

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XLIV, № 1

Я Н В А Р Ь

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1958

ЛЕНИНГРАД

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

имени И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Том XLIV

инв. 1236



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1958

ЛЕНИНГРАД

ИЗДАТЕЛЬСТВО ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА

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), П. А. Булыгин (Минск),
Г. Е. Владимиров (Ленинград), И. И. Голодов (Ленинград), В. Е. Дслов (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)

ИЗМЕНЕНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ МОЗЖЕЧКА ПРИ ИНТЕРОЦЕПТИВНОМ РАЗДРАЖЕНИИ ЖЕЛУДКА И МОЧЕВОГО ПУЗЫРЯ¹

Л. А. Фирсов

Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

В начале текущего столетия появились отдельные указания о влиянии мозжечка на многие вегетативные процессы (Верзиллов, 1903; Dresel u. Lewy, 1924; Papilian et Cruceanu, 1925). В дальнейшем при раздражении и разрушении мозжечка многие авторы (Сапрохин, 1937; Зимкина и Михельсон, 1938; Михельсон и Тихальская, 1933; Марков, 1941) наблюдали изменение дыхания, деятельности сердца, тонуса центров блуждающего нерва. К. И. Кунстман и Л. А. Орбели (1932), Воронин Л. Г. и А. М. Зимкина (1938), М. М. Рейдлер (1940) в аналогичных условиях эксперимента получали резкие сдвиги в работе желудочно-кишечного тракта, изменение ритма периодической деятельности, упорные дистонии кишечника и др.

Работ, касающихся влияния мозжечка на деятельность мочевыводящего аппарата, очень мало. При электрическом раздражении мозжечка А. М. Зимкина (1943) отмечала угнетение спонтанных движений мочевого пузыря, иногда же указанное воздействие давало интенсивные сокращения пузырярной мускулатуры. И. В. Коновалов (1939) и Д. А. Марков (1941) у больных с поражением мозжечка наблюдали расстройство мочеиспускания.

В приведенных исследованиях, однако, не изучалось влияние со стороны внутренних органов на мозжечок. В электрофизиологической литературе имеются несколько работ, в которых изучалось влияние раздражения внутренних органов на потенциалы коры больших полушарий (Ляшца, 1941; Делов, 1949, и др.). В работе В. Е. Делова (1949) наиболее интенсивные реакции на интероцептивные раздражения наблюдались в премоторной зоне. Для нас эти факты имеют исключительно важное значение, так как премоторная зона является местом начала мощного пучка, соединяющего большие полушария с мозжечком.

МЕТОДИКА

Настоящая работа выполнена на кошках в условиях острых опытов. Для наркоза брался 3%-й раствор меминала, вводившийся внутримышечно или внутривенно из расчета 180 мг на 1 кг веса. Электрические потенциалы отводились биполярно от обнаженной коры мозжечка и после предварительного усиления регистрировались катодным осциллографом. Интероцептивное раздражение вызывалось наполнением теплым (38°) физиологическим раствором желудка и мочевого пузыря. Жидкость постунала в полный орган под давлением 40—60 мм рт. ст. Для защиты окружающих внутренностей от смещений раздражаемый орган заключался в специальную алюминиевую капсулу, повторяющую форму этого органа в наполненном состоянии.

¹ Работа выполнена в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова под руководством проф. А. М. Алексаняна.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

На рис. 1, А представлена схема, где обозначены зоны наиболее четкого проявления электрических ответов мозжечка при интероцептивном раздражении желудка. Просматривая рисунок, можно видеть, что электрические реакции были зарегистрированы почти со всей дорзальной поверхности червя и полушарий мозжечка. Отсутствовали реакции только в роstralной части передней доли.

Чаще всего электрический ответ коры червя состоял из медленных волн большой амплитуды (латентный период около 0.3—0.4 сек.). Как

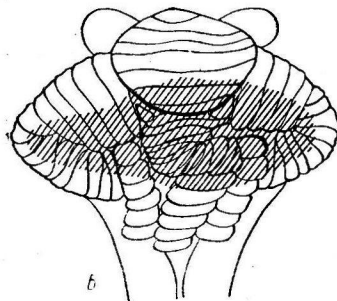
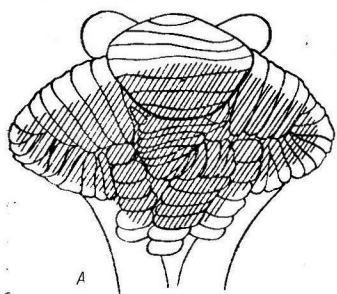


Рис. 1. Зоны электрических ответов коры мозжечка при раздражении желудка (А) и мочевого пузыря (В).

правило, при интероцептивном раздражении желудка имело место последствие, длящееся десятки секунд; причем иногда изменение электрической активности было выражено более четко именно в последствии (рис. 2, А). Нельзя сказать, чтобы раздражение желудка вызывало электрический ответ со строго постоянными частотными и амплитудными параметрами. Возникающие медленные колебания имели частоту от 0.5 до 3 гц, и наряду с увеличением амплитуды колебаний растяжение желудка сопровождалось также и значительным ослаблением электрической активности. При отведении от полушарий мозжечка электрическая реакция выражалась появлением медленных потенциалов переменной амплитуды и частоты, на которые накладывались частые мелкие осцилляции; латентный период реакции не превышал 0.15 сек. Четко выраженное последствие характеризовалось наличием медленных волн с частотой 3—4 гц (рис. 2, В). Иногда реакция не имела описанного вида, а проявлялась в виде постепенного увеличения амплитуды с появлением медленных волн лишь в конце раздражения и в последствии. Было отмечено значительное ослабление выраженности электрической реакции при частом интероцептивном раздражении.

Отводя электрические потенциалы мозжечка в ответ на раздражение внутренних органов у животных с неповрежденными большими полушариями, можно было думать, что электрические ответы мозжечка являются вторичными реакциями, следствием влияния со стороны коры головного мозга, где, по данным В. Е. Делова (1949), интероцептивные раздражения вызывают резкие изменения электрической активности. С целью проверки подобного предположения часть опытов была поставлена на децеребрированных кошках. Как видно на рис. 2, В, полученные эффекты не отличались от тех, которые можно было видеть при наличии больших полушарий. В нашем исследовании мы пытались уточнить путь проведения афферентных импульсов от желудка к головному мозгу и, в частности, к мозжечку. Было выяснено, что поочередная перерезка обоих симпатических нервов на шею не снимает эффектов раздражения желудка, отмеченных до перерезки. Иная картина наблюдалась после перерезки блуждающих нервов. На рис. 3, А видно, что до перерезки блуждающих нервов при раздражении желудка от мозжечка отводятся медленные волны и пачки «выбро-

сов» большой амплитуды. Электрический ответ ослабевал после перерезки одного блуждающего нерва (рис. 3, *B*), а после перерезки второго — исчезал вовсе (рис. 3, *B*).

С обширной области мозжечка получались электрические ответы и при раздражении мочевого пузыря (рис. 1, *B*). Реакции возникали в передней части червя, полушариях мозжечка и парамедианных дольках (рис. 1, *B*).

От передней части червя при раздражении мочевого пузыря нам большей частью приходилось отводить низковольтные ответы, развивавшиеся после значительного латентного периода, но имевшие длительное после-

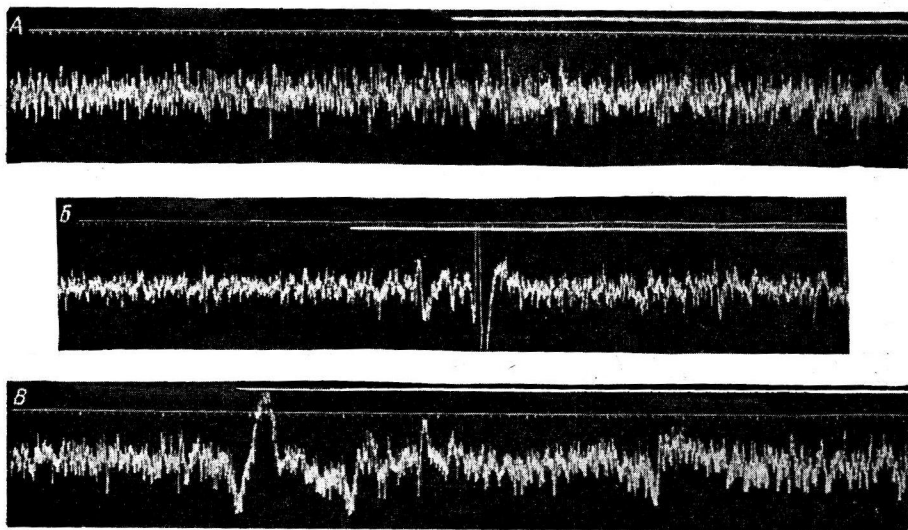


Рис. 2. Электрические реакции мозжечка при растяжении желудка.

A — отведение от коры червя; *B* — от полушария мозжечка; *B* — электрическая реакция в коре мозжечка у децеребрированной кошки. *Сверху вниз*: отметка раздражения; отметка времени (0.1 сек.); ЭЦГ. На *B* — отметка раздражения ниже отметки времени.

действие (рис. 4, *A*). Ответ состоял из колебаний частотой 4.5—5 гц, на которые накладывались очень частые колебания небольшой амплитуды.

Другой характер имели реакции, зарегистрированные от парамедианных долек (рис. 4, *B*). Наполнение мочевого пузыря вызывало здесь появление таких же медленных колебаний большой амплитуды, какие мы наблюдали при раздражении желудка; в начале раздражения медленные колебания имели частоту около 1.5—2 гц, но по мере наполнения мочевого пузыря частота осцилляций увеличивалась до 4 гц. Эвакуация жидкости из пузыря вновь вызывала более медленные колебания. Очень короткий латентный период (0.1 сек.) имели ответы, получаемые от каудальной части передней доли (рис. 4, *B*). Здесь медленные колебания, варьировавшие по частоте, сменялись через 3—6 сек. высокочастотной вспышкой осцилляций. Эвакуация жидкости восстанавливала картину, наблюдавшуюся при наполнении мочевого пузыря. Реакция заканчивалась хорошо выраженным последствием.

Со всей поверхности полушарий мозжечка (от правого и левого полушария, от медиальных или латеральных частей его) отводятся такие же четкие электрические ответы, какие были найдены в черве и передней

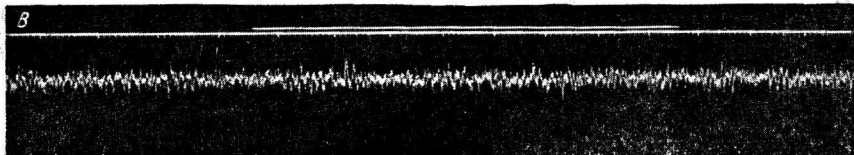
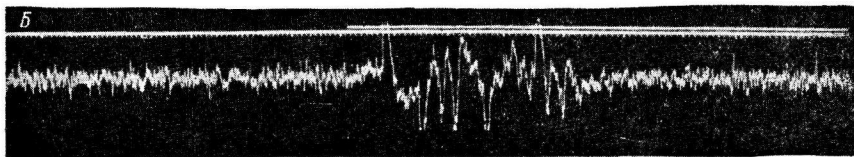
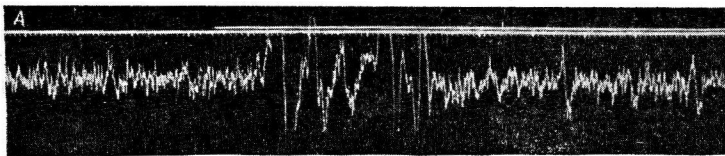


Рис. 3. Электрические реакции коры мозжечка при растяжении желудка до перерезки блуждающих нервов (А), после перерезки левого (Б) и правого блуждающих нервов (В).

Сверху вниз: отметка раздражения; отметка времени (0.1 сек.); ЭЦГ.

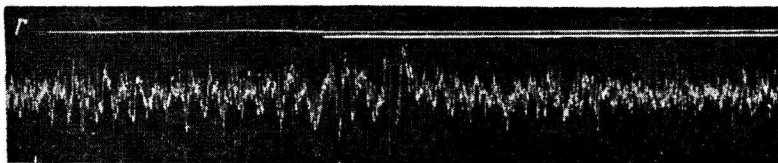
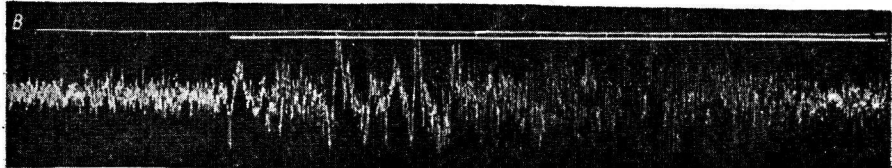
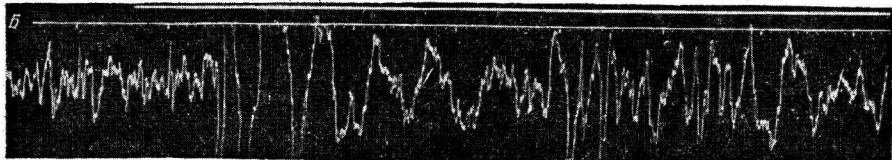
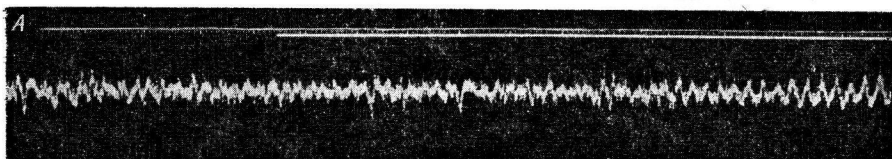


Рис. 4. Электрические реакции при растяжении мочевого пузыря.

А — отведение от ростральной части червя мозжечка; Б — от парамедианной доли мозжечка; В — от каудальной части передней доли; Г — от полушария мозжечка.

Сверху вниз: отметка времени (1 сек.); отметка раздражения; ЭЦГ. На В — отметка раздражения выше отметки времени.

доле. Ответ в полушариях мозжечка характеризовался медленными колебаниями непостоянной частоты и довольно коротким последствием.

Электрическая реакция мозжечка на раздражение мочевого пузыря может выражаться не только увеличением электрической активности. Иногда, как показано на рис. 4, Г, активность может несколько уменьшаться. Латентный период реакции при отведении от I бедра мозжечка — около 1 сек. Реакции при отведении от II бедра мозжечка имеют несколько больший латентный период, однако их амплитудная и частотная характеристики подобны тем, что получены в реакциях при отведении от I бедра.

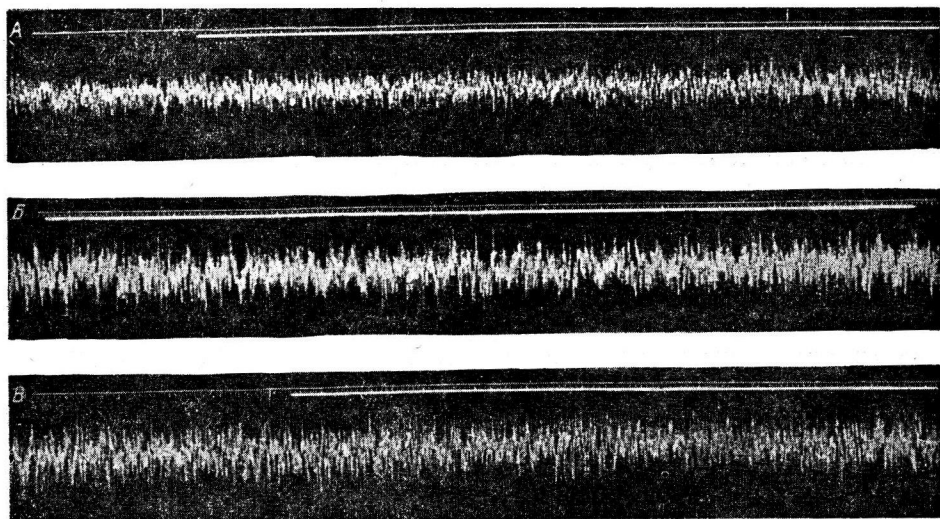


Рис. 5. Электрические реакции коры мозжечка при растяжении мочевого пузыря до перерезки блуждающих нервов (А), после перерезки правого (Б) и левого блуждающих нервов (В).

Сверху вниз: отметка времени (0.1 сек.); отметка раздражения; ЭЦГ.

В нашем исследовании мы пытались установить возможные пути, переносящие интероцептивную импульсацию от мочевого пузыря к мозжечку. Было обнаружено, что перерезка симпатических нервов не изменяет электрических реакций в мозжечке. Вместе с тем электрические ответы резко уменьшались вслед за поочередной перерезкой блуждающих нервов.

На рис. 5, А показано, что при отведении от передней доли мозжечка во время раздражения мочевого пузыря у интактного животного возникает отчетливая электрическая реакция. После перерезки правого блуждающего нерва реакция в мозжечке ослабевает, но еще достаточно выражена (рис. 5, Б), позднее, после перерезки блуждающего нерва и с левой стороны она уже едва заметна (рис. 5, В).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что раздражение желудка и мочевого пузыря вызывает четкие электрические ответы в коре мозжечка. Обнаружение подобных эффектов на децеребрированных животных дает возможность думать, что известная доля афферентных проводников, связывающих внутренние органы с мозжечком, достигает последнего, минуя большие полушария. То что наличие подобных связей

вполне возможно, следует из гистологических исследований Эдингера (Edinger, 1899) и Н. М. Верзилова (1903), описавших вторичные волокна от ядер блуждающего нерва к мозжечку. О том же говорят данные И. Ю. Зеликина и Л. Я. Пинеса (1946), показавших связи мозжечка с столбами Кларка. Как известно, последние имеют широкую сеть анастомозов с нервными сплетениями внутренних органов. Описаны также связи мозжечка с продолговатым мозгом (оливами, ядрами задних канатиков, вестибулярными ядрами), средним мозгом (клеточными скоплениями варолиева моста, передней частью красного ядра), промежуточным мозгом (люисовым телом, вентральными отделами зрительного бугра). Следовательно, кроме кортико-церебеллярного тракта, соединяющего большие полушария с мозжечком, имеется значительное количество проводящих путей, с помощью которых последний связан с подкорковыми образованиями. По-видимому, некоторые из этих путей несут функцию церебеллопетального проведения.

Возможность поступления к мозжечку импульсации от желудка и мочевого пузыря по путям вегетативной нервной системы выяснялась нами при помощи перерезок блуждающих и симпатических нервов. Значительное ослабление, но не полное исчезновение эффектов раздражения мочевого пузыря после двусторонней ваготомии говорит о том, что эти связи основные, но не единственные. Нам не удалось получить сколько-нибудь заметного изменения электрических реакций в мозжечке после перерезки шейных симпатических нервов. Это, конечно, не говорит против участия симпатического отдела нервной системы в передаче возбуждения от внутренних органов к мозжечку. Не исключена возможность, что отсутствие изменений в электрических реакциях мозжечка объясняется обширностью коллатеральных связей симпатической нервной системы.

Остановливаясь на общей характеристике изменений электроцеребеллограммы при интероцептивных раздражениях, необходимо подчеркнуть, что электрическая реакция мозжечка может проявляться в виде не только увеличения амплитуды колебаний, но и значительного уменьшения ее. Что же касается частоты ритмов, то она может резко снижаться, вплоть до появления медленных волн (частотой 1—4 гц). Эти факты не согласуются с утверждением Эдриана (Adrian, 1943) о чрезвычайной трудности изменения ритмики колебаний мозжечка при афферентной импульсации и о том, что электрическая реакция мозжечка выражается обычно только в виде увеличения амплитуды электрических колебаний. Эдриан наблюдал изменения электрической активности мозжечка только при нанесении экстероцептивных раздражений. В наших опытах возникновение медленных ритмов в мозжечке имело место как при интероцептивных, так и при экстероцептивных раздражениях.

Уменьшение выраженности электрических реакций в случаях длительного или часто производимых интероцептивных раздражений, по-видимому, объясняется наступающей адаптацией рецепторов, возможность наступления которой для интероцептивного анализатора была показана А. М. Уголевым, В. М. Хаютиным и В. Н. Черниговским (1950), а также И. П. Никитиной (1950).

ВЫВОДЫ

1. Растяжение желудка и мочевого пузыря вызывает изменение электрической активности как в черве, так и в полушариях мозжечка кошек.

2. Наличие при интероцептивном раздражении электрических реакций в мозжечке децеребрированных кошек свидетельствует о имеющихся прямых связях между интероцепторами желудка и мочевого пузыря и мозжечком.

5. После двусторонней ваготомии желудка и мочевого пузыря электрические реакции в мозжечке полностью исчезают при раздражении желудка и резко ослабевают при раздражении мочевого пузыря.

ЛИТЕРАТУРА

- Верзилов Н. М., Журн. невропатол. и психиатр., 3, 39, 1903.
 Воронин Л. Г., Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 21, в. 1—2, 3, 1938.
 Воронин Л. Г. и А. М. Зимкина, Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 21, в. 1—2, 75, 1938.
 Зеликин И. Ю. и Л. Я. Пинес, 11-е совещ. по физиолог. пробл., тез. докл., 27, 1946.
 Зимкина А. М. Вегетативные функции мозжечка. Дисс. Л. 1943.
 Зимкина А. М. и А. А. Михельсон, Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 21, в. 1—2, 139, 1938.
 Коновалов И. В. Патофизиология и патология мозжечка. Медгиз, 1939.
 Кунстман К. И. и Л. А. Орбели, Физиолог. журн. СССР, 15, № 6, 549, 1932.
 Лисица Ф. М., Бюлл. экпер. биолог. и мед., 12, в. 5—6, 261, 1941.
 Марков Д. А., Мед. журн. БССР, 2, 3, 1941.
 Михельсон А. А. и В. В. Тихальская, Физиолог. журн. СССР, 16, № 3, 466, 1933.
 Никитина И. П., Физиолог. журн. СССР, 36, № 4, 480, 1950.
 Рейдлер М. М., 8-е совещ. по физиолог. пробл., тез. докл., 49, 1940.
 Сапрохин М. Н., Физиолог. журн. СССР, 23, № 6, 648, 1937.
 Уголев А. М., В. М. Хаютин и В. Н. Черниговский, Физиолог. журн. СССР, 36, № 1, 117, 1950.
 Adrian E. D., Brain, 66, 289, 1943.
 Dresel K. u. F. H. Lewy, Dsch. z. Nervenheilk., 81, H. 1/4, 82, 1924.
 Edinger L., Neurol. Cbl., № 20, 1013, 1899.
 Papilian V. et H. C. Grucsanu, Soc. roum. Biol., 7, 118, 1925.

Поступило 28 V 1956

ALTERATION OF CEREBELLAR ELECTRICAL ACTIVITY BY INTEROCEPTIVE STIMULATION OF STOMACH AND URINARY BLADDER

By *L. A. Firsov*

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

The electrical activity of the vermis and cerebellar hemispheres of cats is shown to be altered by distension of stomach or urinary bladder. The occurrence of cerebellar electrical responses to interoceptive stimulation in decerebrated cats reveals the existence of direct connections of stomach and bladder interoceptors with the cerebellum. Following bilateral vagotomy, the cerebellar electrical responses evoked by stimulation of the stomach are wholly abolished, while those caused by bladder stimulation are greatly decreased.

ИЗУЧЕНИЕ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ЧЕЛОВЕКА ПРИ ДЕЙСТВИИ РАДИАЛЬНЫХ УСКОРЕНИЙ

В. И. Бабушкин, П. К. Исаков, В. Б. Малкин, В. В. Усачев

Москва

При изучении механизма адаптации к влиянию ускорений, действующих в направлении голова—ноги, в большинстве известных нам работ особенное внимание уделялось исследованию сердечно-сосудистой системы. При этом многие авторы (Diringshofen, 1936; Ланг, 1938; Розенблюм, 1939; Jongbloed u. Noyons, 1934; Чиркин, 1947; Landis, 1948; Gauer, 1950, и др.) отмечали, что в процессе приспособления к действию ускорений важное значение имеют прессорные сосудистые рефлексы, которые создают противодействие смещению крови в сосуды нижней половины тела и тем самым способствуют сохранению на достаточно высоком уровне мозгового кровообращения.

В то же время некоторые исследователи, Г. Шуберт (1937), Ламберт и Вуд (Lambert a. Wood, 1946) и другие, указывали, что прессорные сосудистые рефлексы из-за большого скрытого периода их вряд ли могут иметь основное значение в механизме развития адаптации к действию ускорений, требующей большой скорости в разворачивании компенсаторных реакций. Г. Шуберт (1937), В. В. Стрельцов (1938) и другие авторы неоднократно отмечали, что повышение тонуса скелетной мускулатуры во время действия ускорений играет важную роль в механизме приспособления организма к действию ускорений. Это положение было развито главным образом на основании наблюдений, показавших, что произвольное напряжение мышц живота повышает устойчивость обследуемых лиц к действию ускорений. Этот факт был объяснен тем, что напряжение скелетной мускулатуры живота и ног препятствует во время действия ускорений смещению крови в сосуды нижней половины тела, благодаря чему сохраняется достаточно высокий возврат крови к правому сердцу.

Отсутствие специальных исследований, в которых бы проводилось изучение функционального состояния скелетной мускулатуры во время действия ускорений, явилось причиной, обусловившей проведение настоящей работы.

МЕТОДИКА

В исследовании приняли участие 10 здоровых мужчин в возрасте от 20 до 30 лет. Для проведения эксперимента обследуемый помещался в кресле центрифуги, при вращении которой создавались различной величины ускорения, действующие в направлении от головы к ногам. Время действия ускорения максимальной величины — «площадка» равнялась 20 сек.

Перед каждым воздействием, во время действия ускорения и после остановки центрифуги у обследуемых проводилась регистрация электромиограммы (ЭМГ) с различных мышц, в некоторых экспериментах одновременно записывалось дыхание, пульс и осциллографическим методом измерялось кровяное давление в плечевой арте-

рии. Для регистрации биотоков мышц — (ЭМГ) техником А. Н. Прудким был сконструирован портативный усилитель с балансным входом и предложена специальная «экранизация» обследуемого, в результате чего стало возможным на записях ЭМГ избежать помех, связанных с влиянием городского тока (в наших условиях это было сопряжено со значительными затруднениями в связи с тем, что центрифуга приводилась в движение мощным электромотором). Регистрация ЭМГ производилась с различных мышц живота, бедра и груди. В большинстве исследований изучалась биоэлектрическая активность прямых и косых мышц живота, а также четырехглавой мышцы бедра.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалы исследований показали, что у всех обследованных лиц во время действия ускорений отмечается усиление биоэлектрической активности скелетной мускулатуры. Появление отчетливого увеличения амплитуды биотоков мышц нижних конечностей и живота наблюдалось нами, как правило, при достижении ускорения величины равной 2—2.5g. В то же время появление активизации токов действия мышц груди (межребер-

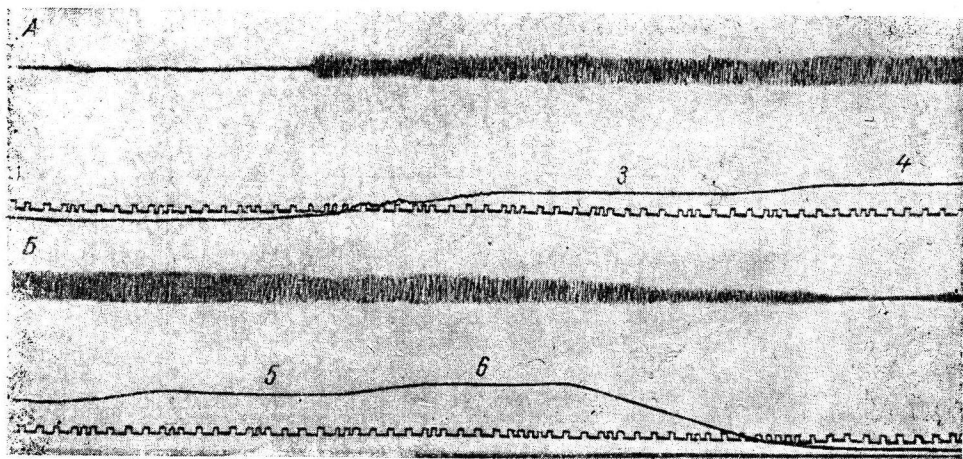


Рис 1. ЭМГ бедра при действии ускорения 3, 4, 5 и 6 g. Исследование № 158, испытуемый Аф—в, 3 XI 1954.

Сверху вниз: ЭМГ; акселерограмма; отметка времени (1 сек.). В — продолжение А.

ных мышц) отмечалось обычно при нескольких больших величинах ускорения — 3 g. Анализ ЭМГ, записанных во время действия ускорений различной величины, позволил установить определенную зависимость изменений амплитуды биотоков мышц от величины действующего ускорения. Отмечено закономерное увеличение амплитуды биотоков мышц при нарастании величины ускорения. Следует отметить, что увеличение амплитуды биотоков мышц, разумеется, не находится в строго арифметической зависимости от величины ускорения. Наиболее отчетливое увеличение амплитуды токов действия мышц наблюдалось при повышении величины ускорений от 2 до 4—5 g. При дальнейшем нарастании величины ускорений в большинстве случаев уже не отмечалось повышения амплитуды биотоков, а во многих исследованиях она уменьшалась (рис. 1).

В динамике изменений биоэлектрической активности мышц существенное значение имеет время действия ускорений. Так, анализ ЭМГ показал, что на «площадке» — при действии неизменного по величине ускорения — амплитуда биотоков мышц через некоторое время начинает уменьшаться. При этом у некоторых обследуемых было отмечено периодиче-

ское изменение амплитуды биотоков мышц живота — повышение амплитуды совпадало с актом вдоха.

В специальной серии экспериментов проводилась регистрация биотоков мышц у обследуемых, пользовавшихся во время действия ускорений противоперегрузочным костюмом. В этих экспериментах был обнаружен интересный факт: создание давления в камерах костюма во время действия ускорений приводило к резкому уменьшению амплитуды биотоков мышц живота и бедра, а в некоторых исследованиях — почти к полному их исчезновению. В большинстве экспериментов токи действия мышц появлялись обычно лишь на короткий период времени при нарастании величины ускорений, а затем либо исчезали, либо их амплитуда оказывалась значительно меньшей, чем в экспериментах, в которых обследуемый

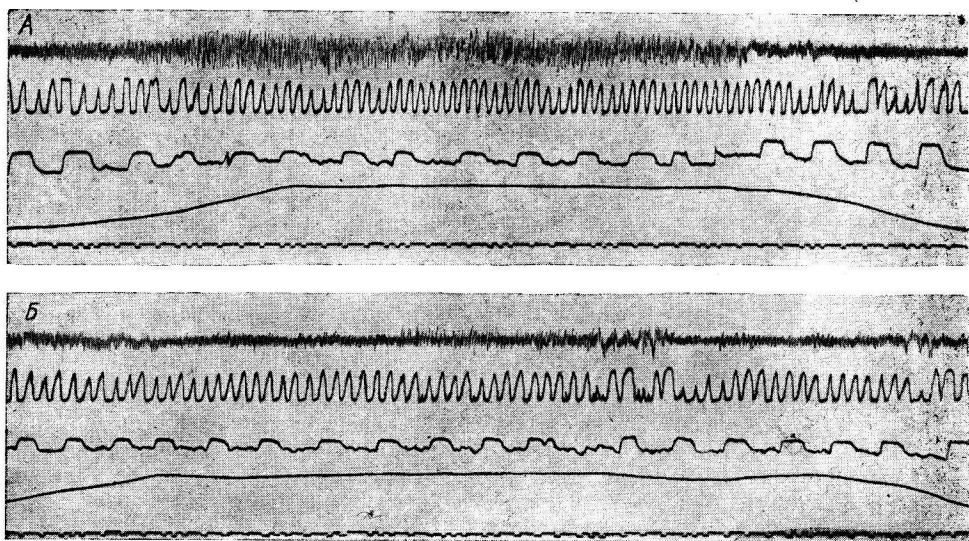


Рис. 2. ЭМГ бедра при ускорении 5 g без противоперегрузочного костюма (А) и при ускорении 5 g в противоперегрузочном костюме (В). Исследование № 159, испытуемый К—н, 5 XI 1954.

Сверху вниз: ЭМГ; пульс; дыхание; акселерограмма; отметка времени (1 сек.).

подвергался действию ускорений той же величины, но без применения противоперегрузочной одежды. На рис. 2 приведены записи ЭМГ с четырехглавой мышцы бедра у обследуемого К—н при действии ускорения 5 g в условиях применения противоперегрузочного костюма и без него.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оценивая результаты нашего исследования, мы можем сделать заключение, что повышение биоэлектрической активности скелетной мускулатуры, наблюдаемое во время действия ускорений, обусловлено повышением мышечного тонуса. Правомерность этого представления основывается на данных исследований Эйнтховена (Einthoven, 1926), установившего, что увеличение мышечного усилия сопровождается повышением амплитуды биотоков работающих мышц. В дальнейшем эти данные получили свое подтверждение в исследованиях В. С. Гурфинкеля (1955) и его сотрудников, которые отметили, что увеличение в определенном диапазоне изометрического напряжения скелетных мышц всегда сопровождается повышением амплитуды токов действия. В соответствии с этими данными

находятся и результаты проведенных нами контрольных опытов, в которых мы у обследуемых наблюдали нарастание амплитуды токов действия мышц живота при произвольном усилении их напряжения. При анализе ЭМГ обратил на себя внимание тот факт, что динамика изменений биотоков мышц при действии ускорений весьма близка к динамике изменений биоэлектрической активности мышц, которую наблюдали Гурфинкель В. С. и другие при статической работе. Так, ими было показано, что при увеличении нагрузки во время статической работы отмечается нарастание амплитуды биотоков мышц. Интересно отметить, что также, как и при действии ускорений, при статической работе после того как нагрузка достигает своего максимума через некоторое время отмечается уменьшение амплитуды биотоков. Это сходство картины изменения биотоков при выполнении статической работы и при действии ускорений дает основание предполагать, что в обоих случаях имеются общие механизмы рефлекторной перестройки деятельности скелетной мускулатуры. Здесь следует отметить, что повышение веса тела при действии ускорений является своеобразной статической нагрузкой, очевидно, и обуславливающей близость изменения функционального состояния скелетных мышц при действии ускорений и при выполнении статической работы. Правомерность такого сопоставления подтверждается также и результатами исследований В. В. Усачева (1956), изучавшего состояние условных сосудистых рефлексов после действия радиальных ускорений.

Необходимо далее отметить, что увеличение веса тела и связанные с ним рефлекторные влияния с проприоцепторов, вероятно, являются не единственным механизмом, обуславливающим повышение тонуса скелетных мышц во время действия ускорений. Определенную роль в механизме повышения тонуса скелетной мускулатуры, очевидно, играют рефлексы с барорецепторов синокаротидной зоны, возникающие в связи со снижением кровяного давления в сонной артерии во время действия ускорений. В связи с этим нам представляется, что при изучении механизма приспособления организма к действию ускорений рефлекторное повышение тонуса скелетной мускулатуры следует рассматривать в неразрывной связи с проявлением сосудистых реакций.

Отмеченные нами закономерные изменения тонуса скелетных мышц могут быть использованы в качестве своеобразного показателя для оценки эффективности различных противоперегрузочных устройств.

ЛИТЕРАТУРА

- Гурфинкель В. С. Доклад на Московском обществе физиологов 6 мая 1955.
 Ланг Г. Ф. Учебник внутренних болезней, 1, часть 1. М., 1938.
 Розенблюм Д. Е., Военно-санитарное дело, № 1, 1939.
 Стрельцов В. В., Тр. Центр. лабор. авиамед., 5, 1938.
 Усачев В. В., Журн. высш. нервн. деят., 6, в. 4, 1956.
 Чиркин М. Д., Тез. докл. VII Всесоюзн. съезда физиолог., биохим. и фармакол., М., 1947.
 Шуберт Г. Физиология человека в полете. Медгиз, 1937.
 Diringshofen H., Luftfuhmed, Abh., 1, 72, 1936.
 Einthoven W. Garvey Lecture. London, 1926.
 Gauer O. German. Aviation Medicine, World War II, 1. Washington, 1950.
 Lambert E. H. a. E. H. Wood, Med. Clin. N. Amer., 833, 1946.
 Landis E. M., Advanseces in military medicine, 1, 232, 1948.
 Jongbloed J. u. A. Noyons, Pflug. Arch. Ges. Physiol., 233, 67, 1934.

Поступило 17 I 1957

INVESTIGATION OF BIOELECTRIC ACTIVITY OF SKELETAL MUSCLES IN MAN EXPOSED TO RADIAL ACCELERATION

by V. I. Babushkin, P. K. Isakov, V. B. Malkin and V. V. Usatchev

Moscow

ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ МЕХАНОРЕЦЕПТОРОВ МОЧЕВОГО ПУЗЫРЯ НА ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ

А. И. Караев, Н. А. Мушкина

Сектор физиологии АН Азербайджанской ССР, Баку

Рядом исследователей было констатировано, что раздражения рецепторов внутренних органов не только приводят к внешним эффектам на скелетной мускулатуре (Меркулова, Черниговский, 1949; Меркулова, 1952; Караев и Логинов, 1954), но и при отсутствии видимого сокращения осуществляют влияния более интимного характера на эту мускулатуру (Уфлянд и Куневич, 1937; Булыгин, 1941; Могендович, 1941; Караев и Мамедов, 1954).

Дальнейшему выяснению характера подобного интимного влияния и посвящена настоящая работа.

В работе изучалось влияние раздражения механорецепторов мочевого пузыря на потенциалы повреждения мышц брюшного пресса и задней конечности.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на 20 кошках под гексеналовым наркозом и на 9 деперебрированных кошках. Гексенал вводился подкожно из расчета 0.1 г на 1 кг веса животного. Потенциалы повреждения изучались с помощью зеркального гальванометра типа М-21—1. Для отведения потенциалов служили неполяризующиеся электроды. Величина потенциала повреждения определялась методом компенсации. Повреждение осуществлялось надрезанием или прижиганием ограниченных участков мышц, избранных для исследования. Изучались потенциалы повреждения прямой и наружной косой мышц живота, портняжной, бежной и икроножной мышц.

Раздражение механорецепторов мочевого пузыря осуществлялось механическим растяжением его стенок вдвуханием воздуха. Создаваемый уровень давления (60—80 мм рт. ст.) контролировался манометром. Раздражитель действовал в течение 1 мин. Интервалы между раздражениями составляли 20—30 мин.

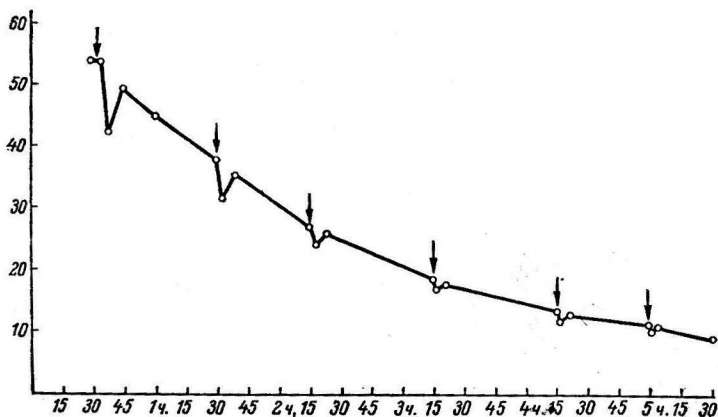
РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На рисунке представлены данные одного из опытов, в котором изучались потенциалы повреждения прямой мышцы живота. Из рисунка видно, что величина потенциалов повреждения мышцы испытывает непрерывные изменения. В течение 5 часов разность потенциалов повреждения снижается с 54.5 см (абсолютная величина 23.98 мв) до 11.5 см (5.06 мв), причем наиболее крутое падение приходится на первые 2—2.5 часа. Такое постепенное затухание потенциала повреждения отмечалось во всех опытах.

Раздражение механорецепторов мочевого пузыря сопровождается резким и довольно значительным падением величины потенциала повреждения, т. е. так называемым отрицательным колебанием потенциала покоя.

Для опытов этой серии характерно, что величина отрицательного колебания находилась в прямой зависимости от величины потенциала повреждения в момент нанесения раздражения.

Так, первое в данном опыте раздражение интероцепторов (величина потенциала повреждения 54.5 см) приводило к появлению отрицательного колебания величиной 11.8 см. Второе раздражение интероцепторов, произведенное через час после первого (величина потенциала повреждения 38 см), сопровождалось отрицательным колебанием потенциала повреждения, величиной 5.7 см. Третье раздражение, нанесенное через 2 часа 15 мин. (величина потенциала повреждения 27.5 см), сопровождалось отрицательным колебанием 2.8 см. Четвертое раздражение 15 мин. (величина потенциала повреждения 19.3 см),



Изменение величины потенциала повреждения прямой мышцы живота кошки при раздражении рецепторов мочевого пузыря (оп. 15 V 1955).

По оси абсцисс — время от начала повреждения скелетной мышцы (в час. и мин.); по оси ординат — величина потенциала повреждения мышцы (в см шкалы компенсации соответствует 0.43 мв). Стрелками обозначены моменты раздражения рецепторов мочевого пузыря (раздувание мочевого пузыря с силой 60–80 мм рт. ст.).

колебанием 1.6 см. Пятое раздражение, произведенное через 4 часа 15 мин. (величина потенциала повреждения 14 см), сопровождалось отрицательным колебанием 1.0 см. И, наконец, шестое раздражение интероцепторов, произведенное через 5 часов (величина потенциала повреждения 12 см), сопровождалось едва заметным отрицательным колебанием.

Если выразить эти цифры в процентах к исходным величинам потенциалов повреждения, то окажется, что при одной и той же силе раздражения интероцепторов эффект получается различным. При наибольшей величине потенциала повреждения (54.5 см) раздражение интероцепторов дает отрицательное колебание потенциала, составляющее 22% разности величины потенциалов. По мере затухания потенциалов повреждения относительная величина указанного отрицательного колебания снижается до 7% и ниже.

Подобная характерная картина изменений потенциала повреждения прямой мышцы живота кошки при раздражении механорецепторного мочевого пузыря наблюдалась в большинстве опытов. Результаты в отдельных опытах отличались лишь небольшими вариациями исходных величин демаркационного тока и степенью выраженности отрицательных колебаний.

В других опытах отклонением от вышеописанной закономерности следует считать появление незначительных положительных колебаний

потенциала покоя, возникающих при раздражении интероцепторов на 4—5-м часах опыта при низких исходных величинах потенциала повреждения, и последующее отсутствие изменений электрических потенциалов при раздражении интероцепторов.

Отсутствие каких-либо изменений потенциала повреждения при раздражении интероцепторов, как правило, имело место лишь при крайне низких исходных величинах потенциалов (порядка 10 см и менее).

Таким образом, основной факт, который мы наблюдали при изучении влияния раздражения механорецепторов мочевого пузыря на потенциал повреждения прямой мышцы живота — это наличие в подавляющем большинстве случаев (80—85%) отрицательных колебаний потенциала.

Такое рефлекторное влияние с механорецепторов мочевого пузыря на прямую мышцу живота наблюдалось на всех животных, но не при всех величинах потенциала повреждения мышцы. В условиях резкого уменьшения потенциала повреждения (на 75—85%) рефлекторные влияния с интероцепторов на мышцы брюшного пресса уже не наблюдались. Нанесение нового повреждения мышцы (надраз, прижигание) приводило к возрастанию величины потенциала повреждения и к появлению вновь отрицательных колебаний потенциала при раздражении мочевого пузыря. Однако процент случаев появления этих колебаний, а также степень их выраженности в этих условиях (в конце опыта) несколько снижались.

Отрицательные колебания потенциала повреждения при раздражении рецепторов мочевого пузыря развивались с латентным периодом, превышающим период колебания зеркального гальванометра (7.9 сек.) и, следовательно, не могущим быть связанным только с инертностью данного прибора. В отдельных случаях отрицательные колебания развивались уже по прекращении раздражения интероцепторов. Длительность отрицательного колебания в несколько раз (от 3 до 5) превышала длительность раздражения интероцепторов (1 мин.). Полного восстановления потенциала повреждения до исходного уровня обычно не происходило.

Следует отметить, что имевшие в некоторых опытах место сокращения скелетных мышц при раздражении рецепторов мочевого пузыря носили длительный, тонусоподобный характер.

Наблюдения, проведенные на другой мышце брюшного пресса — наружной косою мышце живота, показали, что в этой мышце, так же как и в прямой мышце живота, при раздражении рецепторов мочевого пузыря возникают отрицательные колебания потенциалов повреждения.

Однако связь интероцепторов пузыря с наружной косою мышцей живота гораздо слабее. Это видно из того, что при уменьшении (на 60—65%) потенциала повреждения интероцептивные рефлекторные влияния на эту мышцу получить уже не удастся. Отрицательные колебания потенциала в этих опытах развивались главным образом при раздражениях рецепторов мочевого пузыря, производившихся в первой половине опыта, т. е. тогда, когда потенциалы повреждения имеют наибольшую величину, а функциональные свойства всех звеньев рефлекторной дуги описанного интероцептивного рефлекса скелетной мышцы наименее изменены.

Отрицательные колебания потенциала повреждения в портняжной и нежной мышцах в условиях наших опытов наблюдались еще реже и возникали исключительно в ответ на одно-два начальных раздражения рецепторов мочевого пузыря, производившихся на фоне высокого уровня потенциала повреждения.

При исследовании икроножной мышцы (8 опытов) мы ни разу не могли наблюдать отрицательного колебания потенциала повреждения при раздувании мочевого пузыря.

Изложенное показывает, что неравнозначность функциональной связи рецепторов мочевого пузыря с различными скелетными мышцами находит

свое отражение в характере изменений потенциала повреждений различных скелетных мышц при раздражении рецепторов мочевого пузыря.

Результаты опытов, проведенных на децеребрированных животных, значительно отличаются от данных, полученных на животных под гексеналовым наркозом.

На децеребрированных животных раздражение рецепторов мочевого пузыря обычно сопровождается весьма значительными отрицательными колебаниями потенциалов повреждения скелетных мышц. При этом возникает понижение разности потенциалов в последующем не исчезает. Вероятно, это свидетельствует о том, что в условиях децеребрации восстановительные процессы в скелетных мышцах являются чрезвычайно замедленными.

Новокаинизация внутренней поверхности мочевого пузыря, имевшая место в четырех опытах, снимает все наблюдаемые при раздражении интероцепторов изменения потенциалов повреждения скелетных мышц. Следовательно, описанные выше отрицательные колебания потенциалов повреждения непосредственно связаны с раздражением интероцепторов мочевого пузыря и осуществляются рефлекторным путем.

ВЫВОДЫ

1. Растяжение мочевого пузыря сопровождается отрицательным колебанием разности потенциалов повреждения мышц брюшного пресса и задних конечностей. Указанные изменения осуществляются рефлекторно.

2. Наибольшее влияние интероцептивные импульсы с мочевого пузыря оказывают на мышцы брюшного пресса — прямую и наружную косую мышцу живота (из них — в особенности, на первую), деятельность которых тесно связана с работой данного органа. На мышцы задних конечностей раздражение интероцепторов мочевого пузыря оказывает меньшее влияние.

ЛИТЕРАТУРА

- Булыгин И. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 12, в. 5—6, 257, 1941.
 Караев А. И. и А. А. Логинов, Тр. Азгосуниверситета, в. 2, 1954.
 Караев А. И. и А. М. Мамедов, ДАН Аз.ССР, 10, № 4, 1954.
 Меркулова О. С. Вопросы физиологии интероцепции, в. 1. Изд. АН СССР, 1952.
 Могендович М. Р. Чувствительность внутренних органов (интероцепции) и хронаксия скелетной мускулатуры. Л., 1941.
 Уфлянд Ю. М. и В. Г. Куневич, Сб. докл. 6-го Всесоюзн. съезда физиолог., Тбилиси, 249, 1937.

Поступило 3 IX 1957

EFFECTS OF STIMULATION OF MECHANORECEPTORS OF THE URINARY BLADDER UPON ELECTRICAL PHENOMENA IN SKELETAL MUSCLES

By A. I. Karaev and N. A. Mushkina

From the department of physiology, Azerbeidzhan Academy of Sciences, Baku

Distension of the urinary bladder is accompanied by negative deflections of injury potentials in muscles of the abdominal wall and hind limbs of cats. This effect is shown to be of a reflex nature.

Different functional relations exist between urinary bladder and individual muscles. The variations of injury potentials which occur in these muscles as a result of bladder distension, assume different magnitudes and patterns. The modified injury potentials of skeletal muscles may be recovered. The occurrence of restitution depends upon intact cerebrum.

ВЛИЯНИЕ ПОСЛЕДСТВИЙ УДАЛЕНИЯ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ НА ЭДС ВОЗБУЖДЕНИЯ И ПОВРЕЖДЕНИЯ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ

А. С. Мозжухин

Военно-медицинская ордена Ленина академия им. С. М. Кирова, Ленинград

Удаление поджелудочной железы ведет к ряду расстройств обмена веществ, в первую очередь к расстройствам углеводно-фосфорного и жирового обмена, связанным в конечном счете с развивающимся недостатком инсулина.

Суммируя данные современной литературы, Стеди (Stadie, 1954) выделяет четыре стороны нарушений в углеводно-фосфорном обмене, связанные с недостатком инсулина, которые еще нельзя полностью связать причинной зависимостью. Прежде всего нарушается прохождение глюкозы через клеточные мембраны, что показано, в частности, работами Левина и др. (Levin, Goldstein, Huddestun, Klein, 1950). Кроме того; в организме нарушается образование гексокиназы (Price, Slein, Colowick, Cori, 1946; Colowick, Cori, Slein, 1947; Slein, G. Cori, C. Cori, 1950). Нарушается и окислительное фосфорилирование, связанное с ресинтезом АТФ (Karlan, Greenberg, 1944; Haugaard, Marsh, Stadie, 1951). Наряду с отмеченными явлениями нарушаются окислительные реакции, входящие в цикл Кребса (Krebs, Eggleston, 1938; Shorr, Barker, 1939, и др.)

По мнению Н. Н. Яковлева (1938, 1947), инсулин принимает непосредственное участие в фосфороллизе гликогена, регулируя этот процесс. Прайс, Кори и Коловик (Price, Cori, Colowick, 1945) считают, что инсулин тормозит действие субстанции передней доли гипофиза, которая в свою очередь тормозит действие гексокиназы.

С вышеупомянутыми нарушениями обмена, очевидно, и связано уменьшение содержания гликогена в мышцах животных с удаленной поджелудочной железой, отмеченное рядом авторов (Веселкина, 1931; Яковлев, 1940, и др.), уменьшение содержания гликогена гексозомонофосфата и АТФ (Веселкина, 1934), а также усиление гликолиза (Генес, 1949).

Возможно, с нарушениями углеводно-фосфорного обмена следует связать и обнаруженное А. В. Кибяковым (1955) уменьшение продукции ацетилхолина после удаления поджелудочной железы.

Поскольку рядом авторов (Бауэр, Мужеев и Бороздыко, 1933; Михельсон, 1935; Schaefer, Schölmerich, 1938; Карасев, 1940; Мозжухин, 1947, 1948, 1949а, 1950) была показана зависимость генерации биотоков возбуждения и повреждения в скелетной мышце от нарушения углеводно-фосфорного обмена, естественно было ожидать нарушения этих процессов и при удалении поджелудочной железы, а также при введении инсулина, так как выше указывалось, что эти воздействия сопровождаются значительными изменениями в углеводно-фосфорном обмене.

МЕТОДИКА

Опыты ставились на портняжных мышцах осенних и зимних лягушек, содержащихся при температуре 15—18°. ЭДС повреждения и ЭДС возбуждения измерялись до и после удаления поджелудочной железы или введения инсулина. Для этого использовалась сначала одна, а затем другая портняжная мышца животного. ЭДС повреждения измерялась компенсационным методом при помощи обычных ($Zn-ZnSO_4$) неполяризующихся электродов с агаровыми кранами. В качестве нуль-инструмента служил зеркальный гальванометр. При записи ЭДС возбуждения мышца находилась на парафиновом бруске во влажной камере. Ток возбуждения отводился от поврежденного и неповрежденного участков мышцы при помощи неполяризующихся электродов к шлейфному электрокардиографу. Для записи тока возбуждения использовался шлейф Т-5 фирмы «Сименс». Прямое раздражение мышцы производилось надпороговыми импульсами тока длительностью 0.001 сек. с перерывами 1 сек. Во всех опытах контролем служила ЭДС парной мышцы, не подвергавшейся никаким воздействиям.

Поджелудочная железа удалялась следующим образом. Лягушка, предварительно наркотизированная пребыванием в 1%-м растворе эфира, укреплялась брюшком кверху на пробковой пластине. Справа от средней линии, отступя 0.5 см, делался разрез кожи и мышц брюшной стенки. В несколько расширенную рану подтягивалась поджелудочная железа, тщательно перевязывались все идущие к ней сосуды, после чего железа удалялась. Сколько-нибудь заметного кровотечения почти всегда удавалось избежать. В ряде опытов дополнительно выжигался участок поджелудочной железы, сращенный с печенью. Ткани послонно зашивались. Инсулин вводился в поясничный лимфатический мешок в различных опытах в количестве 2—5—10 ед. Имплантация поджелудочных желез (двух) производилась в поясничный лимфатический мешок предварительно панкреатомированным лягушкам.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Изменения, возникающие в величине ЭДС повреждения после удаления поджелудочной железы, представлены в табл. 1. Из нее видно, что в первые двое суток после удаления поджелудочной железы отмечается увеличение ЭДС повреждения, на третьи сутки происходит уравнивание ЭДС на обеих мышцах, а на пятые сутки после операции отмечается уменьшение ЭДС повреждения.

Таблица 1

Влияние удаления поджелудочной железы на величину ЭДС повреждения (в mV)

Время между днем операции и днем опыта														
1-е сутки			2-е сутки			3-е сутки			4-е сутки			5-е сутки		
до опера-ции	после опера-ции	разность	до опера-ции	после опера-ции	разность	до опера-ции	после опера-ции	разность	до опера-ции	после опера-ции	разность	до опера-ции	после опера-ции	разность
57	67	+10	71	63	-8	71	62	-9	60	50	-10	50	36	-14
55	53	-2	62	61	-1	59	59	0	60	60	0	56	53	-3
50	51	+1	59	61	+2	59	60	+1	55	60	+5	50	44	-6
52	64	+12	50	56	+6	60	58	-2	55	60	+5	60	45	-15
58	66	+8	62	70	+8	58	65	+7	61	53	-8	53	50	-3
57	66	+9	55	60	+5	68	57	-11	55	54	-1	57	50	-7
48	60	+12	56	52	-4	72	62	-10	54	57	+3	63	58	-5
59	62	+3	57	58	+1	50	64	+14	56	47	-9	70	60	-10
55	64	+9	63	64	+1	63	71	+8	63	56	-7	59	56	-3
61	65	+4	50	59	+9	61	67	+6	53	60	+7	61	51	-10
Сред-нее . . . 55	61	+6	58	60	+2	62	62	0	57	55	-2	59	52	-7

Таблица 2

Влияние введения инсулина на величину ЭДС повреждения (в mV) у интактных лягушек

До введения	Через 15 мин. после введения 10 ед.	Разность	До введения	Через 30 мин. после введения 10 ед.	Разность	До введения	Через 60 мин. после введения 10 ед.	Разность	До введения	Через 60 мин. после введения 5 ед.	Разность	До введения	Через 60 мин. после введения 2 ед.	Разность
50	58	+ 8	68	56	-12	58	47	-11	52	60	+8	57	62	+ 5
58	58	0	62	57	- 5	60	50	-10	50	54	+4	62	50	-12
61	57	- 4	57	51	- 6	50	49	- 1	57	60	+3	52	60	+ 8
61	61	0	64	58	- 6	61	53	- 8	52	58	+6	61	62	+ 1
48	55	+ 7	56	52	- 4	61	48	-13	52	56	+4	52	50	- 2
60	60	0	65	61	- 4	66	51	-15	54	54	0	61	61	0
55	62	+ 7	62	58	- 4	57	50	- 7	50	52	+2	60	60	0
50	61	+11	52	56	+ 4	61	54	- 7	54	60	+6	51	57	+ 6
53	56	+ 3	66	59	- 7	57	55	- 2	60	65	+5	60	61	+ 1
50	57	+ 7	55	61	+ 6	63	54	- 9	50	54	+4	61	62	+ 1
Среднее...55	59	+ 4	61	57	- 4	59	51	-8	53	57	+4	58	59	+ 1

В табл. 2 приведены результаты опытов по изучению влияния введения инсулина интактным лягушкам на величину ЭДС повреждения.

Таблица 3

Влияние имплантации поджелудочных желез панкреатомированным животным на величину ЭДС повреждения (в mV). Опыт через 3 суток после удаления и имплантации поджелудочных желез

До операции	После операции	Разность
60	59	-1
61	75	+14
55	61	+6
60	72	+12
56	67	+11
56	66	+10
56	60	+4
55	65	+10
52	58	+6
50	70	+20
Среднее . . 56	65	+9

Из табл. 2 видно, что введение 10 ед. инсулина интактным животным вызывает вначале увеличение ЭДС повреждения (через 15 мин. после введения), а затем все увеличивающееся уменьшение, которое достигает максимума через 60 мин. после введения инсулина. Введение меньших доз инсулина (5 или 2 ед.) вызывает через 60 мин. увеличение ЭДС повреждения.

В табл. 3 приведены результаты опытов с имплантацией поджелудочных желез панкреатомированным животным.

Из табл. 3 видно, что имплантация двух поджелудочных желез лягушке, у которой только что удалена поджелудочная железа, ведет к значительному увеличению ЭДС повреждения как по сравнению с контролем, так и по сравнению с величиной ЭДС повреждения у лягушек с удаленной поджелудочной железой через такой же срок после операции.

На рисунке представлены изменения в ЭДС возбуждения скелетной мышцы, возникающие на 5-е сутки после удаления поджелудочной железы.

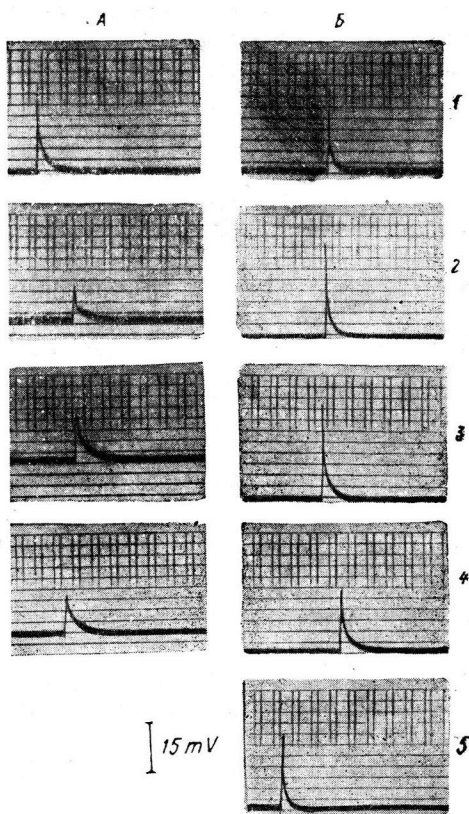
Исходная запись ЭДС возбуждения мышцы панкреатомированного животного ничем не отличается от записи ЭДС возбуждения мышцы контрольного животного. Однако пятиминутное прямое раздражение током надпороговой силы с частотой 1 импульс в секунду выявляет резкие различия между контрольной и опытной мышцами. Пятиминутное раздражение вызывает резкое уменьшение пика и отрицательного следового потенциала ЭДС возбуждения и некоторое увеличение длительности их существования у панкреатомированного животного, тогда как контрольная мышца не обнаруживает заметных изменений.

Пятиминутный «отдых» в рингеровском растворе ведет к некоторому увеличению величины и длительности существования ЭДС возбуждения, а пребывание в этом же растворе в течение часа ведет вновь к заметному уменьшению ЭДС возбуждения. Через сутки пребывания в рингеровском растворе мышцы панкреатомированных животных оказываются полностью невозбудимыми. Контрольные же мышцы не претерпевают резких изменений в возбудимости и величине ЭДС возбуждения при суточном пребывании в рингеровском растворе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ОПЫТОВ

Из результатов приведенных выше опытов видно, что удаление поджелудочной железы ведет вначале к увеличению ЭДС повреждения скелетной мышцы, которое постепенно снижается и переходит в уменьшение ЭДС повреждения. С периодом уменьшения ЭДС повреждения совпадает и уменьшение ЭДС возбуждения при ритмическом раздражении и при более или менее длительном пребывании в рингеровском растворе. Введение небольших доз инсулина (2—5 ед.) интактным лягушкам вызывает увеличение ЭДС повреждения, а введение больших доз (10 ед.) вызывает сначала увеличение, сменяющееся затем значительным уменьшением ЭДС. Удаление поджелудочной железы и введение инсулина изменяют также скорость падения ЭДС и тока повреждения.

Выше было показано, что удаление поджелудочной железы (недостаток инсулина) и введение инсулина интактному животному ведет к ряду расстройств в углеводно-фосфорном обмене. Поэтому можно предположить, что расстройства генерации биотоков, наблюдаемые при недостатке (удаление поджелудочной железы) или избытке инсулина (при его введении



Влияние панкреатомии на ЭДС возбуждения.

А — опыт; Б — контроль. 1 — исходная запись; 2 — после 5 мин. раздражения; 3 — после 5 мин. пребывания в рингеровском растворе; 4 — после 60 мин. пребывания в том же растворе; 5 — спустя сутки в том же растворе. Отметка времени 0.05 сек.

в организм) в значительной мере зависят от нарушения углеводно-фосфорного обмена.

Изменения в генерации ЭДС повреждения и особенно ЭДС возбуждения при нарушении деятельности гипофиза (Мозжухин, 1950), надпочечников (Мозжухин, 1949б) и поджелудочной железы открывают, как нам кажется, новые перспективы в поисках диагностических средств нарушения функции перечисленных желез внутренней секреции. Эти данные также являются новым доказательством зависимости биотоков от состояния обмена веществ.

ВЫВОДЫ

1. Удаление поджелудочной железы вызывает увеличение (1—2-е сутки после операции), а затем уменьшение ЭДС повреждения (4—5-е сутки после операции).

2. На 5-е сутки после удаления поджелудочной железы наблюдаются отчетливые изменения в генерации ЭДС возбуждения.

5. Введение инсулина в количестве 10 ед. вызывает уменьшение, а в количестве 5 ед. — увеличение ЭДС повреждения у контрольных лягушек.

ЛИТЕРАТУРА

- Бауэр Э. С., В. А. Мужеев, С. Д. Бороздыко, Биолог. журн., 2, 70, 1933.
 Веселкина В. М., Русск. физиол. журн., 14, № 4—6, 263, 1931; Изв. Научн. инст. им. Лесгафта, 17, 253, 1934.
 Генес С. Г. Сахарный диабет. Киев, 1949.
 Караев А. К теории биоэлектрических явлений. Дисс. Баку, 1940.
 Кибяков А. В., Тез. докл. 8-го Всесоюзн. съезда физиолог., 295, 1955.
 Михельсон Н. И., Физиол. журн. СССР, 19, № 5, 987, 1935.
 Мозжухин А. С., Бюлл. exper. биол. и мед., 26, № 12, 412, 1948; Физиол. журн. СССР, 35, № 1, 42, 1949а; Бюлл. exper. биол. и мед., 28, в. 12, 403, 1949б.
 Яковлев Н. Н., Изв. Научн. инст. им. Лесгафта, 21, 65, 1938; Физиол. журн. СССР, 28, № 8, 610, 1940. Роль инсулина в расходовании и ресинтезе гликогена мышцами. Дисс. Л., 1947.
 Colowick S. P., G. T. Cori, M. W. Slein, J. Biol. Chem., 168, № 2, 583, 1947.
 Haugaard N., L. B. Marsh, W. C. Stadie, J. Biol. Chem., 189, № 159, 1951.
 Kaplan N. O., D. M. Greenberg, J. Biol. Chem., 156, № 3, 553, 1944.
 Krebs H. A., P. Eggleston, Biochem. J., 32, № 5, 913, 1938.
 Levin R. M., M. S. Goldstein, B. Huddestun, S. Klein, Am. J. Physiol., 163, № 1, 70, 1950.
 Price W. H., G. T. Gori, S. P. Colowick, J. Biol. Chem., 160, № 2, 633, 1945.
 Price W. H., M. W. Slein, S. P. Colowick, G. T. Cori, Federation Proc., 5, № 2, 150, 1946.
 Schaefer H., S. P. Schölmerich, Pflüg. Arch., 240, № 7, 542, 1938.
 Shorr E., S. B. Barker, Biochem. J., 33, № 11, 1798, 1939.
 Slein M. W., G. P. Cori, C. F. Cori, Biol. Chem., 186, № 2, 763, 1950.
 Stadie W. C., Physiol. Rev., 34, № 1, 52, 1954.

Поступило 29 X 1956

EFFECTS OF PANCREATECTOMY UPON EXCITATION AND INJURY POTENTIALS OF SKELETAL MUSCLE

By A. S. Mozzhukhin

From the S. M. Kirow Military Medical Academy, Leningrad

Pancreatectomy is followed by an initial rise and later by a decrease of injury potential in the sartorius muscle of the frog. On the fifth day after pancreatectomy, significant alterations of excitation potentials are to be found. In controls, the administration of 10 units of insulin causes a decrease of injury potentials.

К ВОПРОСУ О РАЗВИТИИ ТЕРМОРЕГУЛЯТОРНОГО ПОЛИПНОЕ У ЩЕНКОВ

П. Ган

Физиологический институт Чехословацкой АН, Прага

Терморегуляторное полипное является видово-специфической реакцией организма в ответ на высокую температуру окружающей среды. Для этой реакции характерно то, что испарение организмом воды, представляющее собой единственную эффективную защиту его от действия высокой температуры окружающей среды, осуществляется посредством дыхания высокой частоты и низкой амплитуды. Повышенная секреция слюны в этих условиях обеспечивает достаточную доставку воды (Gregerson, 1931).

Регуляция теплового полипное осуществляется гипоталамическим терморегуляторным центром (Ranson с сотр., 1937; Magoun 1938; Andersson с сотр., 1956), который получает импульсы от периферии рефлекторным путем и находится под влиянием температуры крови (центральная регуляция). В последнее время Блиг (Bligh, 1956) доказал, что у щенков в теплой среде полипное наступает рефлекторно и что температура крови в сонной артерии после наступления полипное временно даже падает. На основании своих опытов автор заключает, что у щенков не существует центральной регуляции теплового полипное. Финдлей (Findlay, 1956) при помощи очень тонкого метода опытами, произведенными на телятах, доказал, что выраженность терморегуляторного полипное зависит от способности организма понижать (почти наполовину) минутный объем дыхания при повышенной его частоте.

У новорожденных щенков терморегуляторное полипное как типичная реакция на высокую температуру окружающей среды отсутствует (Равикович, 1953; Gelineo, 1953). О. Я. Равикович отмечает, что у животных до 10-го дня жизни полипное отсутствует. Между 10-м и 35-м днями полипное является неполным (частота дыхания — 100 в минуту) и возникает лишь после повышения ректальной температуры. Согласно Жалинсо, полипное появляется у щенка на 12-й день после рождения при более высокой температуре среды, чем у взрослых собак. Иенсен и Эдерстром (Jensen, Ederstrom, 1955) в отличие от Равиковича утверждают, что реакцию полипное можно наблюдать уже на 3-й день после рождения, однако примерно до 21-го дня, несмотря на наличие полипное, ректальная температура продолжает быстро повышаться. Эти авторы в своих опытах не изучали зависимости между высотой ректальной температуры и наступлением одышки, а ограничились лишь указанием на наличие или отсутствие изменения ректальной температуры и частоты дыхания при действии тепла через 30-минутные промежутки времени. В их работе отсутствует также подробное описание реакции щенков.

В течение нескольких лет мы занимаемся изучением вопросов физиологии постнатального развития. В ходе изучения развития терморегулятор-

ных механизмов мы обратили внимание на некоторые вопросы рефлекторной регуляции физических теплорегуляторных механизмов. Изучение развития тепловой одышки было избрано нами потому, что оно дает возможность обнаружить особенности нервной регуляции терморегуляторных механизмов в раннем постнатальном развитии.

Прежде всего необходимо было исследовать подробно развитие реакции щенка в ответ на тепло, проверить разногласие между Равиковичем и Жалинсо, с одной стороны, Иенсенем и Эдерстромом, с другой, и более точно изучить взаимоотношение между ректальной температурой и наступлением полипноэ при повышении температуры внешней среды.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на 100 щенках в возрасте от нескольких часов до 30 дней. В течение опыта регистрировалась ректальная температура с помощью термомпары и дыхание пневматическим способом. Животное помещалось в особый сосуд (25×25×50 см) и фиксировалось лишь настолько, чтобы оно не могло поворачиваться. Через сосуд проходил воздух с постоянной скоростью (20 л в 1 мин.). Влажность воздуха не проверялась. Опыт ставился следующим образом: сначала записывались ректальная температура и частота дыхания при комнатной температуре (20—22°). Затем сосуд со щенком помещался в баню с постоянной температурой (40 или 35°), причем температура воздуха в сосуде была ниже на 1.5—2°. При этой температуре снова определялись оба показателя. Наконец, сосуд с животным опять помещался в комнатную температуру, при которой еще раз проводились измерения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В наших экспериментальных условиях реакция самых молодых щенков протекает типичным образом. При комнатной температуре щенок сначала обнаруживает беспокойство, скулит. Как только сосуд с животным переносится в высокую температуру, щенок успокаивается и засыпает. Его ректальная температура, вначале довольно низкая, быстро повышается. Через определенный промежуток времени щенок просыпается, начинает беспокоиться и скулить. Частота дыхания (теперь, собственно говоря, частота скуления) такая же, как и при комнатной температуре. По мере повышения ректальной температуры скуление происходит при

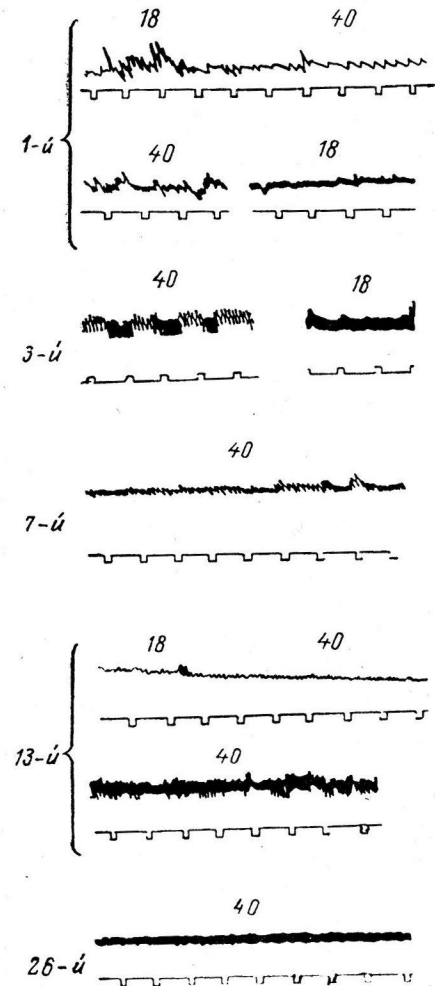


Рис. 1. Запись дыхания у щенков при различной температуре среды. Цифры слева — дни после рождения; цифры над кимограммами — температура окружающей среды. Отметка времени $\frac{1}{8}$ мин.

все более открытой пасти животного, частота его повышается до 50, 60, и даже до 90 в мин., наблюдается обильное слюноотделение. Щенки никогда не высовывают язык. На записи дыхания заметно периодическое появление коротких взрывов полипноэ, продолжающихся у щенков в возрасте до 5 дней в течение 3—8 сек., а у старших животных (в возрасте

до 10 дней) несколько дольше. Как только щенок переносится обратно в более холодную среду, он успокаивается и засыпает. При этом уже у однодневных щенков можно наблюдать типичную одышку с частотой

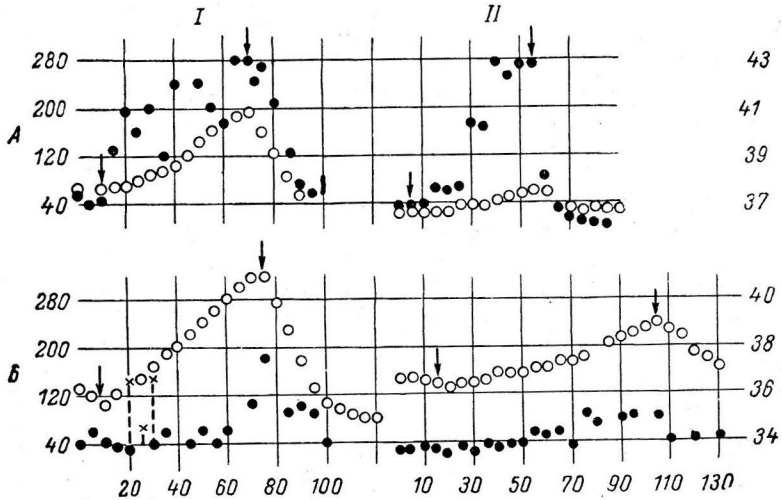


Рис. 2. Ход изменений ректальной температуры и частоты дыхания после воздействия тепла у щенков различного возраста.

По оси абсцисс — время в минутах; по оси ординат слева — частота дыхания (в минуту), справа — ректальная температура (в °). Белые кружки — ректальная температура, черные — частота дыхания. Первая стрелка в каждом рисунке — момент изменения температуры среды от комнатной до более высокой, вторая — момент обратного перехода от высокой температуры в комнатную (20°). А — 13-дневные щенки, В — однодневные щенки; I — температура среды 40°, II — 35°. Пунктирными линиями обозначена высота полипноической залпов (рис. В, Г).

дыхания около 180 в минуту. Между 9-м и 12-м днями реакция меняется таким образом, что при действии тепла повышается ректальная температура и наблюдается типичная тепловая одышка. Изменение реакции со стороны дыхания в разные возрастные периоды можно видеть на рис. 1. Соотношение ректальной температуры и частоты дыхания представлены на рис. 2.

На рис. 3 показана средняя ректальная температура в начале опыта и в тот момент, когда можно наблюдать первую реакцию полипное в теплой среде. На рисунке видно, что у самых молодых щенков в начале опыта ректальная температура довольно низка и непостоянна, к моменту наступления полипное (у самых молодых первый полипноический взрыв) ректальная температура значительно повышается. Только с 17-го дня после рождения одышка наступает еще до повышения ректальной температуры. Необходимо отметить, что ректальная температура, при которой наступает полипное, после рождения выше, чем у старших щенков. Примерно с 5-го дня полипное наступает при такой

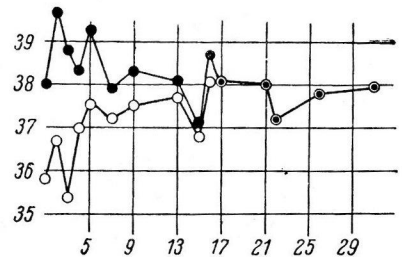


Рис. 3. Ректальная температура щенков различного возраста в начале опыта (белые кружки) и в момент первого наступления полипное после перенесения их в теплую среду (40°, черные кружки).

По оси абсцисс — возраст щенков в днях; по оси ординат — ректальная температура.

ректальной температуре, которая наблюдается в начале опыта у старших щенков.

Приведенные результаты относятся к опытам, поставленным при применении температуры 40°. При температуре среды 35° получаются аналогичные результаты с той лишь разницей, что у самых молодых щенков до 5-го дня жизни не наблюдается ни беспокойства, ни скуления и связанных с ними полипнических залпов; животные в течение всего опыта спокойно спят (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

В приведенных опытах нам удалось обнаружить некоторые особенности реакции на тепло у щенков благодаря тому, что за ректальной температурой и частотой дыхания мы следили постоянно в течение всего опыта как во время действия высокой температуры, так и после него. Таким образом, удалось доказать, что уже однодневные щенки реагируют на высокую температуру окружающей среды тепловой одышкой, однако эта реакция наступает после повышения температуры тела и замаскирована двигательным беспокойством и скулением. Только после перенесения их из тепла в комнатную температуру полностью проявляется одышка, в то время как ректальная температура находится еще на высоком уровне. Это происходит потому, что даже самые молодые щенки быстро реагируют на изменение температуры окружающей среды, и, следовательно, как только прекращается воздействие высокой внешней температуры, угрожавшей в данный момент постоянству температуры тела, животные успокаиваются. Можно считать, что скуление и беспокойство представляют собой примитивную реакцию щенят на неблагоприятные условия окружающей среды, которая лишь в процессе постнатального онтогенеза заменяется более адекватными реакциями, обеспечивающими щенку возможность приспосабливаться к таким условиям без помощи матери. Скуление является, вероятно, составной частью тех механизмов, которые в раннем постнатальном развитии обуславливают тесные взаимоотношения между матерью и детенышем. Поэтому они подавляют другие приспособительные реакции, которые отчасти уже развиты.

Согласно нашим результатам, постнатальное развитие полипное можно характеризовать следующим образом: между 4-м и 5-м днями тепловая одышка в очень ограниченной форме (полипнические залпы) наступает только после значительного повышения ректальной температуры. Начиная с 5-го дня это повышение ректальной температуры выражено меньше. С 9-го дня полипное полностью развито также и при пребывании в тепле, а не только после возвращения в более холодную среду. Исходная температура тела (до воздействия тепла) находится все еще на низком уровне, в связи с этим, возможно, тепловая одышка появляется только после повышения ректальной температуры. С 17-го дня после рождения полипное наступает еще до повышения ректальной температуры.

Таким образом, можно уточнить и частично объяснить литературные данные. Ни один из приведенных выше авторов не сообщает о поведении экспериментальных животных: имело ли место беспокойство, скуление, открытие пасти, слюноотделение и т. д. Лишь О. Я. Равикович приводит ректальную температуру в момент наступления полипное. Однако его результаты противоречат данным Йенсена и Эдерстрёма, а также и нашим результатам относительно времени появления первой одышки в постнатальном онтогенезе. В экспериментальных условиях Равиковича полипное появляется только очень поздно после рождения. Возможно, это обусловлено тем, что щенок в его опытах был привязан к доске, в результате чего оборонительная реакция превалировала над адекватной реакцией на тепло.

Что касается опытов Иенсена и Эдерстрёма, то на основании их описания нельзя ничего сказать о характере и продолжительности полипной реакции щенков в возрасте 9 дней. В их работе отсутствуют записи дыхания, и на рисунках дается частота дыхания лишь через 30-минутные промежутки времени.

Блич (Bligh, 1956) путем измерения температуры крови в сонной артерии доказал, что у телят в возрасте примерно 3 месяцев полипное полностью регулируется рефлекторно. На основании этого можно сомневаться в правильности заключения старых авторов в пользу существования центрального компонента регуляции полипное. Эти сомнения подкрепляются также и тем, что заключение о существовании центрального компонента сделано на основании опытов, проведенных на наркотизированных животных (Hammauda, 1933). В физиологических условиях одышка у собак регулируется, без сомнения, рефлекторно, о чем свидетельствуют между прочим опыты А. Н. Великановой, которая наблюдала, что одышка у собак в пустыне прекращается как только облако закроет солнце (Великанова, 1926).

Наши опыты необходимо оценивать осторожно, так как не проводилось прямого измерения температуры крови, поступающей к терморегуляторному центру. Мы наблюдали, что почти во всех опытах сразу после начала действия тепла происходило кратковременное понижение ректальной температуры на $0.1-0.3^{\circ}$. Этот факт показывает, что ректальная температура у щенков не тождественна с температурой крови. Тем не менее на основании этих результатов можно судить о том, что в период первых 5 дней после рождения ректальная температура возрастает до появления первых признаков полипное, причем это повышение настолько выражено, что вряд ли можно было бы предположить, что температура крови в терморегуляторном центре одновременно не возрастает. О наличии центральной регуляции тепловой одышки в первые дни жизни у щенков свидетельствует факт отчетливого проявления полипное только после прекращения воздействия тепла, т. е. в тот момент, когда на периферию воздействует низкая температура окружающей среды, в то время как температура крови находится еще на высоком уровне. По нашим наблюдениям, даже у более старших щенков одышка никогда не прекращается в момент перенесения их из тепла в холод, поскольку ректальная температура некоторое время остается повышенной. Отсюда можно заключить, что у них также существует центральный компонент терморегуляции. Это тем более существенно, если иметь в виду, что общая реакция на изменение температуры окружающей среды отчетливо проявляется уже с первого дня жизни. Дальнейшим доказательством в пользу существования центральной регуляции полипное у щенков может служить то обстоятельство, что при 35° окружающей температуры у животных до 5-го дня после рождения одышки не наблюдается. Ректальная температура возрастает медленно и не превышает 40° . Это совпадает с данными Равиковича, который показывает, что температура окружающей среды, вызывающая полипное, у взрослых собак существенно ниже, чем у щенков. Таким образом, развитие полипное у щенков в процессе их постнатального развития проходит следующие этапы: с рождения до 5-го дня, когда одышка наступает только после значительного повышения ректальной температуры, имеет характер отдельных «взрывов» и маскируется скулением животных; с 5-го до 9-го дня, когда полипное наступает, хотя и в неполной форме, после существенно меньшего повышения ректальной температуры; с 9-го до 17-го дня, когда одышка полностью развита, однако до ее наступления ректальная температура несколько повышается. С 17-го дня полипное наступает до повышения ректальной температуры.

ЛИТЕРАТУРА

- Великанова А. Н., Тр. 2-го, Всесоюзн. съезда физиолог., 147, 1926.
 Равикович О. Я., Бюлл. exper. биолог. и мед., 22, 1953.
 Andersson B., R. Grant, S. L. Arsson, Докл. 20-го Междунар. конгресса физиолог. в Брюсселе., М., 1956.
 Bligh L., Докл. 20-го Междунар. конгресса физиолог. в Брюсселе, М., 1956.
 Findlay I. D., Докл. 20-го Междунар. конгресса физиолог. в Брюсселе, М., 1956.
 Gelineo S. Clas CCX. Acad. Sebre des Sci.- Classe des Sci. mathem. et natur., NO. 7, 1953.
 Gregerson M. I., Am. J. Physiol., 97, 107, 1931.
 Hammouda J., J. Physiol., 77, 319, 1933.
 Jensen C., H. E. Ederstrom, Am. J. Physiol., 183, 340, 1955.
 Magoun H. W., Arch. Neurol. Psychiatr., 40, 404, 1938.
 Ranson S. W., C. Fischer, W. R. Ingram, Arch. Neurol. Psychiatr., 38, 446, 1937.

THE DEVELOPMENT OF THERMAL PANTING IN PUPPIES

By *P. Hahn*

Prague

Puppies respond by restlessness and whining to changes of environmental temperature as early as the first day of life.

The relation between variations of rectal temperature and onset of thermal panting depends on the stage of postnatal development. Up to the 5-th day of life, bursts of panting appear only after rectal temperature has risen considerably. Between the 5-th and the 9-th day, an incomplete form of panting is observed after a moderate increase of rectal temperature. Between the 9-th and the 17-th day, panting assumes its fully developed pattern, but its appearance is still preceded by a rise of rectal temperature. In puppies aged about 17 days and older, thermal panting sets in before any rise in rectal temperature.

РЕФЛЕКСЫ С КАРОТИДНЫХ КЛУБОЧКОВ НА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ ТРАКТ

В. Г. Старцев

Отдел фармакологии ИЭМ АМН СССР, Ленинград

Вопросу о физиологической роли каротидных клубочков посвящено большое количество работ, содержащих материалы по изучению рефлексов с каротидных химиорецепторов на дыхание и кровообращение.

В лаборатории С. В. Аничкова были проведены исследования рефлекторной зависимости между каротидными клубочками и другими различными системами организма. М. Л. Беленьким и Ю. Н. Стройковым (1952) было установлено, что острая гипоксия, вызванная цианидом калия, сопровождается увеличением количества эритроцитов в периферической крови и что в этой реакции организма принимают участие рефлекс, возникающие с каротидных химиорецепторов. Механизм рефлекторного эритроцитоза состоит в вытеснении эритроцитов из селезенки, сокращающейся в результате возбуждения симпатической нервной системы.

А. А. Петропавловской (1953) было обнаружено, что гипергликемия, развивающаяся при введении в кровь кошкам и собакам цианистого калия, возникает вследствие рефлекторного возбуждения надпочечников. Рефлекс начинается в каротидных клубочках, что доказывается опытами с перфузией изолированного каротидного синуса. После денервации синусов цианид, введенный в кровь, не изменяет содержание сахара в крови.

А. А. Белоус (1952) выяснила, что при возбуждении химиорецепторов каротидных клубочков возникают рефлекторные влияния на гипофиз. Было обнаружено, что задержка диуреза после водной нагрузки, вызванная введением цианида в кровь, не проявляется у гипофизэктомированных собак, а также у собак с сохраненным гипофизом, но с денервацией каротидных зон.

Из этих работ следует, что при возбуждении каротидных клубочков рефлекторно изменяется деятельность многих важных систем организма. В связи с этим возник вопрос: существует ли рефлекторная связь между каротидными химиорецепторами и пищеварительным трактом? Для решения этого вопроса и была предпринята настоящая работа.

В многочисленных исследованиях по изучению кислородного голодания установлено, что гипоксемия вызывает значительные изменения в деятельности пищеварительного тракта. Известно также, что гипоксемия является адекватным раздражителем каротидных химиорецепторов. Однако указаний о связи между каротидными клубочками и пищеварительной системой в литературе мы не нашли.

По представлению С. В. Аничкова, физиологическое значение химиорецепторов каротидного клубочка заключается в том, что они подают сигналы в центральную нервную систему о всех неблагоприятных для энергетического баланса изменениях тканевого обмена. Отсюда, естественно,

появился интерес к изучению рефлекторных изменений в деятельности пищеварительного тракта, возможно, направленных к восстановлению нарушенного при кислородном голодании энергетического баланса тканей.

Опыты проводились на 80 децеребрированных кошках. Разрез мозга проходил либо между передними и задними буграми четверохолмия, либо через передние бугры. По видоизмененной методике М. П. Николаева (1931) регистрировалась одновременно моторика двух отделов тонкого кишечника: двенадцатиперстной и подвздошной (в области илеоцекального угла) кишок (*in situ*).

В первой серии опытов были испытаны внутривенные введения (в *v. jugularis*) растворов цианистого натрия и калия (1 : 1000—1 : 10 000) и цитизина (1 : 5000). Раствор цианида вводился обычно из расчета 1 мл на 1 кг веса, а раствор цитизина — по 1 мл на животное. В каждом опыте вместе с моторикой кишечника регистрировалось дыхание. Для записи дыхания в трахею вставлялась трахеотомическая трубка, соединенная с капсулой Марей.

В контрольных опытах было установлено, что без вмешательства извне состояние кишечника может оставаться неизменным в течение 2—3 часов.

Опыты с внутривенным введением цианидов были поставлены на 28 кошках. Установлено, что через 12—15 сек. после введения цианида одновременно с возбуждением дыхания, как правило, происходит понижение тонуса обоих отделов кишечника и угнетение его сокращений; при этом между силой и длительностью реакций дыхания и кишечника нет четкой зависимости. В 12 из этих опытов наблюдалось только понижение тонуса и угнетение сокращений кишечника; продолжительность этой реакции колебалась от 0.5 до 25 мин. В 15 опытах реакция кишечника была двухфазной: после отмеченного выше угнетения происходило повышение тонуса по сравнению с исходным уровнем и усиление сокращений. Эта вторая фаза кишечной реакции на цианид продолжалась от 1.5 до 23 мин. (рис. 1). Только в одном опыте при внутривенном введении цианида наблюдалось усиление моторики без первоначального угнетения.

Примененная нами методика регистрации кишечной моторики исключает механическое влияние дыхательных движений диафрагмы и мышц брюшного пресса на запись реакции кишечника при внутривенных введениях цианидов, однако для контроля возможного влияния этих движений на кимограмму кишечника было проведено 9 опытов на животных, кураризированных парамионом (парамион вводился внутривенно по 400 γ на 1 кг веса). Обычно через 12 сек. самостоятельные дыхательные движения прекращались, и кошка переводилась на искусственное дыхание. Через 1—2 мин. после введения парамиона скелетные мышцы полностью расслаблялись. Введение цианидов животным, кураризированным парамионом, вызывало, как обычно, вначале понижение тонуса и угнетение сокращений кишечника, а затем повышение тонуса и усиление сокращений.

При внутривенном введении цитизина отмечалась трехфазная реакция кишечника. Через 12—15 сек. после инъекции вместе с одышкой появлялось сильное одиночное сокращение кишечной мускулатуры, продолжавшееся 15—20 сек., которое сменялось состоянием покоя, иногда вместе с понижением тонуса, и, наконец, через 1—5 мин. наступало длительное повышение тонуса с сильными сокращениями в течение 5—15 мин. (рис. 1).

Таким образом, преобладающей реакцией кишечника на цианид является угнетение моторики, выражающееся в понижении тонуса и торможении сокращений кишечника, а внутривенное введение цитизина сопровождается усилением сокращений и повышением тонуса кишечника.

Для того чтобы выяснить участие каротидной рефлексогенной зоны в проявлении реакции кишечника на внутривенные введения цианидов

и цитизина, каротидные синусы удалялись. У 11 из 15 животных после удаления синусов внутривенное введение цианида или цитизина не вызвало заметной реакции ни со стороны дыхания, ни со стороны кишечника (у 9 кошек испытывалось действие цианида, а у 2 — цитизина). По-видимому, каротидная область у данных животных являлась местом, откуда главным образом возникали рефлексы на дыхание и кишечник при действии цианида и цитизина. Однако ряд животных продолжал реагировать вполне отчетливо на цианиды и после удаления каротидных синусов.

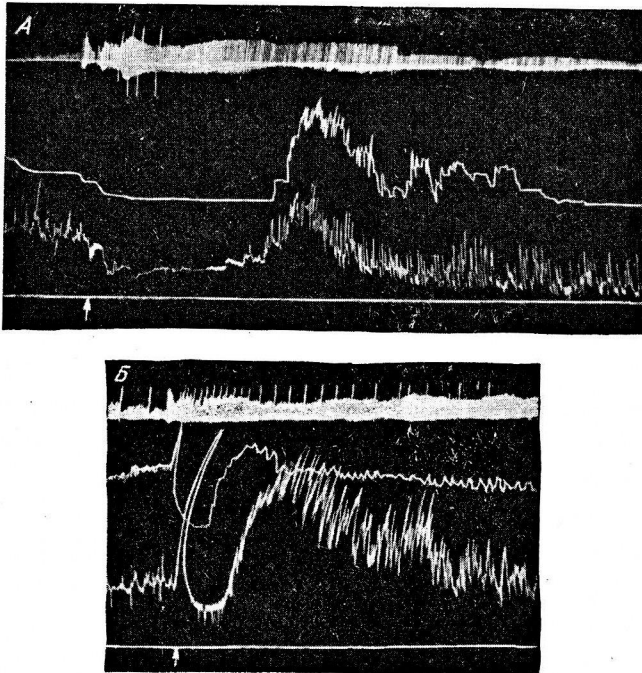


Рис. 1. Влияние внутривенного введения цианистого натрия (А) и цитизина (Б) на моторику тонкого кишечника. *Сверху вниз:* пневмограмма; кимограмма движений подвздошной кишки; кимограмма движений двенадцатиперстной кишки; отметка времени (5 сек.). *Стрелка* — момент введения вещества. Вводилось 2.0 см³ цианистого натрия (в разведении 2 : 5000) и 1.0 см³ цитизина (в разведении 1 : 5000).

Так, у 3 кошек в этом случае одышка не наступала, но кишечник давал извращенную реакцию: если до удаления синусов отмечалось вначале понижение тонуса, а затем повышение его и появление сильных сокращений, то после удаления синусов реакция ограничивалась лишь понижением тонуса кишечника. Наконец, в одном опыте после удаления синусов имела место запаздывающая реакция дыхания, наступившая через 1 мин. после введения цианида. Со стороны кишечника при этом имело место небольшое понижение тонуса в первую фазу, а фаза возбуждения моторики отсутствовала.

В 4 опытах была произведена двусторонняя новокаинизация областей каротидного синуса 1%-м раствором новокаина. После новокаинизации внутривенное введение цианида не вызывало реакций дыхания и кишечника.

Опыты с внутривенным введением цианидов после новокаинизации или удаления каротидных синусов говорят об участии каротидных химио-

рецепторов в возникновении реакции кишечника на цианиды и цитизин.

Разумеется, при внутривенном введении цианида и цитизина, помимо каротидной зоны, в реакцию на исследуемые вещества вовлекаются и другие рефлексогенные зоны организма. Не исключено также влияние цианида и цитизина непосредственно на кишечную стенку, об этом говорит тот факт, что у некоторых кошек внутривенное введение данных препаратов после удаления синусов продолжало вызывать изменения моторики кишечника.

Для того чтобы выяснить, имеет ли место чисто рефлекторное действие цианида и цитизина, мы провели серию опытов с кратковременной перфузией изолированного по Моисееву—Геймансу—Аничкову каротидного синуса растворами цианистого натрия или калия (1 : 1000—1 : 10 000) и цитизина (1 : 5000). 1 мл раствора в течение 3—5 сек. вводился в ток перфузионной жидкости (Рингер—Локка), подогретой до 37—38°. Показателем возбуждения каротидных химиорецепторов и сохранности проведения импульсов по нерву Геринга служила реакция дыхания. Такие опыты были поставлены на 29 животных: в 18 опытах вводился цианид, в 11 — цитизин. Во всех случаях имела место рефлекторная одышка и реакция кишечника, что указывает на полную сохранность химиорецепторного нервного прибора каротидного синуса.

Из 18 опытов с пропусканьем раствора цианида через изолированный каротидный синус в 11 наблюдалось только понижение тонуса кишечника, сочетавшееся в большинстве случаев также с угнетением сокращений кишечника; в 5 опытах была отмечена двухфазная реакция: после угнетения моторики кишечника происходило ее усиление. В 2 опытах наблюдалось усиление сокращений кишечника без первоначального угнетения. Под влиянием цианида угнетение кишечной мускулатуры продолжалось от 10 сек. до 3 мин. Длительность усиления моторной деятельности колебалась от 20 сек. до 4 мин. Эти факты также говорят о наличии рефлексов с каротидных химиорецепторов на кишечник и о преобладающей форме реакции на цианиды — угнетении моторики кишечника (рис. 2).

Из 11 опытов с перфузией изолированного каротидного синуса в 5 опытах при введении цитизина в перфузионную жидкость наблюдалось только возбуждение кишечника в виде одиночного сокращения, продолжавшегося 15—20 сек., или в виде повышения тонуса и усиления сокращений в течение 10 мин. (рис. 2). В 4 опытах наблюдалась двухфазная реакция кишечника: после 2-минутного понижения тонуса наступало повышение тонуса и усиление сокращений на срок до 7 мин. Лишь в 2 опытах отмечено только понижение тонуса, продолжавшееся в течение 2 мин.

Из опытов с введением цитизина в ток перфузионной жидкости также следует вывод о наличии рефлексов с каротидных химиорецепторов на кишечник. Преобладающей формой реакции в этом случае является возбуждение моторной деятельности кишечника.

Итак, результаты опытов с введением цианидов и цитизина в ток питательной жидкости, пропускаемой через изолированный каротидный синус, показывают, что различные химические раздражители при воздействии на каротидные клубочки рефлекторно вызывают разные изменения в моторной деятельности пищеварительного тракта. Это еще раз подтверждает точку зрения И. П. Павлова о специфичности как действия химических веществ на рецепторные образования, так и о возникающих при этом рефлекторных реакций.

Для окончательного утверждения, что развивающиеся при введении цианида или цитизина в ток перфузионной жидкости реакции кишечника носят рефлекторный характер, а не обусловлены просачиванием растворов в общий кровоток, мы провели 8 опытов с новокаинизацией изолиро-

ванного каротидного синуса 1%-м раствором новокаина. После новокаинизации синуса введение цианида или цитизина в ток перфузионной жидкости не вызывало ни в одном опыте дыхательной реакции и изменений моторики кишечника.

В ряде опытов цианид и цитизин вводились по несколько раз в перфузионную жидкость, с промежутками между введениями 8—10 мин. В некоторых из этих опытов не было отмечено разницы между результа-

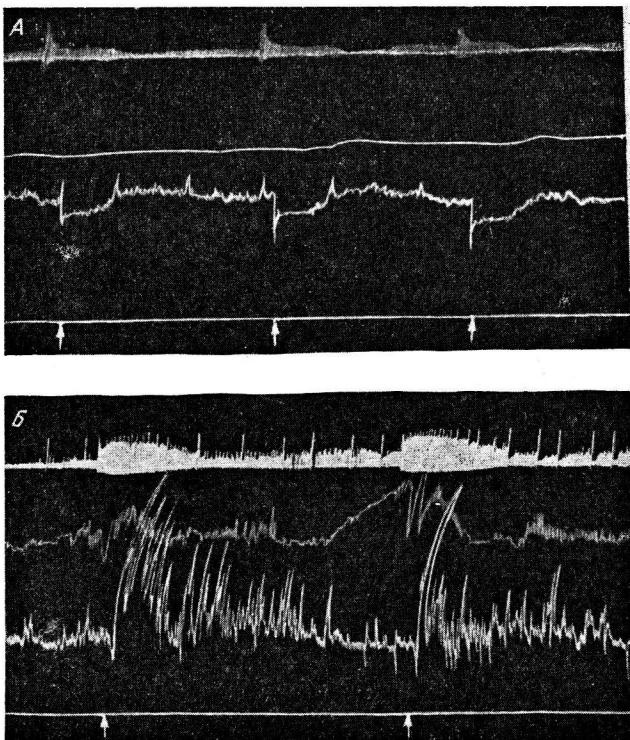


Рис. 2. Влияние цианистого натрия (А) и цитизина (Б) на моторику кишечника при введении последних в перфузионную жидкость, пропускаемую через изолированный каротидный синус.

Вводилось 1.0 см³ цианистого натрия (в разведении 1:2000) или 1.0 см³ цитизина (в разведении 1:5000). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

тами отдельных введений в отношении силы и характера кишечных реакций. Однако в ряде других опытов при повторных введениях цианида или цитизина в ток перфузионной жидкости дыхательные реакции кишечника ослабевали, вплоть до полного их исчезновения.

В некоторых опытах с введением веществ в перфузионную жидкость было обнаружено, что введение цианидов не вызывало одышки и рефлекторных изменений моторики кишок, а введение цитизина в том же опыте сопровождалось сильной реакцией и дыхания, и кишечника.

Полученные факты подтверждают представление С. В. Аничкова о наличии в ткани каротидных клубочков по крайней мере двух различных биохимических систем, чувствительных к гипоксическим и ганглионарным ядам, и дополняют факты, свидетельствующие о понижении чувстви-

тельности каротидных химиорецепторов к различным веществам после длительного воздействия на них раствором цианида (Мельникова, 1947).

Следует отметить различную чувствительность двенадцатиперстной и подвздошной кишок к рефлекторным влияниям с каротидных клубочков. В то время как рефлекторные изменения двигательной активности двенадцатиперстной кишки возникали во всех случаях внутривенного введения цианида или цитизина, а также при воздействии этими веществами на химиорецепторы изолированного каротидного синуса, подвздошная

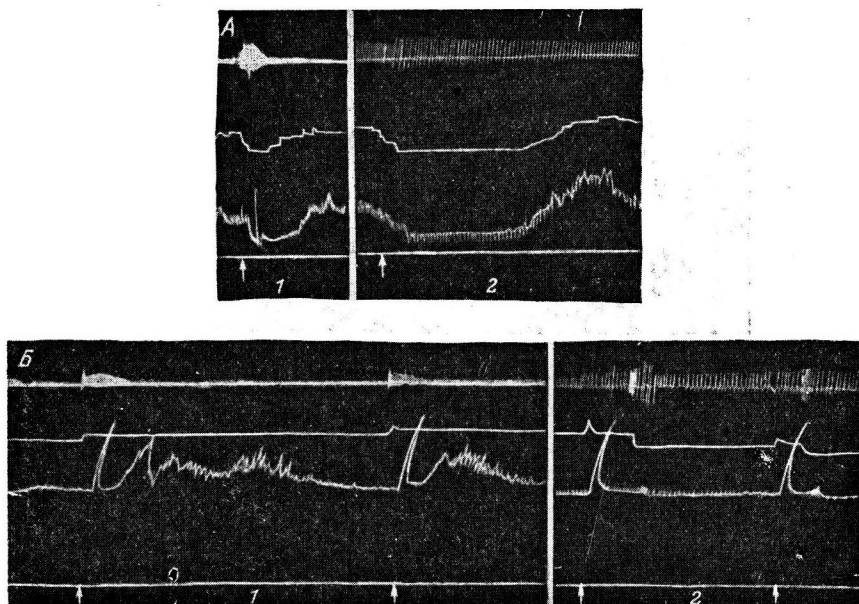


Рис. 3. Влияние ваготомии на характер кишечной реакции в ответ на внутривенное введение цианида (А) и цитизина (В).

1 — эффект инъекции до ваготомии; 2 — после ваготомии.

Сверху вниз: пневмограмма; кимограмма движений подвздошной кишки; кимограмма движений двенадцатиперстной кишки; вводилось 3.0 см³ цианистого калия (в разведении 1 : 2500) и 1.0 см³ цитизина (в разведении 1 : 5000). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

кишка в тех же опытах оказалась менее реактивна. У некоторых животных ее моторика оставалась без изменения, тогда как на двенадцатиперстной кишке проявлялась вполне выраженная реакция. Так, из 24 опытов с введением веществ в ток жидкости Рингера—Локка, перфузируемой через изолированный каротидный синус, в 8 случаях подвздошная кишка не реагировала совсем, в 9 опытах некоторые повторные введения препарата не вызвали ее изменений и только в 7 опытах наблюдался полный параллелизм в реакциях обоих отделов кишечника.

Из 38 опытов с внутривенным введением цианида в 5 опытах подвздошная кишка совсем не реагировала, в 17 опытах были отдельные выпадения реакции, и в 16 опытах имел место полный параллелизм реакций двенадцатиперстной и подвздошной кишок.

В опытах с перерезкой блуждающих нервов на шее было установлено их несомненное участие в формировании рефлекторной реакции кишечника на цианид и цитизин. После ваготомии внутривенные введения этих веществ у 8 животных из двенадцати сопровождались необычными изменениями моторной функции кишечника: цианиды вызывали более глубо-

кое и длительное понижение тонуса; в случае двухфазной реакции фаза возбуждения моторики, как правило, исчезала; при введении цитизина третья фаза — двигательное возбуждение — также отсутствовала (рис. 3).

В 2 опытах с перфузией изолированного каротидного синуса цианид вызвал также более сильное и длительное понижение тонуса кишок. Это участие блуждающих нервов в рефлексах на тонкий кишечник обнаружилось лишь при полной сохранности иннервации каротидных синусов. В подавляющем большинстве наших опытов с внутривенным введением цианида или цитизина после удаления каротидных синусов, а также во всех случаях перфузии после новокаинизации изолированного синуса реакция кишечника отсутствовала.

Эти факты говорят, следовательно, о том, что главным образом каротидные химиорецепторы определяют, вероятно, реакцию кишечника кошек на цианиды и цитизин, и приводят к предположению, что для участия блуждающих нервов в формировании рефлекторной реакции кишечника на эти препараты необходимо предварительное раздражение химиорецепторов каротидных синусов. Не исключена возможность, что такое «подчиненное» положение блуждающих нервов имеет место по отношению к другим афферентным влияниям.

Полное отсутствие эффекта перерезки блуждающих нервов на шее, которое мы наблюдали в 4 случаях внутривенного введения препаратов и в 3 случаях перфузии изолированного каротидного синуса, может быть, по-видимому, объяснено заторможенным состоянием центров блуждающих нервов, так как в этих опытах наблюдалась пониженная двигательная активность кишечника.

ВЫВОДЫ

1. Каротидные химиорецепторы у кошек принимают участие в возникновении рефлексов на пищеварительный тракт.
2. Рефлекторное действие цианидов с каротидных химиорецепторов проявляется преимущественно в угнетении моторной активности кишечника, а под влиянием цитизина, кроме рефлекторного угнетения моторики, наблюдается также и ее возбуждение.
3. Двенадцатиперстная кишка более чувствительна к рефлекторным влияниям с рецепторов каротидных клубочков, чем подвздошная кишка.

ЛИТЕРАТУРА

- Аничков С. В., Физиолог. журн. СССР, 37, № 1, 28, 1951; 33, № 3, 267, 1947.
 Беленький М. Л. и Ю. Н. Стройков, Тр. Ленингр. сан.-гиг. мед. инст., 12, Л., 1952.
 Белоус А. А. Фармакологический анализ рефлекторной регуляции нейрогипофиза. Дисс. Л., 1952.
 Мельникова Т. А. Сравнительное действие цианидов на рецепторы каротидного синуса, симпатический ганглий и мозговой слой надпочечника. Дисс. Л., 1947.
 Николаев М. П., Русск. физиолог. журн., 14, в. 1, 107, 1931.
 Петропавловская А. А., в сб. «Фармакология новых лекарственных средств», 138, Медгиз, 1953.

GASTROINTESTINAL REFLEXES FROM CAROTID BODIES

By V. G. Startsev

From the department of pharmacology, Institute of Experimental Medicine, Leningrad

Motility of duodenum and ileum (at the ileo-caecal angle) has been investigated in 80 decerebrate cats. Reflex alterations of small bowel motility have been found to accompany stimulation of chemoreceptors of the

carotid body brought about by intravenous administration of KCN, NaC. N (1 : 1000—10 000) or cytisine (1 : 5000), as well as by brief exposure of the carotid sinus, isolated by the Moisseev—Heymans—Anitchkov method, to the action of these drugs, added to the perfusion. Depression is shown to be the most striking feature of the reflex effect of cyanides upon bowel motility, whereas a stimulating effect is evoked by cytisine. The difference in the reflex influence exerted by cyanides and by cytisine upon bowel activity is most clearly demonstrated by means of perfusion of the isolated carotid sinus.

The duodenum has been found to react in every case these drugs were administered, both by the intravenous route and when introduced into the fluid, perfusing the isolated carotid sinus, whereas the ileum failed to react in a considerable number of the same experiments.

Section of vagi at cervical level enhanced the inhibiting influence of reflexes from receptors of the carotid body upon the bowel, though in some experiments vagal interruption had no effect upon these reflexes.

ИЗМЕНЕНИЯ ЭКСТЕРОЦЕПТИВНЫХ И ИНТЕРОЦЕПТИВНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПРИ ВЫКЛЮЧЕНИИ БАРЬЕРНОЙ ФУНКЦИИ ПЕЧЕНИ

Н. Н. Полякова

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

В проблеме кортико-висцеральных взаимоотношений одним из существенных является вопрос об особенностях проявления условнорефлекторной деятельности при измененном состоянии внутренней среды организма. Предлагаемая работа является одним из звеньев исследования внутреннего химического анализатора, проводящегося в этом направлении в лаборатории, руководимой Э. Ш. Айрапетьянцем.

И. П. Павлов с сотрудниками (1892) установил, что одной из важнейших функций печени является превращение ею в мочевины одного из продуктов белкового обмена — аммиака. Выключение этой функции печени ведет к накоплению в крови аммиака и вследствие этого к интоксикации организма. Эта интоксикация вызывает ряд нарушений в деятельности центральной нервной системы животного (атаксия, потеря болевой чувствительности, зрения, сонливость, судороги). Однако детальное исследование этих нарушений в лаборатории Павлова произведено не было.

В последние годы начато изучение условнорефлекторной деятельности собак после наложения экк-павловского венного свища (Колпаков, Лауэр, 1954; Баранова, Мелихова и Сперанская, 1954).

Мы поставили своей задачей выяснить, каков характер проявления как экстероцептивных, так и интероцептивных условных рефлексов собак с выключенной барьерной функцией печени.

Исследование производилось на трех собаках с применением двигательного-оборонительного и кислотно-оборонительного методик.

У собаки Тузик (3-годовалый самец, вес 8 кг) были выработаны оборонительные двигательные условные рефлексы. Безусловным подкреплением было раздражение слабым индукционным током. В качестве экстероцептивного условного раздражителя служил звонок, интероцептивного — ритмическое раздувание (1 раз в 1 сек.) петли кишечника, изолированной по способу Тири—Велла; раздувание производилось при помощи баллончика, вставляемого в полость кишки. Дифференцировочными раздражителями служили прерывистое звучание того же звонка и раздувание петли кишечника с ритмом 1 раз в 5 сек.

У собаки Окунь (самец 4 лет, вес 20 кг) были выработаны положительные оборонительные рефлексы на следующие условные раздражители: звуковой (звук мотора), тактильный (касалка № 1) и интероцептивный (раздувание желудка с ритмом 1 раз в 1 сек. при помощи баллончика, вставляемого через желудочную фистулу). Подкреплением служило вдунуть струи воздуха в ухо собаки, вызывающее отряхивание головы. Дифференцировочные раздражители — прерывистое звучание того же мотора, касалка № 2 и раздувание желудка с ритмом 1 раз в 5 сек. Регистрация двига-

тельных рефлексов производилась при помощи предложенной нами ранее методики (Полякова, 1955).

У собаки Нелька (самка 2 лет, вес 13 кг) выработан стереотип кислотно-оборонительных рефлексов. Положительные условные раздражители: звонок, свет слева и раздувание выведенной по Тири—Велла петли кишечника с ритмом 1 раз в 1 сек. Подкрепление — 8 мл 0.5%-го раствора HCl. Дифференцировочные раздражители: прерывистое звучание звонка, свет справа и раздувание петли кишечника с ритмом 1 раз в 5 сек.

Рефлексы у всех собак были постоянными по величине, дифференцировки у собак Тузик и Окунь были абсолютными, а у собаки Нелька дифференцировка не была полной на звонок, на свет и на раздувание кишечника.

Так как впоследствии собаки должны были содержаться на пище, лишенной мяса, и только временами получать его, было прослежено влияние как исключения мяса из рациона (в этих случаях собаки длительно содержались на хлебо-булочно-молочной диете), так и дополнительного введения различных его доз в рацион. Выяснилось, что такие изменения в рационе не оказывают влияния на условнорефлекторную деятельность собак.

После этого собакам производилась операция наложения экз-павловского венного соустья, заключающаяся, как известно, в том, что воротная вена перевязывается непосредственно перед входом в печень и спивается с нижней полой веной; таким образом вся кровь, оттекающая от органов пищеварения, попадает непосредственно в общий кровоток, минуя печень.

Опыты возобновлялись через 10—17 дней после операции, когда рана полностью заживала и производимые манипуляции — поста-

Рис. 1. Условные оборонительные рефлексы собаки Тузик.

А — до операции наложения экз-павловского соустья (4 XI 1953); Б — после операции (14 XII 1954). *Сверху вниз*: запись подъема лапы; пневмограмма; отметка безусловного раздражителя; отметка условного раздражителя; отметка времени (5 сек.). *u+* и *u-* обозначают применение интероцентивного положительного и отрицательного условных раздражителей; *s+* и *s-* обозначают применение звонка — положительного и отрицательного условных раздражителей.

новка собаки в ляжки, введение в петлю кишечника или через желудочную фистулу баллончика — не вызвали болевых реакций животного.

После операции собаки содержались на пище, из которой мясо было полностью исключено. Пища состояла из хлеба, булки, овсянки, молока, овощей, жиров, витаминов (В₁, С), иногда сахара. Мы тщательно следили за весом собак, стремясь не допустить его падения. В тех случаях, когда требовалось вывести собаку из состояния глубокого отравления (вызванного дачей мяса), мы применяли внутривенное или подкожное введение рингеровского раствора с удвоенным содержанием кальция и 5—10%-м содержанием глюкозы. В случае отказа от пищи в рационе оставляли лишь овощи, рис, жиры, сахар (молоко, овсянка, хлеб при этом состоянии животного вызывают рвоту, следовательно, также способствуют интоксикации).

После операции у 2 собак (Нелька и Окунь) условные рефлексы остались без изменений; у собаки Тузик наблюдалось временное изменение условнорефлекторной деятельности, аналогичное тем, какие вызывались нами впоследствии введением в рацион мясной пищи. По-видимому, здесь имело место самопроизвольное отравление; через 5—6 дней рефлексы нормализовались.

На рис. 1 и 3 и в табл. 1 показаны рефлексы до и после операции. Затем мы приступили к изучению действия различных доз мяса на протекание условных рефлексов. Опыты показали, что мясная пища теперь, в условиях выключенной барьерной функции печени, вызывает значительные сдвиги в условнорефлекторной деятельности собак. Характер этих сдвигов существенным образом зависит от количества съеденного собакой мяса, следовательно, от глубины возникающей интоксикации. Так, скармливание собаке небольших доз мяса (это количество неодинаково для различных животных и составляет приблизительно от 10 до 35 г на 1 кг веса собаки) вызывает повышение возбудимости и ослабление тормозного процесса.

Так, опыт, результаты которого представлены на рис. 2, А, проведен на собаке Тузик через 16 часов после скармливания ему 100 г мяса. Имеет место

растормаживание дифференцировок (обычно в первую очередь растормаживается интероцептивная дифференцировка); во время опыта собака скулит, вертится, дергает лапой в перерывах между действием раздражителей. В подобных опытах часто имеет место укорочение латентного периода рефлекса. Аналогичные результаты получены и на собаке Окунь после скармливания 500—700 г мяса. У собаки Нелька дача 150 г мяса вызывает растормаживание всех дифференцировок, укорочение латентного периода рефлексов, резкое увеличение межсигнального слюноотделения (табл. 1). Ранее всего растормаживается также интероцептивная дифференцировка. Через 2—5 дней рефлексы обычно возвращаются к норме.

При даче больших доз мяса при повторных ежедневных кормлениях изменения условнорефлекторной деятельности носят иной характер: наблюдается значительное ослабление условнорефлекторной деятельности, выражающееся в удлинении латентного периода, уменьшении величины условных рефлексов, а иногда и полном их исчезновении. На рис. 2, Б представлены результаты опыта на собаке Тузик на следующий день после дачи ему 600 г мяса. Условные рефлексы почти полностью отсутствуют. У собаки Окунь скармливание в течение 2 дней 1.7 кг мяса привело к полному исчезновению двигательного компонента условного рефлекса, безусловный рефлекс также снижен (рис. 4, А). В последующие дни рефлексы возвращались к исходному уровню, причем следует отметить, что этот

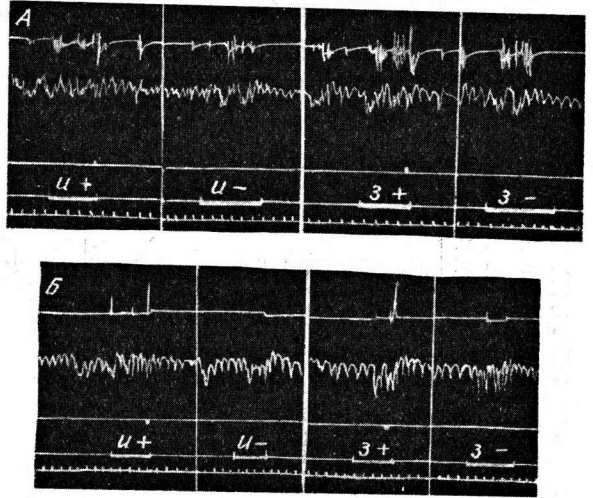


Рис. 2. Условные оборонительные рефлексы собаки Тузик.

А — после скармливания 100 г мяса (15 IX 1954);
Б — после скармливания 600 г мяса (20 I 1955).
Обозначения те же, что на рис. 1.

Таблица 1

Изменения условного и безусловного слюноотделения при выключении барьерной функции печени (собака Нелька)

Время	Условный раздражитель	Латентный период (в сек.)	Условное слюноотделение (в дел. шк.)		Безусловное слюноотделение за 30 сек. (в дел. шк.)	Слюноотделение за 30 сек. в интервале между раздражителями (в дел. шк.)
			за каждые 10 сек.	всего за 30 сек.		

До операции
(27 X 1954)

13 ч. 15 м.	Звонок +	7	3—15—24	42	131	} 0—3
13 ч. 22 м.	Звонок —	—	0—0—0	0	0	
13 ч. 32 м.	Звонок +	1	8—11—27	46	135	
13 ч. 40 м.	Интероцептивный +	10	0—25—15	40	100	
13 ч. 47 м.	Интероцептивный —	8	2—7—10	19	0	
13 ч. 57 м.	Интероцептивный —	3	11—14—15	40	132	
14 ч. 04 м.	Свет +	3	13—12—8	33	127	
14 ч. 11 м.	Свет —	10	0—17—0	17	—	
14 ч. 20 м.	Свет +	10	0—22—15	38	160	

После операции
После дачи 150 г мяса (16 XII 1954)

10 ч. 55 м.	Звонок +	0	15—24—30	69	164	} 20—32
11 ч. 02 м.	Звонок —	0	18—9—4	31	0	
11 ч. 10 м.	Звонок +	2	11—30—23	64	112	
11 ч. 18 м.	Интероцептивный +	1	21—12—16	49	154	
11 ч. 25 м.	Интероцептивный —	0	18—7—17	42	0	
11 ч. 35 м.	Интероцептивный +	7	2—6—11	19	99	
11 ч. 42 м.	Свет +	3	11—4—3	18	103	
11 ч. 49 м.	Свет —	1	16—6—2	24	0	
11 ч. 58 м.	Свет +	2	15—9—6	30	82	

После дачи 350 г мяса (24 XII 1954)

10 ч. 40 м.	Звонок +	2	7—0—0	7	87	} 0—15
10 ч. 48 м.	Звонок —	2	17—7—0	24	0	
10 ч. 58 м.	Звонок +	1	24—0—0	24	36	
11 ч. 04 м.	Интероцептивный +	5	8—0—0	8	80	
11 ч. 11 м.	Интероцептивный —	20	0—0—8	8	0	
11 ч. 21 м.	Интероцептивный +	15	0—8—9	17	101	
11 ч. 34 м.	Свет +	1	7—2—5	14	81	
11 ч. 40 м.	Свет —	5	9—15—0	24	0	
11 ч. 50 м.	Свет +	—	0—0—0	0	65	

После 2-дневной дачи по 350 г мяса (25 XII 1954)

11 ч. 16 м.	Звонок +	5	6—1—0	7	97	} 0—15
11 ч. 24 м.	Звонок —	10	0—8—1	8	0	
11 ч. 34 м.	Звонок +	5	2—5—0	7	108	
11 ч. 42 м.	Интероцептивный +	—	0—0—0	0	16	
11 ч. 50 м.	Интероцептивный —	3	15—0—0	15	0	
12 ч. 00 м.	Интероцептивный +	—	0—0—0	0	14	
12 ч. 15 м.	Свет +	—	0—0—0	0	105	
12 ч. 24 м.	Свет —	—	0—0—0	0	0	
ч. 34 м.	Свет +	—	0—0—0	0	43	

Табл. 1 (продолжение)

Время	Условный раздражитель	Латентный период (в сек.)	Условное слюноотделение (в дел. шк.)		Безусловное слюноотделение за 30 сек. (в дел. шк.)	Слюноотделение за 30 сек. в интервале между раздражителями (в дел. шк.)
			за каждые 10 сек.	всего за 30 сек.		

После 5 суток пребывания на диете (31 XII 1954)

10 ч. 14 м.	Звонок +	10	0—17—35	52	150	} 0—8
10 ч. 22 м.	Звонок —	20	0—0—6	6	0	
10 ч. 32 м.	Звонок +	3	5—12—29	46	156	
10 ч. 40 м.	Интероцептивный +	5	3—14—24	41	160	
10 ч. 48 м.	Интероцептивный —	15	0—5—3	8	0	
10 ч. 58 м.	Интероцептивный +	10	0—3—13	16	135	
11 ч. 06 м.	Свет +	5	6—10—20	36	135	
11 ч. 14 м.	Свет —	15	0—2—5	7	0	
11 ч. 24 м.	Свет +	6	4—13—18	35	152	

возврат совершался через стадию повышенной возбудимости, полностью схожую с той, что имеет место при отравлении малыми дозами мяса.

У собаки Нелька ослабление процесса условнорефлекторного возбуждения было выражено особенно отчетливо. Так, если вне периодов отравления, как и до операции, слюноотделение, как правило, увеличивается по мере приближения к моменту безусловного подкрепления, то в период сильного отравления наибольшая величина слюноотделения имеет место в первые 10 сек. действия условного раздражителя и затем быстро падает. Величина условного слюноотделения резко снижена. Характерно, что в этих случаях резко снижается безусловное слюноотделение, что говорит о том, что в условиях интоксикации организма продуктами белкового обмена активность подкорковых образований также понижена. При прекращении кормления животного мясом и содержании на строгой диете условнорефлекторная деятельность вновь возвращается к норме (табл. 1).

Любопытно, что в данном опыте мы имеем дифференцировки значительно лучшие (на свет и интероцептивный раздражитель), нежели они были у этой собаки даже до операции. По-видимому, строгая диета даже при выключении барьерной функции печени дает возможность поддерживать в организме условия, необходимые для нормальной деятельности нервной системы.

Об этом свидетельствует и тот факт, что у наших собак после операции новые условные рефлексы вырабатывались так же легко, как и до операции. Так у собаки Нелька условный кислотно-оборонительный рефлекс на касалку проявился на 8-м сочетании, а укрепился после 20 сочетаний. У собаки Окунь двигательный оборонительный рефлекс на метроном проявился уже на 2-м сочетании и после 10 сочетаний по прочности не отличался от ранее выработанных, что показали опыты с угашением и длительным перерывом в применении нового условного раздражителя.

Состояние отравления существенно влияет на протекание процесса угасания условного рефлекса. Так, у собаки Тузик практически не удавалось в норме добиться угашения как экстероцептивного, так и интероцептивного условного рефлекса (табл. 2, оп. 10 XI 1954). После наложения экк-павловского свища, приведя собаку в состояние отравления, мы получили полное угашение рефлекса уже после 5 применений неподкреплен-

ного условного раздражителя; характерна при этом трудность восстановления угашенного рефлекса (табл. 2, оп. 31 XII 1954). Экстероцептивный рефлекс в этих условиях угасает также довольно быстро: при 12-м применении неподкрепляемого раздражителя рефлекс почти отсутствует. Восстановление его идет легче, нежели в случае interoцептивного рефлекса. В стадии легкого отравления у собаки Окунь, у которой условный

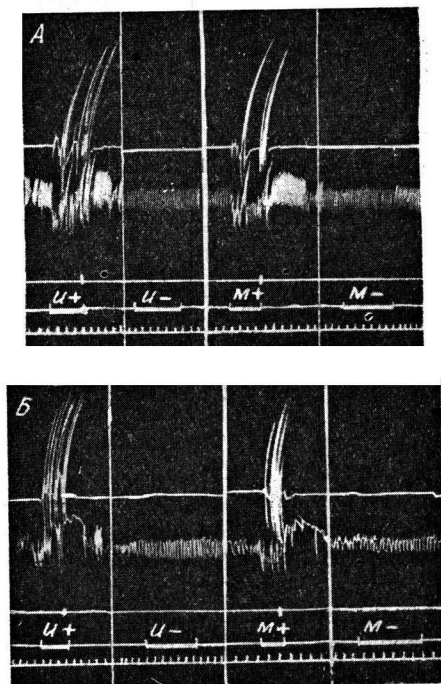


Рис. 3. Условные оборонительные рефлексы собаки Окунь.

А — до операции наложения экш-павловского соустья (12 VI 1954); В — после операции (20 I 1955). Верхняя линия — запись отряхивания головы. $m+$ и $m-$ обозначают применение мотора в качестве положительного и отрицательного условных раздражителей. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

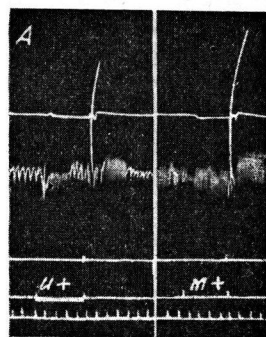


Рис. 4. Условные оборонительные рефлексы собаки Окунь.

А — после скармливания 1.7 кг мяса (31 XII 1954); В — после введения в желудок 55 г лимоннокислого аммония (22 XI 1954). Обозначения те же, что на рис. 1 и 3.

рефлекс обычно угасал после 3—4 неподкреплений, угашение затруднено и происходит только на 8—10-м неподкреплении.

Учитывая, что явления отравления у собак, оперированных по способу Экш-Павлова, развиваются преимущественно при кормлении их богатой белками пищей (мясо) и связаны с повышением содержания в крови аммиака (Павлов, 1892; Веселкин, Гордон, 1952, 1955), который, по биохимическим данным, имеет непосредственное отношение к деятельности нервной ткани (Владимирова, 1950; Владимиров, 1953), мы заинтересовались вопросом, как будет протекать отравление при введении аммиака в организм животного с выключенной барьерной функцией печени.

Для этой цели собаке в желудочно-кишечный тракт (через желудочную фистулу или per rectum) вводился слабый раствор лимоннокислого или хлористого аммония. И, действительно, результаты при этом получались аналогичные тем, какие мы имеем при отравлении мясом. Малые дозы

аммиака вызывали, подобно малым дозам мяса, ослабление тормозного процесса, укорочение латентного периода рефлексов, межсигнальную активность; большие дозы аммиака действовали подобно большим дозам мяса. Так, например, введение в пищеварительный тракт собаке Окунь в течение 2 дней 55 г лимоннокислого аммония (8.2 г NH₃) вызвало снижение условнорефлекторной деятельности: исчез двигательный компонент условного рефлекса, безусловный двигательный рефлекс оказался ослаблен (рис. 4, Б). На следующий день после введения лимоннокислого аммония мы наблюдали фазу повышения условнорефлекторной возбудимости, усиление условных рефлексов и укорочение латентного периода; через 3 дня рефлекс возвратился к норме. Эти результаты совпадают с результатами, полученными в аналогичных опытах на собаке Тузик. Введение этим животным соответственного количества NaCl таких изменений не вызвало. Результаты этих опытов, по нашему мнению, говорят о том, что введение аммиака в организм животного с экк-павловским свищем является фактором, достаточным для изменения высшей нервной деятельности.

Все прослеженные нами изменения в условнорефлекторной деятельности имели место при отсутствии каких-либо резких внешних признаков наступления интоксикации; мы сознательно остерегались доводить отравление животных до появления у них полной атаксии, либо приступов судорог и комы. В наших опытах самое глубокое отравление, когда полностью исчезали выработанные нами условные рефлексы, сопровождалось лишь некоторой шаткостью походки и сонливостью; первоначальные же изменения в протекании условных рефлексов наблюдались еще тогда, когда внешне животное ничем не отличалось от нормального.

ВЫВОДЫ

1. Выключение барьерной функции печени у собак путем наложения экк-павловского венного соустья вызывает нарушения высшей нервной деятельности в период отравления мясной пищей. Характер изменений зависит от количества белковой пищи (мяса), съеденного собакой. Малые дозы вызывают повышение условнорефлекторной возбудимости и ослабление процесса торможения, большие ведут к полному исчезновению условных рефлексов. В периоды сильных отравлений угнетена и деятельность подкорковых центров. При возврате к норме условные рефлексы претерпевают изменения, идентичные таковым при отравлении малыми дозами мяса.

Таблица 2

Ход угашения условного двигательного рефлекса до и после наложения экк-павловского свища (время изолированного действия интероцептивного раздражителя 20 сек., собака Тузик оп. 10 XI и 31 XII 1953)

Время	Порядковый номер применения в опыте без подкрепления	Латентный период (в сек.)	Условный двигательный рефлекс
До наложения экк-павловского свища			
12 ч. 00 м.	1	2	++++
12 ч. 02 м.	2	2	++++
12 ч. 04 м.	3	2	+++
12 ч. 16 м.	9	1	++++
12 ч. 18 м.	10	2	++++
12 ч. 43 м.	18	4	+++
12 ч. 45 м.	19	2	+++
12 ч. 47 м.	20	2	++++
После наложения экк-павловского свища			
11 ч. 38 м.	1	2	++++
11 ч. 41 м.	2	1	++++
11 ч. 44 м.	3	5	+++
11 ч. 47 м.	4	5	+
11 ч. 50 м.	5	7	+
11 ч. 53 м.	6	—	0
11 ч. 56 м.	7	—	0

2. Интероцептивные условные рефлексy, как правило, нарушались ранее и восстанавливались позднее экстероцептивных, в особенности в том случае, когда интероцептивный раздражитель был по силе слабее экстероцептивного.

3. Все указанные закономерности можно вызвать путем введения в организм собаки, оперированной по Экк—Павлову, соответственных количеств аммиачных солей.

4. При содержании собак, оперированных по Экк—Павлову, на строгой диете, не содержащей мяса, нам удавалось избежать отклонений их условнорефлекторной деятельности от нормы.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова Н. Ф., О. А. Мелихова и Е. Н. Сперанская, ДАН СССР, 97, в. 1, 181, 1954.
 Веселкин Н. В., Б. Г. Гордон, Бюлл. exper. биол. и мед., 38, в. 6, 37, 1952; Вопр. мед. химии, 1, в. 6, 437, 1955.
 Владимиров Г. Е., Физиол. журн. СССР, 39, № 1, 3, 1953.
 Владимирова Е. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 30, в. 5, № 11, 345, 349, 1950.
 Колпаков Е. В., Н. В. Лauer, Вопр. физиол., № 10, 44, 1954.
 Павлов И. П. (1892), Полн. собр. соч., 2, кн. 1, 210, 1951.
 Полякова Н. Н., Физиол. журн. СССР, 41, № 1, 103, 1955.

Поступило 16 IV 1956

MODIFICATION OF CONDITIONED EXTEROCEPTIVE AND INTEROCEPTIVE REFLEX FOLLOWING SUPPRESSION OF DETOXYFYING HEPATIC FUNCTION

By *N. N. Poliakova*

From the laboratory of physiology of higher nervous activity, A. A. Ukhtomski Physiological Institute, Leningrad University

О НЕКОТОРЫХ МЕХАНИЗМАХ РЕФЛЕКТОРНОЙ КОНТРАКТУРЫ ПЕРЕДНЕЙ БРЮШНОЙ СТЕНКИ

Л. Н. Зефирова и Г. И. Полтаев

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Казань

Контрактура передней брюшной стенки (*defense musculaire*) является одним из наиболее постоянных и достоверных признаков острого воспаления брюшины. Это сокращение носит защитный характер и представляет собой висцеро-моторный рефлекс (Maskenzie, 1930; Орбели, 1938; Лавочкин, 1939; Гончаров, 1945; Черниговский, 1947; Меркулова и Черниговский, 1949). Причем одни связывают его возникновение с раздражением интероцепторов ряда внутренних органов (Гончаров, Черниговский), другие считают это явление специфическим для раздражения париетальной брюшины (Лавочкин).

Характер сократительной деятельности мышц при контрактуре передней брюшной стенки признается отличным от произвольных сокращений скелетных мышц и сближается, как правило, с тоническим сокращением (Бресткин и Лавочкин, 1937; Орбели, 1938; Гинецинский, 1945; Черниговский, 1947, и др.). В соответствии с этим Паль (Pal, 1937) предлагает для обозначения этого явления термин висцеротонический рефлекс, ограничивая тем самым его от обычного двигательного сокращения.

Что касается центральных механизмов данной формы контрактуры, то О. С. Меркулова и В. Н. Черниговский (1949) рассматривают ее как пример «пускового» влияния с интероцепторов на скелетную мускулатуру, как следствие изменений возбудимости центральной нервной системы, в результате чего становится возможным переключение импульсов, идущих от интероцепторов на соответствующие мотонейроны спинного мозга.

В настоящее время многие авторы (Березина, 1944; Уфлянд, 1950; Жуков, Думова и Верещагин, 1952, и др.) считают, что развитие контрактур связано с возникновением очагов стационарного возбуждения в центрах, обладающих чертами доминанты.

Е. К. Жуков, А. М. Думова и С. М. Верещагин предполагают, что это стационарное возбуждение соответствует начальной стадии парабиоза, характеризующейся повышенной возбудимостью, несколько сниженной лабильностью и ритмической активностью. Данное предположение подтверждается тем, что действие анода постоянного тока на центры, вызывающее снижение возбудимости и повышение лабильности, а также действие наркоза, снижающего и возбудимость, и лабильность, ведет к уничтожению контрактуры и расслаблению мышц.

В настоящем исследовании предпринята попытка выяснить некоторые периферические и центральные механизмы контрактурного сокращения передней брюшной стенки, для чего исследовались электрическая реак-

ция мышц при контрактуре и влияние на контрактуру внутривенного введения хлористого кальция и новокаина. Эти вещества имеют широкое практическое применение и более или менее установленный характер влияния на физиологические процессы, в связи с чем могут быть использованы в качестве метода физиологического анализа. Последнее соображение и послужило основанием для их применения в данном исследовании.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на собаках, у которых под ингаляционным или местным обезболиванием производилась трахеотомия, отпрепаровывалась бедренная вена и в нее вставлялась канюля для внутривенного введения веществ. Ряд опытов был произведен на спинальных животных, с перерезкой мозга между шейным и грудным отделами, а также на животных с перерезкой обоих блуждающих нервов на шее.

Во время опыта регистрировалась электрическая активность прямых мышц живота и ЭКГ, для чего использовался двухканальный катодный осциллограф типа ОБ-2. Токи действия отводились с помощью стальных игольчатых электродов, вкалываемых в прямые мышцы (при межполюсном расстоянии 2—5 см). Для снятия электрокардиограммы использовались такие же электроды, вкалываемые под кожу правой передней и левой задней конечностей (2-е отведение). В некоторых опытах дополнительно регистрировались: кровяное давление в сонной артерии с помощью ртутного манометра, дыхание (манжеткой) и напряжение прямых мышц, определяемое при помощи пневматического кардиографа, приложенного к прямым мышцам и соединенного с маревской канюлей.

Опыт начинался спустя час после окончания препаровки и прекращения действия наркоза. Контрактура мышц брюшной стенки вызывалась внутрибрюшным введением скипидара в количестве 2—3 мл в верхнюю часть живота по средней линии (Бресткин и Лавочкин, 1937). Хлористый кальций вводился в виде 10%-го раствора по 1 мл на 1 кг веса в течение 15—30 сек. Новокаин применялся аналогичным образом в виде 10⁰/₀-го раствора по 1 мл на 1 кг веса в течение 15—30 сек. Новокаин применялся аналогичным образом в виде 0.5%-го раствора.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

До введения скипидара электрическая активность прямых мышц характеризовалась обычно периодически возникающей импульсацией, совпадающей с периодикой дыхательных движений животного. Токи действия представляют собой относительно правильные колебания. Максимальная частота их весьма невелика и составляет 30—60 колебаний в 1 сек. Амплитуда этих колебаний не превышает 0.1—0.2 мв (рис. 1, а). На спинальных животных периодическая импульсация не отмечается. В этих случаях имеет место или отсутствие токов действия (особенно вскоре после перерезки спинного мозга), или же непрерывная импульсация малой амплитуды и частоты.

После введения скипидара в брюшную полость через 3—5 мин. развивается постоянное напряжение мышц передней брюшной стенки. Брюшная стенка тверда на ощупь, втянута, в дыхании не участвует. Миографически развитие контрактуры выражается в плавном постепенном повышении кривой после более или менее значительного латентного периода. Контрактурные сокращения на целых и спинальных животных существенно не отличаются друг от друга, однако в последнем случае имеет место более короткий латентный период.

Электрофизиологически развитие контрактуры выражается в усилении и учащении токов действия. Периодичность импульсации сглаживается, и последняя становится непрерывной, не связанной с дыханием (рис. 1, б). Частота колебаний на высоте развития контрактуры составляет 200—300 колебаний в 1 сек., а амплитуда достигает 1—1.5 мв. Дискретный характер электрической активности при контрактуре свидетельствует о том, что в основе ее лежит фазная (тетаническая) деятельность скелетных мышц.

Для контрактурного сокращения характерны неправильной формы электрические колебания, разнообразные по частоте, длительности и амплитуде. Более крупные, продолжительные колебания осложняются или сменяются более мелкими.

Такой неправильный нерегулярный характер импульсации, по нашему мнению, может быть объяснен только тем, что данная импульсация является результатом суммации электрической активности многих единиц, работающих не согласованно друг с другом, асинхронно. Асинхронная деятельность моторных единиц является существенным моментом, обуславливающим, по-видимому, длительность и стойкость сокращения и неутомляемость мышц при контрактуре.

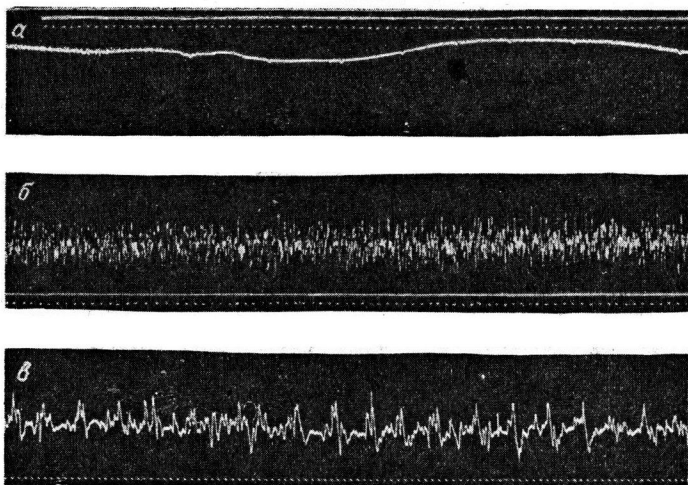


Рис. 1. Электрическая активность прямых мышц живота собаки.

a — периодическое возникновение токов действия до развития контрактуры (отметка времени 0.05 сек.); *b* — непрерывная импульсация при контрактуре (отметка времени 0.01 сек.); *c* — то же при большой скорости движения пленки.

Таким образом, вопреки распространенному в физиологии представлению о том, что в основе контрактур лежит стационарный процесс возбуждения, в данном случае рефлекторной контрактуры имеет место фазная, асинхронная деятельность мышечных волокон. По весьма высокой частоте и амплитуде электрических колебаний *defense musculaire* приближается к произвольным рефлекторным сокращениям скелетных мышц.

Переходя к центральным механизмам контрактуры передней брюшной стенки, следует отметить, что характерной особенностью описываемой контрактуры является ее легкая угнетаемость, тормозимость. Раздражение различных чувствительных нервов (*n. tibialis*, *n. peroneus*) ведет к отчетливому угнетению электрической реакции и контрактуры. Задержка дыхания приводит к резкому ее ослаблению. Восстановление нормального дыхания ведет к возобновлению контрактуры. Самые разнообразные наркотические средства (эфир, хлороформ, пентотал и др.) в весьма небольших дозах вызывают быстрое расслабление мышц брюшной стенки, при относительной сохранности других спинно-мозговых рефлексов.

Действие хлористого кальция исследовалось обычно во время полного развития контрактуры в течение первого часа после внутрибрюшинного

введения скипидара. Через несколько секунд или уже во время введения хлористого кальция наблюдалось отчетливое уменьшение контрактуры. Брюшная стенка расслаблялась, что выражалось при миографической регистрации в резком и глубоком снижении кривой (рис. 2, *a*). Одновременно отмечалось угнетение и электрической активности прямых мышц. Постоянная импульсация, имеющая место при контрактуре, уменьшалась как по частоте, так и по амплитуде. Степень этого уменьшения была различной: от небольшого ослабления имеющейся импульсации до почти полного исчезновения электрических колебаний. На рис. 3, *a* представлены для сравнения электромиограммы прямых мышц до действия хлористого кальция и после внутривенного его введения. Подавление или ослабление контрактуры после внутривенного введения хлористого кальция наблюдалось во всех без исключения поставленных опытах.

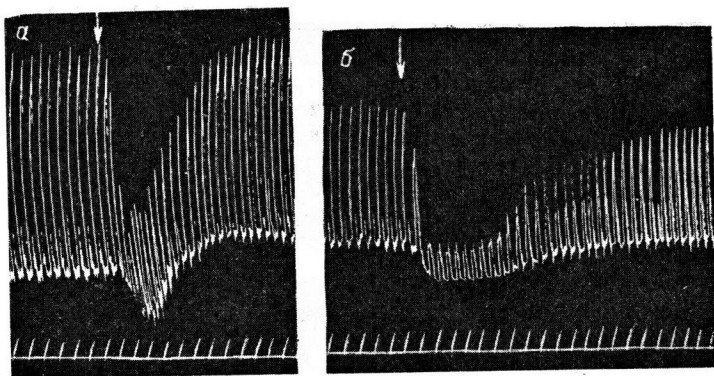


Рис. 2. Миограмма контрактурного сокращения, осложненная дыхательными колебаниями. Расслабление контрактуры после внутривенного введения хлористого кальция (*a*) и новокаина (*b*).

Отметка времени 5 сек. Стрелки — момент введения кальция и новокаина.

Однако расслабление мышц и угнетение электрической активности при контрактуре является весьма кратковременным, и через 1—2 мин. контрактура, как правило, восстанавливается. Повторное введение хлористого кальция вызывает вторичное угнетение электрической активности и контрактуры, часто даже более выраженное и длительное, чем при первом введении.

Описанный эффект действия хлористого кальция наблюдался как на целых, так и на спинальных животных.

В некоторых опытах после внутривенного введения сравнительно небольших «терапевтических» доз хлористого кальция наблюдалась внезапная смерть животных. Анализ этих случаев сам по себе представляет большой интерес и требует специальных исследований. В настоящее время следует лишь указать, что случаи смерти наблюдались исключительно в опытах на целых, ненаркотизированных животных и отсутствовали в опытах на спинальных животных и на животных с предварительно перерезанными обоими блуждающими нервами. Это указывает на то, что смерть животных обусловлена, по-видимому, какими-то рефлекторными механизмами. Если учесть широкое применение внутривенного введения хлористого кальция в клинике, то следует предупредить, что быстрое введение хлористого кальция в условиях сильного болевого или

другого воздействия, вызывающего перераздражение рефлекторных центров, является опасным и может вызвать серьезные осложнения.

Переходя к вопросу о причинах угнетения контрактуры при действии хлористого кальция, следует указать, что в результате проведенных специальных экспериментов было установлено: расслабление контрактуры после внутривенного введения хлористого кальция является самостоятельным процессом, не обусловленным и не связанным с расстройствами гемодинамики и дыхания. Регистрация кровяного давления, ЭКГ и дыхания показала, что расслабление контрактуры при действии хлористого кальция сопровождается обычно повышением уровня кровяного давления и усилением дыхательных движений. Однако у животных с перерезкой спинного мозга и блуждающих нервов развитие контрактуры и ее расслабление при действии хлористого кальция могут протекать без существенных изменений указанных показателей. Исключения составляют лишь случаи введения хлористого кальция, оканчивающиеся смертью животных. Имеющиеся в этих опытах глубокие нарушения деятельности сердца, кровообращения и дыхания несомненно отражаются на течении контрактуры и способствуют ее угнетению.

С чем же связано угнетающее действие хлористого кальция на контрактуру? Как известно, хлористый кальций вызывает повышение лабильности и снижение возбудимости тканей, действуя в этом отношении подобно аноду постоянного тока (Васильев, 1953). Исходя из этого, результаты внутривенного введения хлористого кальция мы считаем возможным объяснить действием его на рефлекторные центры. Изменение функционального состояния соответствующих центров, а именно повышение лабильности и снижение возбудимости их, и вызывает расслабление контрактуры и угнетение электрической активности, связанных с данными центрами мышц. Аналогичное действие на контрактуру передней брюшной стенки было обнаружено Е. К. Жуковым, А. М. Думовой и С. М. Верецагиным при анодизации спинного мозга.

Другим веществом, оказывающим определенное действие на рефлекторные центры и вызывающим снижение возбудимости и лабильности, является новокаин. Оказалось, что внутривенное введение сравнительно незначительных доз новокаина (5—10 мл 0.5%-го раствора) постоянно вызывает отчетливое угнетение контрактуры (рис. 2, б) и импульсации (рис. 3, б). Это угнетение является более отчетливым и продолжительным, чем при внутривенном введении хлористого кальция, и не вызывает в отличие от последнего никаких неблагоприятных осложнений. Исходя из этого, мы считаем возможным использовать внутривенное введение новокаина в клинической практике для диагностики, а в некоторых случаях и для лечения контрактур.

Изложенные результаты действия хлористого кальция, новокаина и других агентов свидетельствуют о том, что для развития и поддержания контрактуры необходимо строго определенное функциональное состояние соответствующих центров, которое характеризуется, по-видимому, следующими особенностями:

1. Фазный характер деятельности мышц при контрактуре свидетельствует о том, что центры в данном случае являются источником непрерывной импульсации, которая является значительно более интенсивной, чем при тонусе, и вызывает не обычное тоническое сокращение, а более сильное контрактурное, сохраняющее однако свойственный тонусу асинхронный характер возбуждения мышечных волокон. Наличие столь интенсивной импульсации обусловлено, по нашему мнению, возникновением множественных разрядов импульсов в соответствующих центрах, т. е. наличием в них состояния ритмической активности.

2. Асинхронность деятельности отдельных мышечных групп связана, очевидно, с тем, что при контрактуре имеет место такая же асинхронная деятельность центров, заключающаяся в быстрой и относительно кратковременной смене в них активного и тормозного состояний. Период активности нервных клеток сменяется их торможением, а затем, спустя некоторое время, снова периодом активности, и т. д. Склонность к развитию торможения является, по-видимому, причиной отмеченной выше легкой угнетаемости контрактуры под влиянием самых разнообразных факторов.

3. Функциональное состояние центров при контрактуре характеризуется также высокой возбудимостью и некоторым определенным «средним» уровнем лабильности. Снижение возбудимости и изменение лабиль-

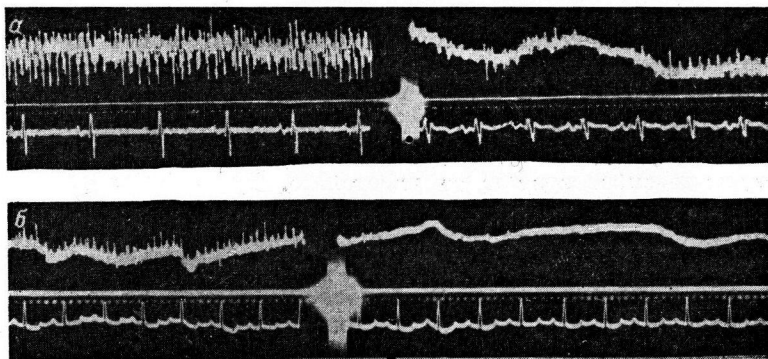


Рис. 3. Электромиограмма контрактурного сокращения прямых мышц до и после внутривенного введения кальция (а), до и после внутривенного введения новокаина (б).

Отметка времени 0.05 сек. Нижняя кривая — электрокардиограмма.

ности (причем как в сторону понижения, так и повышения), вызванные наркозом, хлористым кальцием и другими воздействиями, неизбежно ведут к подавлению контрактуры. В противоположность этому стрихнинизация в определенных условиях улучшает возможность получения контрактуры и ускоряет ее развитие.

Таким образом, наши факты подтверждают мнение Е. К. Жукова, С. М. Верецагина и А. М. Думовой о том, что функциональное состояние центров при контрактуре характеризуется ритмической активностью, легкой сменой возбуждения и торможения, высокой возбудимостью и определенным «средним» уровнем лабильности, т. е. характеризуется развитием определенной фазы парабриоза. Эта фаза, по-видимому, соответствует началу уравнительной стадии по Введенскому или «переходной» (второй) фазе парабриотического процесса (Голиков, 1950; Васильев, 1953).

Следовательно, хотя деятельность мышц при контрактуре является фазной, но она обусловлена развитием и поддержанием состояния стационарного возбуждения в центрах.

ВЫВОДЫ

1. В основе контрактуры передней брюшной стенки лежит фазная асинхронная деятельность мышц.

2. Контрактура передней брюшной стенки характеризуется весьма легкой угнетаемостью, тормозимостью. Расслабление мышц и угнетение

электрической реакции наблюдается при раздражении различных чувствительных нервов, асфиксии, при действии самых разнообразных наркотических средств, когда другие спинномозговые рефлексы еще сохраняются.

3. Внутривенное введение хлористого кальция вызывает относительно кратковременное уменьшение напряжения и электрической активности прямых мышц, находящихся в состоянии контрактуры. Это угнетение контрактуры не связано с изменениями кровообращения и дыхания и является следствием повышения лабильности и снижения возбудимости соответствующих рефлекторных центров.

4. Внутривенное введение новокаина, вызывающее снижение возбудимости и лабильности, также ведет к отчетливому торможению импульсации и контрактуры. Последний метод может иметь диагностическое и лечебное значение.

5. Особенности контрактурного сокращения обусловлены определенным функциональным состоянием центров, которое характеризуется ритмической активностью, легкой и постоянной сменой возбуждения и торможения, высокой возбудимостью и определенным «средним» уровнем лабильности, т. е. характеризуется развитием определенной фазы парабоза. Эта фаза, по-видимому, соответствует началу уравнивательной стадии по Введенскому или «переходной» (второй) фазе парабитического процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Березина М. П., Уч. зап. ЛГУ, № 12, 50, 1944.
 Бресткин М. П. и Я. В. Лавочкин, Первое совещ. биогруппы АН СССР по физиолог. пробл., 12, М., 1937.
 Васильев Л. Л., Значение физиологического учения Н. Е. Введенского для невропатологии. Медгиз, 1953.
 Гинецинский А. Г., Военно-мед. сб., 2, 10, 1945.
 Голиков Н. В. Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Л., 1950.
 Гончаров П. П. О висцеральных рефлексах с кишечника. Л., 1945.
 Жуков Е. К., А. М. Думова и С. М. Верещагин, Физиолог. журн. СССР, 38, № 2, 217, 1952.
 Лавочкин Я. В., Тр. 24-го Всесоюз. съезда хирургов, 509, Медгиз, 1939.
 Меркулова О. С. и В. Н. Черниговский, Тр. ВММА, 17, 193, 1949.
 Орбели Л. А. Лекция по физиологии нервной системы. Медгиз, 1938.
 Паль И. (Pal I.), Заболевание сердечно-сосудистого тонуса. Биомедгиз, 1937.
 Уфлянд Ю. М., Тр. ЛСГМИ, 7, 247, 1950.
 Черниговский В. Н., Физиолог. журн. СССР, 33, 657, 1947.
 Mackenzie J. Symptoms and their Interpretation. L., 1930.

Поступило 24 III 1956

SOME MECHANISMS UNDERLYING REFLEX CONTRACTION OF THE ABDOMINAL WALL

By L. N. Zefirov and G. I. Poletaev

From the department of physiology, Medical Institute, Kazan

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОВЕЦ

Л. Г. Павлик

Кафедра физиологии Государственного ветеринарного института, Троицк

Изучение условнорефлекторной деятельности сельскохозяйственных животных представляет большой интерес как для сравнительной физиологии, так и для практики сельского хозяйства.

В литературе имеется еще мало сведений об условнорефлекторной деятельности овец.

Условнорефлекторную деятельность овец изучали И. И. Доманов (1954, 1956), Л. Г. Павлик (1954), А. М. Кассиев (1956), Е. М. Беркович (1956) и др.

В настоящей работе представлены результаты наших дальнейших исследований условнорефлекторной деятельности овец. Они касаются обследования условных рефлексов на световой, кожно-механический раздражители, изучения условнорефлекторной деятельности овец в молодом возрасте и влиянию половых желез на течение условнорефлекторной деятельности.

МЕТОДИКА

Опыты проводились в изолированной камере. Под опытом находились: 3 барана, 2 овцы, 2 валуха и 4 ярки, в возрасте от 20 дней до 2.5 лет. Порода овец — североказахстанская курдючная, местная жирнохвостая грубошерстная, меринос.

Безусловным раздражителем служил индукционный ток, напряжением 4—5 в. Электроды укреплялись на выстриженном участке кожи медиальной стороны пясти левой передней конечности. Условным раздражителем служила колодка в виде пробочки с притупленными остриями, которая приводилась в действие с помощью баллона, ритмически сжимаемого рукой. Укреплялась она на выстриженном участке кожи менделеевской замазкой. Изолированное действие колодки 4—10 сек. Совместное действие условного и безусловного раздражителей продолжалось 1.5—2 сек. В некоторых опытах велась кимографическая регистрация двигательной реакции.

На свет условный рефлекс вырабатывали следующим образом. Условным положительным раздражителем служил экран, освещавшийся электрической лампочкой 120 в., а тормозным — тот же экран, но освещавшийся лампочками 60, 70, 80, 90, 100, 110, 115, 116, 117 в. Экран представлял собой матовое стекло размером 27×15 см. Изолированное действие света продолжалось 4—10 сек., после чего оно подкреплялось индукционным током.

Условные рефлексы у ягнят различного возраста вырабатывались на метроном с различной частотой ударов в минуту (60 и 120). Изолированное действие метронома продолжалось 5—10 сек., после чего подкреплялось индукционным током.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Условный рефлекс на свет различной интенсивности. У всех подопытных животных прежде всего вырабатывался условный рефлекс на освещение экрана электрической лампочкой 120 в. После упрочения положительного рефлекса переходили к образо-

ванию тормозного. Вначале при освещении лампочкой 60 в, затем постепенно переходили к получению дальнейших дифференцировок 70, 80 и т. д. Таким путем стремились установить предел дифференцирования животным интенсивности света. В результате опытов были получены следующие данные. Условный рефлекс на свет (120 в) у всех животных образовался со 2-го сочетания и сразу укрепился. Первая дифференцировка на свет (60 в) появилась с 4—15-го применения света без подкрепления. Сравнительно легко возникла дифференцировка на освещение от лампочек 80, 90, 100 в, менее прочными были дифференцировки на освещение экрана лампочками 110, 115, 116, 117 в.

У овцы и барана мы достигли дифференцировки при силе освещения экрана электрической лампочкой до 117 в, у валуха № 2 — до 115 в. При применении более тонких дифференцировок валух проявлял беспокойство.

Данные опытов показывают, что овцы способны к сравнительно тонкой дифференцировке световых раздражений. Фотометром было установлено, что при освещении экрана лампочкой 120 в интенсивность освещения равна 20.5 люкса, при 117 в — 17.4 люкса, а при 115 в — 15.1 люкса.

Условные рефлексы на кожно-механические раздражители. Опыты проводились на 4 животных. У барана и валуха № 2 был образован положительный условный рефлекс на кололку А в области 9—10-го грудных позвонков слева. Дифференцировка вырабатывалась на симметричную точку справа (кололка Б). Четкий специализированный рефлекс был отмечен у этих животных на 2-м сочетании и сразу укрепился. Дифференцировка у барана отмечена на 3-м применении (закрепилась она с 8-го применения), у валуха № 2 — на 8-м применении (сравнительно стойкой она стала после 15 применений). Данные рефлексы подвергались угашению и восстановлению. У барана условный рефлекс угас после 21-го применения левой кололки А без подкрепления (восстановился после 3 подкреплений). У валуха № 2 условный рефлекс угас после 26 применений (восстановился на 5-м подкреплении).

У овцы положительная кололка А укреплялась в области грудного угла левой лопасти; дифференцировка к ней — в подвздошно-крестцовой области справа (кололка Б). Условный рефлекс на кололку А образовался на 3-м сочетании и сразу укрепился. Первое применение кололки Б не вызвало положительной реакции. Прочной дифференцировка стала с 4-го применения. Угас условный рефлекс с 23-го применения (восстановился с 4-го применения).

У валуха № 1 положительный условный рефлекс на кололку А, укрепленную в подвздошно-крестцовой области слева, отмечен на 11-м сочетании (закрепился с 14-го сочетания). Дифференцировка была образована с области грудного угла левой лопатки на 15-м применении (сравнительно прочной стала после 27-го применения).

Из этих данных можно заключить, что у овец легко образуются условные связи на кожно-механические раздражения и возможна дифференцировка с симметричного места кожи. Это позволяет сказать, что кожный анализатор у овец имеет высокое функциональное развитие.

Образование условных рефлексов у овец в молодом возрасте. Опыты проводились на 4 ярках разного возраста. Условный рефлекс у всех подопытных ярок вырабатывался на звуковой раздражитель (метроном).

У ярка № 2 и № 3 в возрасте 20 дней условный рефлекс отмечен на 27—38-м сочетании, укрепился на 39—43-м сочетании. До закрепления специализированной реакции отмечалось общее движение (движение корпуса взад и вперед, переступание передними конечностями), а затем, почти постоянно, до проявления специализированной реакции отмечался подъем правой конечности. Дифференцировку укрепить не удалось.

У ярки № 1 в возрасте 4 месяцев специализированная реакция проявилась на 17-м сочетании, закрепилась после 23 сочетаний. Отчетливая дифференцировка была получена на 64-м применении, сравнительно стойкой она стала после 105 применений.

У ярки № 4 в возрасте 7 месяцев условный рефлекс появился на 8-м сочетании, закрепился на 27-м сочетании. Дифференцировка не вырабатывалась, а провели образование условного рефлекса второго порядка.

На основании сопоставлений показателей скорости образования и закрепления условных рефлексов и дифференцировок у ягнят представляется возможным судить о своеобразии нервной деятельности молодых животных. Исходя из данных опытов, можно сказать, что чем моложе животное, тем больше требуется сочетаний для образования временных связей, тем труднее укрепляется дифференцировка и тем больше выражено прева-

лирование процессов возбуждения в коре больших полушарий головного мозга над процессами торможения.

Подопытные животные	I условный рефлекс		II условный рефлекс		Дифференцировка к I рефлексу	
	по-явился	закрепился	по-явился	закрепился	появлялась	закреплась
Баран № 1	11	17	4	9	29	73
Баран № 2	12	51	3	11	9	56
Баран № 3	19	40	9	17	11	24
Валух № 1	39	77	20	27	37	Непрочный. 44
Валух № 2	22	74	11	14	27	

лирование процессов возбуждения в коре больших полушарий головного мозга над процессами торможения.

Влияние половых желез на условнорефлекторную деятельность овец. В ходе изучения условнорефлекторной деятельности овец мы столкнулись с различным течением условнорефлекторной деятельности у валухов и баранов. Так, для закрепления условных рефлексов у валухов требовалось большее число сочетаний, чем у баранов. У валухов труднее шло образование диф-

ференцировок, последние были менее прочными, чем у баранов (см. таблицу).

На основании этих данных можно сделать вывод о том, что высшая нервная деятельность валухов характеризуется относительной слабостью как возбудительного, так и тормозного процессов. Этим можно объяснить медленное образование у валухов условных связей.

Установив особенности течения условнорефлекторной деятельности валухов, мы провели специальные опыты на двух баранах с целью изучения течения условнорефлекторной деятельности до кастрации и после нее.

У барана № 5 до кастрации условный рефлекс на метроном 60 ударов в минуту проявился на 8-м и закрепился на 20-м сочетании. Дифференцировка вырабатывалась легко и была абсолютной. Удлинение времени действия дифференцировочного раздражителя до 4 мин. хорошо выдерживалось. Быстро прошла переделка сигнальных значений раздражителей.

У барана № 6 до кастрации условный рефлекс был отмечен на 6-м сочетании, закрепился на 22-м сочетании. Дифференцировка вырабатывалась очень трудно, абсолютной прочности ее не получили, поэтому переделка сигнальных значений не проводилась. Затем животных кастрировали и через 7 дней проверяли прочность условных связей. В результате оказалось, что у барана № 5 положительный условный рефлекс сохранился, а дифференцировка нарушилась. У барана № 6 положительный условный рефлекс сохранился.

Через месяц после кастрации у животных вырабатывался условный рефлекс на новый звуковой раздражитель — звонок. Дифференцировка к нему вырабатывалась также на звонок, но другого тембра.

У барана № 5 условный рефлекс возник на 5-м сочетании и сразу закрепился. Дифференцировка вырабатывалась медленно — первое ее проявление было на 45-м, а закрепление получено на 58-м применении дифференцировочного раздражителя. Удлинение дифференцировки до 4 мин. не выдерживалось животным.

У барана № 6 после кастрации условный рефлекс на звонок образовался на 5-м сочетании, закрепился после 7-го сочетания. Дифференцировка вырабатывалась легко — первое ее появление было на 6-м применении, закрепилась она на 16-м применении дифференцировочного сигнала, но удлинение дифференцировки до 4 мин. все же животным не выдерживалось.

Следовательно, у барана № 5 в первые дни после кастрации сильно пострадал тормозной процесс (произошло резкое ослабление его). У барана № 6 в результате кастрации произошло ослабление возбудительного процесса. В силу этого можно было образовать прочную дифференцировку, чего не удавалось сделать до кастрации. Таким образом, опыты показали различное влияние кастрации на высшую нервную деятельность животных.

Роль половых желез в условнорефлекторной деятельности была отмечена нами также в опытах на овце, находящейся в стадии течки, и на баране в период его полового возбуждения. Состояние течки и полового возбуждения определялось по общему поведению животных и макроскопическому исследованию слизистой оболочки влагалища овцы.

В один из опытных дней, совпавших с течкой, у овцы и барана, содержавшегося вместе с овцой, наблюдалось торможение условных рефлексив.

Интересно отметить, что в этот день условнорефлекторная деятельность валуха, который содержался вместе с овцой и бараном, протекала нормально.

Наши данные о влиянии течки на условнорефлекторную деятельность овец совпадают с данными, полученными К. Н. Крыжишковым (1910), Ф. П. Майоровым (1935) и другими авторами.

Физиологический механизм нарушения условнорефлекторной деятельности, очевидно, заключается, как показал Ф. П. Майоров на собаках, в отрицательной индукции полового центра.

ВЫВОДЫ

1. У овец возможно выработать дифференцировку на малые различия в интенсивности света (в пределах 115—117 ватт или 15.1—17.4 люкса от 20.5 люкса). У овец легко образуются условные рефлексии на кожно-механический раздражитель, возможна дифференцировка условных кожно-механических раздражителей как с симметричных, так и несимметричных участков кожи.

2. Двигательно-оборонительные условные рефлексии можно выработать у овец в раннем возрасте (по нашим данным, у 20-дневных). Однако, чем моложе животное, тем труднее вырабатываются у них условные рефлексии и особенно дифференцировка.

3. Высшая нервная деятельность валухов характеризуется слабостью как возбуждательного, так и тормозного процессов. Этим можно объяснить медленное образование у них условных рефлексив. Характер влияния кастрации на высшую нервную деятельность зависит от типологических особенностей нервной системы животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Беркович Е. М., Тез. докл. научн. конф. сельхоз. вузов по физиологии животных, 131, М., 1956.
- Доманов И. И., Тр. Ульяновского сельхоз. инст., 3, 174, 1954; 4, 174, 1956.
- Кассиев А. М., Тез. докл. научн. конф. сельхоз. вузов по физиологии животных, 123, М., 1956.
- (Крыжиковский К. Н.) K r i s c h i s c h k o w s k i K. N., Zbl., f. Physiol., 24, 11, 1910.
- Майоров Ф. П., Арх. биол. наук, 38, в. 2, 223, 1935.
- Павлик Л. Г., Физиолог. журн. СССР, 40, № 2, 162, 1954.

Поступило 2 II 1956

DATA ON HIGHER NERVOUS ACTIVITY OF SHEEP

By *L. G. Pavlik*

From the department of physiology, Institute of Veterinary Medicine, Troitsk

Cortical processes were investigated in sheep by means of conditioning defensive motor reflexes.

Conditioned responses to mechanical cutaneous stimulations can be obtained fairly readily in sheep. Differentiation between stimuli applied to asymmetrical, as well as to symmetrical, cutaneous areas can be conditioned in these animals. Sheep are able to differentiate intensities of illumination within narrow limits. Thus, the light from a 115 or 117 W. electric bulb can be distinguished from that of a 120 W. bulb that is, 15.1 or 17.4 lux from 20.5 lux.

Elaboration of subsequent reflexes takes a shorter time, as compared to initial conditioning.

Preliminary data on the cortical control of cardiac and respiratory activities in sheep have been obtained.

ВЛИЯНИЕ ПРОЗЕРИНА НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ ФУНКЦИЮ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА У ОВЕЦ

А. А. Алиев

Лаборатория физиологии с.-х. животных Азербайджанского института животноводства, Кировабад

Двигательная функция желудочно-кишечного тракта у жвачных животных и их нервно-гуморальная регуляция изучена Н. Ф. Поповым (1931), Д. Я. Криницыным (1935), А. А. Кудрявцевым и Н. М. Климовым (1936), Е. Т. Хруцким (1948), И. П. Салминым (1948), А. А. Алиевым, (1952) и др. Все авторы подчеркивают большую роль блуждающих нервов в регуляции моторной деятельности многокамерного желудка и кишечного тракта у жвачных животных. В ветеринарии для лечения атонии преджелудков у жвачных животных рекомендуется прозерин.

Экспериментальных работ по изучению действия прозерина на аппарат пищеварения у овец в доступной литературе мы не встретили и, имея в своем распоряжении полифистульных животных, задались целью выяснить влияние прозерина на моторную деятельность рубца, двенадцатиперстной кишки и илеоцекальной области толстого отдела кишечника.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на трех тонкорунных баранах в возрасте 2.5—4 лет, оперированных нами по методу двойных внешних мостиков по А. Д. Синешеккову. Дюоденальный внешний мостик был наложен на расстоянии 50—60 см от пилорического сфинктера, илеоцекальный — за баугиниевой заслонкой.

Для записи двигательной функции двенадцатиперстной кишки мы ставили тройник между фистулами дуоденального анастомоза; поперечную трубку этого тройника соединяли с капсулой Марей резиновой трубкой. Моторная функция илеоцекальной области записывалась при помощи герметической баллонно-воздушной системы. Для регистрации сокращений рубца мы применяли руменограф собственной конструкции. Таким образом, одновременно тремя капсулами Марей регистрировались сокращения рубца, двенадцатиперстной кишки и илеоцекальной области толстой кишки.

Время продвижения принятого корма по пищеварительному тракту определялось методом применения окрашенных кормов. Животному скармливалось определенное количество окрашенной овсяной шелухи, а затем по времени появления окрашенных частиц в дюоденальном и илеоцекальном мостиках и в кале определялась скорость продвижения съеденного корма.

После выяснения исходного состояния моторной функции изучаемых отделов аппарата пищеварения и общего состояния животных прозерин вводился подкожно в виде 0.5%-го водного раствора в количестве от 100 до 750 γ на 1 кг веса животного. Всего было проведено 30 опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

В дозе 100 γ на 1 кг веса овец прозерин не вызывал заметных изменений в общем состоянии животных. Графическая регистрация моторики рубца и кишечника показала, что введение 100 γ прозерина на 1 кг веса вызывает повышение тонуса, усиление и учащение перистальтических

сокращений рубца и торможение сокращений тонкого и толстого кишечника. Это влияние прозерина обнаруживалось через 15—20 мин. после его инъекции, а восстановление исходного фона наступало через 40—80 мин.

Повышение дозы прозерина до 300 γ на 1 кг веса оказывало отчетливое влияние на общее состояние овец.

Увеличение дозы прозерина до 600—750 γ на 1 кг веса животного вызывало более резкие изменения. Поэтому мы считаем дозы прозерина, превышающие 500—600 γ на 1 кг веса животного, не пригодными для практических целей.

Под влиянием прозерина время прохождения содержимого по пищеварительному каналу сокращалось на 2,5—3 часа, а в отдельных опытах и на 4 часа, что видно из приведенной нами таблицы.

Влияние прозерина на время прохождения содержимого по желудочно-кишечному тракту (баран Добрый)

Условия опыта	Время прохождения содержимого			
	от ротовой полости до двенадцатиперстной кишки	от двенадцатиперстной кишки до слепой кишки	от слепой кишки до выхода из кишечника	по всему кишечнику
В норме	47 м.	2 ч. 32 м.	5 ч. 30 м.	8 ч. 7 м.
При введении прозерина в дозе 500 γ на 1 кг веса	15 м.	1 ч. 30 м.	3 ч. 50 м.	5 ч. 20 м.

Как видно из таблицы, прозерин более сильное влияние оказывает на скорость продвижения содержимого через желудок и толстый отдел кишечника, чем через тонкий кишечник.

ВЫВОДЫ

1. Малые дозы прозерина (100 γ на 1 кг веса) повышают пищевую возбудимость животных, повышают тонус мускулатуры рубца, вызывают усиление и учащение его сокращений и несколько тормозят двигательную активность кишечника.

2. Дозы прозерина 500—600 γ на 1 кг веса животного вызывают значительное повышение тонуса мускулатуры, увеличение и учащение перистальтических сокращений рубца и илеоцекальной области толстого отдела кишечника.

3. Дозы прозерина 600 γ на 1 кг веса животного и выше оказывают токсическое действие на овец и не должны применяться в практике животноводства.

4. Малые дозы прозерина оказывают существенное положительное влияние на скорость продвижения химуса в сложном желудке и в толстом отделе кишечника.

5. Малые дозы прозерина усиливают пищевые рефлексy, а поедание грубых кормов на фоне действия этих доз препарата усиливает моторную функцию пищеварительного аппарата.

6. Малые дозы прозерина могут быть использованы в животноводческой практике при лечении атонии желудочно-кишечного тракта овец и упадка их пищевой активности.

ЛИТЕРАТУРА

- Алиев А. А. Влияние кормовых и фармакологических раздражителей на аппарат пищеварения у овец. Дисс. 1952.
- Криницын Д. Я., Физиолог. журн. СССР, 19, 673, 1935.
- Кудрявцев А. А. и Н. М. Климов, Тр. ГИЭВ, 15, 1936.
- Мозгов И. Е. Фармакология. М., 1954.
- Попов Н. Ф., Тр. ГИЭВ, 7, 1931.
- Салмин И. П., Тез. докл. на конф. физиолог., биохим. и фармакол. Зовет. инст. СССР, 25, 1948.
- Синецков А. Д. Физиология питания с.-х. животных. М., 1953.
- Хруцкий Е. Т., Тез. докл. на конф. физиолог., биохим. и фармакол. Зовет. инст. СССР, 37, 1948.

EFFECT OF PROSERINE UPON GASTROINTESTINAL MOTILITY
IN SHEEP

By A. A. Aliev

From the laboratory of physiology of farm animals, Azerbeidjan Institute of Animal Breeding, Kirovabad

Contractions of duodenum, of colon at ileo-caecal angle, and of rumen were recorded by means of techniques elaborated by the author in three merino rams with double external enterostomies as suggested by A. D. Sinestchekov. The effects of proserine (neostigmine) doses ranging from 100 to 75 per Kg body weight were tested in 30 experiments.

The general tonus of the central nervous system and excitability of skeletal muscles were raised by proserine. Low doses were shown to improve the animal's appetite, the force and rate of rumen contractions being increased, while intestinal contractions became somewhat weaker. The physiologic effect of proserine was more striking at the 500—600 γ per kg dosage level: tonus was enhanced, more powerful peristaltic contractions occurred at a higher rate along the digestive tract, particularly in the rumen and at the ileo-caecal angle of the colon. For practical purposes, 600 γ per kg of body weight is the highest permissible dose. Beyond this level, proserine may be but of a toxicological interest.

Acceleration of the rate of propulsion of chyme caused by proserine administration corresponds to its effect upon motor activity. Consumption of rough fodder, as well as the conditioned response it evoked, led to a more clear cut motor reaction of rumen and intestine following proserine treatment than under basal conditions, which shows that proserine also raises the excitability of smooth muscle.

Practical implications of these experiments pertain to the treatment of atonic conditions of the digestive tract in ruminants.

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

МОДИФИКАЦИЯ МЕТОДА АНГИОСТОМИИ

К. С. Фомина

Ветеринарный институт, Ленинград

Исследуя этиопатогенез периодического дыхания, мы столкнулись с необходимостью разработки простого и доступного, в условиях хронического опыта, способа взятия крови из глубоко лежащих сосудов. Для этой цели применяется обычно разработанный Е. С. Лондоном (1923, 1935) метод ангиостомии, известный как в Советском Союзе, так и за его пределами.

Применение ангиостомии уже позволило выяснить целый ряд вопросов интермедиарного обмена. Однако ангиостомия представляет значительные трудности, и даже при высоком хирургическом мастерстве самого автора метода не гарантирует абсолютного послеоперационного благополучия. Кроме того, двухэтапность операции удлиняет время хирургической подготовки животного до 1.5—2 месяцев.

Е. С. Лондон указывал, что «метод ангиостомии применен был бы, несомненно, значительно шире и использование его было бы, конечно, эффективнее, если бы сам метод не был так сложен».¹ Отсюда берут начало попытки упростить хирургическую часть ангиостомии. Одной из них является предложенный А. И. Пигалевым (1950) метод «кожной канюли» — модификации кожного лоскута по принципу Филатова. Несмотря на ряд преимуществ, этот метод имеет и свои неудобства, требующие дополнительных приспособлений при использовании животного в опыте.

Многочисленные вариации металлических канюль, фиксируемых на стенке сосудов после их рассечения и введения в просвет сосуда внутреннего конца канюли, могут быть применены только в острых опытах.

К поискам возможностей замены метода ангиостомии можно отнести опубликованную в 1955 г. работу Юнгблут, Ломан, Шобер и Турба (Jungblut, Lohmann, Schober, Turba, 1955) предложивших осуществлять подход к воротной вене у собак путем введения катетра через брыжеечную вену подвздошной кишки и общую брыжеечную вену с фиксацией наружного конца катетра на поверхности кожи. Авторы предлагают использовать этот прием для взятия крови из воротной вены, измерения в ней давления и введения различных веществ

непосредственно в печень. Этот метод, очевидно, может иметь лишь ограниченное применение и не вполне безопасен.

Наша попытка упрощения метода ангиостомии сводится к тому, что для фиксации сосуда и подхода к нему в условиях хронического опыта применяется специальная

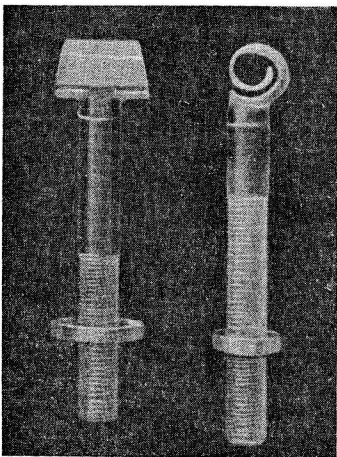


Рис. 1. Канюля для фиксации сосуда.

Слева — вид спереди; справа — вид сбоку. Описание в тексте.

¹ Е. С. Л о н д о н. Современное состояние ангиохимии. В кн.: «Вопросы патологии и обмена веществ», стр. 6, Медгиз, Л., 1950.

канюля, исключая необходимость наложения сосудистых швов. Материалом для изготовления канюли служит плексигласс. Органическое стекло хорошо приживляется в тканях, и таким образом мы избегали значительных реактивных явлений, неизбежных при употреблении металлических канюль.

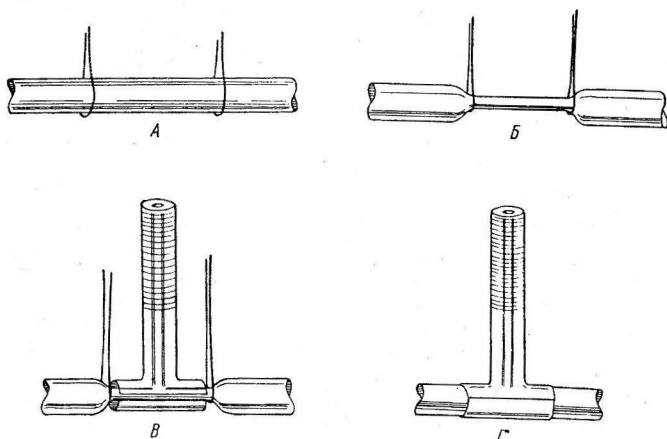


Рис. 2. Фиксация канюли на сосуде. Последовательные этапы операции.

А — подготовленный участок сосуда взят на лигатуры; *Б* — подтягиванием лигатур перекрыто русло сосуда; *В* — спавшийся между лигатурами участок сосуда проводится в просвет цилиндра канюли; *Г* — проведенный в полость цилиндра сосуд освобожден от лигатур. Канюля фиксируется на сосуде без наложения швов.

Устройство канюли следующее: с внешней средой сообщается полая трубка, предназначенная для прохождения иглы в момент пункции сосуда. Внутренняя часть трубки, обращенная к сосуду, заканчивается пластинкой цилиндрической формы. Этот свободный край его образует улиткообразный завиток, который углубляется по внутренней стенке цилиндра примерно на половину его окружности. Между наружным и внутренним лепестком цилиндра остается просвет в 1,5—2 мм, в зависимости от места фиксации канюли. Отверстие трубки для прохождения иглы пронизывает и внутренний лепесток цилиндра, таким образом полость цилиндра имеет прямое сообщение с внешней средой, открывая доступ к сосуду (рис. 1).

Операция наложения канюли на сосуд заключается в следующем. У животного под общим наркозом, с соблюдением правил асептики, обнажается нужный участок сосуда. В первом варианте операции сосуда брюшной полости обнажались путем разреза по белой линии. В последующих операциях доступ к *v. cava caudalis* и *aorta abdominalis* обеспечивался экстраперитонеально, через боковые разрезы. При этом рассекались кожа

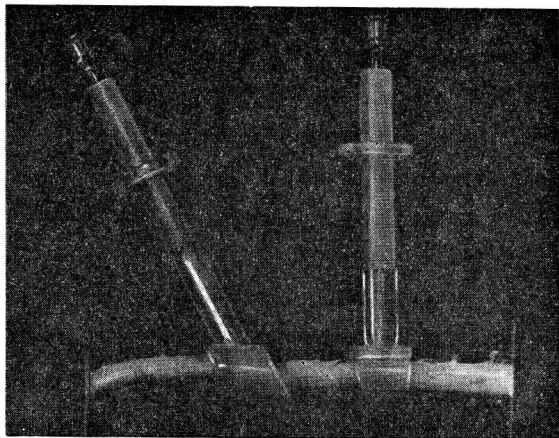


Рис. 3. Варианты фиксированных на сосуде канюль.

Слева — направление иглы под острым углом к оси сосуда; *справа* — под прямым углом к оси сосуда.

и апоневрозы, а мышечная ткань раздвигалась и отсекаровалась тупым путем, во избежание травм и рассечения. Таким же путем, по возможности избегая травмирования, освобождался участок сосуда на протяжении 3—3,5 см у со-

баки и соответственно короче у кошек. Под сосуд подводились две лигатуры. Наружный конец канюли проводился через узкое отверстие на поверхность кожи, и глубина погружения канюли стабилизировалась снаружи навинчивающимся кольцом. Затем быстрым, почти одновременным подтягиванием лигатур, перекрывалось русло сосуда. Спавшийся в лигированном участке сосуд движением лигатур проводился в просвет цилиндра до его внутренней полости. Ослабление лигатур восстанавливало нормальный кровоток, расправляющий сосуд в полости цилиндра (рис. 2).

Таким образом, канюля оказывается фиксированной на сосуде без наложения сосудистых швов. Продолжительность фиксации канюли измеряется в секундах, а всей операции — в десятках минут (рис. 3).

Проверив правильность положения и наполнения сосуда, рану закрывали двухэтажным узловатым швом; на мышцы швы не накладывались. Заживление проходило без осложнений, кожные швы снимались на 7—8-й день после операции. В послеоперационный период в течение 10—12 дней для ограничения движений кошки содержались в клетке, собаки — на короткой привязи. После этого срока кошки переводились на свободное комнатное содержание, собаки — на обычную привязь.

Взятие крови можно производить в первые же часы и дни после операции, однако для большей объективности удобнее использовать животное в опыте после заживления операционной раны, т. е. не ранее снятия кожных швов. Надежная фиксация сосуда в канюле облегчает попадание в него иглы и позволяет производить взятие крови при минимальной фиксации животного.

Предлагаемая канюля может быть использована в хронических опытах для взятия крови и лимфы из глубоко лежащих сосудов, для инъекций в определенный сосуд, а также для измерений температуры сосудистой стенки посредством полупроводниковых термистров.

ЛИТЕРАТУРА

- Лондон Е. С., *Арх. клин. и exper. мед.*, № 4, 5, 1923; *Ангиостомия и метаболизм органов*. Изд. ВИЭМ, 1935.
 Пигалев А. И., в кн.: «Вопросы патологии и обмена веществ», Медгиз, 1950.
 Jungblut P. W., B. Lohmann, R. Schöber, F. Turba, *Experientia*, 11, № 6, 241, 1955.

Поступило 5 VII 1957

A MODIFIED TECHNIQUE FOR ANGIOSTOMY

By *K. S. Fomina*

From the Institute of Veterinary Medicine, Leningrad

МЕТОД ПРИЖИЗНЕННОЙ МИКРОСКОПИИ СОСУДОВ УХА КРОЛИКА

В. Л. Данскер

Научно-исследовательский нейрохирургический институт им. проф. А. Л. Поленова
 Ленинград

Для изучения физиологии периферического кровообращения наряду с другими методами весьма ценным является метод прямого микроскопического наблюдения за сосудами уха кролика.

Сущность этого метода состоит в том, что посредством тщательной препаровки уха кролика создается очень тонкий слой ткани, содержащий неповрежденные сосуды с сохраненной иннервацией. Такой отпрепарированный участок уха заключается в прозрачную камеру, что позволяет длительно, на протяжении многих недель и месяцев, наблюдать за сосудами под малым увеличением микроскопа в проходящем свете.

Прижизненные наблюдения дают возможность судить об изменениях диаметра сосудов, характере их сокращений, об изменениях скорости и направления кровотока под влиянием рефлекторных и гуморальных воздействий.

Метод изучения живых тканей и клеток при помощи вставленных в ухо кролика прозрачных слюдяных камер был предложен Сандисоном (Sandison, 1924). В дальнейшем Кларк с сопр. (Clark, Kirbi-Smith, Rax a. Williams, 1930; Clark, Sandison a. Hou,

1931) заменил квадратные ломкие слюдяные камеры круглыми, склеенными из нескольких слоев целлулоида (кодалоида). Однако эти камеры, известные в литературе как «окошки Кларка», обладали серьезными недостатками: приготовление их было сложным, они часто искривлялись и коробились, а кодалоид, из которого они были сделаны, пропускал влагу, что способствовало высыханию тканей в полости камеры.

Ряд недостатков камер Сандисона и Кларка побудил нас использовать в качестве материала для камеры органическое стекло полиметилакрилат (Данскер, 1953). Полиметилакрилат прочен, легко поддается механической обработке и стерилизации, не

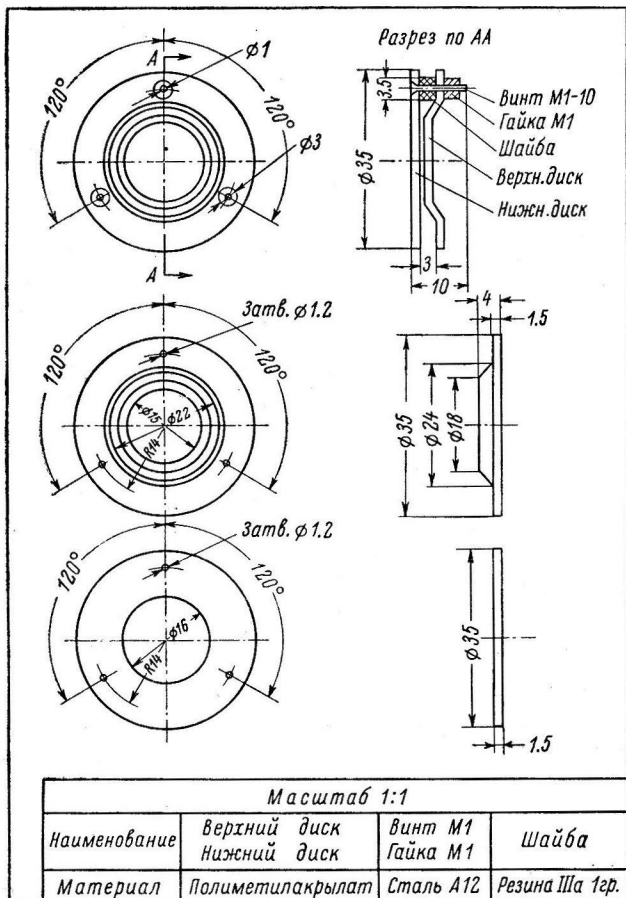


Рис. 1. Чертеж прозрачной камеры из полиметилакрилата (органического стекла).

пропускает влаги и обладает высокой прозрачностью, превышающей прозрачность обычного силикатного стекла.

Устройство прозрачной камеры следующее (рис. 1). Верхний профильный диск по форме напоминает глубокую тарелку. Нижний диск, плоский по диаметру, равен верхнему; на нем наглухо закреплены тонкие штифты с резьбой, расположенные на одинаковом расстоянии друг от друга. На тонкие штифты насажены резиновые шайбы, препятствующие полному соприкосновению дисков друг с другом. Нижний диск вставляется со стороны наружной поверхности уха, при этом резиновые шайбы на штифтах плотно входят в сквозные отверстия, созданные для них в ухе кролика. Верхний диск надевается на штифты со стороны внутренней поверхности уха, при этом края диска опираются на резиновые шайбы, а выпуклая часть диска очень точно входит в круг, образовавшийся после удаления кожи и хряща. Таким образом, выпуклая часть верхнего диска как бы нависает над слоем сосудов, интимно спаянных с кожей наружной поверхности уха.

Успех вставления камеры во многом зависит от того, насколько точно соответствует участок удаленного хряща диаметру выпуклой части верхнего диска. В связи

с этим в процессе разработки техники операции вставления камеры нами были созданы некоторые приспособления: кондуктор, перфоратор и круглый нож (рис. 2). Кондуктор сделан из органического стекла, имеет форму плоского диска с большим отверстием в центре и тремя небольшими отверстиями по периферии, равными диаметру резиновых шайб камеры. Перфоратор имеет форму полого карандаша; диаметр его режущего отверстия также равен диаметру резиновых шайб. Круглый нож по диаметру равен большому отверстию в центре кондуктора и соответственно величине выпуклой части верхнего диска.

Операция вставления камеры производится следующим образом. Кролик обезживается морфином, вводимым подкожно из расчета 0.01 г на 1 кг веса животного и фиксируется в станке в положении на спине. Голова кролика укрепляется в головодержателе, затем на его ухо наносится тонкий слой депилятория. Через 2—3 мин. депиляторий смывается струей воды, вместе с ним легко удаляется волосяной покров уха.

После погружения на 3—5 мин. в раствор фурициллина (1:2000) ухо укладывается на операционный столик так, чтобы внутренняя его поверхность была обращена вверх (рис. 3, 1). Кондуктор из органического стекла накладывается на ухо таким образом, чтобы в месте предполагаемых сквозных отверстий отсутствовали крупные сосуды. В маленькие отверстия кондуктора вводится перфоратор, и круговыми его движениями создаются три сквозных отверстия через всю толщину уха кролика (рис. 3, 2). В центральное отверстие направляющего кондуктора вставляется круглый нож, с помощью которого легкими вращательными движениями намечается на коже ровная линия кругового разреза (рис. 3, 3). Затем направляющий кондуктор снимается и линия разреза кожи углубляется скальпелем до хряща (рис. 3, 4). Насеченный круг кожи удаляется, и по обнаженной поверхности хряща производится крестообразный разрез,

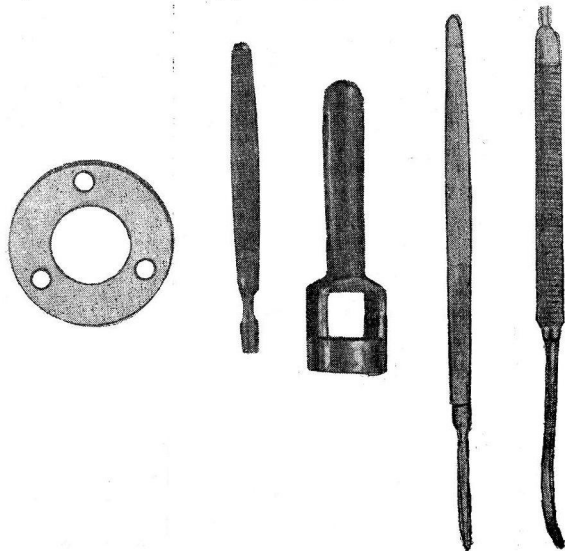


Рис. 2. Приспособления и инструменты для операции вставления прозрачной камеры в ухо кролика.

Слева направо: кондуктор, перфоратор, круглый нож, глазной шпатель, мозговая лопаточка.

захватывающий лишь толщину самого хряща, оставляя при этом неповрежденными расположенные под хрящом сосуды. Последовательно каждый из четырех секторов хряща, образовавшихся в результате крестообразного разреза, осторожно, бережными движениями мозговой лопаточки или глазного шпателя отсепаивается от подлежащих сосудов (рис. 3, 5). Чрезвычайно важной является тщательность препаровки без какого-либо повреждения сосудов. Операционное поле время от времени смачивается физиологическим раствором, предохраняющим ткани от высыхания. Весь диск хряща последовательно отпрепаровывается, при этом обнажается тонкая сеть сосудов, покрытая очень тонкой пленкой (рис. 3, 6). Отсепарованные участки хряща отсекаются вдоль кожного разреза маленькими острыми ножницами (рис. 3, 7). Затем переходят к заключительному этапу операции — к вставлению камеры. Под наружную поверхность уха подводится нижний, плоский диск камеры с насаженными на винты резиновыми шайбами. Нижний диск камеры вставляется таким образом, что резиновые шайбы точно входят в отверстия в ухе кролика, созданные с помощью перфоратора (рис. 3, 8). Чтобы избежать попадания пузырьков воздуха в полость камеры, вставление верхнего диска в ухо кролика лучше всего производить в жидкости. Ухо помещается в широкий плоский сосуд, наполненный до краев физиологическим раствором с прибавлением фурациллина (рис. 3, 9).

При погружении уха в физиологический раствор верхний диск камеры насаживался на выступающие винты (рис. 3, 10). Скользя по ним диск ложится своими краями, на резиновые шайбы, а выпуклая часть диска точно входит в отпрепарованный от хряща круг. Таким образом, возникает камера, состоящая из двух дисков, между которыми заключен участок отпрепарованных сосудов и кожа наружной поверхности уха. На винты навинчиваются гайки (рис. 3, 11), и между дисками устанавливается такое расстояние, при котором воздух уже не может проникнуть в полость камеры.

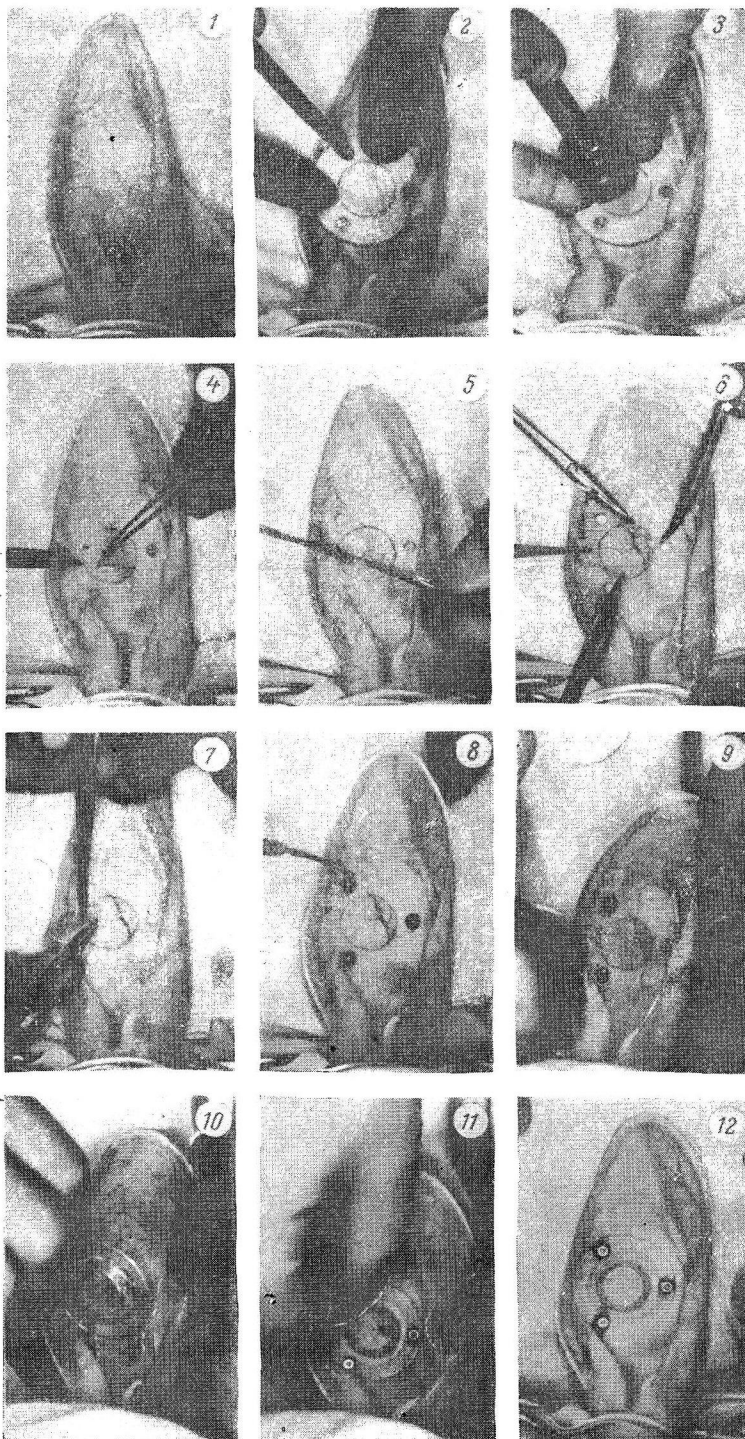


Рис. 3. Этапы операции вставки прозрачной камеры в ухо кролика.
Объяснения в тексте.

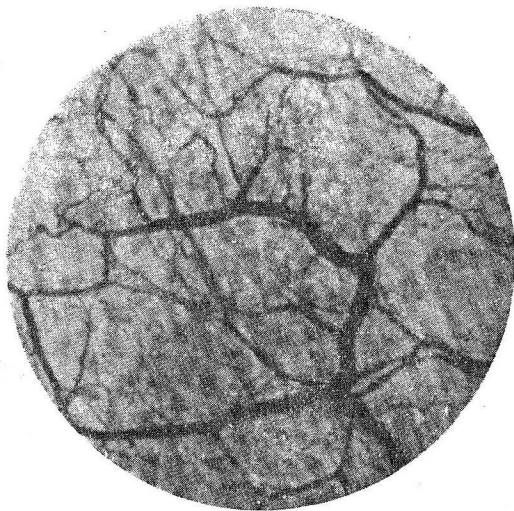


Рис. 4. Общий вид сосудов в камере (увеличение — $4\frac{1}{2}$ раза).

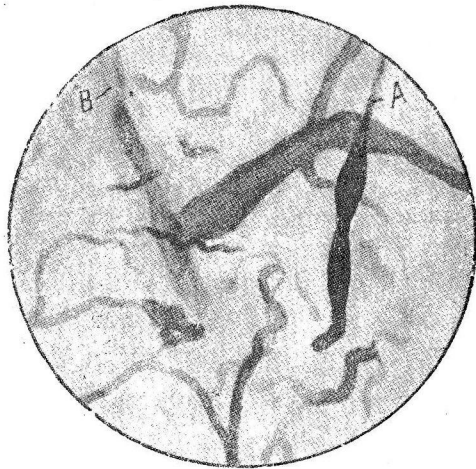
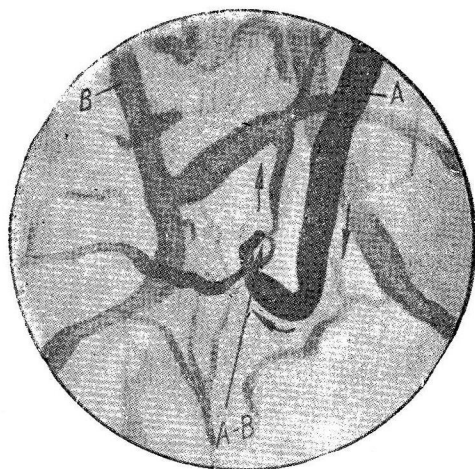
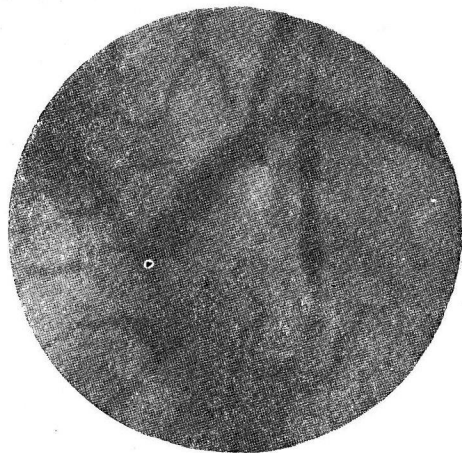


Рис. 5. Изменения сосудов уха кролика под действием токсической дозы гепарина (80 мг на 1 кг веса).

Слева — через 15 мин., *справа* — через 52 мин. после введения гепарина (в период агонального состояния животного). *Верхние снимки* — микрофотографии, *нижние* — схемы к ним. *B* — вена, *A* — артерия, *A-B* артерио-венозный анастомоз. Увеличение 32-кратное.

Только после этого ухо кролика извлекается из физиологического раствора (рис. 3, 12).

Окончательная регулировка винтов производится под контролем лупы или микроскопа, при этом диски устанавливаются в таком оптимальном положении, чтобы сосуды не были сдавлены и в то же время чтобы между дисками оставался возможно более тонкий, а следовательно и прозрачный слой ткани, содержащий эти сосуды.

Если препаровка хряща производится тщательно и осторожно, то в поле наблюдения под микроскопом не должно быть кровоизлияний. Частым осложнением операции является затекание крови в полость камеры из сосудов кожи внутренней поверхности уха, поврежденных при разрезе.

Изменения сосудов, связанные с операцией, обычно исчезают к 4—6-му дню после вставления камеры, когда устанавливается нормальное кровообращение.

Наблюдения над сосудами лучше начинать спустя 10—15 дней после операции вставления камеры. Для микроскопии сосудов кролик укрепляется в станке в положении лежа на спине. Голова его фиксируется с помощью головодержателя таким образом, чтобы не нарушалось нормальное кровообращение. Кролики, длительно находясь в станке, быстро привыкают к этому и могут часами лежать неподвижно.

Станок с кроликом должен быть помещен таким образом, чтобы ухо кролика свободно лежало на предметном столике микроскопа. Сконструированный нами специальный держатель камеры легко защелкивает нижний диск камеры, что позволяет удерживать камеру в строго определенном положении и передвигать ее в желаемом направлении с помощью крестообразного столика. Наблюдение за артериолами, венулами, артерио-венозными анастомозами и более крупными сосудами можно производить при использовании окуляра 4 и объектива 8 (32-кратное увеличение).

Диаметр сосудов измеряется с помощью окулярмикронметра. Регистрация наблюдений может осуществляться с помощью рисовального столика Аббе, однако более объективным методом регистрации является метод прижизненной микрофотографии. Микрофотография сосудов производится нами с помощью микрофотокамеры «Нолибри», позволяющей делать снимки с экспозициями $1/25$, $1/50$ сек.

Пользуясь вышеописанной методикой, мы изучали состояние артерий, вен и артерио-венозных анастомозов уха кролика и могли проследить рефлекторные влияния на них самых различных раздражителей (тактильных, болевых, температурных), ряда фармакологических агентов, а также влияние симпатэктомии.

В качестве иллюстрации метода приводятся 2 снимка, один из которых (рис. 4) показывает общий вид сосудов в камере под увеличением лупы, второй (рис. 5) отображает состояние сосудов в момент сосудистого коллапса, агонии животного при передозировке препарата гексония.

ЛИТЕРАТУРА

- Clark E. R., H. T. Kirbi-Smith, R. O. Rax, Williams, Anat. Record, 47, 187, 1930.
 Clark E. R., J. G. Sandison, H. G. Hou, Anat. Record, 50, 169, 1931.
 Sandison J. G., Anat. Record, 28, 281, 1924.

Поступило 20 XII 1956

TECHNIQUE FOR MICROSCOPIC STUDY OF BLOOD-VESSELS OF THE RABBIT EAR

By V. L. Dansker

From the A. L. Polenov Institute of Neurosurgery, Leningrad

АППАРАТ ДЛЯ ГРАФИЧЕСКОЙ РЕГИСТРАЦИИ ВСАСЫВАНИЯ И ТОНУСА КИШЕЧНОЙ ПЕТЛИ

С. Ш. Саканян

Кафедра фармакологии Зооветеринарного института, Ереван

Среди методов изучения кишечного всасывания заслуживают большого внимания метод ангиостомии Е. С. Лондона (1935) и метод внешних кишечных анастомозов А. Д. Синещекова (1953). Кишечное всасывание изучают и при помощи более простых, но вместе с тем менее точных методов.

Общим недостатком существующих методов является то, что с их помощью кишечное всасывание изучается без учета функционального состояния тонуса кишечной

стенки. При изменении же тонуса кишечника соответственно меняется его просвет (емкость) и поверхность кишечного всасывания.

Предложенный нами аппарат дает возможность изучать кишечное всасывание с одновременным учетом изменений тонуса кишечной петли, графически регистрируя этот процесс в различных условиях хронического опыта. Схема этого аппарата представлена на рис. 1.

Аппарат состоит из двух вертикально фиксированных на штативе стеклянных цилиндров и водяной бани с электротерморегулятором (9).¹ Нижняя часть первого цилиндра (3) соединена резиновой трубкой с верхней частью второго цилиндра (4), а нижний конец этого цилиндра — с воспринимающей трубкой (6) водяной бани (7).

Первый цилиндр градуирован и имеет поплавок (2). Верхний конец стержня поплавка, прогнутый под прямым углом, служит писчиком для регистрации всасывания на кимографе (1). Перед тем как пользоваться аппаратом вся система через тройник (5) заполняется раствором глюкозы. Мы применяли 1%-й или 2%-й раствор глюкозы, так как всасывание сахара в этих концентрациях протекает параллельно всасыванию воды. Вначале раствором глюкозы заполняется водяная баня. Затем,

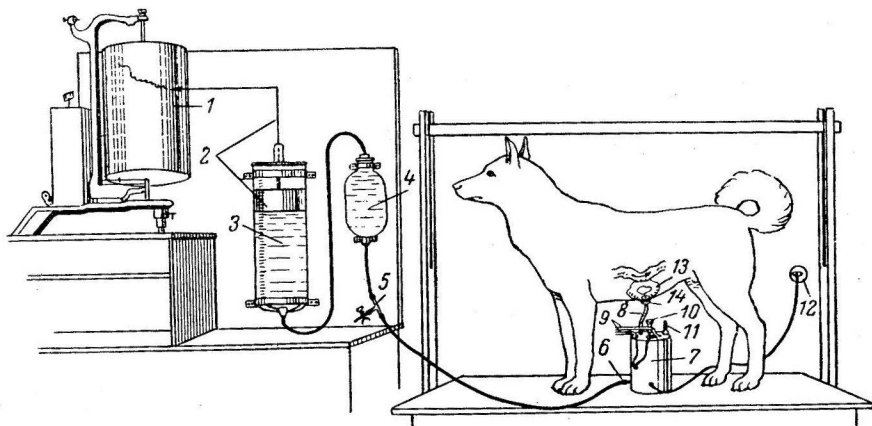


Рис. 1. Схема аппарата графической регистрации всасывания и тонуса кишечной петли.

Объяснения в тексте.

закрывая отводящую трубку (8) водяной бани, заполняются стеклянные цилиндры и накладывается зажим на отвод тройника. Поплавок первого цилиндра, в силу малого удельного веса (легче воды), устанавливается на поверхности столба испытуемого раствора. Включением электротерморегулятора в городскую сеть (12) температура (11) испытуемого раствора в водяной бане доводится до уровня температуры подопытного животного и автоматически регулируется (10) на этом уровне в течение всего опыта.

Наконец, открывается отводящая трубка водяной бани и соединяется с фистулой (14) изолированной кишечной петли (13). При этом раствор под давлением, равным 10—15 мм рт. ст., заполняет кишечную петлю. Это давление создается благодаря более высокому положению цилиндров аппарата по сравнению с уровнем кишечной фистулы. В зависимости от величины (высоты) подопытного животного штатив с цилиндрами предварительно устанавливается на уровне, обеспечивающем указанное давление. Схема водяной бани представлена на рис. 2.

Поступление раствора из системы в кишечную петлю и дальнейшее его всасывание вызывает дефицит давления и спадение уровня жидкости в первом цилиндре. Одновременно с этим спускается поплавок и писчик поплавка записывает на движущейся кимограмме скорость спадения уровня испытуемого раствора в первом цилиндре. В первый период заполнения кишечной петли раствором кривая на кимографе вначале спускается быстро, а затем медленно.

При заполнении кишечной петли раствором давление в отводящей трубке водяной бани несколько снижается, но затем быстро возвращается к исходному уровню и держится до опорожнения первого цилиндра. Опыт длится всего 10—15 мин. и завершается до опорожнения цилиндра. По нашим данным, всасывание из кишечной петли более интенсивно происходит в течение первых 4—5 мин. Следовательно, давление в изолированной кишечной петле остается постоянным в течение всего опыта. Постоян-

¹ Водяная баня с электротерморегулятором сконструирована Е. Г. Шагиняном.

ство давления в просвете кишечной петли обеспечивается благодаря тому, что высота столба раствора во втором цилиндре за это время не изменяется.

Начальный спуск кривой отражает исходное состояние емкости просвета изолированной петли кишечника. Емкость же кишечной петли находится в обратной зависимости от тонуса ее стенки. Таким образом, чем ниже тонус кишечной петли, тем больше раствора поступает из системы в ее просвет, и в связи с этим быстрее спускается уровень раствора в первом цилиндре, что получает свое отражение в более крутом спуске кривой, начертанной писчиком. Наоборот, при наличии высокого тонуса кишечной стенки кривая спускается сравнительно мало.

Характер дальнейшего спадения кривой на кимоленте обусловлен двумя факторами: с одной стороны, скоростью кишечного всасывания раствора глюкозы, непрерывно поступающего из системы в просвет кишечной петли и, с другой стороны, возможным изменением тонуса (емкости) кишечной петли.

Разумеется, что при интенсивном всасывании раствора, а также при снижении (по ходу опыта) тонуса кишечной стенки кривая приобретает более выраженную крутизну снижения. Наоборот, при медленном всасывании и при повышении тонуса кишечной стенки меньше поступает раствора из системы в просвет кишечной петли, в результате чего поплавок медленнее спускается в первом цилиндре, изображая на кимоленте более отлогую кривую.

Из сказанного явствует, что эта кривая отражает динамику всасывания и тонус кишечной петли. Методика дает возможность расчленить эти процессы и выяснить значение каждого из них в интенсивности спадения кривой. Для этого следует прибегнуть к помощи объемного выражения всасывания и тонуса кишечной петли. Как указано, первый цилиндр аппарата имеет деления. По этим делениям при заполнении кишечной петли раствором определяют (в мл) ее начальную емкость, а в конце опыта, измеряя оставшуюся часть раствора, определяют конечную емкость ее кишечной петли. По делениям цилиндра определяют количество раствора, поступившего в кишечную петлю в течение опыта, разница в количестве раствора, имевшегося в начале и в конце опыта, определяет объем всасывания за весь опыт.

Всасывание и тонус кишечной петли на фоне действия атропина и пилокарпина

Условия опыта	Количество раствора глюкозы (в мл)			Емкость кишечной петли (в мл)	
	поступившего в кишечную петлю за весь опыт	выпущенного из кишечной петли в конце опыта	всосавшегося из кишечной петли за весь опыт	в начале опыта	в конце опыта
В норме	58	22	36	14	22
При атропинизации	80	47	33	35	47
При пилокарпинизации	16	8	8	6	8

отметить, что под влиянием атропина, как и следовало ожидать, происходит резкое снижение исходного тонуса кишечной петли. Степень этого снижения выясняется анализом цифровых данных.

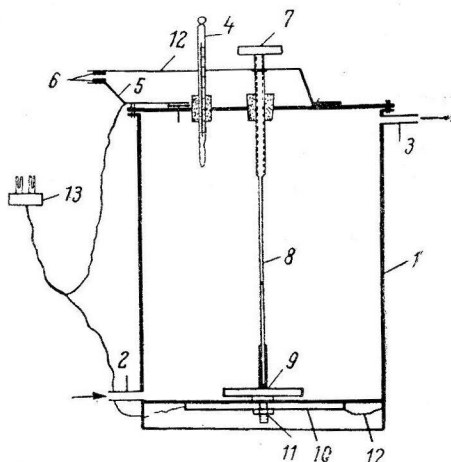


Рис. 2. Схема водяной бани с электро-терморегулятором.

1 — корпус водяной бани; 2, 3 — воспринимательная и отводящая трубки водяной бани; 4 — термометр; 5 — рычаг электротерморегулятора; 6 — вольфрамовые контакты рычагов; 7 — регулирующий винт; 8 — стержень регулирующего винта; 9 — эфирная подушка регулятора; 10 — нагревательный элемент; 11 — болтик, закрепляющий нагревательный прибор; 12 — электропровод; 13 — электровилка.

В качестве иллюстрации к вышеизложенному приводим типичную кимографическую запись (рис. 3) и обобщенные в таблице результаты опыта по действию атропина и пилокарпина на тонус кишечной петли и всасывание, проведенного на собаке Каштан.

Судя по выраженности начального спуска кривой, можно

Как видно из этой таблицы, в опыте с атропинизацией начальная емкость кишечной петли с 14 мл (норма) достигает 35 мл, а при пилокарпинизации, наоборот, уменьшается до 6 мл. Иначе говоря, тонус кишечной петли под влиянием атропина снижается в 2.5 раза, а под влиянием пилокарпина повышается в 2.3 раза.

Количество же раствора глюкозы, всосавшегося за весь опыт при атропинизации (33 мл), существенно не отличается от нормы (36 мл), а при пилокарпинизации уменьшается в 4.5 раза. Емкость кишечной петли в конце опыта с атропином оказывается в 2 с лишним раза большей, а в опыте с пилокарпином почти в 3 раза меньшей, чем в норме.

Таким образом, при действии атропина кишечное всасывание варьирует в пределах нормы, а тонус кишечной петли резко снижается; при действии же пилокарпина кишечное всасывание замедляется в 4.5 раза, а тонус кишечной петли нарастает примерно в 3 раза. Отсюда ясно, что факт столь выраженного спадения кривой в опыте

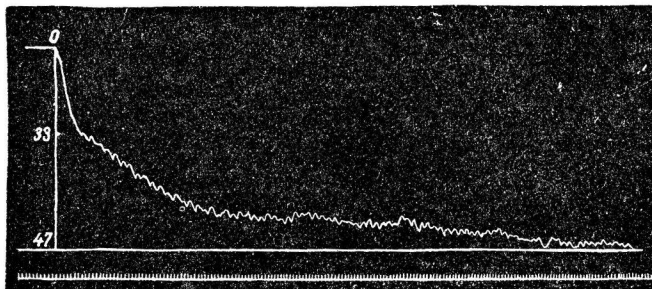


Рис. 3. Типичная кимографическая запись всасывания и тонуса кишечной петли на фоне атропинизации.
Собака Каштан.

По оси ординат — количество (в мл) раствора глюкозы (верхняя цифра — начальная емкость кишечной петли, нижняя — количество раствора глюкозы, поступившего в просвет кишечной петли за весь опыт). Внизу — отметка времени (3 сек.). Выпущено 47 мл раствора, всосалось 33 мл.

с применением атропина следует ставить в зависимость от резкого понижения тонуса кишечной петли.

Как видно, предложенный нами аппарат создает возможность изучения кишечного всасывания и тонуса кишечника в динамике и в их функциональной взаимосвязи. Важно, что изучение ведется в условиях определенного и контролируемого экспериментатором внутрикишечного давления и желаемой температуры раствора глюкозы, поступающего из аппарата в просвет изолированной петли кишечника. Аппарат по своей конструкции прост, и приготовление его доступно для любой лаборатории.

ЛИТЕРАТУРА

(Лондон Е. С.) London E. S. Angiostomie und Organostoffurchsel. Moskau, 1935.
Синищев А. Д., в сб. «Физиология питания сельскохозяйственных животных»,
Сельхозгиз. 1953.

Поступило 29 X 1956

DEVICE FOR SIMULTANEOUS RECORDING OF ABSORPTION AND TONUS
OF A BOWEL LOOP

By S. Sh. Sakanian

From the department of pharmacology, Institute of Veterinary Medicine and Animal
Breeding, Erevan

МЕТОДИКА НАЛОЖЕНИЯ ХРОНИЧЕСКОЙ ФИСТУЛЫ МАТКИ ЛОШАДИ

Г. Н. Архипов

Отдел физиологии Всесоюзного научно-исследовательского института коневодства, Москва.

Все исследователи (Иванов, 1908; Amont, 1922; Айрапетьянц и Фельбербаум, 1951, и др.), пользующиеся фистульной методикой при изучении половых функций самок млекопитающих, приходят к единодушному заключению о ценности этого метода и широких перспективах его применения для изучения функций генитального аппарата млекопитающих.

Однако фистульная методика для изучения этих вопросов у крупных сельскохозяйственных животных оказывается совершенно не разработанной.

Целью настоящей работы является разработка хирургического метода наложения одно- и двусторонней фистулы матки лошади.

Техника наложения фистулы. За неделю до операции подопитные лошади подвергались клиническому обследованию, позволившему установить нормальную жизнедеятельность всего организма и отдельных его систем. Из рациона подопитных лошадей исключались грубые корма, что способствовало уменьшению внутрибрюшного давления и облегчало проведение полостной операции.

Были выполнены 3 операции наложения маточной фистулы на двух кобылах: на кобыле Залежь — левосторонняя и правосторонняя, на кобыле Дань — левосторонняя. Различий в технике проведения операции по наложению левосторонней и правосторонней фистул нет. Во всех трех случаях применялся общий хлоралгидратный наркоз и строго соблюдались правила асептики и антисептики.

Для наложения фистулы рассекалась брюшная стенка на месте пересечения двух линий — вертикальной, опущенной вентрально от поясничных позвонков, под которыми прикрепляются яичники и горизонтальной, проведенной краниально через середину вульвы. Рукой, введенной в брюшную полость, отыскивался и извлекался яичник и рог матки. Последний отсекался поперечным разрезом (на 10—12 см отступя от вершины). Широкая маточная связка рассекалась по линии, перпендикулярной направлению рога на возможно большем расстоянии, после чего раневые края ее обшивались кетгуттом. На маточный конец рога накладывался кисетный шов из толстого шелка. Образованная таким образом культя рога матки и яичник опускались в брюшную полость, а отсеченная вершина своим открытым концом вшивалась в верхний угол раны в брюшной стенке, благодаря чему со стороны брюшной стенки образовывался свищ (искусственный проход) в вершину рога матки. В брюшную полость вводился раствор пенициллина, и нижняя часть раны в брюшной стенке закрывалась послойными шелковыми швами. Дополнительно края раны стягивались ситуационным металлическим швом.



Рис. 1. Схема фистулы левого рога матки. 1 — фистульная вершина рога матки с введенной в нее фистульной трубкой, применяемой для улавливания яйцеклеток из фистулы; 2 — маточный укороченный конец рога, закрытый швом; 3 — разрез широкой маточной связки; 4, 5, 6 — нервы, сосуды, яйцевод, подходящие к фистульной вершине рога матки; 7 — яичник; 8 — яичниковая связка; 9 — мягкая боковая брюшная стенка.

Сразу же после операции лошадь получала полведра теплой воды и помещалась в денник.

В результате операции рог матки становился короче, заканчиваясь культетой; широкая маточная связка на значительном расстоянии оказывалась рассеченной в дорзальном направлении и в результате этого разделенной на два листка: каудальный листок, в котором содержались средняя маточная артерия и нервы, подходящие к укороченной маточной части рога, и краниальный листок, своей передней частью сливающийся с яичниковой связкой (рис. 1). В краниальном листке оставались заключенными неповрежденные передняя маточная артерия, питающая фистульную вершину рога, и нервы, иннервирующие яичник, яйцевод и отсеченную вершину рога матки, которая своим открытым концом, будучи вшитой в угол раны брюшной стенки, сообщалась с внешней средой. Таким образом, оставаясь в физиологическом единстве со всем организмом и с остальной частью полового тракта кобылы, верхняя половина рога

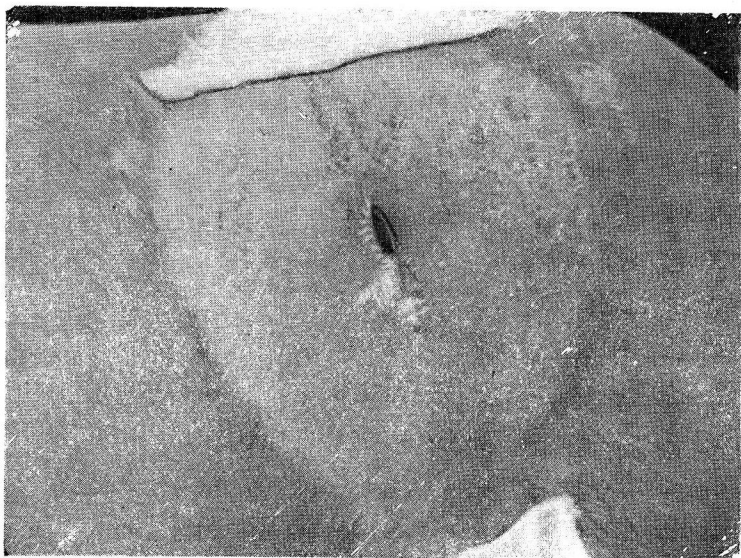


Рис. 2. Фистула матки (швы сняты).

становилась доступной для исследований и наблюдения через образованную фистулу (рис. 2).

Послеоперационный период. Во всех трех случаях лошади хорошо перенесли операцию и последующие опыты. Этому способствовали: интенсивная пенициллинотерапия, примененная непосредственно после операции, местное применение сульфаниламидных препаратов (эмульсии стрептоцида) на протяжении всех опытов. Важную роль в предупреждении инфицирования фистулы, а следовательно, и в поддержании общего хорошего состояния подопытных лошадей в период хронических опытов сыграли особые каркасные повязки на резиновых бандажах.

Многочисленные попытки применить клеевые, бинтовые и другие повязки показали их непригодность в данном случае.

Каркас, сделанный по формуле фистулы, плотно прилегал, удерживая над фистулой ватно-марлевые салфетки, а эластичные резиновые бандажи не создавали для лошадей каких-либо неудобств и позволяли быстро обрабатывать свищ и менять салфетки.

На прогулках и отдыхе такие повязки хорошо защищали фистулу от внешних воздействий. Во время опытов каркас и резиновые бандажи служили для удержания в фистуле соответствующих приборов.

Наблюдения за кобылами с фистулой матки, проводившиеся около года, показали, что данная операция не нарушает течения и периодичности половых циклов и отдельных его фаз, о чем свидетельствуют средние данные в днях продолжительности полового цикла и отдельных его фаз до операции и после нее (см. таблицу).

В заключение надо сказать, что фистульная методика относительно проста и может быть использована в целях исследования половых функций у кобыл. Фистульная методика, разработанная применительно к изучению физиологии полового аппарата кобыл, позволила осуществить исследование моторной функции матки, извлечение и изучение яйцеклеток и зигот в хроническом опыте.

Средняя продолжительность (в днях) полового цикла подошитных кобыл

Половой цикл и его фазы	Кобыла Дань		Кобыла Залежь		
	до операции	после операции	до операции	после 1-й операции	после 2-й операции
Половой цикл	25.0	24.2	24.5	25.3	26.5
Эструс-период	5.3	5.6	6.0	5.6	4.4
Диэструм-период	19.6	18.8	18.5	19.8	22.2

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., И. М. Фельбербаум, Физиолог. журн. СССР, 37, в. 2, 240, 1951.
 Ивапов И. И., Русск. врач, 7, 28, 1908.
 A m o n t G. Estratta dagli «Annali di Osterricia a. Suncologia». Milano, 1922.

Поступило 15 X 1956

METHOD OF FORMATION OF CHRONIC UTERINE FISTULA IN THE HORSE

By G. N. Arkhipov

From the department of physiology, Institute for the Horse Breeding, Moscow

К МЕТОДИКЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ СОКРАЩЕНИЙ МАТКИ ЖИВОТНЫХ¹

Л. С. Бебчук

Кафедра акушерства и гинекологии и Кафедра патологической физиологии Медицинского института, Ростов н/Д.

Применявшиеся ранее методы изучения у животных маточных сокращений не могут удовлетворять современным требованиям физиологии, ибо сократительная деятельность изучалась главным образом на изолированной матке. Но процессы, происходящие в целостном организме, совершенно не тождественны процессам, происходящим в изолированных органах и системах. Даже опыты на матке *in situ* (Черепанин, 1930; Николаев, 1940; Рейнольдс, 1948, и др.) в различных модификациях с использованием механической регистрации сокращений матки имели ряд существенных недостатков как технического, так и методического характера.

Разработанный И. П. Павловым метод хронических фистул открыл неограниченные возможности для изучения физиологических процессов, протекающих в животном организме: идея маточных фистул для изучения маточных сокращений была использована Рейнольдсом (1923), затем в 1935 г. этот метод был изменен Каминистером и Рейнольдсом; новое было — наложение фистул на каждый маточный рог. Но, как правильно указывают Э. Ш. Айрапетьянц и И. М. Фельбербаум (1951), такая методика несовершенна, так как при этом способе нарушаются связи матки с яичником и с п. н. с. Айрапетьянц и Фельбербаум предложили свой способ образования маточной фистулы для изучения инteroцептивных условных рефлексов с сохранением связи оперированного рога с маткой, яичниками и влагалитными ее участками, что обеспечивает нормальные гормональные отношения. В. М. Лотис (1949) пользовалась фистулой по способу А. В. Рякль с выведением одного из рогов матки на наружную поверхность кожи. Выведенный рог представлял рецепторное поле определенного участка матки.

За последнее время электрофизиологический метод изучения функций тканей и целых органов достиг значительных успехов и получил широкое распространение в практике экспериментальных работ в лабораториях и в клинике.

¹ Доложено в Ростовском научном обществе акушеров-гинекологов 25 XII 1953.

Электрографический метод привлек внимание исследователей к изучению биотоков, главным образом в поперечно-полосатой мускулатуре; значительно меньшее внимание уделялось электрофизиологическим свойствам гладкой мускулатуры вообще и в частности матки.

Мы решили применить зеркальный гальванометр для регистрации возникающих при мышечном сокращении матки биотоков и изучить изменения электрической активности матки в зависимости от средств, влияющих на сократительную ее деятельность и применяемых нами в клинике.

Л. М. Левит (1941) впервые в Советском Союзе применил струнный гальванометр для изучения маточных сокращений. За рубежом для этой цели его применяли Тейлгабер, Блюменфельд, Грин, Боден и др. (цит. по А. И. Петченко, 1948).

В 1953 г. Б. А. Вартапетовым, Е. С. Кузьминым, А. Д. Судаковой был опубликован метод графической регистрации движений рога матки в хроническом опыте при помощи кожно-маточного мостика.

Н. Л. Гармашева и Е. Е. Дризгалович (1954) использовали для регистрации сокращений матки обычный электрокардиограф.

Под руководством А. Н. Гордиенко мы разработали новый метод электрографической регистрации, который

позволил наиболее полно изучить функциональное состояние матки в условиях целостно функционирующего организма, без различного рода дополнительных внешних раздражений, могущих влиять на опыты и исказить их результаты.

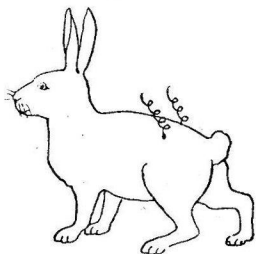


Рис. 1. Схема выведения электродов для регистрации движений рогов матки в хронических опытах.

МЕТОДИКА

У крольчихи после удаления шерсти с кожи живота под общим эфирным наркозом производится разрез брюшной стенки длиной 4—5 см. По вскрытии брюшной полости выводится рог матки, обкладывается салфетками и один электрод фиксируется к более массивному медиальному концу рога, в другой — к латеральному концу его. Расстояние между точками фиксации электродов — 3,5—5 см.

Электрод представляет собой тонкую серебряную проволоку диаметром 0,3—0,4 мм, длиной 12—15 см, в одном конце он имеет впаянную серебряную пластинку, толщиной 0,2 мм, площадью 6×4 мм. Пластинка имеет два отверстия диаметром 0,3 мм. Через эти отверстия электрод фиксируется свободной поверхностью пластинки непосредственно к наружной поверхности стенки рога. Фиксация производится капроновым шелком.

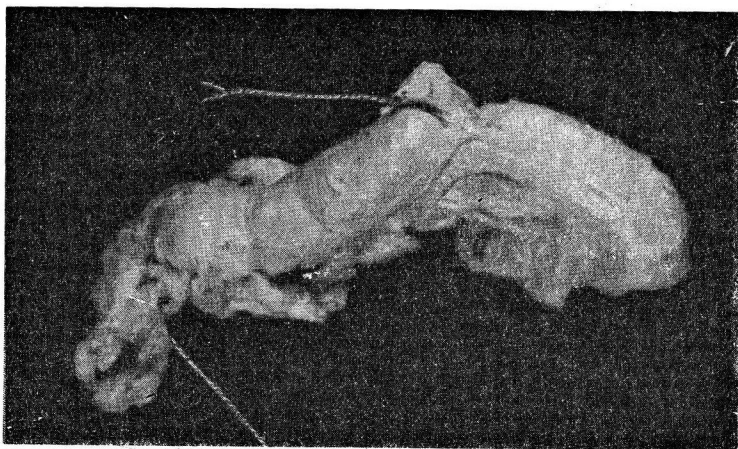


Рис. 2. Вживление электродов в матку крольчихи.

Кроме того пластинка дополнительно подшивалась к ткани рога двумя швами, а у беременных животных — кистетным швом. Концы электродов мы вначале выводили на брюшную стенку, но потом, когда мы убедились, что это вызывает беспокойство животного, выражающееся в почесывании лапами операционного поля, сопровождающееся повреждением электродов, мы перешли к выведению электродов на спину (рис. 1). Это

мероприятие сразу дало положительные результаты: животные стали вести себя более спокойно, и повреждения электродов прекратились.

После заживления раны крольчиха поступала в опыт. Обычно это было к 7—10-му дню после операции.

Для создания электроизоляционных свойств мы покрывали проволочку электрода бакелитовым лаком с дальнейшей термической обработкой. Проволочка, покрытая лаком, сушилась сутки при комнатной температуре, затем на 1.5—2.5 часа помещалась в сушильный шкаф при температуре 60—80° и на 1—1.5 часа при 100—130°. Такая обработка повторялась еще раз после нанесения еще одного слоя. Бакелитовый лак обладает влагуостойчивостью и высокими изоляционными свойствами, но можно пользоваться и грифтальевым лаком.

Для записи биоэлектрической активности матки мы использовали установку, состоящую из зеркального гальванометра, светового отметчика времени, прерывателя к нему и фотокимографа, при помощи которого производилась запись на фотобумаге (скорость барабана фотокимографа 3.3—3.1 см в 1 мин.).

Биотоки, отведенные от матки, подавались на гальванометр чувствительностью 1420 мм/ма на 1 м через магазин сопротивления, служащий для регулировки амплитуды (100.000 ом). Расстояние от зеркала гальванометра до фотобумаги равнялось 1 м.

Отметка времени производилась при помощи прерывателя, который давал вспышки лампы каждые 5 сек.

Эксплуатация всей нашей установки показала, что несмотря на простоту и отсутствие экранировки она обладает достаточной чувствительностью и способна без искажений записать медленные колебания мускулатуры матки. В первую очередь нас интересовал вопрос прочности фиксации электродов и характера вживления их. При неоднократных вскрытиях подопытных животных мы обнаруживали хорошую фиксацию пластины электрода. Пластина вскоре покрывалась соединительной тканью, вокруг нее как бы возникала капсула. Сравнений с окружающими органами не наблюдалось. Обычно сероза маточных рогов блестящая, но вокруг проволоки, прилегающей к пластинке, имеется то меньшее, то большее развитие соединительной ткани, часто тянущееся по всей проволочке электрода (рис. 2).

На таких животных опыты проводились в течение 4.5—7.5 мес. Для иллюстрации приводим кривые сокращений рогов матки при внутривенном введении ацетилхолина и питуитрина кроликам (рис. 3, А и Б).

ВЫВОДЫ

1. Электрографический метод с хроническим вживлением электродов в матку животных может служить для изучения физиологических и патологических состояний матки.

2. Электрографический метод более тонко выявляет все детали сокращений матки животных в целостно функционирующем организме, чем другие методы, применявшиеся до сих пор с целью изучения сократительной деятельности этого органа.

3. Необходимо дальнейшее изучение этим методом различного рода функциональных состояний матки животного в зависимости от фаз полового цикла и физиологического периода.

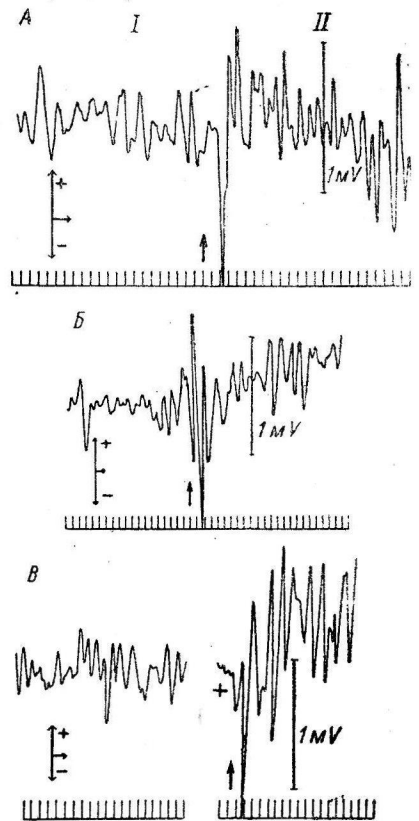


Рис. 3. Запись биоэлектрической активности матки при внутривенном введении ацетилхолина и питуитрина.

А — запись сокращений рогов матки крольчихи на 23-й день беременности до (I) и после (II) введения ацетилхолина (0.25 мл 1 : 10 000). Б — запись сокращений матки крольчихи на 25-й день беременности до (I) и после (II) введения питуитрина (0.3 мл 1 : 10 000). В — запись сокращений рогов матки той же крольчихи при введении той же дозы питуитрина под наркозом. Момент введения ацетилхолина и питуитрина обозначен стрелками, наркоза — крестиком. Отметка времени 5 сек.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. и И. М. Фельбербаум, Физиолог. журн. СССР, 37, № 2, 240, 1951.
- Вартапетов Б. А., Е. С. Кузьмин, А. Д. Судакова, Физиолог. журн. СССР, 39, № 6, 738, 1953.
- Гармашева Н. Л., Е. Е. Дризгалович, в сб. «Рефлекторные реакции в взаимоотношениях материнского организма и плода», 114, Л., 1954.
- Каминистер С. и С. Рейнольдс (1925), цит. по Петченко, 48, 1948.
- Левит Л. М., Журн. акуш. и гинеколог., № 4, 7, 1941.
- Лотис В. М., Журн. акуш. и гинеколог., № 6, 15, 1949.
- Николаев А. П. Нервно-гуморальные факторы в регуляции родовой деятельности женщины. Сталино, 1940.
- Петченко А. И. Физиология и патология сократительной способности матки. Медгиз, 1948.
- Рейнольдс С. (1923), цит. по Петченко, 48, 1948.
- Черепяхин Г. К., Тр. Северокавказск. ассоциации научно-исслед. инст., 1, Ростов н/Д., 1930.

Поступило 28 V 1956

PHYSIOLOGICAL INVESTIGATION OF UTERINE CONTRACTILITY
IN ANIMALS

By *L. S. Bebchuk*

From the department of obstetrics and gynaecology and of pathologic physiology,
Medical Institute, Rostov

ИЗ ИСТОРИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

ЗАМЕТКИ ОБ ОСНОВНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ РЕФЛЕКТОРНОЙ ТЕОРИИ

(К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Ч. С. ШЕРРИНГТОНА, 1857—1952 гг.)

Д. А. Бирюков

Ленинград

История развития рефлекторной теории еще не написана, несмотря на то что ей посвящено немало крупных монографий и работ. Из них следует назвать книги Фиринага,¹ П. К. Апохина,² большую статью Г. П. Конради³ и др.

В большинстве этих работ авторы останавливаются в основном на различных исторических справках относительно более или менее древнего употребления термина «рефлекс» и почти не изучают главного, т. е. вопроса о том, как понятие о рефлексе (а не термин) вошло в физиологию в виде основного представления о механизмах центральной нервной деятельности.

Г. П. Конради представил убедительный материал, свидетельствующий о том, что хотя уже начиная с XVII в. слово «рефлекс» применялось многими, однако какого-либо заметного влияния на современные физиологические представления о функциях нервной системы этот термин не оказал. Действительно, если обратиться к наиболее капитальным пособиям и руководствам XIX в. (Мажанди, Бурдах, Ч. Белл и др.), оказывается, что в них отсутствует даже само слово «рефлекс».

Однако наряду с этим уже в то время было известно немало, правда разрозненных, фактов, иллюстрирующих рефлекторную деятельность, а сам термин «рефлекс» часто употреблялся, правда в отрыве от этих фактов. Это показывает, что понятие о рефлексе как функции нервной системы еще не созрело в представлениях ведущих физиологов. Такое положение определялось методологическим уровнем эпохи.

Это и понятно, так как для построения рефлекторной теории необходимы были многие предпосылки, в том числе свобода мышления, которой физиологи того периода не располагали.

Что касается других предпосылок, то они были связаны с необходимостью материализации представления о рефлексе. Как будто, первые попытки в этом отношении принадлежат Декарту. Однако здесь в конечном счете речь шла о «духах», «флюидах», протекавших по нервам глазных мышц, рефлексы которых он привел в качестве примера.

Вряд ли мысли Декарта, если бы они касались только глазных мышц, могли бы привлечь к себе интерес физиологов. Было очевидно, что физиология приобрела в его примере схему общих для всего организма функций. Это по справедливости следует признать первоначальным этапом в формировании рефлекторной теории. Однако он мог бы стать перспективным, если бы под это, тогда еще только логическое определение, была бы подведена материальная база в виде конкретного анатомического субстрата, т. е. создано то, что позже И. П. Павлов определил как один из основных принципов рефлекторной теории — обозначив его как структурность, связь структуры с функцией.

Таким образом, если умозрительный контур рефлекса был дан Декартом, судьба рефлекторной теории все же решалась успехами морфофизиологических исследований.

Начало XIX в. принесло в этом направлении блестящие результаты, связанные с именами Ч. Белла (1811 г.) и Ф. Мажанди (1822 г.).

Белл высказал догадку, а Мажанди экспериментально доказал, что для элементарного спинномозгового рефлекса необходимы определенные анатомические пути в виде передних — двигательных и задних — чувствительных корешков. И. Мюллер и М. Холл в результате экспериментального изучения укрепили находки Белла и Ма-

¹ F. F e a r i n g. Reflex Action. A study in the history of Physiological Psychology. London, 1930.

² П. К. А н о х и н. От Декарта до Павлова. Медгиз, 1945.

³ Г. П. К о н р а д и, Арх. биол. наук, 59, в. 3, 104, 1940.

жанди и, по-видимому, впервые, сформировали наиболее для того времени конкретное физиологическое определение рефлекса.

Так завершился второй этап формирования рефлекторной теории.

Перед физиологией настоятельно встала группа сложнейших задач и вопросов, экспериментальное решение которых должно было принести результаты, вскрывающие сущность процессов в центральной нервной системе, на основе которых реализуется рефлекторный акт.

Важнейшим условием решения этих задач, как казалось тогда, была необходимость найти наиболее элементарную форму рефлекса, эмансипировать его от вмешательства воли и сознания.

Просчет в постулировании существования такого элементарного рефлекса стал ясен позже, когда последующие успехи изучения показали, что рефлекс, как бы ни был он элементарен, не является выражением простого, механического отражения (в декартовском смысле), а всегда даже и в самых простых случаях представляет синтез сложных, противоречивых и противоборствующих процессов возбуждения и торможения.

Только лишь позднейшие этапы развития рефлекторной теории связаны с пониманием того, что рефлексы — это не элементы, кирпичи, как выражаются иногда, из которых складывается здание нервной деятельности, а сложный результат центральных и межцентральных взаимоотношений.

Возвращаясь к первоначальным попыткам физиологов найти модель постулированного элементарного рефлекса в виде непосредственного отражательного акта, мы понимаем теперь причины тех противоречий и путаницы понятий и определений, с которыми сталкивались исследователи.

В этом отношении очень поучительна научная трагедия Э. Пфлюгера. Исходя из самых благих намерений, повторяющих, кстати сказать, стремление И. Мюллера и других исследователей освободить для первоначального изучения рефлекс от сложнейших и непонятных вмешательств сознания, Пфлюгер, как известно, пришел к необходимости признания, как иногда он хотя бы и в кавычках, но все же говорил, «спинно-мозговой души».

Следует, однако, отметить, что Пфлюгер руководствовался при этом весьма прогрессивным стремлением утвердить за спинным мозгом наряду с двигательной функцией также и сенсорную. Вот его собственные слова по этому поводу: «Спинномозговое сознание очень быстро обнаруживается, что оно является чисто механическим процессом. Следовательно, мы в спинном мозгу обнаруживаем сенсорную деятельность в ее простейшем прототипе, а в головном — в ее совершеннейшем развитии».¹

Потомки хотя и оценили очень интересные и перспективные факты, найденные Пфлюгером при изучении рефлекторной деятельности, однако его утверждение о существовании спинномозговой души лягушки без стертых временем кавычек осталось постоянным поводом к дискриминации Пфлюгера в методологическом отношении. Историческая ретроспектива вполне разъясняет генез этой драмы.

Материалист, пусть механистического толка, сообразно философскому уровню эпохи, Пфлюгер не раз вспоминался впоследствии как выразитель самых крайних идеалистических представлений не только о «душе», но даже и «спинномозговой душе». Это происходило лишь потому, что, согласно духу времени, он искал фикцию элементарного рефлекса. Столкнувшись же с яркими фактами целесообразности рефлексов у обезглавленной лягушки и не располагая фактическими данными, как и вся физиология тех лет, которые могли бы разъяснить, как складывается, организуется сложнейший по своему содержанию, хотя бы и очень простой по видимости, рефлекс, он был вынужден апеллировать к гипотезе о спинномозговом сознании или душе. Джексон в свое время удачно сказал по этому поводу: «Спинной мозг думает не в отдельных рефлекторных дугах, а в цельных рабочих актах».² Понимания этого и не хватало Пфлюгеру.

Наше знание обогатилось нужными сведениями в связи с результатами исследований И. М. Сеченова, Э. Пфлюгера, Ф. Гольца, Ч. Шеррингтона, Р. Магнуса, Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского, создавшими капитальные основы последующего этапа в развитии рефлекторной теории, когда, наконец, явилась возможность заполнить физиологическим содержанием рефлекторную дугу, существовавшую до этого все еще как анатомо-физиологическая схема. Несомненным условием, определившим успех этих исканий, явилось полное осознание того, что нервная система действует как одно целое, а значит выступает как очень сложная конструкция.

Исторической заслугой Ч. Шеррингтона было его предупреждение, что «простой рефлекс — выгодная, хотя невероятная фикция». Это направило внимание физиологов на разгадку внутрицентральных отношений. Даже после открытия братьями Вебер периферического торможения (блуждающего нерва на сердце — 1845 г.) мнения

¹ E. P f l ü g e r. Über die sensorischen Funktionen des Rückenmarks der Wirbeltiere. Berlin, 47, 1853.

² Д ж е к с о н, цит. по А. А. Ухтомскому, Собр. соч., 4, 62, Л., 1954.

физиологов о сущности этих явлений расходились, а объяснение этого явления как результата истощения нервной функции было направлено на то, чтобы отнять от торможения право на собственно физиологическую функцию.

Лишь выдающееся открытие И. М. Сеченовым (1862 г.) центрального торможения, возникшего при раздражении участков головного мозга, внесло принципиально новые установки в понимание вопроса. Сеченов впервые выдвинул тему о природе, происхождении и функциональном значении центральных торможений в жизнедеятельности организма. Так оценил значение этих исследований А. А. Ухтомский.¹

Можно утверждать, что с этой поры и начался новый и наиболее значительный этап в развитии рефлекторной теории.

Уже и сам И. М. Сеченов показал, что в общий хаос нервных процессов, который возникает в центральной нервной системе при явлениях одного возбуждения, торможение вносит определенный направляющий и организующий порядок.

Однако И. М. Сеченов, сосредоточивший свои интересы в основном на деятельности высших центров, в дальнейшем почти оставил задачи аналитического изучения центрального торможения. Он, как известно, увлекся проблемами синтетического конструирования процессов нервной деятельности, связанных с высшими нервными функциями в сфере психики, воли. Результатом этого явились гениальные предвидения о рефлекторной основе психической деятельности головного мозга, что послужило отправной точкой для исследований И. П. Павлова.

Однако общая идея рефлекса все еще нуждалась в том, чтобы анатомически обозначенная схема рефлекса нашла свою динамику в виде физиологических процессов, осуществляющих рефлекс.

В связи с этой проблемой главнейшим вопросом явились координационные отношения в центральной нервной системе. Задачу подробного анализа их взял на себя выдающийся физиолог Чарльз Скотт Шеррингтон, столетие со дня рождения которого отмечает физиологическая наука.

Шеррингтон родился 27 ноября 1857 г. Он получил широкую подготовку в области физиологии, патологии и морфологии под влиянием таких выдающихся ученых, как Гаскель, Ленгли, Рамон Кахаль, Гольджи, Гольц. В связи с экспедициями, направлявшимися по случаю вспышек холеры в Испанию, а затем в Италию, Шеррингтон общался с такими выдающимися деятелями медицины, как Р. Вирхов, Кох, Вальдейер. Его эрудированности способствовала работа в Англии — в Ветеринарной академии и в одном из крупнейших госпиталей Лондона.

Широкая и разносторонняя подготовка Шеррингтона определила и некоторую пестроту тематики его первоначальных исследований. Мы встречаем в этот период работы по лейкоцитозу, холере, объему крови, дегенерации и др. Однако вскоре он сосредоточивается на исследованиях центральной нервной системы.

Основное значение исследований Шеррингтона заключается в изучении центральных и межцентральных взаимоотношений спинного мозга. Действительно, именно результаты его трудов в этой области приобрели оценку классических. И. П. Павлов в предисловии к русскому переводу «Рефлекторной деятельности спинного мозга» (1935 г.) писал: «Данная книга не нуждается в какой-либо рекомендации. Главный ее автор, выдающийся английский физиолог Шеррингтон, всю свою жизнь посвятил почти исключительно изучению рефлекторной деятельности спинного мозга, выяснив ее механику с ее законами».

Выходу этой работы, опубликованной на английском языке, предшествовала почти на четверть века другая крупная монография Шеррингтона — «Интегративная деятельность нервной системы» (1906 г.). Если даже смягчить обычные в мемориальных и юбилейных статьях и подчас значительные преувеличения, то все же приходится в общем согласиться с автором статьи, посвященной памяти Шеррингтона (по-видимому Фултоном, приведены лишь авторские инициалы), ставящим этот труд на один уровень со знаменитой книгой В. Гарвея «О движениях сердца и крови у животных».² Это несомненно преувеличено, однако справедливо подчеркивает выдающееся значение работы Шеррингтона. В другой статье эта работа справедливо названа классической.³

Своеобразно складывались основные этапы творческого пути Шеррингтона. Отправляясь от скругленных анатомических и патолого-физиологических исследований, связанных с изучением последствий пересечения различных спинномозговых корешков, Шеррингтон в 1895 г. пришел к открытию и анализу явления «децебрационной ригидности». Годом раньше (1894 г.) он опубликовал результаты своих исследований о чувствительных нервных окончаниях в мышцах, которые привели его к признанию проприоцептивной мышечной иннервации. Хорошая морфологическая школа, пройденная Шеррингтоном, позволила ему в последующем постоянно подходить к явлениям физиологическим через морфологию. О нем говорили, что он умел «переводить факты

¹ А. А. У х т о м с к и й, Собр. соч., 5, 8, Л., 1954.

² J. of neurophysiology, 15, 2, 167, 1952.

³ British Medic. J., 15, 3, 606, 1952.

морфологии на физиологический язык».¹ Именно в этом следует видеть особо важное значение его исследований, особенно если проецировать их на последние годы прошлого столетия, когда рефлекторная теория все еще нуждалась в морфологических обоснованиях, поскольку основных классических находок Белла, Мажанди явно не доставало, чтобы верифицировать те стремительные успехи физиологических открытий, которые развернулись после работ И. М. Сеченова. Вместе с тем размах физиологических исследований требовал подведения итогов и обобщений. Может быть и без связи с этим мы наблюдаем, что Шеррингтон изменил ожидаемую логическую последовательность созданных им крупных обобщений и «Рефлекторная деятельность спинного мозга», труд хотя и коллективный, но им инспирированный, появляется в 1932 г., а «Интегративная деятельность нервной системы» — в 1906 г.

Сам Шеррингтон указывал на две возможности изучения рефлекторной деятельности: на анатомическом или на физиологическом уровнях. Он писал: «С точки зрения рациональности рефлексы могут подвергаться рассмотрению в рамках понятной функциональной схемы. Другая плоскость анализа лежит в рамках грубой условной морфологической схемы».² Его первые находки были чрезвычайно прогрессивны, но, оплодотворив физиологические искания, они вместе с тем оказались недостаточными для дальнейшего продвижения в понимании динамики и процессов центральной нервной системы. Успехи в изучении физиологии рефлекторной деятельности убедительно показывали это.

Может быть поэтому и случилось, что Шеррингтон, отодвинув на будущее дальнейший перевод фактов морфологии на язык физиологии, выступает, говоря словами его соотечественников, как «философ нервной системы».³

Это определение, пожалуй, вполне соответствует содержанию «Интегративной деятельности центральной нервной системы».

Важно подчеркнуть, что эта работа Шеррингтона отправляется от общебиологических предпосылок, связанных с учением Дарвина. Проблема приспособительной роли рефлексов является одним из центральных вопросов работы.

Надо согласиться с Л. А. Орбели, что «наши представления о тормозном процессе как участнике координационных отношений возникли под влиянием работ Сеченова».⁴

В дальнейшем изучение центрального торможения пошло в основном двумя путями. Один из них был связан с английской школой Шеррингтона, занявшейся изучением соотношения возбудительного и тормозного процессов, другой, более направленный на познание сущности возбудительного и тормозного процессов, относится к русской школе Н. Е. Введенского.

Нет возможности в кратком очерке остановиться на многочисленных экспериментальных результатах относительно рефлекторной деятельности, добытых Шеррингтоном и его учениками. Несомненно, что капитальные находки школы легли в основу наших представлений о центральных и межцентральных процессах, познание которых завершили важнейший этап развития рефлекторной теории.

Принцип реципрокной иннервации, вытекавший из явлений антагонистических рефлексов, явления индукции (Шеррингтону принадлежит и термин «спинальная индукция») явления экзальтации после торможения, симультанная и сукцессивная координация, учение о рецептивном поле рефлекса, дистантных и контактных рецепциях — далеко не полный перечень частных открытий Шеррингтона, позволивших ему конструировать общие принципы координации в нервной деятельности в виде знаменитой «воронки», общего конечного пути и принцип борьбы в нервных центрах за обладание этим общим конечным путем.

Уже старые исследования Бирге, как свидетельствует А. А. Ухтомский, обнаружили преобладание центростремительных путей над двигательными в спинном мозгу лягушки. Это преобладание оказывалось затем тем больше, чем выше ранг животного и чем выше этаж нервной системы, который берется для исследования (Дональдсон, Ингберт и др.).⁵

Шеррингтон предложил удачную схему функций нервной системы в виде воронки, широкий растроб которой соответствует воспринимающей сфере, направленной на разнообразнейшие контакты с внешней средой, а узкий конец представлен относительно скудными исполнительными (центробежными) путями и реакциями.

Эта схема, если ее освободить от чрезмерного для этих фактов тяготения Шеррингтона приурочить физиологические процессы к морфологии, удобна для представления о сущности координационных отношений в центральной нервной системе. Более прогрессивным в этом отношении является сложившийся позже принцип многократного

¹ J. of neurophysiology, 15, 2, 167, 1952.

² R. S. Creed, D. Denny-Brown, Y. C. Eccles, E. D. Liddell and C. S. Sherrington. Reflex activity of the spinal cord. Oxford Univ. Press., 1932. Русск. перев., Биомедгиз, 1935.

³ J. of neurophysiology, 15, 2, 175, 1952.

⁴ Л. А. Орбели. Лекции по физиологии нервной системы. Медгиз, 52, 1935.

⁵ А. А. Ухтомский, Собр. соч., 2, 94, 96, Л., 1951.

обслуживания функций, показывающий, что полная топографическая характеристика «центра» может быть дана только при учете всех многообразных поводов, способов и путей осуществления той или иной функции (Брюкке). «Чем разнообразнее поводы применения данной функции, — писал А. А. Ухтомский, — в нормальной жизни исследуемого животного, тем богаче связи соответствующего центра с другими областями центральной системы и тем более разнообразные и может быть топографически отдаленные участки центральной системы придется нам включить в нормальный состав данного „нервного центра“ в его полноте».¹

Н. Е. Введенский внес чрезвычайно плодотворную идею, согласно которой организм может достигать различных эффектов «простыми вариациями одного и того же основного мотива».²

Наконец, А. А. Ухтомский расширил и углубил принцип реципрокной иннервации, выводя его из области анатомических антагонистов, в которой его установил Шеррингтон, в сферу межцентральных отношений вообще. Он показал на открытых им явлениях доминанты, что вплоть до коры больших полушарий координирующее торможение, возникающее здесь, является вполне отчетливой модификацией и результатом столкновения возбуждений в общем пути.³ Еще раньше он писал: «Нет никакого основания ограничивать сферу реципрокной иннервации областями анатомических, механических антагонистов. В такие же реципрокные отношения могут становиться и другие очень разобщенные между собой центры, когда они регулируют определенное состояние органа или организма в целом».⁴ Ухтомский же высказал и другую очень перспективную мысль о том, что для полноты и правильности представлений о внутрицентральных взаимоотношениях в нервной системе следует исходить из моделирования не одной «воронки», а множества их, при условии, что они могут быть поставлены функционально противоположными концами, имея в виду схему раструба и горлышка.

Хотя И. С. Беритов выдвинул оригинальную точку зрения, считая, что реципрокная иннервация по существу является фикцией, а существо координации заключается в общем торможении в центральной нервной системе,⁵ все же приходится признать, что схема, предусматривающая индукцию по одновременности и по последовательности, легко объясняет поддержку и восстановление равновесия в центральной нервной системе, если оно нарушено возникающим рефлексом.

Принцип проприоцептивной иннервации приобрел значение важного регулятора состояния мышечной системы.

Устранение проприоцептивных импульсов, как показали К. И. Кунстман и Л. А. Орбели, приводит к необычайной отзвучивости центров скелетной мускулатуры к самым разнообразным возбуждениям вплоть до дыхательной периодики. Мы видим, что эволюционное совершенствование ограничивает диффузную сигнализацию по типу «всем, всем» путем сужения первоначально разлитого эффекта возбуждения на строго определенных путях.⁶ Наши исследования относительно филогенеза условной общедвигательной и локальной мышечной реакции вполне гармонируют с этими данными. Они показали, что только на относительно высоком уровне развития животные приобретают способность образования локальных мышечных рефлексов, во всех других случаях легко образуются только общедвигательные мышечные реакции.⁷

Состояние животного в результате наступившей дегенерационной ригидности замечательно, как это и подчеркнул Шеррингтон, тем, что мы сталкиваемся здесь не с результатами рефлекторного движения, а с состоянием рефлекторного положения, состоянием, рефлекторным поддержанием позы. Будущий исследователь истории рефлекторного учения проведет, по-видимому, линии связи между этими фактами и учением П. С. Купалова о рефлексах на состояние мозговой деятельности.⁸

Подробное изучение рефлексов в условиях дегенерационной ригидности было произведено Магнусом и его школой.

Развитие рефлекторной теории вступило в новый этап. Изучение среднемозговых рефлексов, открытие новых уровней межцентральных взаимоотношений благодаря исследованиям Магнуса, Радемакера, Де-Клейна и других представило почву для возникновения нового этапа изучения рефлекторной деятельности в виде условных рефлексов Павлова.

¹ Там же, 130, Л., 1954.

² Там же, I, 198, Л., 1950.

³ Там же, IV, 130, Л., 1954.

⁴ Там же, I, 198, Л., 1950.

⁵ И. С. Беритов. Общая физиология мышечной и нервной системы, II, 98, 102, М.—Л., 1948.

⁶ Л. А. Орбели. Лекции по физиологии нервной системы. 52, 59, 61, Медгиз, 1935.

⁷ Д. А. Бирюков, сб. «Условные рефлексы», 13, Воронеж, 1948.

⁸ П. С. Купалов, Объедин. сессия, посвящ. 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, 69, М.—Л., 1948.

Весьма распространенные за рубежом взгляды, что учение Павлова развивалось в отрыве от «мировой нейрофизиологии», не соответствует действительности. Начиная от работ Д. С. Фурсикова, все основные закономерности, открытые школой Шеррингтона, были использованы для конструкции учения о высшей нервной деятельности.

Последнее, именно принцип внутренней борьбы процессов, представляется нам наиболее прогрессивной частью концепции.

«Не безмятежная гармония, — писал А. А. Ухтомский, — но величайший труд и даже насилие» лежат в основе достигаемых нервной системой эффектов.¹

Конечно у Шеррингтона по отдельным вопросам были предшественники: Геринг — в связи с индукцией, Сеченов — суммации, Фрейсберг, Бонис, Введенский — в связи с принципом реципрокной иннервации. Некоторые моменты дают повод к критике его концепций (например, выдвинутое Шеррингтоном представление о синапсах). Известно, что общей критике взгляды Шеррингтона подверг Р. Дюбуа-Реймон, предостерегая от «слишком схематического понимания антагонизма функций тех или других центральных аппаратов» (Ухтомский).²

От некоторых заключений Шеррингтон впоследствии сам постепенно отошел, как это случилось с представлением о химической природе возбуждения, однако, как и всегда в истории науки бывает, дело не в интерпретациях, а в фактах. Факты же Шеррингтона остаются, как заметил А. А. Ухтомский, незывлемыми. Шеррингтон несомненно крупнейший и наиболее систематичный исследователь физиологии рефлекторной деятельности, заложивший краеугольный камень современной рефлекторной деятельности. Вряд ли можно согласиться с П. К. Анохиным, который в своей работе «От Декарта до Павлова», рассматривая историю рефлекторной теории, не отвел работам Шеррингтона заслуженной ими специальной роли.

Экспериментальный диапазон Шеррингтона был ограничен в основном спинным мозгом, могут быть названы лишь одиночные его исследования других областей головного мозга, как например исследования проекции пирамидных путей в мозгу обезьяны, позволившие составить ему карту двигательных центров более точную, чем это удалось Горслею. Относительно общей функции больших полушарий Шеррингтону принадлежат в основном лишь литературные высказывания, и нужно прямо сказать неудачные. Они относятся главным образом к последнему периоду его жизни. Так, например, в монографии «Человек и его природа» Шеррингтон утверждал, что в отношении этих проблем физиология находится на уровне не более высоком, чем это было 2000 лет назад, во времена Аристотеля. Больше того, Шеррингтон отрицал какие-либо возможности физиологических исследований в этом направлении. Мы не имеем никакого права соединять умственный опыт с физиологическим, писал он.

Дальнейшие пути развития рефлекторной теории продолжила школа И. П. Павлова. Был открыт не только новый, наиболее совершенный класс рефлексов в виде условных временных связей, но и найдены линии общности между основными законами нервной деятельности, вскрытые Шеррингтоном в спинном мозгу, и явлениями в коре головного мозга.

Так было доказано прямое право физиолога на полное изучение деятельности головного мозга.

LANDMARKS IN THE DEVELOPMENT OF THE THEORY OF REFLEX ACTIVITY

(ON THE CENTENARY OF CHARLES SHERRINGTON'S BIRTH)

By D. A. Biriukov

Leningrad

ПАВЕЛ ЮРЬЕВИЧ РОСТОВЦЕВ И ОЦЕНКА ЕГО НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И. П. ПАВЛОВЫМ

Д. Г. Касов и А. К. Федорова-Грот

Ленинград

Время берет свое. Уходит в прошлое и постепенно тускнеют имена и труды многих славных исследователей, которые создавали после Великой Октябрьской революции очаги физиологической науки в различных республиках и краях Советской родины.

К числу таких исследователей принадлежит проф. Павел Юрьевич Ростовцев. Его многообразная и содержательная научная и педагогическая деятельность почти не получила отражения в печати. А он проработал в области экспериментальной физиологии не больше и не меньше как 50 лет!

¹ А. А. У х т о м с к и й, Собр. соч., 2, 94, Л., 1954.

² Там же, I, 122, Л., 1950.

П. Ю. Ростовцев родился в Москве, в 1877 г., в семье врача Ю. Кауфмана. После окончания Военно-медицинской академии (1901 г.) до начала первой мировой войны он жил и работал в Петербурге. За эти годы им было опубликовано (под фамилией Кауфмана, которую он носил до 1915 г.) несколько превосходных исследований. В годы войны (1914—1917) П. Ю. находился в армии в должности врача 3-го Сибирского корпуса.

В 1919 г. его избирают профессором Закавказского университета. Двумя годами позже, в апреле 1921 г., он начинает свою работу в Баку как заведующий Кафедрой физиологии сельскохозяйственного факультета Политехнического института. В октябре 1925 г. П. Ю. избирается на кафедру физиологии медицинского факультета Бакинского университета, преобразованного в 1930 г. в Азербайджанский медицинский институт. Этой кафедрой П. Ю. заведует до конца своих дней. В течение многих лет он также состоял профессором Института физической культуры в Баку.

П. Ю. Ростовцев был членом правления Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов, а также председателем Азербайджанского общества физиологов. 25 октября 1951 г. П. Ю. умер, отдав 50 лет своей жизни физиологической науке. Ему принадлежит бесспорная и крупная заслуга пасаждения и развития павловской физиологии в Азербайджанской ССР.

Научная деятельность П. Ю. в Баку была большой и разнообразной. В докладах на кавказских съездах физиологов (в Тбилиси, в Баку, в Ростове н/Д.), на II Всесоюзном съезде физиологов в Ленинграде, на XV Международном физиологическом конгрессе (1935 г.), в многочисленных статьях П. Ю. и его ученики сообщили весьма ценный материал по многим вопросам физиологической науки. Уже одно количество работ говорит о размахе деятельности П. Ю. и руководимого им коллектива молодых специалистов. Основная проблема, над которой ученый работал в Баку — физиологическая и биохимическая функции печени. Для решения поставленной задачи им была разработана оригинальная методика дегенеративизации с одновременным удалением желудочно-кишечного тракта. Полученные результаты (в частности, работы Бекназарова, Караева, Логинова, Бархударяна и др.) имеют несомненный интерес для физиологии и патологии.

В Баку научные интересы П. Ю. были привлечены преимущественно к физиологии внутренней среды организма и к биохимической стороне физиологических процессов. В этом мы находим существенное отличие от петербургского периода его деятельности, когда, под влиянием акад. В. М. Бехтерева, он много работал и над биофизическими вопросами (лучи радиа, электрические токи). Подробное рассмотрение работ П. Ю. и его сотрудников в Бакинском медицинском институте ждет своих исследователей, и лучше всего это могут сделать азербайджанские физиологи.

Обратимся к оценке его работ в Петербурге, сделанной акад. И. П. Павловым в связи с представлением кандидатуры П. Ю. на звание приват-доцента Военно-медицинской академии по Кафедре физиологии. Отзыв, написанный рукой И. П. Павлова и подписанный также профессорами Н. Кравковым и В. Коренчевским, довольно подробен. Может быть, это было вызвано тем, что незадолго до этого конференция Военно-медицинской академии отклонила кандидатуру П. М. Никифоровского, рекомендованного И. П. Павловым в приват-доценты.

Приводим отзыв И. П. Павлова с небольшими сокращениями (отмечены точками).

«В Конференцию Императорской Военно-медицинской академии.

«Доктор медицины П. Ю. Кауфман, ищущий звания приват-доцента Академии по физиологии животных, родился в 1877 году. В 1901 году окончил курс нашей Академии „с отличием“. 15 мая 1904 г. Конференцией Академии удостоен звания доктора медицины.

«Физиологией начал заниматься еще во время студенчества в лаборатории проф. И. П. Павлова. С 1900 г. в течение трех лет исполнял обязанности прозектора при Кафедре физиологии в Женском медицинском институте. В 1909 г. Советом Повивально-гинекологического института избран заведующим лабораторией, в каковой должности состоит и поныне.

«Летом 1901 г. посетил заграничные физиологические лаборатории. . .

«С 1903 г. читал лекции по физиологии на курсах руководителей физического образования и в Высшей волевой школе, с 1905 г. читает лекции в Зубоврачебной школе д-ра Пашутина и с 1907 г. — в школе Суткина.

«Имеет следующие ученые труды: 1) К вопросу о двусторонней проводимости первого волокна. Дневник XI съезда врачей и естествоиспытателей, № 10, 1901. 2) О двусторонней проводимости нервного волокна. Докторская диссертация, 1904. В этих работах изложены опыты автора, имеющие целью наиболее точно решить вопрос о двусторонней проводимости нервного волокна. . . Все опыты автора оказались в пользу двусторонней проводимости. 3) О влиянии искусственного питания по способу Локка на возбудимость нервных элементов. Больничная газета Боткина, 1902, № 27. В работе сравнивалось переживание центральных и периферических нервных элементов при питании их локковской жидкостью. Исследованию подвергались: блуждающий нерв и его окончания, двигательные нервы и их окончания, нижний брижеечный узел и клетки центральной нервной системы. Для различных элементов оказались различные спо-

ки переживания, указывающие на их биологическое различие. 4) К вопросу о влиянии излучения радия на скорость нервного возбуждения. Обозрение психиатрии, № 3, 1912. Автор исследовал влияние лучей радия (α , β , γ) на скорость распространения нервного возбуждения. Опыт делался на седалищном нерве лягушки при помощи микрографа Helmholtz'a. Влияние не было замечено. Тогда автор выводит, что описанные другими авторами изменения в функциях нервной системы нужно приписать изменению ткани под влиянием лучей, вторично отражающемуся на их функции. 5) Zur Frage über die zeitripetalen Nerveis der Arterien. Pflügers Archiv, Bd. 146. Автор анализировал опыт Latschenberger u. Deahna относительно центростремительных нервов кровеносных сосудов. Этим нервам приписывалось важное регулирующее влияние на общее кровяное давление. Автор прежде всего рещал вопрос: это влияние на общее кровяное давление¹ происходит ли от всех отдельных кровеносных сосудов или только от определенных? Посредством раздражения крупных артерий и вен он убедился, что это влияние может исходить только от капилляров. Применялось механическое, электрическое и химическое раздражение, причем особенно тщательно разработано механическое, как наиболее подходящее к натуральным условиям. 6) Zur Lehre vois der zentripetalen Nerven der Blutgefäse. Pflügers Arch., Bd. 147. Автор, пропуская дефибрированную кровь через ампутированную, соединяющуюся с телом посредством нервов конечность, убедился, что только давление в 760 мм, которое вызывает разрыв капилляров этой конечности, обуславливает прессорный эффект в остальной кровеносной системе животного. То же дает и химическое раздражение (ляписом) сосудов изолированной конечности, причем наблюдалось отложение серебра в ткани. Отсюда автор выводит, что местом раздражения являются не сами сосуды с их нервами, а окружающая ткань и ее нервы. Так как при зажимании артерии конечности наблюдалось тоже понижение общего кровяного давления животного, то автор относит его на счет задушения ткани и раздражения тех же нервов. 7) К вопросу о характере действия на организм продуктов внутренней секреции. Журнал акушерства и гинекологии, т. 27, № 11. Автор рещал вопрос: образуются ли или нет антитела на продукты внутренней секреции половых желез в собственном теле? Многочисленные и продолжительные опыты дают отрицательный результат. Отсюда автор заключил, что все вещества, которые образуются в организме, являются ли они простым продуктом для питания ткани или служат для их раздражения, не вызывают образования этих тел. 8) Электрические явления в коре головного мозга. Обозрение психиатрии, 1912. Автор переисследовал вопрос о тока действия в головном мозгу, предварительно при различных предосторожностях установил вообще существование электромоторных явлений в неповрежденном мозгу. Токи эти слабы и обнаруживают весьма значительные самопроизвольные колебания. Затем токи изменяются при понижении кровяного давления, асфиксии, при давлении, при сжатии и химическом раздражении поверхности мозга, и при наркозе. При раздражении кожных и мышечных нервов не удалось наблюдать колебаний, но значительные колебания наступали при раздражении зрительного нерва и световом раздражении глаза.

«Все эти работы автора свидетельствуют об обширном знакомстве его с разнообразными методами физиологии, как с самым тонким инструментальным, так и с вивисекционным и хирургическим. В результате работ оказались точно установленные факты. Обращает на себя внимание полная самостоятельность автора, почти исключительно работавшего на свои темы. Принимая в расчет, кроме этих научных заслуг, продолжительное пребывание д-ра Кауфмана в лаборатории в качестве практиканта, затем помощника и наконец самостоятельного заведующего, а также давнюю лекторскую практику, комиссия признает его права на звание приват-доцента по физиологии в Академии и предлагает допустить его до чтения пробных лекций. С.-Петербург. Мая 7 дня, 1913 год. «Проф. И. Павлов. Проф. В. Кореневский. Проф. Н. Краков».²

Приведенный отзыв во многих отношениях интересен. Обращает на себя внимание указание на «полную самостоятельность» П. Ю. Ростовцева (Кауфмана) в выборе научных тем. Это нельзя понимать буквально, так как электрофизиологические темы несомненно навеяны работой автора в клинической лаборатории акад. В. М. Бехтерева. Весьма интересно положительное отношение И. П. Павлова к работам П. Ю. о центростремительных нервах сосудов, т. е. об интероцепторах сосудистой системы. Отметим, что из отзыва выпала статья П. Ю. Ростовцева на эту же тему, опубликованная в 1912 г. в «Военномедицинском журнале». Указанная статья никем в настоящее время не упоминается. Ее нет в подробных исторических обзорах вопроса, принадлежащих М. Г. Дурмишьяну (1956) и, несколько ранее, — В. Н. Черниговскому (1943). А между тем в ней содержатся интересные данные. Статья вызвала обстоятельный ответ С. Михайлова (1912), как известно, много сделавшего по изучению рецепторов сосудов и сердца. Михайлов, ссылаясь на наличие в стенках сосудов многочисленных рецепторов, описанных им, отказывался соглашаться с Кауфманом и писал, что в его утверждениях «имеется, быть может, лишь частичное выражение истины».

¹ В оригинале опечатка — «влияние».

² ФЦГВИА, ф. 749, оп. 42 (1913), д. 139, л. 3—4 об.

нение к зоне Людвиг—Циона. В чем причина этой неудачи? Не соглашаясь с методикой Пагано, которая в самом деле обладала весьма большими дефектами, П. Ю. прибегнул к механическому раздражению сонной артерии. Внутри артерии он вводил тонкую и эластичную резиновую трубку, «наглухо закрытую на одном конце». Через другой конец трубка заполнялась жидкостью. Давление и, соответственно, степень растяжения контролировались с помощью манометра. Близкая методика была описана совсем недавно И. Р. Петровым и А. А. Зорькиным (1954), которые не знали своего предшественника. Однако положительных результатов, пользуясь своей методикой, П. Ю. не получил, хотя и применял очень высокие давления. Чем же это надо объяснить? Ведь сама методика получила одобрение И. П. Павлова и Н. П. Кравкова, как следует из отзыва. Оказывается, что для растяжения автор избрал ту часть *a. carotis*, которая находилась между ее «началом и отхождением *a. thyreo-idea super*», поскольку на «рефлекторную чувствительность» именно этого отрезка сонной артерии «указывал Пагано». Этим самым из растяжения в опыте была исключена область *sinus caroticus*. Для получения мощного рефлекторного эффекта надо было удлинить.

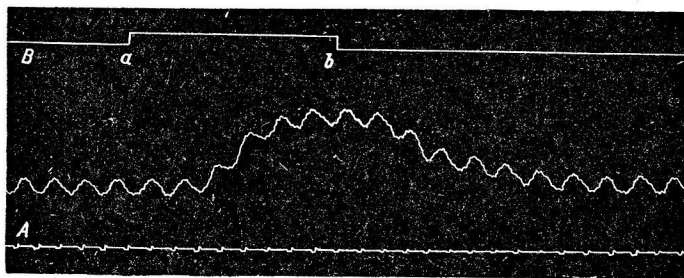


Рис. 2. Рефлекторный подъем кровяного давления в общем русле при введении раствора ляпис в изолированную, сохранившую нервную связь с мозгом, сосудистую систему ноги собаки.

Снизу *сверху*: отметка времени (А); кровяное давление; отметка введения раствора (В, а—b).

полюю резиновую трубку (имевшую длину свыше 16 см) только на 1 см и довести ее до отхождения внутренней сонной артерии, но П. Ю. этого не сделал.

Из других работ, отмеченных в отзыве И. П. Павлова, несколько слов скажем только о статье «Электрические явления в коре головного мозга». Статья эта переиздавалась в 1949 г. (сб. «Первые отечественные исследования по электроэнцефалографии», с предисл. Г. В. Архангельского). Ценность ее общепризнана. Многие факты (например, сопряженное торможение в корковом представительстве зрительного анализатора) описаны в работе П. Ю. впервые.

На этом мы позволим себе закончить краткую характеристику научной деятельности П. Ю. Ростовцева, ученика И. П. Павлова и В. М. Бехтерева.

ЛИТЕРАТУРА

- Дурмишьян М. Г. О механизме эффектов афферентных раздражений. Медгиз, 1956.
- Кауфман П. Ю., Военно-мед. журн., 233, № 5, 1, 1912.
- Квасов Д. Г., П. С. Купалов, в сб. «50 лет I ЛМИ», 142, Л. 1947.
- Михайлов С., Обзорение психиатр., невролог. и экспер. психолог., № 11, 659, 1912.
- Павлов И. П. (1902), Полн. собр. соч., 6, 196, 1952.
- Петров И. Р. и А. А. Зорькин, Физиолог. журн. СССР, 40, № 3, 356, 1954.
- Ростовцев П. Ю., Физиолог. журн. СССР, 23, № 3, 351, 1937; Тр. 15-го Международн. конгресса физиолог., М.—Л., 975, 1085, 1935.
- Черниговский В. Н. Афферентные системы внутренних органов. Изд. ВММА, 1943.

PAVEL YURIEVITCH ROSTOVITSEV AND EVALUATION OF HIS SCIENTIFIC ACTIVITY BY I. P. PAVLOV

By D. G. Kvasov and A. K. Fedorova—Grot

Leningrad

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Л. А. Фирсов. Изменение электрической активности мозжечка при интероцептивном раздражении желудка и мочевого пузыря	3
В. И. Бабушкин, П. К. Исаков, В. Б. Малкин, В. В. Усачев. Изучение биоэлектрической активности скелетной мускулатуры у человека при действии радиальных ускорений	10
А. И. Караев, Н. А. Мушкина. Влияние раздражения механорецепторов мочевого пузыря на электрические процессы в скелетных мышцах	14
А. С. Мозжухин. Влияние последствий удаления поджелудочной железы на ЭДС возбуждения и повреждения скелетной мышцы	18
П. Ган. К вопросу о развитии терморегуляторного полиинно у щенков	23
В. Г. Старцев. Рефлексы с каротидных изгибов на пищеварительный тракт	29
Н. Н. Полякова. Изменения экстероцептивных и интероцептивных условных рефлексов при выключении барьерной функции печени	37
Л. Н. Зефирова и Г. И. Полетаев. О некоторых механизмах рефлекторной контрактуры передней брюшной стенки	45
Л. Г. Павлик. К характеристике условнорефлекторной деятельности овец	52
А. А. Алиев. Влияние прозерина на двигательную функцию пищеварительного тракта у овец	57
<i>Методика физиологических исследований</i>	
К. С. Фомина. Модификация метода ангиостомии	60
В. Л. Данскер. Метод прижизненной микроскопии сосудов уха кролика	62
С. Ш. Саканян. Аппарат для графической регистрации всасывания и тонуса кишечной петли	67
Г. Н. Архипов. Методика наложения хронической фистулы матки лошади	71
С. Л. Бебчук. К методике физиологического изучения сокращений матки животных	73
<i>Из истории физиологической науки</i>	
Д. А. Бирюков. Заметки об основных этапах развития рефлекторной теории (к 100-летию со дня рождения Чарльза Шеррингтона)	77
Д. Г. Квасов и А. К. Федорова-Грот. Павел Юрьевич Ростовцев и оценка его научной деятельности И. П. Павловым	82

CONTENTS

L. A. Firs ov. Alteration of cerebellar electrical activity by interoceptive stimulation of stomach and urinary bladder.	3
V. I. Babushkin, P. K. Isakov, V. B. Malkin, V. V. Usatchev. Investigation of bioelectric activity of skeletal muscles in man exposed to radial acceleration.	10
A. I. Karaev and N. A. Mushkina. Effects of stimulation of mechanoreceptors of the urinary bladder upon electrical phenomena in skeletal muscles	14
A. S. Mozzhukhin. Effects of pancreatectomy upon excitation and injury potentials of skeletal muscles	18
P. Hahn. The development of thermal panting in puppies	23
V. G. Startsev. Gastrointestinal reflexes from carotid bodies	29
N. N. Poliakova. Modification of conditioned exteroceptive and interoceptive reflexes following suppression of detoxifying hepatic function	37
L. N. Zefirov and G. I. Poletaev. Some mechanisms underlying reflex contraction of the abdominal wall	45
L. G. Pavlik. Data on higher nervous activity of sheep	52
A. A. Aliev. Effect of proserine upon gastrointestinal motility in sheep	57

Techniques of physiological experimentation

K. S. Fomina. A modified technique for angiostomy	60
V. L. Dansker. Technique for microscopic study of blood vessels of the rabbit ear	62
S. Sh. Sakanian. Device for simultaneous recording of absorption and tonus in a bowel loop	67
G. N. Arkhipov. Method of formation of chronic uterine fistula in the horse	71
S. L. Bebtchuk. Physiological investigation of uterine contractility in animals	73

Historical notes

D. A. Biriukov. Landmarks in the development of the theory of reflex activity. (On the centenary of Charles Sherrington's birth)	77
D. G. Kvasov and A. K. Fedorova-Grot. Pavel Yurievitch Rostovtsev and evaluation of his scientific activity by I. P. Pavlov	82



К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

В «Физиологическом журнале СССР им. И. М. Сеченова» публикуются экспериментальные исследования по актуальным вопросам физиологии человека и животных, новые методические приемы исследования, а также статьи по биохимии и фармакологии, имеющие физиологическую направленность; статьи по истории физиологической науки, рецензии на новые учебники и монографии по физиологии, краткие отчеты о научных конференциях и съездах.

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.

К рукописи должен быть приложен список литературы, который помещается в конце статьи и должен включать только тех авторов, имена которых упоминаются в тексте статьи. В список включаются в алфавитном порядке сначала русские авторы, а затем иностранные. После названия журнала или книги указываются: том №, страница, год, например: Петрова Н. И., Физиолог. журн. СССР, 19, 137, 1953; номер тома выделяется подчеркиванием; при указании иностранных журналов следует придерживаться международной транскрипции.

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

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

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

Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи.

В случае возвращения статьи автору на переработку первоначальная дата ее поступления сохраняется за ней в течение срока до 2 месяцев.

В случае невозможности помещения статьи в «Физиологическом журнале» один из двух экземпляров рукописи может быть возвращен автору.

Редакция просит авторов в конце статьи указывать свой домашний и служебный адрес, а также имя и отчество полностью.

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