, Ташкент, 1951.

- Р и к к л ь А. В., V совещ. АН по физиолог. пробл., тез. докл., 72, Л., 1939; Бюлл. экспер. биолог. и мед., 15, в. 6, 48, 1943.
- У г о д ч и к о в а Т. Г., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 33, в. 5, 41, 1952.
- Ф а й т е л ь б е р г Р. О., Усп. совр. биолог., 30, в. 3, 372, 1950; Совещ. по пробл. кортико-висцеральн. физиолог. и патолог., тез. докл., 193, Л., 1953.
- Ф а й т е л ь б е р г Р. О. и П. А. Ф и ш м а н, Бюлл. экспер. биолог. и мед., 27, в. 1, 25, 1949.
- Blickenstaff D., L. Lewis, Am. J. Physiol., 170, 17, 1952.
- Fischer R., J. Physiol., 110, 36, 1949.
- Fox L., C. Grimson, J. Lab. Clin. Med., 35, 362, 1950.
- Horn E., E. Mc. Dougall, H. Magee, J. Physiol., 80, 48, 1934.
- Nagano J., Pflüg. Arch., 90, 389, 1902.
- Rabinowitsch J., Am. J. Physiol., 82, 279, 1927.

INFLUENCE OF THE ACT OF FOOD INGESTION UPON ABSORPTION OF GLUCOSE AND CHLORIDES IN THE SMALL INTESTINE

By N. A. Bannikova

From the department of general physiology, Institute of Experimental Medicine,
Leningrad

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ КАЛЬЦИЯ, ОРГАНИЧЕСКОГО И НЕОРГАНИЧЕСКОГО ФОСФОРА В СЫВОРОТКЕ КРОВИ ЩЕНКОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ФТОРИСТОГО НАТРИЯ

В. С. Андреева

Кафедра госпитальной педиатрии Медицинского института, Свердловск

Поступило 13 XII 1956

Наличие небольших количеств фтора в пищевых продуктах и в воде (0.8 мг фтора в суточном пищевом рационе и до 1.0 мг/л в питьевой воде) способствует нормальному ходу минерализации костей и зубов. Поступление фтора в организм в повышенном количестве (0.08—0.12 мг на 1 кг веса) приводит к развитию флюороза, характеризующегося своеобразным поражением зубов, появлением пятнистости эмали. Еще более высокие количества фтора (0.2—0.3 мг на 1 кг веса), помимо «пятнистости эмали» зубов, вызывают и поражение скелета в виде диффузного остеоосклероза с кальцификацией связок. И, наконец, поступление фтора в количестве 5—10.0 мг на 1 кг веса приводит к картине острого отравления (Габович, 1951).

С целью выяснения токсического действия повышенных количеств фтора на растущий организм и для уточнения специфичности поражения зубов у наблюдаемых нами детей в эндемичных по флюорозу районах Урала мы провели экспериментальные наблюдения над растущими животными, получающими с пищей повышенное количество химически чистого фтористого натрия. Наблюдения велись в сентябре—ноябре 1955 г. над пятью щенками месячного возраста. До опыта щенки прекрасно выглядели, очень хорошо ели, нормально развивались, были совершенно здоровыми. Кальций определялся в венозной крови по методике де Ваарда. Полученные величины его колебались от 9.2 до 9.6 мг%, а среднее содержание его в сыворотке крови было 9.4 мг%. Неорганический фосфор в сыворотке крови определялся титриметрическим методом по Самсону, а органический — по методу Неймана.

Содержание неорганического фосфора в сыворотке крови у щенят до получения фтористого натрия колебалось от 6.5 до 6.8 мг% (среднее — 6.6 мг%). Количество органического фосфора колебалось от 7.0 до 7.3 мг% (среднее — 7.2 мг%).

Затем щенкам с пищей стали давать фтористый натрий из расчета 0.04 г на 1 кг веса. После приема фтористого натрия в этом количестве у них в первые дни появилась рвота, а затем они отказывались от пищи, в которую добавлялся фтористый натрий. При снижении дозы фтористого натрия в пище до 0.02 г на 1 кг веса животного щенки пищу принимали охотно, после приема ее состояние их было хорошее и рвоты у них не было. В такой дозировке фтористый натрий давался щенятам в течение 92 дней. За это время бралась кровь для определения кальция и фосфорных фракций в сыворотке крови два раза — через 58 и через 92 дня. В табл. 1 при-

Т а б л и ц а 1

Содержание кальция в сыворотке крови щенков после приема фтористого натрия (0.02 г на 1 кг веса животного), в мг%

Кличка животного	Содержание кальция		Изменение уровня кальция через 58 дней	Содержание кальция после 92 дней приема фтористого натрия	Изменение уровня кальция через 92 дня
	до опыта	после 58 дней приема фтористого натрия			
Верный	9.6	10.2	+0.6	9.0	-0.6
Дум	9.2	9.8	+0.6	8.8	-0.4
Пушок	9.2	10.2	+1.0	9.0	-0.2
Малыш	9.4	10.2	+0.8	8.6	-0.8
Топси	9.6	9.6	0	9.2	-0.4
Среднее	9.4	10.0	+0.6	8.9	-0.5

ведены данные содержания кальция в сыворотке крови щенят после 58- и 92-дневного приема фтористого натрия.

Как видно, после приема фтористого натрия в количестве 0.02 г на 1 кг веса в течение 92 дней уровень кальция крови практически не изменился.

Данные содержания неорганического фосфора в сыворотке крови приводятся в табл. 2. Уровень неорганического фосфора в сыворотке крови у щенков после приема фтористого натрия в течение 58 дней повысился в среднем на 0.46 мг%. Последующее введение фтористого натрия (в течение следующих 34 дней) дало дальнейшее и притом значительное повышение уровня неорганического фосфора в сыворотке крови и к концу опыта неорганический фосфор в сыворотке крови вырос в среднем на 1.64 мг%.

Т а б л и ц а 2

Содержание неорганического фосфора в сыворотке крови щенков после приема фтористого натрия (0.02 г на 1 кг веса животного), в мг%

Кличка животного	Содержание неорганического фосфора		Изменение уровня неорганического фосфора через 58 дней	Содержание неорганического фосфора после 92 дней приема фтористого натрия	Изменение уровня неорганического фосфора через 92 дня
	до опыта	после 58 дней приема фтористого натрия			
Верный . . .	6.5	7.1	+0.6	8.5	+2.0
Дум	6.7	7.3	+0.6	8.4	+1.7
Пушок . . .	6.8	7.0	+0.2	8.2	+1.4
Малыш . . .	6.6	7.0	+0.4	8.2	+1.6
Топси . . .	6.6	7.1	+0.5	8.1	+1.5
Среднее .	6.64	7.1	+0.46	8.28	+1.64

Органический фосфор в сыворотке крови щенков под влиянием повышенного поступления с пищей фтористого натрия в течение 58 дней понизился в среднем на 1.04 мг%, последующее поступление повышенных количеств фтористого натрия вызывало еще большее понижение органического фосфора (табл. 3). За 92 дня органический фосфор в сыворотке крови щенят в среднем понизился на 3.92 мг%, при общей средней величине до опыта 7.2 мг% и при средней величине после опыта 3.28 мг%, т. е. он уменьшился больше чем в два раза.

Таблица 3

Изменение содержания органического фосфора в сыворотке крови щенков после приема фтористого натрия (0.02 г на 1 кг веса животного), в мг%

Кличка животного	Содержание органического фосфора		Изменение уровня органического фосфора через 58 дней	Содержание органического фосфора после 92 дней приема фтористого натрия	Изменение уровня органического фосфора через 92 дня
	до опыта	после 58 дней приема фтористого натрия			
Верный . .	7.0	6.4	-0.6	3.5	-3.5
Дум . . .	7.2	6.6	-0.6	3.9	-3.3
Пушок . .	7.3	6.9	-0.4	4.4	-2.9
Мальш . .	7.2	5.5	-1.7	2.2	-5.0
Топси . .	7.3	5.4	-1.9	2.4	-4.9
Среднее .	7.2	6.16	-1.04	3.28	-3.92

Среднее значение коэффициента отношения содержания кальция к содержанию неорганического фосфора до получения фтористого натрия было равно 1.41. После 58-дневного приема фтористого натрия коэффициент мало изменился (1.40). После приема фтористого натрия в той же дозировке в течение 92 дней этот коэффициент значительно понизился: среднее значение его равнялось 1.07.

Быше указывалось, что органический фосфор в сыворотке крови у щенят после приема фтористого натрия в течение 58 дней снизился в среднем на 1.04 мг%, но так как при этом неорганический фосфор повысился только на 0.46 мг%, то это вызвало умеренное уменьшение коэффициента отношения содержания органического фосфора к содержанию неорганического на 0.24. После приема фтористого натрия в течение 92 дней органический фосфор в сыворотке крови у щенят резко снизился (больше чем в 2 раза) и значительно выросло количество неорганического фосфора, в среднем до 8.28 мг%. В связи с этим коэффициент отношения содержания органического фосфора к содержанию неорганического уменьшился больше чем в 2.5 раза.

Значительное изменение уровня неорганического и органического фосфора в сыворотке крови у щенков заметно не отразилось на их общем состоянии. Щенки хорошо ели, по-прежнему были веселыми, активными, только во второй половине наблюдений у щенят заметно участилось мочеиспускание и появилась некоторая общая возбудимость, которая проявлялась в чрезмерной игривости щенят. Через 38—40 дней у всех щенков на верхних и нижних клыках появились буровато-коричневые пятна правильной округлой формы диаметром 0.5—0.8 мм, представляющие собой не что иное, как крапчатость эмали зубов. К концу наблюдений

(через 92 дня) пятна не только сохранились, но приняли более темную окраску, увеличились в размере и распространились больше на поверхности зуба. Крапчатость зубов у щенят была очень сходна с той, какую мы наблюдали у детей на Уральском алюминиевом заводе и на Полевском криолитовом заводе. Через 4 мес. нам удалось наблюдать зубы щенка Топси, у него на клыках в области пигментированных пятен мы нашли дефект ткани зуба округлой формы — эрозии, клыки с передней поверхности и с режущих краев разрушились. В общем изменения были типичными для IV степени поражения флюорозом.

Полученные данные, с одной стороны, являются доказательством того, что крапчатость эмали зубов представляет собой проявление ответной реакции растущего организма на поступление повышенных количеств фтористого натрия; с другой стороны, — что крапчатость эмали зубов сопровождается изменением тканевого обмена, в частности изменяется уровень фосфорных соединений в сыворотке крови, изменяется соотношение количеств органического фосфора и неорганического и последнего с солями кальция.

ВЫВОДЫ

1. После приема щенятами с пищей повышенного количества фтористого натрия из расчета 0.02 г на 1 кг веса в течение 92 дней у них появилась крапчатость эмали зубов.
2. Уровень кальция в сыворотке крови щенят после приема фтористого натрия колебался в пределах нормальных цифр.
3. Содержание неорганического фосфора в сыворотке крови щенят после приема повышенных количеств фтористого натрия к концу опыта резко увеличилось.
4. Уровень органического фосфора в сыворотке крови щенят под влиянием повышенного поступления фтористого натрия к концу опыта снизился больше чем в 2 раза.

ЛИТЕРАТУРА

- Веселкина В. М., Фармаколог. и токсиколог., 5, № 3—5, 56, 1940.
 Габович Р. Д., Гигиена и санит., № 6, 31, 1951; № 1, 9, 1953.
 Штессель Г. А., Физиолог. журн. СССР, 19, № 6, 1239, 1935.

CALCIUM, ORGANIC AND INORGANIC PHOSPHORUS CONTENTS OF SERUM IN PUPPIES FOLLOWING SODIUM FLUORINE INGESTION

By V. S. Andreeva

From the department of pediatrics, Medical Institute, Sverdlovsk

Excessive amounts of sodium fluorine (0.02 mg per Kg of body weight) were fed to puppies over a period of 92 days. The appearance of patchy enamel of teeth was noted. Variations of serum calcium levels remained within normal limits.

A considerable rise of serum inorganic phosphorus contents was noted, whereas organic phosphorus dropped to less than half of the original level by the end of the experiment.

ЗАВИСИМОСТЬ БАРБИТУРАТНОГО ГИПЕРКИНЕЗА ОТ РАЗВИТИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ВЫСШИХ ОТДЕЛОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

И. В. Маркова

Кафедра фармакологии Педиатрического института, Ленинград

Поступило 16 IV 1956

Двигательное возбуждение, возникающее под влиянием барбитуратов и характеризующееся быстрыми сокращениями отдельных мышечных групп, является подходящей моделью для изучения гиперкинезов подкоркового происхождения. Этот гиперкинез возникает у разных видов животных: лягушек, мышей, крыс, кроликов (Маркова, 1950, 1952). У животных с менее развитой центральной нервной системой — лягушек — он выражен лучше всего, очень отчетлив и длителен. В связи с тем, что у лягушек при введении оптимальных для вызова гиперкинеза доз барбитуратов локомоция отсутствует, возникает возможность зарегистрировать у этих животных характерные для барбитуратного гиперкинеза быстрые ритмичные сокращения скелетной мускулатуры (Маркова, 1950).

Хорошо выражен барбитуратный гиперкинез и у мышей, но у последних к отрывочным резким движениям конечностей, головы и хвоста присоединяются еще своеобразные сокращения туловищной мускулатуры. Они выражены в извивающихся «штопорообразных» движениях тела, которые чаще начинаются с шеи, а потом распространяются на все туловище. Эти движения можно сопоставить с теми, что наблюдаются у больных с торсионным спазмом. Наличие этих движений затрудняет регистрацию сокращений конечностей. Запись может быть сделана лишь на новорожденных мышях, у которых движения, напоминающие торсионный спазм, менее выражены (рис. 1).

У мышей выраженность барбитуратного гиперкинеза мало зависит от возраста. У крыс же эта зависимость вполне ясна: у молодых (до 40—50 г) он выражен хорошо, характеризуется наличием вздрагиваний мышц конечностей, жевательных движений со скрипом зубов, «штопорообразных» движений туловища и переворачивания животного. У взрослых животных (140 г и больше) гиперкинез выражен слабее и менее продолжителен. У новорожденных кроликов барбитуратный гиперкинез возникает от сравнительно небольших доз (20—40 γ гексенала на 1 г веса животного), хорошо выражен и продолжается до 3—4 часов; так как гиперкинез у этих животных выражен в хореообразных движениях конечностей без штопорообразных движений туловища, то он легко может быть зарегистрирован на кимографе (рис. 2). У кроликов подростков (200—300 г веса) гиперкинез выражен отчетливо, длится долго, к вздрагиваниям конечностей присоединяются движения типа торсионного спазма (гексенал вводился внутривенно в дозах 50—70 γ на 1 г веса животного или внутримышечно в дозах 80—100 γ на 1 г). У взрослых кроликов гиперкинез наблюдается очень редко.

Следует отметить, что в литературе, характеризующей влияние барбитуратов на человека, отмечается, что гиперкинез, подобный только что описанному («подергивание конечностей»), обнаруживается чаще у детей, чем у взрослых (Baetzner, 1933; Каган, 1940; Слуцкая, 1938). Следует,

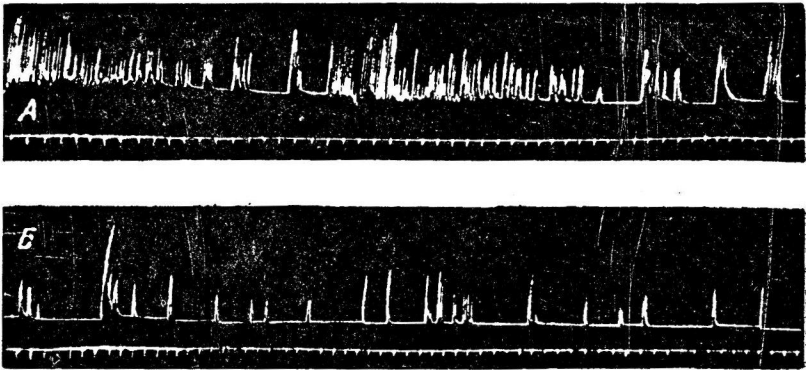


Рис. 1. Запись вздрагиваний правой передней лапки новорожденной мыши после подкожного введения амитала (150 γ на 1 г веса животного).
Б — продолжение А. Отметка времени 5 сек.

однако, отметить, что исследователи очень мало обращают внимание на вздрагивания и подергивания конечностей, возникающие при барбитуратном наркозе. Достаточно указать, что в большой монографии Дадни (Dudnee, 1956), посвященной тиобарбитуратам, ничего об этом не говорится.

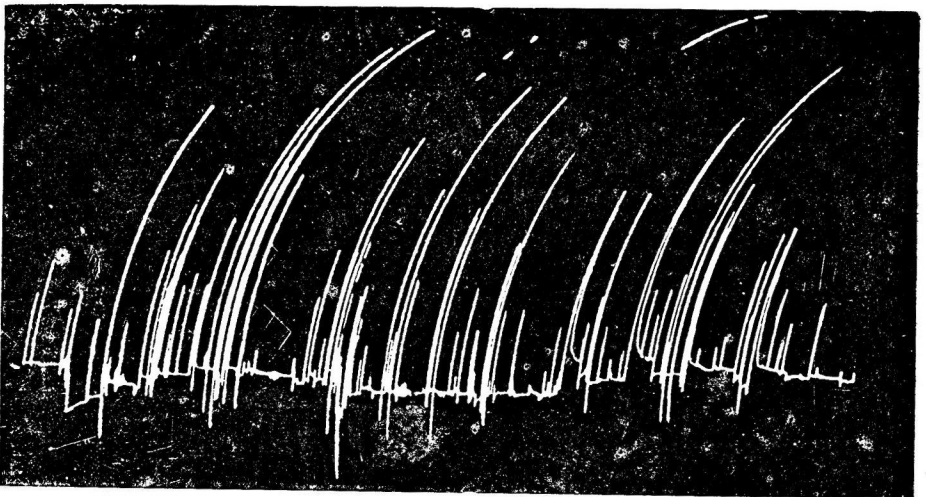


Рис. 2. Запись вздрагиваний правой передней лапки новорожденного кролика после подкожного введения гексенала (30 γ на 1 г веса животного).
Отрезок кимограммы соответствует 15 мин.

То обстоятельство, что у животных с менее развитым передним отделом мозга гиперкинез выражен лучше, дает основание предположить, что чем более развиты эти отделы, тем сильнее они подчиняют себе функции нижележащих отделов головного мозга, тем более они задерживают развитие барбитуратного гиперкинеза. Это предположение подкрепляется тем, что у крыс с удаленной корой больших полушарий барбитуратный ги-

перкинез возникает от меньших доз, выражен лучше и длится дольше (Маркова, 1955). Другим подтверждением могло бы быть возникновение гиперкинеза от меньших доз барбитуратов при угнетении коры головного мозга наркотиками, которые сами по себе гиперкинеза не вызывают. Подобные опыты были нами выполнены на мышах. Животным вводился гексенал в дозах, которые у контрольных мышей гиперкинеза не вызывали, а затем они помещались в бутылку емкостью 10 л, в которой создавалась умеренная концентрация эфира. Мыши оставались в бутылке до тех пор, пока не принимали бокового положения, после чего они извлекались. В другой серии опытов мышам перед введением гексенала вводили паральдегид.

Опыты показали, что эфир и паральдегид в количествах, не вызывающих у контрольных животных бокового положения, способствуют возникновению барбитуратного гиперкинеза: последний при воздействии этими наркотиками появляется от таких небольших доз гексенала, которые у контрольных мышей не вызывают ни бокового положения, ни гиперкинеза. Результаты этих опытов обобщены в приводимой таблице, в которой названы концентрации эфира и дозы паральдегида, оказавшиеся оптимальными для выявления барбитуратного гиперкинеза.

Развитие барбитуратного гиперкинеза у мышей на фоне действия эфира и паральдегида (гексенал вводился подкожно в дозах 40—50 γ на 1 г веса животного; при этих дозах гиперкинез наблюдался лишь у одной из 27 контрольных мышей)

Наркотик	Число мышей	Количество мышей, у которых развился гиперкинез	Количество мышей, у которых гиперкинез отсутствовал
Эфир (0.007—0.014%)	13	12	1
Паральдегид (50 γ на 1 г веса животного)	6	6	0

Следовательно, умеренное угнетение центральной нервной системы, вероятно в первую очередь распространяющееся на кору головного мозга, способствует развитию барбитуратного гиперкинеза.

ЛИТЕРАТУРА

- Маркова И. В., Физиолог. журн. СССР, 36, № 2, 161, 1950; Фармаколог. и токсиколог., 15, в. 5, 14, 1952; Бюлл. exper. биолог. и мед., 10, 47, 1955.
 Каган М. И., Вестн. хирург., 59, кн. 1, 67, 1940.
 Слущкая С. Р., Хирургия, 1, 66, 1938.
 Ваetzner W., Deutsche med. Wochenschr., 2, 48, 1933.
 Duden I. W. Thiopentone and other thiobarbiturater. Edinburgh and London, 1956.

RELATION OF BARBITURATE HYPERKINESIS TO STAGE OF DEVELOPMENT AND TO FUNCTIONAL CONDITIONS AT HIGHER LEVELS OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM

By I. V. Markova

From the department of pharmacology, Pediatric Medical Institute, Leningrad

Various barbiturates (hexenal and evipan have been used in these experiments) produce hyperkinetic phenomena of subcortical origin in frogs, mice, rats and rabbits. They appear as fast contractions of separate muscle

groups. The hyperkinesis is more marked in animals with underdeveloped forebrain, namely in frogs. In rats it may be elicited by lower doses of barbiturates after decortication. It is shown, that pretreatment of mice, by ether or paraldehyde in doses which do not induce controls to assume the lateral position, favours the appearance of the hyperkinesis, which may then be evoked by barbiturates in doses, causing neither lateral position nor hyperkinesis in control animals. Thus, moderate depression of the central nervous system, probably involving primarily the cerebral cortex, facilitates the display of hyperkinetic phenomena, presumably brought about by the action of barbiturates upon subcortical structures.

ВЛИЯНИЕ ФЕНАТИНА НА ТЕЧЕНИЕ И ИСХОД ПОРАЖЕНИЙ ПРОНИКАЮЩЕЙ РАДИАЦИЕЙ

С. Я. Арбузов и Е. М. Аносова

Кафедра фармакологии Военно-Медицинской ордена Ленина академии им. С. М. Кирова, Ленинград

Поступило 3 I 1957

В целом ряде исследований отечественных и иностранных авторов было показано положительное влияние стимуляторов нервной системы (кофеин, стрихнин, фенилалкиламины) на течение и исход лучевых поражений. Представляло интерес изучить в этом направлении полученный и обследованный в нашей лаборатории новый мягкий стимулятор нервной системы — фенатин, представляющий собой продукт конденсации фенамина и никотиновой кислоты.

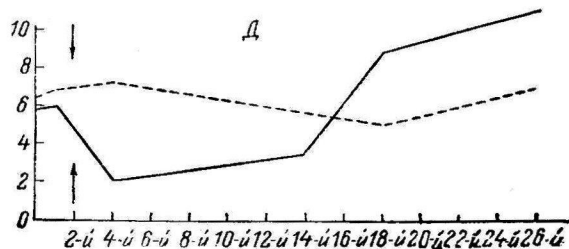
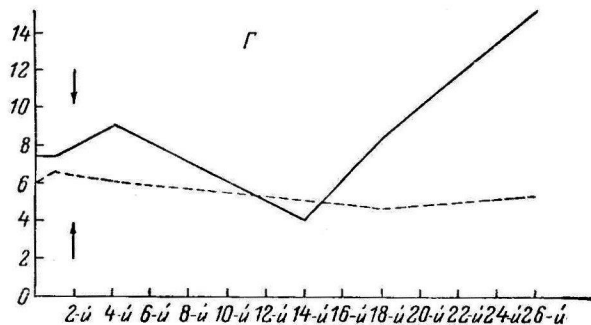
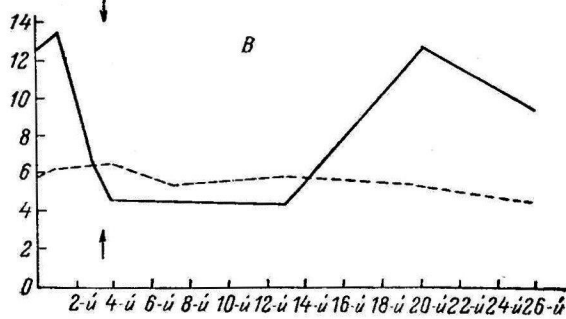
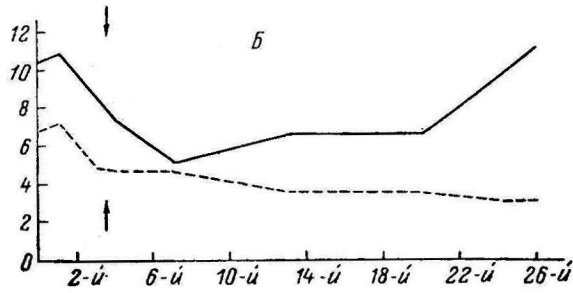
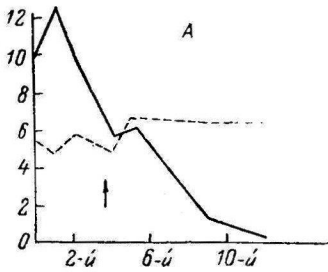
Опыты были проведены на 50 кроликах весом 1700—2500 г. Животные облучались дозой в 800 г (Co⁶⁰). Расстояние 47 см. Мощность излучения 4.87 г в 1 мин. Время облучения 164 мин. У половины подопытных животных бралась кровь и определялось количество эритроцитов и лейкоцитов в течение 3 дней до облучения и через каждые 2—3 дня после облучения. Одновременно животные взвешивались и велось наблюдение за их общим состоянием. Часть животных была контрольной, и стимулятор им не вводился. Остальным животным за сутки и за 30 мин. до облучения вводился исследуемый препарат подкожно (препарат растворялся в дистиллированной воде). Введение препарата продолжалось и после облучения: в течение 20 суток по 2 раза в день; после 20 суток, если животные оставались живы, по 1 разу в день еще в течение 10 суток.

В качестве обследуемых препаратов испытывались фенатин в различных дозах и у небольшой части животных — тиофенатин. Как показали наблюдения, проведенные ранее в нашей лаборатории на мышах, под влиянием фенатина обнаруживается умеренный профилактический эффект при лучевых поражениях (30% выживших мышей).

Влияние фенатина и тиофенатина на продолжительность жизни кроликов после поражений проникающей радиацией (из 6 контрольных животных все 6 погибли через 10 суток)

Препараты и дозы (в мг на 1 кг веса)	Общее количество животных	Количество погибших животных	Средняя продолжительность жизни погибших животных (в сутках)	Количество выживших животных
Фенатин, 0.5 . .	8	8	9.9	0
Фенатин, 1.0 . .	6 } 10	4 } 6	14.1	2 } 4
Фенатин, 3.0 . .	4 }	2 }	12.2	2 }
Фенатин, 5.0 . .	6	6	11.5	0
Фенатин, 10.0 . .	2	2	10.5	0
Тиофенатин, 2.0	4	4	10.8	0

Результаты данного исследования приводятся в таблице. Как видно из представленных в ней данных, если контрольные животные все погибли, то после введения фенатина (в дозе 1 и 3 мг на 1 кг веса) удалось не только продлить жизнь подопытных животных, но даже предупредить гибель 4 животных из 10. Введение бо́льших доз фенатина (5 и 10 мг на 1 кг веса) и тиофенатина только в небольшой степени отдаляло сроки гибели кроликов.



В представленных экспериментальных наблюдениях отчетливо выявлено положительное влияние фенатина на течение и исход лучевых поражений. Это прежде всего, по-видимому, обусловлено, как это было показано нами (Арбузов, 1952, 1953, 1954, 1956) и рядом авторов (Гучок, 1953, 1955; Барышников, 1953, 1954, 1955; Васильев, 1954; Молчанов и Шеметило, 1955; Гусаченко, Загрядский и Чуловский, 1955, и др.), свойствами фенатина изменять различные функции нервной системы, усиливать в ней восстановительные процессы, оказывать положительное влияние на возбудительный процесс

Изменение количества лейкоцитов и эритроцитов до и после облучения без введения и при введении фенатина.

А — контрольное животное; Б—Д — после облучения при введении по 2 раза в день фенатина (Б, В — 0.001 мг на 1 кг веса животного; Г, Д — 0.003 мг на 1 кг). По оси абсцисс: дни до и после облучения; по оси ординат: количество лейкоцитов в тысячах в 1 мм^3 , эритроцитов — в миллионах в 1 мм^3 . Стрелки вверх — момент облучения; стрелки вниз — начало введения фенатина. Сплошная линия — изменение количества лейкоцитов; прерывистая — изменение количества эритроцитов.

и приводить в правильное соотношение тормозной и возбуждательный процессы, стимулировать кроветворение и т. д. (рисунок).

Положительное влияние фенатина на гематопоз после облучения отчетливо обнаружено и в настоящем исследовании. Как видно на рисунке, у кроликов, которым вводится фенатин в дозе 1 и 3 мг на 1 кг веса, не наблюдалось значительного падения количества лейкоцитов по сравнению с контрольными животными. Однако следует отметить, что такого рода изменения в количестве лейкоцитов под влиянием фенатина наблюдались не во всех опытах. У части животных после облучения и при систематическом введении фенатина обнаруживалось значительное падение количества лейкоцитов и они погибали, хотя сроки наступления их гибели и были несколько позднее контрольных кроликов. У тех животных, которые после облучения и каждодневного введения препарата оставались живы, не наблюдалось падения веса, в то время как у погибших животных (контрольных и леченных) обычно обнаруживалось умеренное падение веса, а также имели место резкая вялость, выпадение шерсти и другие явления, однако все они в достаточной мере не развивались, так как большинство животных погибало на 10—15-е сутки.

ВЫВОДЫ

1. Фенатин оказывает положительное влияние на течение и исход лучевых поражений у мышей и кроликов, предупреждая гибель животных или удлинняя продолжительность их жизни.

2. В большинстве опытов после облучения кроликов и последующего ежедневного введения фенатина не наблюдается значительного падения количества лейкоцитов по сравнению с контрольными нелеченными животными.

3. Полученные нами и рядом других исследователей экспериментальные данные позволяют рекомендовать фенатин в комбинации с некоторыми профилактическими и фармако-терапевтическими средствами (бекаптамерками и др.) для предупреждения и лечения лучевых поражений.

ЛИТЕРАТУРА

- Арбузов С. Я., Фармаколог. и токсиколог., 15, в. 6, 46, 1952; 16, в. 5, 13, 1953; 19, в. 1, 16, 1956; Научн. конф., посв. 30-летию со дня смерти акад. Н. П. Кравкова, Тез. докл., 4, 1954; Физиолог. журн. СССР, 42, № 2, 163, 1956.
- Арбузов С. Я., И. И. Барышников, М. М. Гучок, В. А. Куликов, Е. А. Мухин, А. Ф. Пятницкий, 8-й Всесоюзн. съезд физиолог., биохим. и фармаколог., Тез. докл., 37, 1955.
- Барышников И. И., 16-е совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., 1953; Фармакологическая характеристика некоторых производных фенамин и фенатина. Дисс. Л., 1954; Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова, 4, в. 4, 582, 1955.
- Васильев И. Г. Некоторые закономерности развития и проявления мышечной силы в различных условиях. Дисс. Л., 1954.
- Гусаченко И. В., В. П. Загрядский и Л. К. Чуловский, Военн.-мед. журн., 1, в. 41, 1955.
- Гучок М. М., 16-е совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., 1953; Фармаколог. и токсиколог., 18, в. 5, 17, 1955.
- Молчанов Е. В. и И. Г. Шеметило, Фармаколог. и токсиколог., 18, в. 3, 63, 1955.

EFFECT OF PHENATIN UPON THE COURSE AND OUTCOME OF PENETRATING RADIATION INJURY

By S. Y. Arbusov and E. M. Anosova

From the department of pharmacology, S. M. Kirov Military Medical Academy,
Leningrad

Results of experimental phenatin therapy of radiation injury in 50 rabbits exposed to 800 r (Co^{60}) have been recorded. The drug was administered subcutaneously in two daily doses ranging from 0.5 to 10 mg per kg of body weight. The general condition of the animals, as well as survival time were noted, red and white blood cell counts were made for 3 days before irradiation and every 2—3 days thereafter. Parallel experiments were run on untreated controls.

Phenatin administration is shown to exert a favourable influence upon the condition of irradiated rabbits, as well as mice, death of experimental animals being prevented, or survival time prolonged. No substantial fall in white blood cell counts was noted in most of the phenatin treated animals, as compared to untreated controls. Experimental data obtained by the authors, as well as by a number of other investigators show, that the administration of phenatin combined with certain drugs (becaptane-mercamine and others) may be recommended for the prevention and treatment of radiation injury.

ИЗМЕНЕНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У ОВЕЦ В СВЯЗИ С ОБСТАНОВКОЙ И ВРЕМЕНЕМ КОРМЛЕНИЯ

Д. М. Мамедов

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

Поступило 5 III 1956

Работами лабораторий К. М. Быкова (1947) доказано, что одновременно с влиянием главных факторов, изменяющих уровень и направление физиологических функций безусловнорефлекторным порядком (работа, питание, температура среды и др.), всегда имеют место влияния условных раздражителей — «сигналов», вырабатывающихся в процессе жизни организма.

При разработке этих вопросов (регуляции физиологических функций) было показано большое значение комплекса натуральных условных раздражителей, связанных с обстановкой пребывания организма и фактором времени. Так, например, в опытах К. М. Быкова и И. А. Алексеева-Беркмана (1926) условнорефлекторная сигнальная роль обстановки и времени была показана по отношению к диурезу; в опытах А. В. Риккль (1930) и Г. П. Иванова (1930) — по отношению к желчеотделению; в опытах Р. П. Ольнянской (1932—1933, 1953), Н. С. Савченко (1942, 1949), Н. А. Архангельской (1953) — по отношению к газообмену; в опытах Г. П. Конради и З. В. Бебшиной (1935), Я. М. Бритвана (1940), Т. В. Поповой (1946а, 1946б) — по отношению к дыханию; в опытах Р. П. Ольнянской и А. Д. Слонима (1938), А. Д. Слонима и Р. Я. Безуевской (1940) — по отношению к теплообмену; в опытах Н. А. Булыгина (1939) — по отношению к моторике желудка.

Данные о влиянии больших полушарий головного мозга на течение физиологических функций получены также А. Д. Синещковым (1940), Н. Ф. Поповым, Е. И. Шмаковой и В. М. Кузнецовой (1934) на сельскохозяйственных животных.

Для теории и практики животноводства большой интерес представляет изучение регуляции энергетического обмена сельскохозяйственных животных в зависимости от различного типа и приема кормления, так как в практике животноводства широко пользуются различными приемами и типами кормления животных для направленного их выращивания.

Нами под руководством проф. И. А. Барышника было предпринято исследование регуляции энергетического обмена овец в связи с выращиванием и содержанием их на рационах различного типа. Целью этих исследований являлось изучение кортикальной регуляции энергетического обмена овец при выращивании и содержании их на различных рационах.

Выполнение данной работы проводилось по следующему плану. На рационах различных типов («сенном» и «концентратном») одновременно

выращивались две группы ягнят. После окончания периода выращивания ягнят изучалась сигнальная роль «обстановки» и времени кормления в изменениях энергетического обмена и в пищевых реакциях овец. При этом изучалось также:

- 1) изменение энергетического обмена овцы после однократного кормления ее разными кормами;
- 2) изменение энергетического обмена овцы после скармливания ей кормов с предварительным подразниванием ее видом и запахом предлагаемого корма;
- 3) изменение энергетического обмена, наступающее после одного только подразнивания овцы видом и запахом разных кормов без последующего кормления;
- 4) изменения обмена, наступающие при «мнимом» кормлении овцы.

МЕТОДИКА

При выполнении данной работы мы пользовались масочным способом определения газообмена. Для забора выдыхаемого воздуха у овец были применены специальные резиновые маски, сделанные по образцу масок, предложенных И. И. Хреновым для телят. К маскам овцы приучались около одного-двух месяцев. Забор воздуха производился 5—10-минутными фракциями в мешки Дугласа, а затем выдыхаемый воздух анализировался в газоанализаторе Холдена.

Затраты энергии овцой выражались в больших калориях на 1 кг живого веса в сутки.

Исследования газообмена у овец в период выращивания их производились всегда между утренним и дневным кормлениями. Газообмен исследовался в условиях относительного покоя овец без предварительного их голодания, через каждые 5—10 дней. Предварительное голодание не применялось нами потому, что оно не отражает естественного фона, который овцы имеют в обычных хозяйственных условиях жизни. Кроме того, при голодании животных существенно изменяется как общее состояние животного организма, так и протекание в нем физиологических процессов. Сохраняя обычные условия существования у овец, мы стремились к тому, чтобы охарактеризовать уровень обмена веществ в их обычном состоянии.

Для опыта было взято 8 ягнят романовской породы. Они были разделены на две группы. Одна группа ягнят («сенная») выращивалась на обычных рационах, составленных согласно возрасту и живому весу.

Другая группа («концентратная») выращивалась на рационах, содержащих больше питательных веществ по сравнению с рационами «сенной» группы. «Концентратной» группе за 6-месячный период выращивания было скармлено 552 кормовых единицы и 64,7 кг переваримого белка. «Сенной» группе за тот же период времени было скармлено 475 кормовых единиц и 40,0 кг переваримого белка.

Рационы обеих групп отличались по набору кормов. Так, если в рационах «концентратной» группы преобладали концентраты (молоко, овсяная мука, жмых подсолнечный или арахисовый, отруби пшеничные), то в рационах «сенной» группы преобладали в основном объемистые корма (сено и сочные корма).

В летний период ягнята обеих групп вместо сена получали свежескошенную траву (вику с овсом или клевер с тимофеевкой). Обе группы были обеспечены также минеральной подкормкой в виде костяной муки, растертого мела и соли. Все ягнята в течение всего периода выращивания, длившегося 6 месяцев (с марта по октябрь 1951 г.), пользовались регулярной прогулкой в специально огороженном для этого загоне. Кормление производилось 3 раза в сутки: в 7 час. утра, в 1 час дня и 7 час. вечера.

Имевшиеся в нашем распоряжении ягнята принадлежали исключительно к двойным и тройным. Это обстоятельство было использовано при комплектовании групп, а именно: ягнята братья или сестры были отнесены в разные группы. Кроме этого, группы были укомплектованы таким образом, чтобы живой вес ягнят «концентратной» группы (38 кг) равнялся бы таковому же ягнят «сенной» группы (38 кг). Опыты проводились на базе Научно-опытной станции Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР.

Условнорефлекторное влияние обстановки на изменение энергетического обмена изучалось на 4 овцах, в числе которых 2 овцы были из «концентратной» группы (Барон и Красавка), а две другие — из «сенной» группы (Любопытная и Малыш).

Эта серия опытов была проведена в три периода. Были выделены две располагающиеся друг против друга комнаты, № 1 и № 2. В первый период кормление овец производилось в комнате № 1, во второй оно было перенесено в комнату № 2, а в третий период животных кормили снова в комнате № 1.

Кормление овец производилось после того, как у них был определен газообмен в обеих комнатах (с 14 до 20 час.). Определение обмена производилось в одно и то же время суток, в зависимости от периода менялось лишь место кормления.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В результате выращивания на различных кормовых рационах животные обеих групп отличаются по характеру внешней пищевой деятельности и общему поведению. Овцы, относящиеся к «концентратной» группе, при кормлении обычно более спокойны и менее подвижны, чем овцы «сенной» группы. Ягнята «сенной» группы всегда при даче кормов в первую очередь съедают концентраты задававшегося рациона и, наоборот, ягнята «концентратной» группы в первую очередь всегда приступают к еде сена.

В результате выращивания ягнят на разных рационах у животных «сенной» и «концентратной» групп отмечены различия как в весе, так и в уровне их обмена веществ. Вес ягнят «концентратной» группы превосходит вес ягнят «сенной» группы (рис. 1). Уровень обмена у растущих ягнят обеих групп по мере роста снижается, причем обмен энергии на 1 кг веса в сутки у «концентратной» группы в течение всего периода

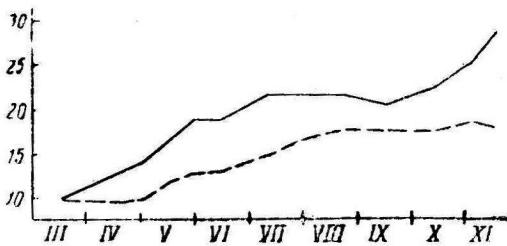


Рис. 1. Средний вес ягнят «концентратной» и «сенной» групп.

По оси абсцисс — месяца; по оси ординат — вес животных в килограммах. Сплошная линия — изменения веса «концентратной» группы; прерывистая — «сенной» группы.

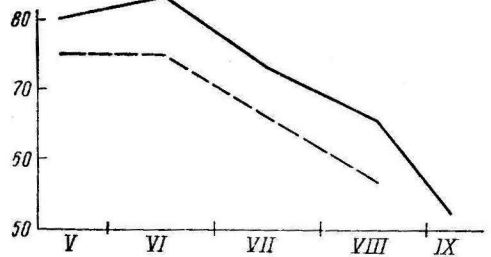


Рис. 2. Обмен веществ у ягнят «концентратной» и «сенной» групп.

По оси ординат — обмен веществ в больших калориях на 1 кг веса в сутки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

выращивания в среднем примерно на 10% выше, чем обмен «сенной» группы (рис. 2).

В опытах с изучением сигнальной роли обстановки кормления в изменениях их энергетического обмена определение газообмена было начато через 20 дней после начала выработки рефлекса на обстановку комнаты № 1.

В результате определения газообмена у овец в обеих комнатах было установлено, что уровень газообмена у овец в комнате № 1 (в «столовой») выше по сравнению с таковым при пребывании их в комнате № 2 (у Барона на 22%, у Красавки на 19%, у Любопытной на 16% и у Мальца на 23%). На основании полученных данных можно сделать заключение, что у овец был выработан положительный условный рефлекс повышения газообмена на обстановку комнаты № 1.

В дальнейшем после длительной проверки и закрепления выработанного рефлекса кормление овец было перенесено в комнату № 2 (второй период опытов). На рис. 3 представлена динамика изменений обмена энергии у овцы Барон на протяжении всех трех периодов этой серии опытов. Из рисунка видно, что в первый период обмен выше в комнате № 1. После перенесения кормления в комнату № 2 уровень обмена в комнате № 1 на протяжении 10 дней постепенно снижается. В это время происходит постепенное угасание рефлекса на комнату № 1 и начинает вырабатываться новый условный рефлекс на новую обстановку кормления (обстановка комнаты № 2). Анализируя ход кривых на рис. 3, мы видим, что на протяжении последующих 24 дней (с 23 IV по 17 V) перенесение места кормле-

ния из комнаты № 1 в комнату № 2 имело следствием уравнивание газообмена у овцы в обеих комнатах. Только начиная с 34-го дня (17 V) кормления в комнате № 2, уровень газообмена у овцы в этой комнате был постоянно выше, чем в комнате № 1. Произошла переделка рефлекса, выработанного на обстановку комнаты № 1, и был образован новый условный рефлекс на обстановку комнаты № 2. Вследствие этого на протяжении последующих полутора месяцев уровень обмена, наблюдаемый в комнате № 2, постоянно показывал большие величины, чем уровень обмена в комнате № 1.

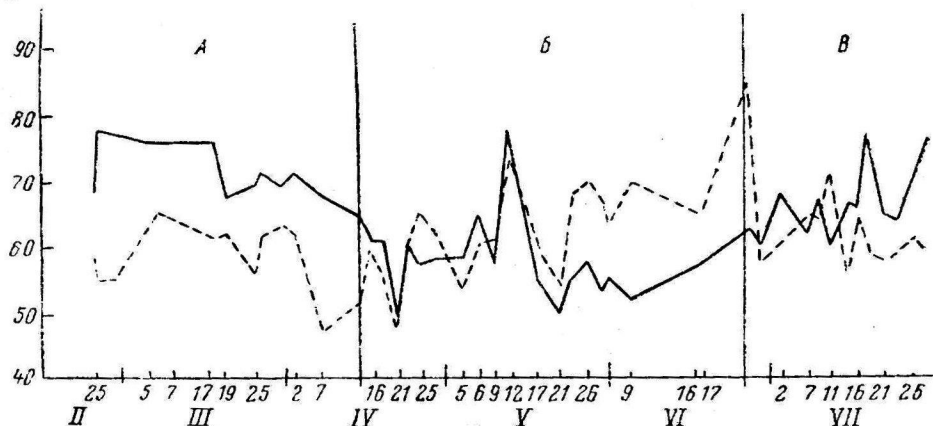


Рис. 3. Динамика изменений обмена веществ у овцы Барон при переделке условного рефлекса на обстановку.

A — первый период опытов (кормление производится в комнате № 1); *B* — второй период (кормление перенесено в комнату № 2); *B* — третий период опытов (кормление снова в комнате № 1). *Сплошная линия* — обмен в комнате № 1; *прерывистая* — то же в комнате № 2. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

В дальнейшем, в третий период этой серии опытов, кормление овец снова было перенесено в комнату № 1. Результаты определений обмена в обеих комнатах показали такую же картину, как и во второй период этой серии опытов, когда кормление из комнаты № 1 было перенесено в комнату № 2. На рис. 3 видно, что после 19-дневной переделки рефлекса уровень обмена в комнате № 1 стал выше, чем в комнате № 2. Таким образом, оказалось, что вторая переделка пищевого сигнального значения обстановки произошла почти в 2 раза быстрее, чем первая.

Вышеописанная картина изменения уровня обмена веществ в связи с разными обстановками полностью подтверждается также данными, полученными на других наших овцах.

Продолжительность переделки обменных условных рефлексов на обстановку у овец (в днях)

Кличка овцы	«Концентратная» группа:		«Сенная группа»	
	порядок	переделки	порядок	переделки
	I	II	I	II
Красавка	29	19	—	—
Барон	34	19	—	—
Любопытная	—	—	29	15
Малыш	—	—	25	17

На таблице видно, что обмен у овец, относящихся к «сенной» группе, поддается переделке относительно скорее, чем у овец «концентратной» группы. Последнее наиболее четко обнаружилось во вторую переделку:

Следует отметить, что при выпуске овец из помещения, в котором они содержались, животные перебежали только в ту комнату, где в данный период производилось их кормление. При этом овцы «сенной» группы приходили в комнату всегда раньше других. Это говорит о том, что у овец был выработан положительный пищевой двигательный условный рефлекс. Однако примененная нами форма опытов исключала возможность повышения обмена в результате мышечного движения, связанного с переходом овец из одного помещения в другое. Во-первых, помещения находились близко друг от друга (на расстоянии не более 2 м). Во-вторых, обмен у овец определялся через 30 мин. после их впуска в комнату — время достаточное для того, чтобы овцы успокоились.

На основании приведенных данных можно сделать заключение, что у овец вырабатывались рефлексы на обстановку кормления и что изменения в уровне обмена наступали только благодаря кортикальным влияниям.

Известно, что периодические изменения физиологических функций животного организма связаны с режимом содержания. Поэтому было решено проверить, повышается ли уровень обмена веществ подопытных овец по мере приближения времени кормления и какое влияние на это повышение оказывает экспериментальная обстановка. С этой целью на протяжении 4 часов, начиная с 10 час. утра, через каждые 60 мин. определялся обмен как в обстановке, в которой обычно кормят овец, так и в помещениях, где овец никогда не кормили.

Как показали результаты этих исследований (рис. 4), действительно, по мере приближения времени кормления уровень газообмена у овец, находящихся в «пищевой» обстановке, имеет некоторую тенденцию к повышению.

Отсюда можно сделать вывод, что помещение, в котором обычно кормят овец, приобретает для нее значение условного раздражителя, могущего изменять как общее поведение, так и течение окислительных процессов, отражением которых является энергетический обмен.

У овец также выработался условный рефлекс и на время кормления, о чем говорит повышение у них уровня энергетического обмена при приближении времени кормления. Наиболее четко этот рефлекс обнаружился при пребывании животных в помещении, где они обычно кормились.

Эти факты свидетельствуют о том, что вырабатывающиеся на протяжении индивидуальной жизни овец условные рефлексы, определяющие собой в конечном итоге все течение физиологических процессов, а стало быть и продуктивность животных (мясность, шерстность и т. д.), могут изменяться. Взамен одних рефлексов, гаснущих под влиянием перемены в условиях кормления и содержания, возможно образование новых, могущих в дальнейшем быть закрепленными.

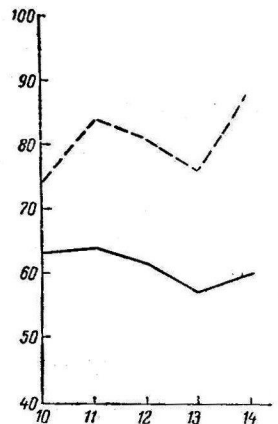


Рис. 4. Уровень газообмена у овец в обстановке, где производилось кормление (комната № 2), и в помещении, где кормление не производилось (комната № 1).

По оси абсцисс — время определения обмена (часы); по оси ординат — обмен в больших калориях на 1 кг веса в сутки. Сплошная линия — изменения обмена в комнате № 1 (оп. 19 VI 1952); прерывистая — изменения обмена в комнате № 2 (оп. 20 VI 1952).

Закрепления хозяйственно-полезных рефлексов животновод может добиться путем соблюдения постоянства, им же самим созданного, определенных условий кормления и содержания животных, что и является важнейшим способом направленного выращивания различных пород сельскохозяйственных животных.

ВЫВОДЫ

1. Вес ягнят «концентратной» группы на протяжении всего периода выращивания был выше, чем у животных «сенной» группы. Энергетический обмен у овец «концентратной» группы в течение периода выращивания был в среднем на 10% выше, чем обмен «сенной» группы.

2. Уровень энергетического обмена овцы, находящейся в «пищевой» обстановке (в комнате, где ее обычно кормили), выше, чем в помещении, где не производилось кормления. В результате перемены места кормления овца наступает переделка в системе выработанных условных рефлексов (связанных с обстановкой кормления).

3. Переделка пищевого сигнального значения обстановки наступила скорее у овец «сенной» группы (через 27 дней для первой переделки и через 16 дней для второй переделки), чем у овец «концентратной» группы (через 31 день для первой переделки и через 19 дней для второй переделки).

4. Уровень энергетического обмена, определенный у овец во время, когда обычно производилось кормление, был выше, чем уровень обмена, определенный за 2—4 часа до кормления, что говорит о выработавшемся условном рефлексе на время. Рефлекс на время кормления в «пищевой» обстановке выявляется четко.

ЛИТЕРАТУРА

- Архангельская Н. А., 16-е совещ. по пробл. высш. нервн. деят., тез. докл. и реф., 25, Изд. АН СССР, 1953.
- Бритван Я. М. О нервном механизме периодического ритма дыхания. Дисс. Л., 1940.
- Будыгин И. А., Физиолог. журн. СССР, 27, № 3, 331, 1939.
- Быков К. М. и И. А. Алексеев - Беркман, Тр. II Всесоюзн. съезда физиолог., 134, Л., 1926.
- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 1947.
- Иванов Е. П., Русск. физиолог. журн. СССР, 13, в. 2, 281, 1930.
- Конради Г. П., З. В. Бебешина, Арх. биол. наук, 38, в. 2, 243, 1935.
- Ольнянская Р. П., Физиолог. журн. СССР, 15, № 4, 314, 1932; Арх. биол. наук, 34, в. 1, 69, 1933; сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций», 2, М.—Л., 1953.
- Ольнянская Р. П. и А. Д. Слоним, Физиолог. журн. СССР, 25, № 6, 812, 1938.
- Попов Н. Ф., Е. И. Шмакова и В. М. Кузнецова, Физиолог. журн. СССР, 17, в. 1, 52, 1934.
- Попова (Попова - Царева) Т. В., Физиолог. журн. СССР, 32, № 2, 239, 1946а; Физиолог. журн. СССР, 32, № 5, 627, 1946б.
- Риккль А. В., Русск. физиолог. журн., 13, в. 2, 268, 1930.
- Савченко Н. С., Тр. научн. сессии, посв. памяти акад. И. П. Павлова, 57, Л., 1942; сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций», 1, 247, М.—Л., 1949.
- Синецков А. Д., сб. «Кормление сельскохозяйственных животных и кормодобывание», 175, изд. ВАСХНИИ, 1940.
- Слоним А. Д. и Р. Я. Безуевская, Физиолог. журн. СССР, 28, в. 4, 330, 1940.

VARIATIONS OF ENERGY METABOLISM IN SHEEP RELATED TO SITUATION AND TIME OF FEEDING

By D. M. Mamedov

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

The level of energy metabolism of sheep has been found to rise in the «feeding situation» (room where feedings had been given). When feedings are given in a new situation, the system of established conditioned reflexes (based on the feeding situation) has to be transformed.

Determination of the energy metabolism level at the time when feedings are usually given yields higher values, than 2 to 4 hours earlier, showing that reflexes conditioned to time have been established. They can be timed with greater accuracy in the feeding situation.

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

К МЕТОДИКЕ ЭРГОГРАФИИ

И. В. Муравов, П. С. Сукачев, Д. И. Романенко

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Киев

Поступило 27 V 1956

Несмотря на наличие ряда конструкций эргографов, позволяющих изучать работу различных групп мышц, эргография все еще недостаточно используется в практике медицины. Проведенный одним из авторов (И. В. Муравовым) анализ наиболее широко распространенных эргографических методик показал, что одной из причин этого являются конструктивные недочеты наиболее широко распространенных эргографов.

Значительная часть работ последнего времени выполнена на эргографах типа Дюбуа и Крепелина с теми или иными изменениями. По сравнению с конструкцией Моссо они представляют ряд удобств, связанных с наличием упора для кисти (естественное положение кисти, более свободные движения пальцев, и т. п.). Однако тот же упор, который приносит ряд удобств испытуемому, в некоторых случаях является серьезной помехой для исследователя, так как уменьшает амплитуду движения пальца. На деле это приводит к тому, что первые сокращения — если, конечно, не взят слишком большой груз — не отражаются на эргограмме истинной функциональной способности работающего пальца.

При анализе такой эргограммы приходится констатировать, что в течение известного периода работы работоспособность мышц оставалась на неизменном уровне. Такой вывод, конечно, не соответствует действительности, так как работоспособность в течение этого периода, несомненно, изменяется («вработывание» и т. д.), однако изменения эти не регистрируются на эргограмме. Эргограмма оказывается «срезанной» сверху, и лишь в известном периоде утомления высота сокращений становится объективным показателем работоспособности. Не лишена этого недостатка и одна из моделей эргографа, сконструированная Е. Б. Бабским с сотрудниками. Таким образом, при пользовании пальцевым эргографом с упором для кисти полученные эргограммы могут не всегда отражать функциональную способность мышц работающего пальца.

Другой недостаток эргографа такого типа заключается в том, что при утомлении одного — изучаемого — пальца в работу могут произвольно включаться другие мышцы, которые принимают на себя часть работы. Вследствие этого определить истинную работу исследуемой мышцы бывает трудно.

Третьим, наиболее существенным, недостатком в практическом применении эргографии является трудность учета результатов работы, особенно суммарной величины работы. Такое положение создано в связи с тем, что в эргографах обычно отсутствует простой и точный способ определения высоты зубцов эргограммы. Применяемый же рядом исследователей подсчет высоты сокращений при помощи измерения каждого из них и сложения полученных цифр чрезвычайно трудоемок.

Пользование курвиметром облегчает работу, хотя уменьшает точность подсчета. Однако оба эти способа определения всей работы нельзя признать пригодными для широкого использования эргографии в практических целях.

Учитывая все это, мы поставили себе задачу внести такие изменения в методику и технику эргографии, которые облегчили бы ее практическое применение. Результатом работы явился методический вариант эргографа, сконструированный И. В. Муравовым и выполненный им при участии Д. И. Романенко и Н. С. Сукачева (рис. 1).

Рука испытуемого закрепляется в подвижном фиксаторе для плеча, основной частью которого является наклоненный под углом в 75° к горизонтальной плоскости металлический полуцилиндр, препятствующий движению руки назад. Полуцилиндр спереди по краям снабжен кожаными креплениями с ремешками. Изнутри фиксатор обшит фланелью. В основании фиксатора имеются прорезы для болтов, укрепленных

в подставке. При помощи гаек фиксатор укрепляется на необходимом расстоянии от блока эргографа. Предплечье испытуемого лежит на подставке. Своим основанием подставка прочно крепится к столу. В основании подставки наглухо укреплены болты, которые проходят через подвижную верхнюю часть ее и фиксатор. Движения предплечья предотвращаются при помощи двух упоров, один из которых расположен у лучезапястного сустава, а другой — у локтя испытуемого.

Пальцы испытуемого захватывают ручку эргографа. Деревянная рукоятка последней поставлена на подшипники и легко вращается в металлической скобе. Ручка эрго-

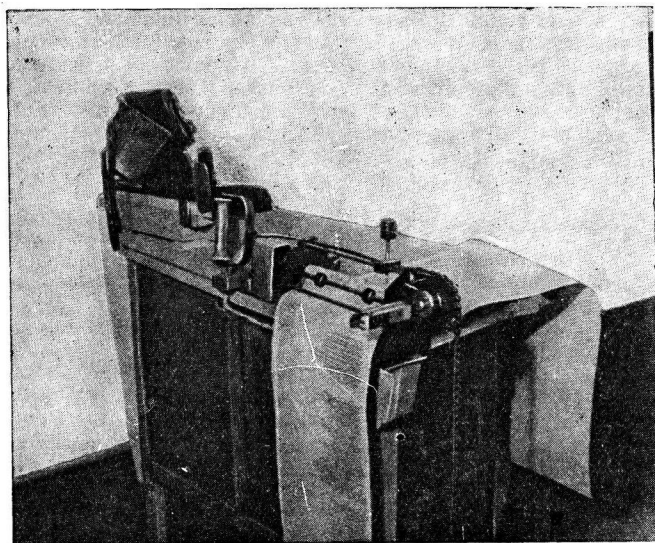


Рис. 1. Общий вид эргографа.

графа стальным тросиком соединяется с кареткой, в которую, как обычно, вставляется пишущий механизм — шариковая ручка. Для подсчета длины пути и, следовательно, величины работы применен счетчик (рис. 2). Основной его частью являются два стопорящих механизма, автоматически выключающих счетчик из работы при опускании груза. Каждый из стопорящих механизмов состоит из наружной части — обоймы (рис. 2, 1, 2), в которой вращается внутренняя часть — сердечник (3, 4). Сердечник имеет 3 среза, в каждом из которых помещен стальной шарик и тонкая пружина, заставляющая шарик касаться одновременно обоймы и сердечника. Вращение сердечника в обойме возможно только в одном направлении (указанном стрелкой), при попытке движения в другую сторону шарики тотчас же заклиниваются между сердечником и обоймой и выключают стопорящий механизм из работы.

Стопорящие механизмы посажены на ось блока эргографа и работают попеременно. Это достигается тем, что срезы в сердечниках направлены в разные стороны. Один сердечник (3), на рисунке изображенный схематически, наглухо винтами (5) соединен с блоком (6) эргографа. Обойма этого сердечника (2) прочно прикреплена к оси (7) блока. Таким образом, движение блока в направлении, указанном стрелкой, вызывает заклинивание шариков между обоймой (1) и сердечником (3), что выключает стопорящий механизм из работы и приводит к вращению оси блока. Ось блока при помощи винта соединена с сердечником (4) другого стопорящего механизма, обойма которого (2) неподвижна. Этот стопорящий механизм включается в работу одновременно с выключением первого. При движении блока в другую сторону сердечник (4) заклинивает шарики, выключает стопорящий механизм и прекращает вращение оси блока. Вращение блока при этом осуществляется за счет работы другого стопорящего механизма при неподвиж-

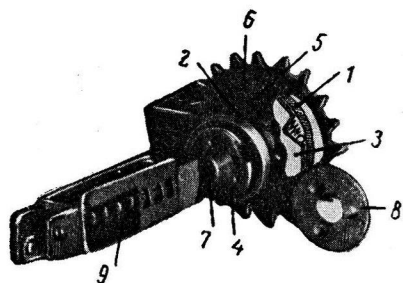


Рис. 2. Счетчик для автоматического определения высоты подъемов груза. Обозначения в тексте.

ной оси блока. Стопорящий механизм снаружи защищен крышкой (8), прикрепленной к сердечнику и вращающейся вместе с ним. Сердечник (4) соединен подвижным сцеплением с осью счетчика (9). В качестве последнего можно использовать любой газовый счетчик, счетчик от спидометра, и т. п. Блоком служит зубчатая шестерня, типа велосипедной, соединенная с педной передачей.

Описанная модификация эргографа дает возможность регистрировать работу мышц — сгибателей пальцев или кисти (при плотном захвате пальцами ручки), а также тех и других мышц одновременно.

Счетчик указанной конструкции оказался безотказным в работе и обеспечил большую точность подсчета высоты сокращений. Применение такого счетчика в известном смысле расширяет возможности эргографии, так как позволяет учитывать величину работы большой продолжительности (несколько часов), что при обычном способе подсчета эргографической кривой оказывалось практически невозможным. В этих целях удобно применять систематическое, например через 1 мин., 30 сек. и т. д., снятие показаний со счетчика во время работы с поднятым пишущим механизмом и лишь периодически записывать отдельные участки эргографической кривой.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабский Е. В., Т. С. Виноградова и И. Ф. Пономарев, Бюлл. экспер. биол. и мед., 34, № 8, 33, 1952.
 Лейник М. В. К учению о физиологических основах рационального режима труда и отдыха. Киев, 1951.
 Фольборт Г. В. и Н. К. Зольникова, Сб. научн. работ эвакуосп. МЭП, 164, Киев, 1945.
 Фольборт Г. В., Сб. тр. каф. норм. физиол. КМИ, 7, Киев, 1951.
 Черникова Н., Пробл. эндокринолог., 3, № 1, 116, 1938.

CONTRIBUTION TO THE TECHNIQUE OF ERGOGRAFIC RECORDING

By I. V. Muravov, N. S. Sukatchev and D. I. Romanenko

From the department of physiology, Medical Institute, Kiev

ЭРГОГРАФ С ПНЕВМАТИЧЕСКОЙ ПЕРЕДАЧЕЙ ДЛЯ ЗАПИСИ ДВИЖЕНИЙ РАЗЛИЧНОЙ АМПЛИТУДЫ

И. А. Мануйлов

Кафедра анатомии и физиологии института физической культуры, Омск

Поступило 15 XI 1956

Изучение работоспособности мышц и явлений утомления нервно-мышечного аппарата часто требует графической регистрации, что обычно осуществляется с помощью эргографов. Наиболее распространенными являются эргографы Моссо, Дюбуа и др., служащие для записи кривых утомления сгибателей пальцев руки. Для получения кривых утомления мышц с большой величиной укорочения, например сгибателей или разгибателей предплечья, эти эргографы уже непригодны, и запись производится с помощью других эргографов, рассчитанных на большую амплитуду движений конечности, при этом регистрация движений ведется в непосредственной близости от испытуемого. Часто при изучении двигательных навыков человека желательно, чтобы запись велась на некотором расстоянии от него.

Насколько известно из доступной нам литературы, эргографов, дающих возможность записывать на кимографе кривые утомления любых мышц с какой угодно амплитудой движений и на различных расстояниях от подопытного, нет.

Испытывая потребность в подобном рода приборе, мы сконструировали эргограф, дающий возможность записывать работу различных мышц человека, независимо от амплитуды их движений. К тому же величина получаемых на кимографе кривых также может произвольно меняться, что позволяет получить при малом движении пишущего значительное количество записей на одном барабане кимографа.

Эргограф (рис. 1) состоит из двух металлических стоек с блоками (1), расположенными под углом 145° к основанию прибора. На середине расстояния между стойками расположен качающийся дюралюминиевый рычаг (2) длиной 900 мм. Ось вращения рычага параллельна осям вращения блоков. На качающийся рычаг одевается скользящая по нему бронзовая муфта, подвижно закрепленная в остальном четырехугольнике—

«бегунок» (рис. 1, 3 и А, муфта *a*), к которому прикрепляются два троса; один трос соединяет бегунок с грузом, другой — с рукояткой или петлей, укрепляющейся на работающей конечности.

При работе мышц трос, скользя по блокам, отклоняет то в одну, то в другую сторону качающийся рычаг. Муфта свободно скользит по рычагу и дает тросу возможность иметь всегда прямолинейное горизонтальное положение. Таким образом, качающийся рычаг не мешает движению троса, а пассивно движется за муфтой.

На качающийся рычаг, в нижней его части, одевается кольцо (4), подвижно соединенное с небольшой гофрированной резиновой трубкой (5). Кольцо стопорным винтом легко фиксируется на качающемся рычаге на любом расстоянии от оси вращения рычага. Чем дальше фиксируется муфта от оси вращения, тем сильнее будет сжиматься и растягиваться гофрированная трубка при движениях рычага, а следовательно, и капсула Маррея, присоединенная к трубке, будет давать большие колебания мембраны.

При записи работы крупных мышц, как например сгибателей предплечья, плеча, мышц нижних конечностей, когда качающийся рычаг может отклоняться почти до блоков, муфта располагается как можно ближе к оси вращения рычага. Наоборот, при сокращениях мышц с малой величиной укорочения муфта поднимается выше.

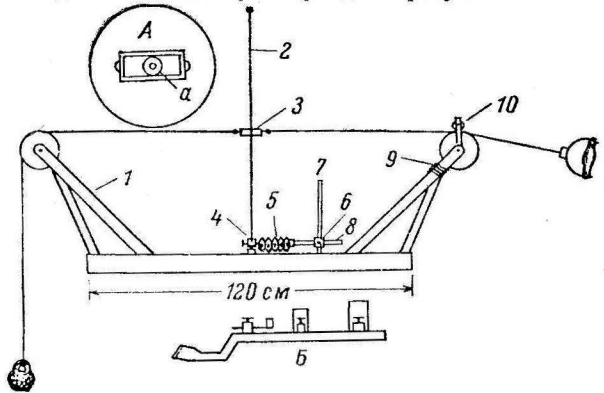


Рис. 1. Схема устройства эргографа.

Обозначения в тексте.

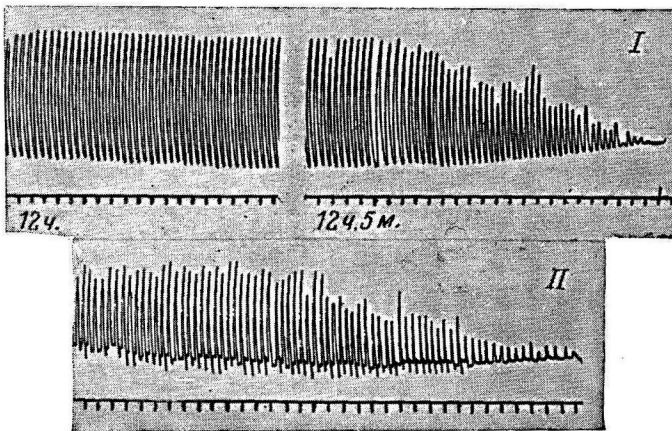


Рис. 2. Эргограммы, записанные с помощью эргографа с пневматической передачей.

I — кривая утомления двуглавой мышцы правой руки (подъем груза 9 кг); *II* — кривая утомления сгибателей третьего пальца правой руки (подъем груза 4 кг). Отметка времени — 3 сек.

Второй конец гофрированной трубки наглухо прикреплен к металлической трубке (8), которая с помощью другой муфты (6) крепится к стойке (7). Стойка сдвинута в сторону с таким расчетом, чтобы качающийся рычаг (2) не задел ее. При перемещении муфты (4) по качающемуся рычагу перемещается на такую же высоту и вторая муфта (6), для чего ослабляется стопорный винт. Натяжение гофрированной трубки также можно произвольно менять передвижением металлической трубки (8) в муфте (6). На эту трубку одевается резиновая трубка, идущая к капсуле Маррея.

При получении эргограммы с крупных мышц верхней конечности тело подопытного необходимо фиксировать ремнем к спинке стула. Если тело не фиксировано, то обычно при утомлении начинают наслаиваться на эргограмму колебания корпуса.

Для записи работы сгибателей пальцев к прибору дополнительно привертывается (место крепления — 9) двумя зажимами подставка (В) для фиксации предплечья, аналогичная держателю предплечья в эргографе Моссо, а качающийся длинный рычаг может быть заменен более коротким (400 мм) для уменьшения инерции. Небольшой блок (10) препятствует выскальзыванию троса.

С помощью описанного прибора в течение ряда лет нами производились записи эргограмм различных мышц при изучении двигательных навыков человека. Две эргограммы мы приводим для иллюстрации (рис. 2).

PNEUMATICALLY OPERATED ERGOGRAF FOR RECORDING MOVEMENTS OF VARYING AMPLITUDE

By I. A. Manuilov

From the department of anatomy and physiology, Institute of Physical Culture, Omsk

ЮБИЛЕЙНЫЕ ДАТЫ

МИХАИЛ НИКОЛАЕВИЧ ЛИВАНОВ

(К 50-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

20 октября с. г. исполнилось 50 лет со дня рождения крупного советского ученого — профессора М. Н. Ливанова.

В 1931 г. М. Н. Ливанов окончил биологическое отделение Университета имени В. И. Ульянова-Ленина в Казани, получив специализацию в области электрофизиологии под руководством А. Ф. Самойлова.

Научную деятельность М. Н. Ливанов начал в 1932 г. в Институте мозга в Москве, где он руководил лабораторией до 1947 г. Одновременно с 1945 по 1948 г. он работал профессором Педагогического института имени В. И. Ленина.

С 1947 г. М. Н. Ливанов переведен в Институт биофизики АМН СССР, где заведует лабораторией до настоящего времени. Он также руководит лабораторией в Институте высшей нервной деятельности АН СССР. Основным направлением его научной деятельности является изучение нервной системы человека и животных с помощью биофизических методов. Им проведены многочисленные исследования по электрофизиологическому изучению лучевой патологии, которые показали динамику изменений нервных образований при экспериментальной лучевой болезни. Исследования М. Н. Ливанова и его сотрудников в этой области сыграли значительную роль в доказательстве большого значения нарушений регуляции центральной нервной системы в развитии лучевого заболевания, а также в доказательстве высокой чувствительности нервной системы к ионизирующему излучению. Этими исследованиями была поставлена на разрешение важная проблема центрально-периферических отношений при лучевом заболевании.



В последнее время значительное внимание в работах М. Н. Ливанова было уделено исследованию отдаленных последствий действия проникающего излучения, а также влиянию малых доз.

М. Н. Ливановым первым в Советском Союзе были записаны электроэнцефалограммы (ЭЭГ) человека. Им была показана количественная характеристика компонентов ЭЭГ, дан биофизический анализ их динамики при предъявлении различных

раздражителей, а также вскрыт ряд зависимостей электрических процессов мозга от особенностей структуры различных корковых зон. Таким образом, был высказан и подтвержден взгляд на ЭЭГ как на результат интерференции ряда элементарных периодических процессов, отличающихся друг от друга по частоте и амплитуде и связанных с определенным морфологическим сустратом. Эти исследования позднее нашли подтверждение в работах ряда отечественных и иностранных исследователей. При изучении условнорефлекторных связей М. Н. Ливановым и его учениками были проведены наиболее полные из известных в настоящее время исследований. Изучена динамика биоэлектрических потенциалов коры в процессе выработки условного рефлекса, при его упрочении и в процессе угашения.

Основные факты, описанные М. Н. Ливановым, получили подтверждение в целом ряде исследований зарубежных ученых, которыми признан приоритет советского исследователя (Уолтер, Кон, Джаспер и Морелл, Гасто и т. д.).

Исходя из представлений А. А. Ухтомского о том, что основой для возникновения рабочей констелляции центров является уравнивание их лабильностей, М. Н. Ливанов показал, что в процессе образования условных связей удается констатировать появление ритмичных колебаний биоэлектрических потенциалов в различных участках коры. Им были описаны определенные фазы в развитии этих ритмов, отражающих изменения лабильности ганглиозных элементов коры. Эти положения развивались в многочисленных исследованиях М. Н. Ливанова и его сотрудников (Рябиновская, Королькова, Френкель, Книпст, Думенко, Голубева, Янсон, Ефремова и др.), показавших, что в период становления условного рефлекса можно проследить некоторые особенности взаимоотношений между корой и субкортикальными центрами. В специальной форме эксперимента был изучен вопрос об образовании условных связей при электрическом раздражении корковых концев двух анализаторов.

В исследованиях, посвященных выяснению значения параметра лабильности, Ливановым и Корольковой было показано далее, что при сочетании раздражений с несогласуемыми ритмами установление условных связей затрудняется, а у животных возникают нарушения высшей нервной деятельности, сопровождающиеся соматическими расстройствами. Эти исследования позднее нашли подтверждение в опытах П. С. Купалова.

Изучение условных рефлексов с применением электроэнцефалоскопической методики в последние годы привело М. Н. Ливанова к важному выводу о существовании, с одной стороны, генерализованных изменений в функциональном состоянии коры при установлении временных связей и, с другой стороны, к заключению об особой роли в этом процессе строго локальных очаговых явлений.

В течение последних 10 лет М. Н. Ливановым был предложен и разработан количественный метод электрофизиологических кривых реактивности, получивший широкое распространение в качестве способа исследования функционального состояния головного мозга.

Творческие искания М. Н. Ливанова привели его к убеждению о необходимости более детального анализа мозаики биопотенциалов мозга, что оказалось возможным в результате создания прибора («электроэнцефалоскопа»), позволяющего отводить биоэлектрические потенциалы одновременно от большого количества точек поверхности мозга. Этим создана перспектива получения более точных пространственных электрических рельефов в возбудимых тканях.

Как показали проведенные исследования, электроэнцефалоскопический метод, помимо огромных возможностей лабораторного использования, может найти широкое применение в клинической практике. Это открытие советских ученых позволило начать внедрение в Советском Союзе прибора, намного превосходящего известные заграничные образцы.

М. Н. Ливанов наряду с интенсивной научной деятельностью ведет значительную научно-общественную работу.

Юбилейная дата застает М. Н. Ливанова в полном расцвете его творческих сил. Отечественная электрофизиология, ожидает от него больших успехов на пути творческих исканий.

А. В. Лебединский.

MICHAEL NIKOLAEVITCH LIVANOV (ON HIS 50-th BIRTHDAY)

By A. V. Lebedinski

Moscow

НАУЧНЫЕ КОНФЕРЕНЦИИ И СЪЕЗДЫ

ПОВОЛЖСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ
И ФАРМАКОЛОГОВ С УЧАСТИЕМ МОРФОЛОГОВ И КЛИНИЦИСТОВ

М. В. Сергеевский (Куйбышев)

В состоявшейся 2—6 VI 1957 в Куйбышеве конференции приняли участие представители городов: Иванова, Ярославля, Горького, Казани, Калинин, Кирова, Куйбышева, Чкалова, Саратова, Сталинграда, Астрахани, а также Москвы и Ленинграда.

На 4 пленарных и 12 секционных заседаниях заслушано 147 докладов: по физиологии — 53, биохимии — 24, фармакологии — 19, морфологии — 40, клинко-физиологических — 11. Для конференции было характерным привлечение большого количества молодых научных работников и ученых различных специальностей. Благодаря этому создалась возможность более разностороннего, а отсюда и более правильного обсуждения и решения ряда научных проблем.

Основная масса докладов касалась физиологии нервной системы, кровообращения, дыхания, пищеварения, крови, выделительной системы. Содержание большинства докладов показало, что представленный на обсуждение материал имеет значительный теоретический и практический интерес. Мы ограничиваемся краткой характеристикой содержания некоторых, преимущественно физиологических докладов.

В обстоятельном докладе В. Н. Черниговского были приведены результаты электрофизиологических исследований представительств анализаторов внутренних органов в коре полушарий большого мозга и мозжечка. Обнаруженные в коре полушарий представительства докладчик рассматривает как ядра внутреннего анализатора. Условнорефлекторный метод позволил следить за движением возбуждения и торможения. Отмечены общие закономерности и отличия в деятельности возбужденных и торможенных анализаторных систем. Одно из отличий в деятельности между ними заключается в том, что для экстероцептивных анализаторов характерно сравнительно ограниченное распространение рецептивного поля и широкое корковое представительство; для интероцептивных же анализаторов, наоборот, характерно широкое по пространству распространение рецептивного поля и ограниченное корковое представительство. Из этого отличия вытекает ряд других физиологических особенностей в деятельности этих анализаторных систем.

Доклад вызвал оживленную дискуссию. Все выступавшие отметили большую ценность сообщенного материала и выводов. Важно установление наличия общих закономерностей в деятельности внешних и внутренних анализаторов. Ценно сочетание двух методов исследований: электрофизиологического и условнорефлекторного (П. Д. Олсфиренко). Выводы убедительны, поскольку в исследованиях имеется тесная увязка физиологических и морфологических данных (В. А. Долго-Сабуров). Изучение закономерностей в деятельности внутреннего анализатора должно привести к уничтожению «белых пятен» в коре (Е. С. Иванецкий-Василенко). Спорна попытка деления коркового представительства внутреннего анализатора на «ядро» и «периферическую» части (Н. Ю. Беленков). Необходима значительная осторожность в суждениях о различиях строения внутреннего и внешнего анализаторов, поскольку свойства их могут быть различными у очень близких в видовом отношении животных (Е. И. Артемьев).

Н. Ю. Беленков (Горький) сообщил о возможности образования простейших условных рефлексов у собак и кошек после удаления у животных коры полушарий.

В докладе Викт. К. Федорова (Ленинград) были сообщены интересные данные о зависимости у мышей подвижности нервных процессов от пола. В частности, «... от родителей с низкой подвижностью нервных процессов рождается больше самок».

По данным А. С. Дмитриева (Ярославль), у людей, собак, голубей «... в основе процесса образования условного рефлекса на время лежат сложные взаимоотношения между процессами возбуждения и торможения, несколько сходные по своему механизму с процессами запаздывающего условного рефлекса». Вопрос этот также обсуждался в докладе Я. П. Дедашева (Чкалов) «Выработка условных рефлексов на время у овец».

В ряде докладов обсуждалось физиологическое значение ацетилхолина. По мнению И. Н. Волковой (Казань), ацетилхолин в зависимости от концентрации может способствовать проявлению как возбуждения, так и торможения. В соматической нервной системе ацетилхолин может выполнять трофическую роль (Л. Н. Зефилов — Казань). Ацетилхолин имеет значение в общем анзимохимическом комплексе, обеспечивающем передачу нервного импульса (Г. Н. Сметанкин — Горький). Изменение содержания ацетилхолина в сыворотке крови может служить показателем изменения функционального состояния центральной нервной системы (С. А. Георгиева — Саратов).

О. С. Манойлова (Куйбышев) сообщила об изменениях в мозговой ткани редуцирующих веществ, азота, воды, каталазы, холинастеразы под влиянием возбуждающих (кардиозол, кардиамин, кофеин, стрихнин) и тормозящих (аминал-натрий, люминал, мединал, эфир, хлороформ) деятельности мозга веществ.

Ряд интересных данных был приведен в докладе Е. И. Артемьева (Горький) относительно особенностей процессов в центральной нервной системе морских свинок, которые рассматриваются как отражение низшего этапа эволюции высшей нервной деятельности.

Сотрудники И. Г. Валидова (Казань) сообщили о разнообразных влияниях центральной нервной системы на различные физиологические состояния и процессы: на функциональную устойчивость нерва к альтерации постоянным током (А. М. Алеников), на время передачи возбуждений с двигательного нерва на скелетную мышцу (Н. И. Плещинский), на поглощение кислорода скелетной мышцей (Г. М. Рахманкулова), на скорость проведения возбуждений в периферическом нерве (А. Ш. Харисова).

Х. С. Хамитова (Казань) доложила о некоторых механизмах трофического влияния периферических ганглиозных аппаратов гладкой мышцы.

Е. Н. Павловский (Казань) и его сотрудники (В. М. Калашников, Ф. Ш. Зиганшина, Э. Халитова и др.) с успехом применяют для изучения ряда физиологических функций метод новокаиновой блокады симпатических стволов в условиях хронических наблюдений. Ими, в частности, изучены: характер влияния симпатикуса на рефлекторную и гуморальную фазы желудочной секреции, на регуляцию периодической деятельности желудка, на механизм гуморального возбуждения поджелудочной железы, образование адреналина в мозговом слое надпочечников и др.

Значительное внимание на конференции было уделено физиологии сердечно-сосудистой системы. П. П. Сеницын (Горький) доложил о своих исследованиях по передаче сердца лягушкам и черепахам. Обнаруживается различие в реактивности собственного сердца животного и пересаженного к ряду фармакологических веществ. В результате получается хорошая модель для анализа действия лекарственных веществ.

Интересный материал для суждения об устойчивости и аккомодации сосудистого тонуса и сосудистых реакций при местном охлаждении и других воздействиях на организм представили физиологи из Иванова (М. С. Козиоров, И. В. Озмидова, Е. М. Чунаева, Т. А. Салова и др.).

В серии докладов (Н. А. Меркулова, Е. И. Семейко, Л. А. Топоркова, Т. М. Емельянова, А. И. Борисова, В. И. Дорогощечков, М. В. Сергиевский), выполненных под руководством М. В. Сергиевского (Куйбышев), были приведены новые доказательства наличия одного дыхательного центра в области продолговатого мозга. Им обеспечивается ритмичная смена фаз дыхательного центра. Вдыхательная и выдыхательная его части работают по принципу реципрокности. Приспособление дыхательного центра к изменяющимся условиям существования обеспечивается образованием функционально подвижных созвездий дыхательного центра с другими воспринимательными центрами. Приведены новые доказательства того, что из всех частей центральной нервной системы наиболее чувствительной к углекислому газу является кора больших полушарий. В докладе И. Н. Кулагина (Киров) был представлен ряд доказательств трехфазной реакции дыхания при раздражении проприоцепторов.

В. А. Буков (Саратов) сообщил о наличии рефлекторных связей между репеторным полем носовых путей и течением ряда заболеваний. Полученные факты позволяют расширить представление о физиологической роли верхних дыхательных путей.

В докладе П. Д. Олефиренко (Ярославль) дан материал о соотношениях функций дыхательной и двигательных систем, о рефлекторных изменениях деятельности сердца и сосудов во время и последствии двигательного возбуждения, о вегетативных компонентах, обусловленных функциональным состоянием кожно-мышечного анализатора.

Г. А. Вакслейгер, В. И. Богатырева и В. П. Наследков (Куйбышев) сообщили о результатах изучения влияния кофеина и брома на рефлекторную возбудимость дыхательного центра, определяемую раздражением блуждающего нерва, выведенного в кожный лоскут.

А. И. Соседова (Иваново) проанализировала изменения некоторых показателей крови у собак при экспериментальной патологии органов дыхания. По пищеварению у овец каракульской породы и телят сделаны доклады, выполненные под руководством Е. Т. Хруцкого (Чкалов). Моторная и секреторная деятельность происходит непрерывно, но с некоторыми колебаниями в течение суток и в связи с кормлением, и изменяется под влиянием рефлекторных воздействий с других органов (Е. Т. Хруцкий). Имеется связь между секрецией желчи и поджелудочной железой (П. Т. Тихонов).

Печень выполняет не только секреторную, но и экскреторную функцию (Ю. Б. Чемолосов). В ободочной кишке у овец непрерывно происходит секреция сока (М. Я. Вырская). Для регистрации моторной деятельности рубца предложен новый руминограф (В. П. Поляков).

О действии сильных болевых раздражений на кишечную секрецию сообщено К. П. Мекш (Иваново). Интересные и обоснованные выводы о влиянии верхних шейных симпатических узлов на желудочную секрецию у собак сделала Е. И. Турбина (Иваново). А. Д. Степанова (Горький) сообщила об итогах изучения взаимной связи желчеотделительной функции печени с деятельностью желудка, половых желез, мышечной системы. По А. И. Баранову (Горький), имеются взаимно-сочетанные отношения между секрециями желудочного сока и слюны желудка.

Ряд новых данных по физиологии и патологии внутренних органов, о компенсации нарушенных функций, ходе восстановления нарушенных функций в зависимости от характера проводимого лечения содержался в материалах докладов С. С. Полтырева (Иваново) и выполненных под его руководством (Н. М. Сквородин, Т. И. Хохлова, Н. А. Рощина, В. И. Чунаева, М. В. Саликова).

Материал доклада Ю. С. Урюпова (Куйбышев) относительно рефлекторной регуляции желчеотделения и лимфотока позволяет считать, что замыкание рефлекторных дуг может происходить не только в центральной нервной системе, но и в периферических нервных ганглиях. У человека при полной рубцовой непроходимости желудка рефлекторная и гуморальная фазы секреции протекают различно в зависимости от наличия или отсутствия гастрита (А. М. Платонова — Куйбышев).

Во время приема пищи увеличивается тонус сгибателей и разгибателей рук, уменьшается уровень волн плевизиограммы, происходит учащение пульса, нарушается ритм дыхания (О. Д. Семенова — Киров). После выключения поджелудочной железы возбуждение секреторной деятельности слюнных желез, вызываемое парасимпатическими импульсами, приобретает характер инертного процесса (Д. И. Малкина — Казань). После ограниченного повреждения коры больших полушарий в области кожно-мышечного анализатора секреторная деятельность околушной слюнной железы изменяется только при приеме хлеба. При повреждениях коры в других областях безусловнорефлекторная реакция околушной железы вообще не изменяется. Условно-рефлекторная же реакция железы становится неустойчивой при всех повреждениях. Наблюдается растормаживание дифференцировки (Р. Г. Сингатулин — Ярославль).

По физиологии и патологии почек был поставлен ряд докладов (Г. М. Шпуга, А. А. Лебедев, Н. Я. Мясоедова, Г. Д. Аникин, Е. И. Тюрина, С. А. Ярославцев, А. В. Даричева), проведенных под руководством Г. М. Шпуга (Иваново). В них исследованы рефлекторные реакции на дыхание реннервированной пересаженной почки, изучено восстановление мочеотделительной ее функции. Изучены характерные особенности интероцептивных рефлексов при экспериментальной почечной колике на дыхание, деятельность желудка. Отмечено, что паранефральная новокаиновая блокада нормализует мочеотделительную функцию второй почки. Раздражение электрическим током левой почки вызывает мочеобразование в обеих почках, кратковременное падение артериального давления. Заслушанные доклады привлекли к себе большое внимание аудитории и в выступлениях получили полное одобрение. М. И. Ундринцев (Куйбышев) сообщил о возможности выделения почками собак макромолекул. О деятельности потовых желез при различных условиях жизнедеятельности у кошек и человека сообщил Б. А. Зенин (Куйбышев).

Н. М. Артемов доложил о многолетних экспериментальных наблюдениях за действием пчелиного яда, проведенных кафедрой физиологии Горьковского университета, а Н. Е. Кавецкий и М. И. Лизунова — о лечебном значении препаратов пчелиного яда при гипертонической болезни.

Л. И. Мурский (Ярославль) остановил внимание конференции на механизмах возникновения и развития клинической смерти, подчеркнул, что умирание является стадийным процессом.

Механизм свертывания крови анализировался в докладах Е. С. Иваницкого-Василенко и сотр.

Значительное количество биохимических докладов было посвящено вопросам обмена веществ. В докладе С. Е. Северина (Москва) «Распространение и участие в процессах фосфорилирования в ткани скелетной мускулатуры дипептидов карнозина и ансерина» приведены данные о первоначальном появлении в процессе онтогенеза карнозина. Сообщены результаты наблюдений о стадии вмешательства ансерина в процессы дыхательного фосфорилирования и др.

К сожалению объем статьи не позволяет остановиться на изложении других докладов.

CONFERENCE OF PHYSIOLOGISTS, BIOCHEMISTS AND PHARMACOLOGISTS OF THE VOLGA LITTORAL ATTENDED BY MORPHOLOGISTS AND CLINICIANS

By M. V. Sergievski

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ СТАТЕЙ,

помещенных в т. XLIII «Физиологического журнала СССР им.

И. М. Сеченова», за 1957 г.

- А жипа Я. И., А. И. Егоров, Н. Б. Цингаловский, Б. А. Сааков. Рецензия на монографию М. Г. Дурмишьяна «О механизмах эффектов афферентных раздражений». № 5, стр. 483.
- А й ра п е т ь я н ц Э. Ш. Новые исследования по истероизису Н. Е. Введенского. № 12, стр. 1117.
- А м и р а г о в а М. Г. Влияние так называемого эмоционального возбуждения животного на функциональное состояние щитовидной железы. № 1, стр. 65.
- А н д р е е в а В. С. Изменения кальция, органического и неорганического фосфора в сыворотке крови щенков под влиянием фтористого натрия. № 12, стр. 1183.
- А н и ч к о в С. В. Фармакологическое воздействие на эндокринные железы через нервную систему. № 7, стр. 685.
- А н о с о в а Е. М., см. Арбузов С. Я. и Е. М. Аносова.
- А н о х и н П. К. Значение ретикулярной формации для различных форм высшей нервной деятельности. № 11, стр. 1072.
- А н т а л Ю. и М. Рушчак. Условнорефлекторные изменения уровня молочной кислоты в крови собак. № 10, стр. 941.
- А р б у з о в С. Я. и Е. М. Аносова. Влияние фенатина на течение и исход поражений от проникающей радиации. № 12, стр. 1191.
- А р и н ч и н Н. И. и Е. С. Зенкевич. О полувекском применении и дальнейшем развитии звукового способа определения кровяного давления по Короткову. № 1, стр. 92.
- А р л а щ е н к о Н. П. и Г. М. Эрדман. О парабитонических изменениях в двигательной зоне коры головного мозга кролика под действием живленных электродов. № 1, стр. 22.
- А р ш а в с к и й И. А. О конференции по проблемам физиологии постнатального онтогенеза в Праге. № 5, стр. 487.
- А с р а т я н Э. А. К характеристике гуморальной регуляции функций у собак с декортицированным большим мозгом. № 7, стр. 651.
- А с т а х о в а Т. Н. и Н. В. Коровостовцева. Аппарат для искусственного дыхания кислородом. № 8, стр. 806.
- Б а н н и к о в а Н. А. Влияние акта еды на всасывание глюкозы и хлоридов в тонком кишечнике. № 12, стр. 1176.
- Б а р ы ш н и к о в И. А. Краткая характеристика состояния физиологии сельскохозяйственных животных в СССР. № 11, стр. 1045.
- Б а х т и о з и н а Б. Х. Роль селезенки в водном обмене. № 8, стр. 769.
- Б е л о у с А. А. Повышенная секреция нейрогипофиза при зажатии сосудов почек. № 3, стр. 240.
- Б е л я е в а Т. И., см. Стройкова К. В. и Т. И. Беляева.
- Б е н е д и к т о в И. И. Аппарат для измерения скорости кровотока и температуры во внутренних органах. № 10, стр. 995.
- Б е р и т о в И. С. О пространственном проецировании воспринятых объектов во внешней среде посредством лабиринтных рецепторов. № 7, стр. 600.
- Б е р и т о в И. К развитию физиологии центральной нервной системы в Советском Союзе. № 11, стр. 1021.
- Б е р х и н Е. Б. Влияние мнимого питья на мочеотделение. № 8, стр. 785.
- Б е с т у г и н А. В., Д. И. Иванов, В. Б. Малкин, А. Н. Пруцкой. Пьезо-электрический датчик для регистрации баллистокардиограммы на электрокардиографе. № 9, стр. 906.
- Б и р ю к о в Д. А. Заметки об эволюции условного торможения. (По поводу книги Д. Скорда «Пароксизмальное торможение. Экспериментальный анализ „животного гипноза“»). № 3, стр. 286.
- Б и р ю к о в Д. А. Заметки к проблеме эволюции возбуждения. К 75-летию

- со дня смерти Ч. Дарвина (19 апреля 1882 г.). № 5, стр. 476.
- Бирюков Д. А.** К вопросу о механизме действия проникающей радиации на нервную систему. № 7, стр. 636.
- Бирюков Д. А.** Ульям Гарвей (1578—1657) — основатель физиологии. № 7, стр. 717.
- Благодатова Е. Т. и Л. Л. Васильев.** Влияние амиталого и хлоргидратного наркоза на депаряобиотизирующую активность нервных центров. № 9, стр. 842.
- Богданов П. Г., см. Кибяков А. В. и Н. Г. Богданов.**
- Бокша В. Г.** К вопросу об адаптации ренкторов. № 12, стр. 1149.
- Браткова Р. С., см. Караев А. И. и Р. С. Браткова.**
- Брюханов О. А. и П. И. Ломоносов.** О состоянии процесса возбуждения в коре головного мозга собак при воздействии ионизирующих излучений. № 2, стр. 101.
- Бунин К. В.** К вопросу о механизме возбуждающего влияния афедрина на центральную нервную систему человека. № 3, стр. 202.
- Валдма М. М.** Условный мигательный рефлекс у коз. № 4, стр. 358.
- Вальдман А. В.** О лабильности рефлекторных центров спинного мозга. № 6, стр. 497.
- Ван Чжо-лин, см. Хоу Цаун-линь, Ван Чжо-лин, Чжень Вань-мей.**
- Вартапетов Б. А. и А. И. Гладкова.** Материалы по изучению вазомоторных реакций при экстеро- и интродентивных раздражениях. № 8, стр. 777.
- Васадзе Г. Ш., см. Гублер Е. В., Е. А. Коваленко, Г. Ш. Васадзе, Е. И. Гарбер.**
- Василевская Н. Е.** Особенности протекания ценных условных рефлексов при доопытельном введении в организм кислоты и щелочи. № 6, стр. 511.
- Василевская Н. Е.** Об избирательном влиянии кислотной и сахарной нагрузки на интероцентивные условные рефлексы. № 9, стр. 864.
- Василевский Н. И.** Об объемной скорости движения цереброспинальной жидкости. № 8, стр. 759.
- Васильев И. Г., Л. П. Зимницкая, Е. Л. Склярчик, К. М. Смирнов, Б. Г. Филиппов, С. А. Хитун и А. М. Шаталов.** О суточном ритме работоспособности человека. № 9, стр. 817.
- Васильев Л. Л., см. Благодатова Е. Т. и Л. Л. Васильев.**
- Васильев Л. Л., Н. В. Голиков, Е. К. Жуков и В. Г. Куневич.** Юлий Михайлович Уфлянд (к 60-летию со дня рождения). № 6, стр. 590.
- Верещагин Н. К.** О действии статических усилий на функции организма. № 7, стр. 699.
- Виноградов В. М.** Действие пасакаина (пасака оксинокана) на некоторые функции центральной нервной системы. № 6, стр. 568.
- Виноградова М. И.** О пессимальном торможении депрессорного эффекта при раздражении легочных ветвей блуждающего нерва. № 6, стр. 517.
- Виноградова О. С., Е. Н. Соколов.** Соотношение реакций сосудов руки и головы в некоторых безусловных рефлексах человека. № 1, стр. 54.
- Владимиров Г. Е.** Очерк развития советской биохимии за 40 лет. № 11, стр. 1052.
- Владимирова Е. А.** Влияние условнорефлекторного возбуждения и торможения центральной нервной системы на содержание аммиака в больших полушариях головного мозга крыс. № 2, стр. 117.
- Газа Н. К.** Физиология жажды, аппетита и голода по материалам XX Международного конгресса физиологов. № 3, стр. 297.
- Гальперин С. И.** Об изменениях сердечной деятельности при сеченовском торможении. № 6, стр. 544.
- Гамбарян Л. С.** К методике удаления задних столбов спинного мозга. № 4, стр. 371.
- Гарбер Е. И., см. Гублер Е. В., Е. А. Коваленко, Г. Ш. Васадзе, Е. И. Гарбер.**
- Генес С. Г.** Влияние половых гормонов и их синтетических аналогов на некоторые функции желудка. № 5, стр. 461.
- Георгобьяни Т. Б., см. Дзидзигури Т. Д. и Т. Б. Георгобьяни.**
- Гершуни Г. В.** О различии звуковым анализатором человека сложных раздражений с возрастающим количеством информации. № 11, стр. 1086.
- Гиневичский А. Г., Е. М. Крепс, А. В. Тонких, Леон Абгарович Орбели.** (К 75-летию со дня рождения). № 7, стр. 595.
- Гладкова А. И., см. Вартапетов Б. А. и А. И. Гладкова.**
- Глебовский В. Д.** О рефлексах скелетных мышц при пассивном разгибании задней конечности у депрессированных животных. № 3, стр. 225.
- Глебовский В. Д.** О влиянии пассивных движений на рефлекторные сокращения мышц противоположной конечности. № 10, стр. 974.
- Глезер В. Д.** О роли тонуса зрочковых центров в условнорефлекторной деятельности зрачка. № 3, стр. 205.
- Голиков Н. В.** О механизме гипоталамических влияний на спинномозговые и бульбарные нервные центры. № 7, стр. 629.

- Голиков Н. В., см. Васильев Л. Л., Н. В. Голиков, Е. К. Жуков и В. Г. Куевич.
- Голиков Н. В., И. В. Данилов, Д. Н. Меницкий. Вопросы электрофизиологии центральной нервной системы. № 9, стр. 910.
- Голодов И. И. Методика непрерывной регистрации содержания углекислого газа в выдыхаемом воздухе. № 8, стр. 808.
- Голубева Е. Л. и Л. С. Фомина. Влияние приема пищи на секрецию кишечных ферментов и моторику изолированного отрезка кишки у человека. № 2, стр. 169.
- Гольцман А. Г. О парабитической природе монофазной деформации электрограммы сердца. № 8, стр. 751.
- Гриндель О. М. и В. С. Русинов. О медленном негативном потенциале за очагом парабитоза в нерве. № 7, стр. 673.
- Гублер Е. В., Е. А. Коваленко, Г. Ш. Васадзе, Е. И. Гарбер. Регистрация условных и безусловных дыхательных рефлексов по изменениям легочной вентиляции. № 6, стр. 582.
- Гузев О. Е. О применении полупроводниковых сопротивлений в физиологии для измерения температур. № 3, стр. 283.
- Гуляев П. И. Фазы сна и отображение эволюции возбудимости в ЭЭГ спящего человека. № 2, стр. 126.
- Гуревич В. X. Простой металлический электрод для записи электроретинограмм у человека. № 3, стр. 281.
- Гуревич В. X. Об электрофизиологических исследованиях на вращающемся объекте. № 4, стр. 367.
- Данилов Н. В. Об одном рефлекторном механизме изменения положения грудной клетки. № 4, стр. 317.
- Данилов И. В., см. Голиков Н. В., И. В. Данилов, Д. Н. Меницкий.
- Данилов И. В. и П. С. Купалов. Основные черты развития физиологии высшей нервной деятельности после Великой Октябрьской социалистической революции. № 11, стр. 1008.
- Джаксон И. М. О кортикальной регуляции функциональной связи кишечника и поджелудочной железы. № 2, стр. 156.
- Джаксон И. М. и Г. Ф. Милушкевич. Об участии поджелудочной железы в регуляции содержания белков плазмы и морфологического состава крови. № 9, стр. 871.
- Дзидзигури Т. Д. и Т. Б. Георгобiani. Некоторые данные о двигательной деятельности тонкой кишки. № 2, стр. 164.
- Дивногорская Н. Н. Влияние условий внешней среды на приживаемость пересаженного сердца лягушки. № 6, стр. 556.
- Дмитриев В. Д. Значение перекрестного влияния больших полушарий головного мозга в компенсации двигательных функций нижних конечностей у птиц. № 6, стр. 577.
- Дурмишьян М. Г. О функциональной зависимости вегетативных нервных узлов от деятельности спинного мозга. № 7, стр. 657.
- Дэн Чжи-чэн, см. Коштоянц Х. С. и Дэн Чжи-чэн.
- Дяблова П. Е. Влияние глюкозы на возбуждение холинергических структур скелетных мышц. № 3, стр. 266.
- Евлахов А. М. Леонардо да Винчи — физиолог. № 1, стр. 96.
- Егоров А. И., см. Ажица Я. И., А. И. Егоров, Н. Б. Цингаловский, Б. А. Сааков.
- Еренков В. А. О механизме некоторых нарушений дыхания у детей в светелучения Н. Е. Введенского о функциональной подвижности и парабитозе. № 3, стр. 213.
- Жинкин Н. И. Парадокс речевого дыхания. № 2, стр. 145.
- Жуков Е. К. Явление оптимума и пессимума в тоническом нервно-мышечном приборе. № 11, стр. 1112.
- Жуков Е. К., см. Васильев Л. Л., Н. В. Голиков, Е. К. Жуков и В. Г. Куевич.
- Жуков Е. К., см. Стрелина А. В., И. И. Иванов и Е. К. Жуков.
- Загорулько Т. М. О локализации центров зрительного анализатора лягушки. № 12, стр. 1156.
- Замятина О. Н. Электрофизиологическое исследование афферентной импульсации в нервах кишечника. № 5, стр. 441.
- Зенкевич Е. С. К вопросу о минимальном артериальном давлении. № 2, стр. 176.
- Зенкевич Е. С., см. Аринчин Н. И. и Е. С. Зенкевич.
- Зефирова Л. Н. О соотношении между тонусоподобными и познотоническими сокращениями. № 4, стр. 344.
- Зимкин Н. В. Достижения физиологии физических упражнений в Советском Союзе. № 11, стр. 1037.
- Зимницкая Л. П., см. Васильев И. Г., Л. П. Зимницкая, Е. Л. Складчик, К. М. Смирнов, Б. Г. Филиппов, С. А. Хитун и А. М. Шаталов.
- Иваненко Е. Ф. Влияние наркоза на изменение температуры коры больших полушарий головного мозга. № 9, стр. 851.
- Иванов Д. И., см. Бестугин А. В., Д. И. Иванов, В. Б. Малкин, А. Н. Пруцкой.

- Иванов Н. П. К центральной регуляции активного тонуса легких. № 9, стр. 858.
- Ильина А. И. и А. В. Гонких. Новые данные о нейрогормональном звене сосудистых реакций. № 1, стр. 3.
- Итару Шима, см. Хидеоми Цугэ, Итару Шима и Катуюко Кога.
- Ицков П. И. Методика измерения температуры в желудке. № 6, стр. 586.
- Каладзе Р. А. К методике измерения кожной температуры. № 6, стр. 588.
- Кандрор И. С. и К. А. Рапорт. Газообмен у человека при мышечной работе в условиях резкого охлаждения. № 1, стр. 60.
- Караев А. И. и Р. С. Браткова. Влияние раздражения барорецепторов желчного пузыря на содержание сахара в крови. № 3, стр. 235.
- Касьянов В. М. Рецензии на книгу Ю. Н. Успенского «Секреторная функция желудка у человека». № 9, стр. 909.
- Квасов Д. Г. Проведение, торможение и устойчивость. № 8, стр. 744.
- Кедер-Степанова И. А., Г. А. Курелла. Об изменении ритмики дыхания при локальном раздражении центров вдоха и выдоха. № 1, стр. 46.
- Кедер-Степанова И. А., Г. А. Курелла. Влияние афферентных импульсов на активность центров вдоха и выдоха в продолговатом мозгу. № 8, стр. 721.
- Кесарева Е. П. Методика мионографии у человека. № 8, стр. 801.
- Кибяков А. В. и Н. Г. Богданов. О роли нервной системы в поддержании тонического сокращения гладкой мышцы. № 12, стр. 1170.
- Кибяков А. В. и В. В. Михайлов. К механизму образования ацетилхолина в парасимпатических нервах сердца. № 6, стр. 531.
- Кибяков А. В. и Н. Е. Пионтарк. Об ацетилхолиновом механизме тонического компонента сокращения скелетной мускулатуры. № 3, стр. 245.
- Киселева С. К. Интероцептивные влияния на лейкоцитоз периферической крови. № 6, стр. 526.
- Киселев П. А. Об электрических потенциалах в цереброспинальном стволе и двигательном рефлекторном аппарате при сеченовском торможении. № 11, стр. 1098.
- Кисляков В. А. Изменение условных вестибулярно-двигательных рефлексов у собак после лабиринтэктомии. № 3, стр. 271.
- Коваленко Е. А., см. Гублер Е. В., Е. А. Коваленко, Г. Ш. Васадзе, Е. И. Гарбер.
- Кожевников В. А. Некоторые вопросы измерения и анализа ЭЭГ и теория информации. № 10, стр. 983.
- Кожевников В. А. и В. И. Сорoko. Опыт конструирования дифференциальных усилителей для регистрации биопотенциалов без экранирования объекта. № 2, стр. 187.
- Козенко Г. М. Об усиливающим влиянии блуждающего нерва на сердце. № 6, стр. 549.
- Коростовцева Н. В., см. Астахова Т. Н. и Н. В. Коростовцева.
- Космарская Е. Н., В. Р. Пурин. Изменения температуры мозга и тела при медиоментозном сне. № 1, стр. 40.
- Котова Г. Н. О рефлексах с некоторых артерий и вен на лимфатические сосуды. № 5, стр. 428.
- Котуюко Кога, см. Хидеоми Цугэ, Итару Шима и Катуюко Кога.
- Коселева Г. Г. Изменения рефлексов задних конечностей при пережатии брюшной аорты в постнатальном онтогенезе. № 5, стр. 404.
- Кощоянц Х. С. и Дэн Чжичэн. Явление оптимума и пессимума Введенского в нервно-мышечном приборе моллюсков. № 12, стр. 1166.
- Кощоянц Х. С. и Т. Г. Путинцева. Восстановление деятельности сердца, остановленного иодистым калием, при раздражении блуждающего нерва. № 5, стр. 414.
- Кратин Ю. Г. Отражение некоторых сторон анализаторной деятельности в электроэнцефалограмме человека. № 2, стр. 134.
- Крепс Е. М. Рецензия на книгу А. С. Трошина. «Проблема клеточной проницаемости» (Изд. АН СССР, 1956). № 10, стр. 1003.
- Крепс Е. М., см. Гинецинский А. Г., Е. М. Крепс, А. В. Тонких.
- Кротев Л. Б. О восстановительных дыхательных и сердечно-сосудистых условных рефлексах. № 3, стр. 219.
- Кувалева И. Б. Ферментный состав и некоторые свойства сока толстого кишечника. № 4, стр. 336.
- Кудрицкая Т. Е., см. Петров И. Р., З. А. Райко и Т. Е. Кудрицкая.
- Кузнецова Н. Е., см. Рывкина Д. Е. и Н. Е. Кузнецова.
- Куневич В. Г., см. Васильев Л. Л., Н. В. Голиков, Е. К. Жуков и В. Г. Куневич.
- Купалов П. С. и В. И. Стожаров. Безусловные пищевые реакции лягушки. № 7, стр. 619.
- Курелла Г. А., см. Кедер-Степанова И. А. и Г. А. Курелла. № 1 и № 8.
- Лагутина Н. И., см. Рожанский Н. А. и Н. И. Лагутина.
- Лебединский А. В. Михаил Николаевич Ливанов (к 50-летию со дня рождения). № 12, стр. 1207.
- Линденбратен В. Д. О взаимоотношениях между сосудодвига-

- тельными центрами и центрами отводящих нервов. № 6, стр. 538.
- Л и ч к у с К. Б. Материалы к физиологии кожного анализатора. № 8, стр. 729.
- Л о м о н о с П. И., см. Брюханов О. А., П. И. Ломонос.
- Л ю Ш и - ю й. О наличии двух типов изменений ЭЭГ при раздражении рецепторов внутренних органов. № 12, стр. 1141.
- М а й о р ч и к В. Е. Электрофизиологический анализ функциональных свойств коры больших полушарий в зоне патологического очага. № 3, стр. 193.
- М а л к и н В. Б., см. Бестугин А. В., Д. И. Иванов, В. Б. Малкин, А. П. Пруцкой.
- М а м е д о в Д. М. Изменения энергетического обмена у овец в связи с обстановкой и временем кормления. № 12, стр. 1195.
- М а н у й л о в П. А. Эргограф с пневматической передачей для записи движений различной амплитуды. № 12, стр. 1204.
- М а р е в с к а я А. П. Рефлексы растяжения жевательной мускулатуры у взрослых животных. № 9, стр. 887.
- М а р к о в а А. А. Секреторная деятельность желудка гастрозофагоммированных собак при мнимом кормлении после удаления коры больших полушарий головного мозга. № 8, стр. 793.
- М а р к о в а И. В. Зависимость барбитуратного гиперкинеза от развития и функционального состояния высших отделов центральной нервной системы. № 12, стр. 1187.
- М а т р о с о в а Е. М., см. Филиппович С. И. и Е. М. Матросова.
- М е д е л я н о в с к и й А. Расчетная электрографическая линейка. № 4, стр. 370.
- М е д е н и к И. А. и Я. В. О л е й н и к. Влияние постоянного тока на возбудимость вегетативных центров головного мозга. № 5, стр. 400.
- М е н и ц к и й Д. Н., см. Голиков Н. В., И. В. Давилов и Д. Н. Меницкий.
- М и л о у ш к е в и ч Г. Ф., см. Джексон И. М. и Г. Ф. Милушкевич.
- М и х а й л о в В. В., см. Кибяков А. В. и В. В. Михайлов.
- М и ш е н е в а В. С. К биохимической характеристике состояния парабиоза в нерве. № 6, стр. 561.
- М о с к а л е н к о Ю. Е. и А. И. Н а у м е н к о. О колебательных движениях спинномозговой жидкости в полостях головного мозга животных. № 10, стр. 928.
- М у р а в о в И. В., Н. С. С у к а ч е в и Д. И. Р о м а н е н к о. К методике эргографии. № 12, стр. 1202.
- М ч е д л и ш в и л и Г. И. Новые данные о действии гистамина на капилляры и капиллярное кровообращение. № 10, стр. 960.
- Н а р и к а ш в и л и С. П. Первичная ответная реакция и «спонтанная» электрическая активность коры больших полушарий головного мозга. № 7, стр. 642.
- Н а с л е д о в Г. А. О функциональных сдвигах в нервных центрах при иммобилизации конечности. № 12, стр. 1130.
- Н а с о н о в Д. Н. и И. П. С у з д а л ь с к а я. К вопросу об изменениях, происходящих в протоплазме мягкотных нервных волокон при возбуждении. № 7, стр. 664.
- Н а у м е н к о А. И. Запись внутричерепного и артериального давления с помощью пьезографии. № 4, стр. 366.
- Н а у м е н к о А. И., см. Москаленко Ю. Е. и А. И. Москаленко.
- Н а у м о в а Т. С. Изменения электрической активности хвостатого ядра при замыкании временной связи слухового и двигательного анализаторов. № 1, стр. 14.
- Н а у м о в а Т. С. Электрографические данные к вопросу о парности работы полушарий. № 4, стр. 310.
- Н е к р о л о г. [Л. М. Загоруйко]. № 5, стр. 493.
- Н е с м е л ь н о в а Т. Н. Торможение двигательных рефлексов у спинальных собак в условиях хронического эксперимента. № 4, стр. 301.
- Н е с т е р о в А. И. Спирограф для графической регистрации на ленте кимографа объема дыхания животных. № 10, стр. 997.
- Н и к и ф о р о в М. И. Влияние экстирпации полушарий переднего мозга у голубей на проявление антинаркотического действия каразола, фснмина и их смеси. № 10, стр. 922.
- Н и к о л а е в а Н. П. Суммирование раздражений в коре больших полушарий головного мозга. № 1, стр. 32.
- Н и к у л и А. А. О действии сосудораздражающих веществ при повышенном тонусе сосудов. № 5, стр. 435.
- О б р а з ц о в а Г. А. и З. Д. П и г а р е в а. Влияние декортикации в раннем онтогенезе на вестибулярный нистагм и активность ферментных систем мозга. № 6, стр. 503.
- О л е й н и к Я. В., см. Меденик И. А. и Я. В. Олейник.
- О р л о в Р. С. и А. Г. Ш а р а г и н. Генератор парных импульсов электрического напряжения. № 5, стр. 473.
- П а в л о в Б. В. О работе Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. П. М. Сеченова в 1956 году. № 4, стр. 385.
- П а л л а д и н А. В., Н. М. П о л я к о в а и Т. П. С и л и ч. Сравнитель-

- ное изучение белков мозга и нерва. № 7, стр. 611.
- Петров И. Р., З. А. Райко и Т. Е. Кудрицкая. Сравнительная характеристика функциональных изменений и некоторых показателей углеводно-фосфорного обмена в ткани мозга в агональном периоде при клинической смерти и у оживленных животных. № 2, стр. 107.
- Пигарева З. Д., см. Образцова Г. А. и З. Д. Пигарева.
- Пилипенко М. Е. Содержание гемоглобина и эритроцитов у цыплят в зависимости от условий инкубации. № 10, стр. 970.
- Погребкова А. В. Изменение интродуктивных рефлексов при гипертоническом состоянии организма. № 4, стр. 322.
- Полосухин А. П. Развитие некоторых вегетативных функций и механизмов их регуляции в онто- и филогенезе. № 7, стр. 705.
- Полякова Н. М., см. Палладин А. В., Н. М. Полякова и Т. П. Силич.
- Помазанская Л. Ф. Угасательное торможение в онтогенезе у некоторых представителей млекопитающих. № 9, стр. 825.
- Пруцкой А. Н., см. Бестугина А. В., Д. И. Иванов, В. Б. Малкин, А. Н. Пруцкой.
- Радушинская Л. А. Применение тензометрии для изучения рабочих движений человека. № 8, стр. 804.
- Райко З. А., см. Петров И. Р., З. А. Райко и Т. Е. Кудрицкая.
- Рапопорт К. А., см. Кандрор И. С. и К. А. Рапопорт.
- Рахман В. И. Об образовании антианемического фактора в желудке. Изменение топки выделения антианемического фактора после резекции пилоруса. № 1, стр. 74.
- Рожанский Н. А. и Н. И. Лагутина. К вопросу о значении ядер стриопаллидарной системы. № 7, стр. 622.
- Романенко Д. И., см. И. В. Муравов, Н. С. Сукачев и Д. И. Романенко.
- Романовская Е. А. Влияние декортикации большого мозга на коленный рефлекс у кроликов. № 10, стр. 917.
- Рощевский М. П. Методика измерения величины зубцов и длительности интервалов в электрокардиограмме путем ее проекции через фотоувеличитель. № 1, стр. 88.
- Русинов В. С., см. Гриндель О. М. и В. С. Русинов.
- Рушчак М., см. Антал Ю. и М. Рушчак.
- Рувкина Д. Е. и Н. Е. Кузнецова. Значение гистамина в рефлекторных реакциях организма при многократных болевых раздражениях. № 3, стр. 252.
- Рюдигер В. Простой прибор для регистрации слюноотделения у собаки в условиях свободного передвижения. № 4, стр. 364.
- Сааков Б. А., см. Ажиба Я. И., А. И. Егоров, Н. Б. Цингаловский, Б. А. Сааков.
- Сальманович В. С. О механизме нарушений проводимости в атрио-вентрикулярной области. № 10, стр. 949.
- Самойлова З. Т. Экспериментальное изучение влияния блуждающего нерва на венозные сосуды. № 5, стр. 420.
- Самсонова В. Г. Физиология анализаторов на XX Международном конгрессе. № 4, стр. 377.
- Сергиевский М. В. Поволжская конференция физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов. № 12, стр. 1209.
- Силич Т. П., см. Палладин А. В., Н. М. Полякова и Т. П. Силич.
- Склярчик Е. Л., см. Васильев И. Г., Л. П. Зимницкая, Е. Л. Склярчик, К. М. Смирнов, Б. Г. Филиппов, С. А. Хитун и А. М. Шаталов.
- Склярчик Е. Л., см. Смирнов К. М. и Е. Л. Склярчик.
- Слоним А. Д. Вопросы терморегуляции и теплообмена на XX Международном конгрессе физиологов. № 8, стр. 812.
- Смирнов К. М. и Е. Л. Склярчик. Особенности слюноотделения у людей различно оклиматизированных к жаркому климату. № 5, стр. 389.
- Смирнов К. М., см. Васильев И. Г., Л. П. Зимницкая, Е. Л. Склярчик, К. М. Смирнов, Б. Г. Филиппов, С. А. Хитун и А. М. Шаталов.
- Сперанская Е. Н. Методика операции пересадки устья поджелудочной двенадцатиперстной вены в нижнюю полую вену. № 2, стр. 185.
- Сперанская Е. Н. Явление компенсации функций организма и железы внутренней секреции. № 7, стр. 691.
- Стельмах Д. Н. Скорость угасания ориентировочной реакции на тактильные и звуковые раздражения у собак в различные возрастные периоды. № 5, стр. 393.
- Стефанцев Б. Д. Роль коры больших полушарий головного мозга в компенсаторных явлениях после односторонней экстирпации брюшной симпатической цепочки. № 1, стр. 26.
- Стожаров Б. И., см. Куналов П. С. и Б. И. Стожаров.
- Столяров В. Т. Рецензия на монографию М. Г. Дурмишьяна «О механизмах эффектов афферентных раздражений».
- Стрелина А. В., И. И. Иванов и Е. К. Жуков. Об особенностях

- сократительных белков скелетных мышечных волокон различных типов. № 4, стр. 351.
- Стройкова К. В. и Т. И. Беляева. Влияние электрического поля высокого напряжения низкой частоты на уровень макроэргических фосфорных соединений в скелетной мышце теплокровных животных. № 5, стр. 469.
- Суздальская И. П. Влияние температуры на возбудимость мышц лягушки. № 1, стр. 80.
- Суздальская И. П. Влияние температуры на возбудимость мышц крысы. № 5, стр. 449.
- Суздальская И. П., см. Насонов Д. Н. и И. П. Суздальская.
- Сукачев Н. С., см. И. В. Муравов, Н. С. Сукачев и Д. И. Романенко.
- Сучков В. В. К методике работы с термическим раздражителем. № 10, стр. 1000.
- Тимофеев Н. Н. К сравнительной физиологии экстеро- и интероцептивных условных рефлексов. № 3, стр. 259.
- Тихомиров Н. П. Об особенностях секреторной функции околушных слюнных желез у жвачных животных. № 7, стр. 713.
- Федорова-Грот А. К. К спору доктора медицины И. Ф. Толочинова и акад. И. П. Павлова в 1912—1914 гг. (Историческая справка). № 5, стр. 480.
- Филиппов Б. Г., см. Васильев И. Г., Л. П. Зимницкая, Е. Л. Склярчик, К. М. Смирнов, Б. Г. Филиппов, С. А. Хитун и А. М. Шаталов.
- Филиппович С. И. и Е. М. Матророва. Вопросы физиологии пищеварения на XX Международном конгрессе физиологов. № 3, стр. 292.
- Фирсов Л. А. Изменение электрической активности мозжечка при экстероцептивном (звуковом и световом) раздражении. № 10, стр. 934.
- Фомина Л. С. Содержание ферментов в секрете и слизистой оболочке кишечника в период пищеварения. № 9, стр. 879.
- Фомина Л. С., см. Голубева Е. Л. и Л. С. Фомина.
- Хараузов Н. А. Краткая характеристика фармакологических исследований, выполненных после Великого Октября. № 11, стр. 1065.
- Хидеоми Цугэ, Итару Шима и Катуюко Кога. Оборонительные условные рефлексы у голубей. № 9, стр. 831.
- Хитун С. А., см. Васильев И. Г., Л. П. Зимницкая, Е. Л. Склярчик, К. М. Смирнов, Б. Г. Филиппов, С. А. Хитун и А. М. Шаталов.
- Хоу Цзун-лянь, Ван Чжо-линь, Чжэн Вань-мей. О показателе, правильно отражающем фактор времени возбудимости. № 8, стр. 736.
- Храмов В. М. Графический способ определения максимального кровяного давления у кроликов. № 1, стр. 89.
- Хренов И. И. О пищевом рефлексе у коров. № 9, стр. 894.
- Цингаловский Н. Б., см. Ажила Я. И., А. И. Егоров, Н. Б. Цингаловский, Б. А. Сааков.
- Чжэн Вань-мэй, см. Хоу Цзун-лянь, Ван Чжо-линь, Чжэн Вань-мей.
- Шарагин А. Г., см. Орлов Р. С. и А. Г. Шарагин.
- Шаталов А. М., см. Васильев И. Г., Л. П. Зимницкая, Е. Л. Склярчик, К. М. Смирнов, Б. Г. Филиппов, С. А. Хитун и А. М. Шаталов.
- Шахнович А. Р. и В. Р. Шахнович. Прибор для измерения изображений зрачка на киноленте (с помощью фотозаписи). № 3, стр. 279.
- Шахнович В. Р., см. Шахнович А. Р. и В. Р. Шахнович.
- Шенгер И. Ф. Методика удаления гипофиза у белых мышей. № 5, стр. 474.
- Шустин Н. А. Рецензия на книгу А. И. Карамяна «Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга» (Медгиз, 1956, 187 стр.). № 5, стр. 484.
- Успенский Ю. Н. Деятельность пищеварительных органов у собак при действии ионизирующего излучения. № 4, стр. 328.

СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Э. П. Айрапетьянц. Новые исследования по истериозису Введенского	1117
Г. А. Наследов. О функциональных сдвигах в нервных центрах при иммобилизации конечности	1130
Л. Ю. Шиблюй. О наличии двух типов изменений ЭЭГ при раздражении рецепторов внутренних органов	1141
В. Г. Бокша. К вопросу об адаптации рецепторов	1149
Т. М. Загорюлько. О локализации центров зрительного анализатора лягушки	1156
Х. С. Коштоянц и Дэн Чжи-чэн. Явление оптимума и пессимума Введенского в нервно-мышечном приборе моллюсков	1166
А. В. Кибяков и Н. Г. Богданов. Роли нервной системы в поддержании тонического сокращения гладкой мышцы	1170
Н. А. Банникова. Влияние акта еды на всасывание глюкозы и хлоридов в тонком кишечнике	1176
В. С. Андреева. Изменение кальция, органического и неорганического фосфора в сыворотке крови щенков под влиянием фтористого натрия	1183
И. В. Маркова. Зависимость барбитуратного гиперкинеза от развития и функционального состояния высших отделов центральной нервной системы	1187
С. Я. Арбузов и Е. М. Аносова. Влияние фенатина на течение и исход поражений проникающей радиацией	1191
Д. М. Мамедов. Изменения энергетического обмена у овец в связи с обстановкой и временем кормления	1195

Методика физиологических исследований

И. В. Муравов, Н. С. Сукачев, Д. И. Романенко. К методике эргографии	1202
И. А. Мануйлов. Эргограф с пневматической передачей для записи движений различной амплитуды	1204

Юбилейные даты

А. В. Лебединский. Михаил Николаевич Ливанов (к 50-летию со дня рождения)	1207
---	------

Научные конференции и съезды

М. В. Сергиевский. Поволжская конференция физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов	1209
Именной указатель авторов статей, помещенных в XLIII томе «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова» за 1957 год	1212

CONTENTS

	Page
E. S. h. A i r a p e t i a n t s. Recent investigations on the hysteriosis phenomenon of Wedenski	1117
G. A. N a s l e d o w. On the functional alterations occurring in nervous centers on immobilization of an extremity	1130
L i u S h i n y i h. Experimental study of the two types of EEG responses to stimulation of internal organ	1141
V. G. B o k s h a. On the nature of adaptation of receptors	1149
T. M. Z a g o r u l k o. On the localization of cerebral centers of the visual analyzer in the frog	1156
Kh. S. K o s h t o y a n t z and D e n C h i - c h e n. Optimal and pessimal Wedenski phenomena displayed upon nerve-muscle preparation of molluscus	1166
A. V. K i b j a k o v and N. G. B o g d a n o v. Role of nervous system in the development of tonic contraction of smooth muscle	1170
N. A. B a n n i k o v a. Influence of the act of food ingestion upon absorption of glucose and chlorides in the small intestine	1176
V. S. A n d r e e v a. Calcium, organic and inorganic phosphorus contents of serum in puppies following sodium fluorine ingestion	1183
I. V. M a r k o v a. Relation of barbiturate hyperskinesis to stage of development and to functional conditions at higher levels of the nervous system.	1187
S. Y. A r b u s o v and E. M. A n o s o v a. Effect of phenatin upon the course and outcome of penetrating radiation injury	1191
D. M. M a m e d o v. Variations of energy metabolism in sheep related to situation and time of feeding	1195

Techniques of physiological experimentation

I. V. M u r a v o v, N. S. S u k a t c h e v and D. I. R o m a n e n k o. Contribution to the technique of ergographic recording	1202
I. A. M a n u i l o v. Pneumatically operated ergograph for recording movements of varying amplitude	1204

Personalia

A. V. L e b e d i n s k i. Michael Nikolaevith Livanov (on his 50-th birthday)	1207
--	------

Scientific events

M. V. S e r g i e v s k i. Conference of physiologists, biochemists and pharmacologists of the Volga littoral attended by morphologists and clinicians	1209
--	------

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

Рукописи должны быть четко отпечатаны на машинке на одной стороне листа и направляться в Редакцию в двух экземплярах, из которых один должен быть первым машинописным экземпляром. Фамилии иностранных авторов в тексте статей должны даваться в русской, а при ссылке на список литературы — в оригинальной транскрипции, например: «Штейнах (Steinach, 1895) наблюдал сокращение гладких мышц. . .». Иностранные слова должны быть 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.