

П-1

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И   И .   М .   С Е Ч Е Н О В А



Том XLIV, № 2

ФЕВРАЛЬ



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

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

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

Члены редакционной коллегии:

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

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

## К ФИЗИОЛОГИЧЕСКОМУ ОБОСНОВАНИЮ РЕЖИМА РАБОТЫ НА КОНВЕЙЕРЕ

*З. М. Золина, С. И. Крапивинцева, Е. А. Бабаева, Е. В. Подоба*

Лаборатория физиологии труда Института гигиены труда и профзаболеваний  
АМН СССР, Москва

Конвейерный метод труда при рациональном использовании его позволяет не только улучшить условия труда, но и значительно повысить его производительность.

Одним из важнейших условий дальнейшего повышения производительности труда является предупреждение развития утомления и тесно связанного с ним неблагоприятного влияния монотонности, возникающей как следствие упрощения операций при конвейеризации. Широкое распространение и огромная перспектива развития конвейерного метода определяют важность вопросов физиологического обоснования и организации рационального режима работы на конвейере. Этими вопросами в течение ряда лет занимается Лаборатория физиологии труда Института гигиены труда и профзаболеваний АМН СССР совместно с инженерами производств, Научно-исследовательским институтом физической культуры и Институтом охраны труда.

Наши исследования свидетельствуют о том, что изучение работоспособности на протяжении рабочего дня является основой для физиологической рационализации режима с учетом правильного распределения темпа работы в течение дня и обеспечения ритмичности. Наблюдения проводились непосредственно на производстве при конвейерной сборке различных изделий (радиоламп, часов, портфелей) и конвейерной обработке металла.

В основе оценки состояния работоспособности на протяжении рабочего дня и вытекающего из нее рационального построения режима труда на конвейере наряду с закономерностями изменений ряда физиологических функций в течение рабочего дня лежали закономерности формирования и нарушения двигательных динамических стереотипов.

Состояние двигательного анализатора изучалось фотохронометражем работы (в течение 242 дней) и исследованием латентного периода двигательной реакции (на протяжении 108 дней) у 26 человек. Для оценки состояния зрительного анализатора исследовалась возбудимость и функциональная подвижность последнего: определялись реобазы и критическая частота исчезновения фосфена (данные получены при обследовании 106 человек). Проводились также специальные исследования состояния высшей нервной деятельности (устойчивости внимания, латентного периода и величины условного рефлекса) и состояния сердечно-сосудистой системы. Состояние работоспособности характеризовалось в основном степенью устойчивости динамического стереотипа на протяжении рабочего дня.

Об устойчивости динамического стереотипа можно судить, в частности, по длительности рабочей операции, по различию этого времени в тот или иной период дня и по приспособлению функций.

Существует множество как машинных, так и ручных операций; однако каждую операцию составляют определенные движения (приемы работы), следующие друг за другом в определенном порядке для осуществления трудовой цели. Отдельные приемы работы и их порядок внутри каждой операции в известной мере закрепляются при обучении и последующей тренировке в процессе работы. Однако создаваемый таким образом динамический стереотип даже у стажированных рабочих изменяется на протяжении рабочего дня, отражая сдвиги в состоянии работоспособности. Изменения средней длительности операции за каждые полчаса работы в разные периоды рабочего дня, учитываемые фотохронометражем, при одновременном учете производительности, качества и напряженности работы (по проценту свободного времени в процессе работы) являются важным показателем состояния работоспособности. Анализ всех этих важных факторов рабочего процесса позволил сгруппировать их в дальнейшем по направленности физиологических процессов.

Характеристика основного направления изменений двигательного динамического стереотипа приводится на рис. 1, где представлены результаты обследования группы работниц Пензенского часового завода, выполнявших ряд сложных операций по сборке ручных часов.

В начале работы обычно в течение непродолжительного времени (около 15—30 мин.) имеются признаки неустойчивости динамического стереотипа, отражающие состояние вработываемости. Эти признаки выражаются в увеличении длительности рабочих операций при большом различии во времени, требующемся на их выполнение. Неустойчивость динамического стереотипа сменяется устойчивым его состоянием, являющимся признаком высокой работоспособности, когда операции укорачиваются и становятся более сконцентрированными во времени. Это состояние удерживается более или менее длительно, в зависимости от характера операций, напряженности работы и тренированности рабочих. Чем больше напряженность и сложность работы и чем меньше тренированность исполнителя, тем быстрее появляются признаки нарушения динамического стереотипа, возникающие как следствие начинающегося утомления при работе. Они проявляются (рис. 1) в увеличении продолжительности рабочей операции и снижении производительности труда при более или менее близкой степени напряженности работы (имеется в виду процент свободного времени в процессе работы). Такого рода нарушения динамического стереотипа, как правило, наблюдаются в конце рабочих периодов, т. е. отрезков работы между перерывами, но в общем гораздо сильнее выражены во второй половине рабочего дня. Необходимо отметить, что эти признаки известного напряжения в процессе работы до рационализации режима встречались на нашем материале в 89% всех дней наблюдения. Что касается так называемого «конечного порыва», то лишь иногда к концу работы (за последние 30 мин.) удавалось его отметить в виде укорочения рабочих операций, в связи с общей установкой на окончание работы.

Приведенные выше сдвиги в состоянии динамического стереотипа при работе на конвейере носят закономерный характер, отражая изменения в состоянии работоспособности на протяжении рабочего дня. Данные о неблагоприятном влиянии развивающегося утомления на устойчивость динамического стереотипа находят свое подтверждение при прочих равных условиях в повышении устойчивости последнего после перерывов в работе. На рис. 2 представлен соответствующий материал для 3 работниц на разных участках конвейера до и после одного 10-минутного перерыва, с 10 ч. 30 м. до 10 ч. 40 м. (начало работы в 8 часов).

Каждая точка представляет собой продолжительность отдельной операции, выполненной в течение 30 мин.

За 1 час до перерыва (рис. 2) у всех работниц наблюдался большой разброс крайних значений продолжительности операций, т. е. наряду с операциями малой длительности многие из них требовали значительного времени. Как уже отмечалось, в этом находит свое отражение влияние нарастающего утомления при работе. Перерыв отчетливо оказал положительное влияние на устойчивость динамического стереотипа. Характерным для этого состояния является уменьшение продолжительности, а вместе с тем и вариабильности времени, требующегося на осуществление операции.

Необходимо отметить, что устойчивость динамического стереотипа зависит не только от периода рабочего дня, но и от характера работы. Даже у тренированных рабочих при работах, требующих тонкой и точной координации движений, перерывы в работе могут иногда нарушать динамический стереотип. Этот «сбой» стереотипа выражается в некотором временном (как правило, в течение первых 30 мин. после перерыва) увеличении длительности рабочей операции. Анализ частоты такого рода нарушений стереотипа при сборке ручных часов «Победа» (на заводе в Москве) показывает, что чаще всего (в 59.1% всех дней наблюдения) они наблюдаются после часового обеденного перерыва, а затем после первого 10-минутного перерыва (в 52.4% случаев); последнее обстоятельство, с нашей точки зрения, следует поставить в связь с меньшей устойчивостью динамического стереотипа в самом начале рабочего дня. При других работах, не требующих такой тонкой координации движений, как при сборке часового механизма, это явление было выражено менее значительно, встречалось реже. Следовательно, можно предполагать, что чем более тонкая координация движений необходима при выполнении рабочей операции, тем менее устойчив динамический стереотип.

Описанный характер динамического стереотипа на протяжении дня (по данным фотохронометража) согласуется с другой характеристикой состояния двигательного анализатора, а именно — латентными периодами простых двигательных реакций, исследованных на протяжении рабочего дня (с помощью миллисекундомера). А. Г. Иванов-Смоленский (1949) указывал, что такая простейшая связь между сигналом и движением, выявляемая при исследовании двигательных реакций, обладает всеми основными чертами условной связи.

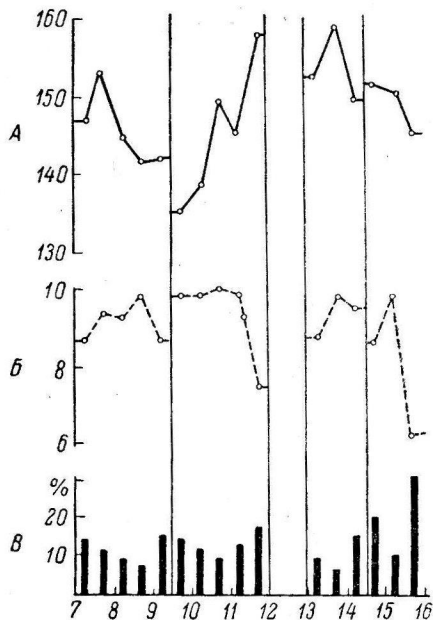


Рис. 1. Среднее изменение работоспособности на протяжении рабочего дня при конвейерной сборке часов «Победа» (по средним данным).

А — изменение средней длительности операции; Б — изменение производительности труда (в штуках за каждые 30 мин.); В — изменение среднего количества свободного времени в процессе работы. По оси ординат — для А — время в секундах, для Б и для В — свободное время в процентах ко всему рабочему времени; по оси абсцисс — часы работы. Черные столбики — процент свободного времени в процессе работы. Вертикальные линии — перерывы в работе.

На рис. 3 представлены на протяжении рабочего дня у разных групп работающих латентные периоды зрительно-моторной реакции: I группу составляли нетренированные лица (стаж работы от 5 до 7 месяцев); II группу — тренированные (со стажем 4—12 лет), с отчетливо выраженными признаками напряжения при работе; III группу — тренированные (со стажем от 3—8 лет), с менее выраженным напряжением при работе, и, наконец,

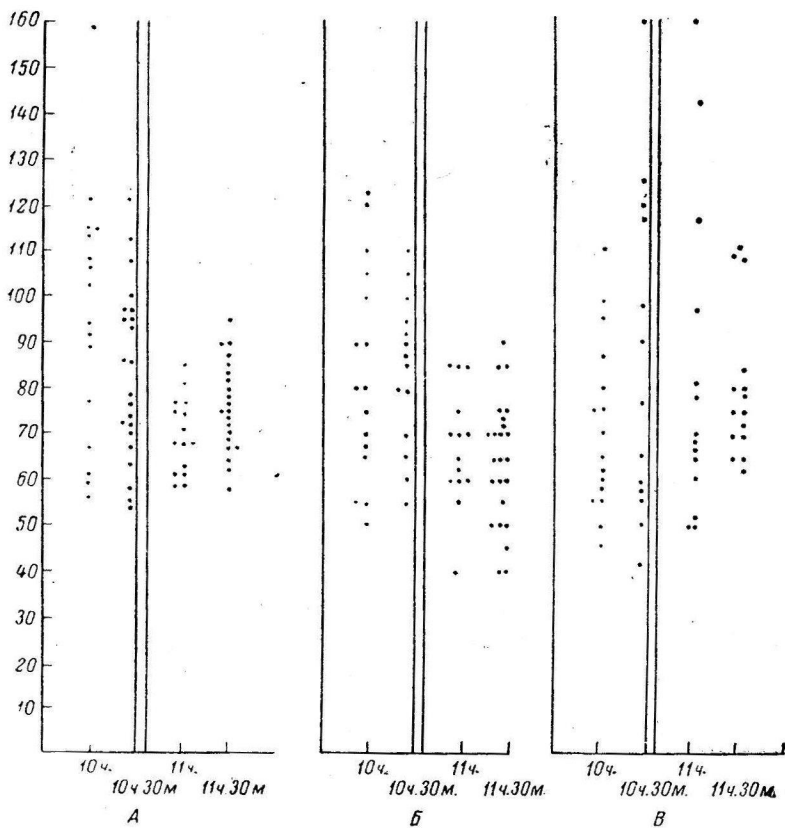


Рис. 2. Влияние перерыва в работе на состояние динамического стереотипа у работниц Пензенского часового завода при конвейерной сборке часов.

А — Бе—ва (23 XI 1954); Б — Бу—ва (22 XI 1954); В — Г—на (20 XI 1954). По оси ординат — длительность рабочей операции в секундах; по оси абсцисс — часы работы. Дейющие вертикальные линии — перерывы в работе. Точками обозначены отдельные рабочие операции.

IV группу — тренированные (стаж 3—6 лет) с отсутствием (по данным хронометража) признаков напряжения в работе. Как видно из данных, представленных на рисунке, латентные периоды двигательной реакции возрастают тем больше, чем больше была напряженность при работе и меньше тренированность.

Это положение подтверждается и динамикой сдвигов латентных периодов на протяжении рабочего дня: латентные периоды в процессе работы и к концу ее резко возрастают и значительно превышают исходный уровень.

Латентные периоды двигательных условных рефлексов, исследованные рече-двигательной методикой А. Г. Иванова-Смоленского, также, как правило, возрастают в процессе работы в большей или меньшей

мере в зависимости от напряженности работы. Если величины латентных периодов до работы принять за 100%, то после напряженной работы они колеблются от 130 до 196%; после менее напряженной работы — от 126 до 160%, а после работы, где признаков напряжения не удастся отметить, от 100 до 126%.

Следовательно, нарушение динамического стереотипа при нарастающем напряжении в процессе работы проявляется в увеличении продолжительности операций и в большем различии их длительности в снижении производительности труда. Параллельно с этими изменениями увеличиваются латентные периоды двигательных реакций. Надо полагать, что эти изме-

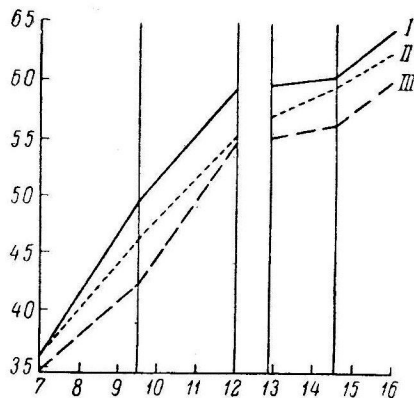
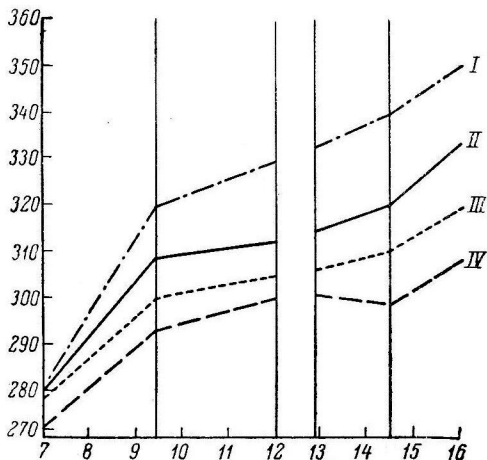


Рис. 3. Латентные периоды зрительно-моторной реакции на протяжении рабочего дня при работе разной напряженности и тренированности (конвейер при конвейерной сборке ручных часов «Победа»). Данные 2918 исследований, полученных на рабочих в течение 84 дней.

I, II, III, IV — группы работающих. По оси ординат — латентный период в мсек.; по оси абсцисс — часы работы. Вертикальные линии — перерывы в работе.

Рис. 4. Изменение лабильности зрительного анализатора на протяжении рабочего дня на работе разной интенсивности при конвейерной сборке часов «Победа».

По оси ординат — критическая частота мельканий в гц; по оси абсцисс — часы работы.

нения определяются развитием тормозного процесса в области двигательного анализатора. Они находят свое отражение и в состоянии зрительного анализатора — его функциональной подвижности и возбудимости. Согласно учению Н. Е. Введенского (1892), А. А. Ухтомского (1927), функциональная подвижность или лабильность есть показатель того, сколько отдельных законченных периодов возбуждения данный физиологический субстрат способен осуществить в единицу времени. В наших исследованиях лабильность зрительного анализатора характеризовалась критической частотой исчезновения мельканий фосфена, а возбудимость — реобазой. На рис. 4 приведены соответствующие материалы у стажированных рабочих при работе разной напряженности: I группа — с отчетливо выраженными признаками напряжения при работе, II группа — с менее выраженными признаками напряжения, III группа — при не-напряженной работе.

Как видно из рис. 4, критическая частота исчезновения мельканий фосфена возрастает на протяжении рабочего дня и особенно резко при наиболее напряженной работе (в 60% случаев).

При этом в 40% случаев наблюдалось последующее падение лабильности анализатора к концу рабочего дня (сборка мелких часов «Звезда»,

«Победа»). В условиях менее напряженной зрительной работы (сборка портфелей) падение лабильности зрительного анализатора к концу дня наблюдалось лишь в 20% случаев. Возбудимость анализатора в большинстве случаев на протяжении рабочего дня возрастала, с последующим падением к концу дня в 20—40% случаев.

В нарастании лабильности и возбудимости зрительного анализатора мы усматриваем проявление первой фазы парабьоза (усвоения заданного ритма), падение же обоих показателей свидетельствует, согласно взглядам школы Введенского—Ухтомского, о проявлении второй фазы парабьоза. На основании наших материалов исследования Золина полагает о существовании оптимума в нарастании лабильности зрительного анализатора. Увеличение лабильности выше оптимума во второй половине рабочего дня свидетельствует о начале перехода в пессимальное состояние. Параллельное замедление рабочих движений (по увеличению затрат времени на операцию), связанное с развитием торможения, во второй половине рабочего дня в какой-то мере подтверждает это.

Об этом же свидетельствует, вероятно, уменьшение крутизны нарастания лабильности зрительного анализатора у той же группы работниц после внедрения комплекса рациональных мероприятий, когда не наблюдался оптимум в нарастании лабильности, предшествующий падению лабильности.

Что касается исследованной нами устойчивости внимания (по корректурным пробам) в существующих условиях труда, то в первую половину рабочего дня она чаще не нарушалась и даже в ряде случаев возрастала; обратное явление наблюдалось во вторую половину рабочего дня (снижалось количество прочитанных или зачеркнутых знаков и увеличивалось количество ошибок).

Некоторое представление о состоянии сердечно-сосудистой системы при работе разной напряженности дает изменение частоты пульса на протяжении рабочего дня. Наблюдения производились как в восстановительном периоде, так и непосредственно во время работы (объективная регистрация пульса с помощью пульсометра).

Наблюдения показали, что чем больше физическое усиление и меньше процент свободного времени в процессе работы, тем выше была частота пульса; при равной степени напряженности работы частота пульса во вторую половину рабочего дня была выше, чем в первую.

Представленные материалы исследований при работе на конвейере на часовых заводах, а также другие ранее опубликованные материалы исследований при сборке портфелей, радиоламп и измерительных инструментов дали основание предложить и внедрить на некоторых предприятиях более рациональный режим труда и отдыха. Учитывая большую напряженность во вторую половину рабочего дня, этот период сократили за счет удлинения первого периода (до обеда) на 1.5—2 часа. Введены были также в определенные периоды работы дополнительные перерывы для отдыха и рационально перераспределены существующие перерывы (на фабрике кожаных изделий, на заводе «Калибр», на Московском и Пензенском часовых заводах).

Для сокращения периода вхождения в работу в начале работы была введена разминочная гимнастика, способствующая активизация в настройке всех систем организма для предстоящей работы в определенном ритме. Для поддержания более высокого уровня работоспособности во второй половине рабочего дня (за 1.5—2 часа до окончания работы) был введен активный отдых — физкультурная пауза, построенная на принципе (И. М. Сеченова) переключения мышечных групп или вида их деятельности (Бабаев и Золина, 1956).



Фактор переключения на другой вид деятельности является принципиально важным в снижении монотонности при работе на конвейере; вот почему наряду с рациональным чередованием труда и отдыха, введением физкультурпауз (активного отдыха) работницам было предложено систематически меняться местами на конвейере, что возможно при освоении смежных операций. Положительное влияние указанных мероприятий на работоспособность подтверждается в наших исследованиях.

Полученные материалы дают также физиологическое обоснование для внедрения режима скоростей продвижения ленты конвейера по заданной кривой, постепенно нарастающей в начале дня (с учетом периода вработываемости) и спадающей в конце рабочего дня.

При проверке этого режима (на фабрике кожаных изделий при сборке портфелей) были получены лучшие показатели работоспособности по сравнению с другими режимами скоростей.

На рис. 5 показана вариабильность продолжительности операции «поставить пластину» за каждые 30 мин. рабочего дня при разных режимах скоростей. Верхняя группа А — при равномерной чрезмерно большой скорости конвейера; средняя В — при равномерной средней скорости и нижняя В — при режиме скорости по физиологически обоснованной кривой. Как видно, устойчивость динамического стереотипа наибольшая при режиме скорости по предложенной нами кривой. Данные о состоянии зрительного анализатора и устойчивости внимания подтверждают этот вывод.

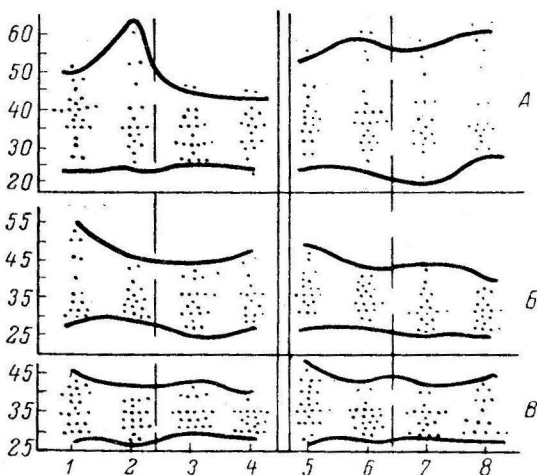


Рис. 5. Устойчивость динамического стереотипа в условиях разных режимов скоростей конвейера при сборке портфелей.

А — при чрезмерно большой скорости конвейера; В — при средней скорости; В — при режиме скоростей по физиологически обоснованной кривой. По оси ординат — продолжительность выполнения операции в секунду; по оси абсцисс — время измерений (в часах от начала работы). Точками обозначены отдельные измерения. Кривыми очерчены крайние значения измеряемых величин в течение дня. Вертикальная линия — перерывы в работе; двойная вертикальная линия — обеденный перерыв.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение существующих условий труда на конвейере на ряде предприятий позволило установить необходимость введения комплекса мероприятий для улучшения условий труда. Основными из них являются: организация бесперебойности в подаче деталей, введение регламентированных перерывов на отдых и производственную гимнастику, а также установление режима скоростей согласно изменению работоспособности в течение рабочего дня и систематическое чередование работниц на операциях.

Кроме указанных выше мероприятий, успешному разрешению поставленной задачи способствуют также и другие меры, снижающие утомляемость или повышающие эффективность отдыха: оздоровление воздушной среды, механизация, удобная рабочая мебель, рациональное люминесцент-

ное освещение и т. д. Введение указанного комплекса мероприятий положительно сказалось на состоянии физиологических функций обследуемых нами работниц-сборщиц. Отмечалась большая устойчивость работоспособности на протяжении рабочего дня, большая устойчивость внимания, уменьшение латентного периода двигательных реакций, меньшее изменение функций зрительного анализатора.

Материалы исследований показали, что задача рациональной организации режима труда и отдыха на производстве может быть решена при условии применения в изучении этого вопроса комплекса физиологических методов, среди которых наряду с изучением состояния функции зрительного и двигательного анализаторов, устойчивости внимания, выносливости одно из первых мест занимает детальный хронометраж на протяжении всего рабочего дня. Изменения продолжительности операций и элементов операций при прочих равных условиях отражают устойчивость динамического стереотипа на протяжении рабочего дня.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабаева Е. А. и З. М. Золина, Теор. и практ. физич. культуры, № 5, 1956.  
 Введенский Н. Е., Arch. physiol., 54, 1892.  
 Золина З. М., Е. А. Бабаева, П. Д. Александров, Е. Н. Артамошина, В. П. Козлов, Ф. М. Дуплякин, И. П. Рахаева и Г. Б. Штейнберг, в сб.: «Вопросы физиологии труда», 98, М., 1957.  
 Золина З. М. и Тихая, М. Г. Гигиена и санитария, № 5, 1953.  
 Иванов-Смоленский А. Г., Физиолог. журн. СССР, 35, № 5, 571, 1949.  
 Крапивинцева С. И. и С. С. Шефер, в сб.: «Вопросы физиологии труда», 118, М., 1957.  
 Сеченов И. М. Избранные произведения, 155, 161, М., 1935.  
 Ухтомский А. А. (1927). Собр. соч., 1, 294, Л., 1950.

Поступило 12 I 1956.

#### PHYSIOLOGICAL FOUNDATION FOR TIMING CONVEYOR WORK PERFORMANCE

By *Z. M. Zolina, S. I. Krapivintzeva, E. A. Babaeva, E. V. Podoba*

From the laboratory of labour physiology, Institute of Labour Hygiene and Professional Diseases, Moscow

Variations of fitness within a working day have been assessed in terms of stability of dynamic stereotypy, as the rational base for timing of performance. Disturbance of dynamic stereotypy due to the onset of fatigue may generally be detected towards the end of each working period (time interval between pauses), especially during the second half of a shift. Such disturbances are revealed by the time employed for individual operations becoming longer and unconstant, by a lowered output, by increased latency of motor reactions. By the end of working hours, functional lability of the visual analyser is enhanced, attention becomes less stable and in some cases pulse rates have been found to rise. Recommendations based upon these findings include a number of regulations, as: additional pauses, timed at specified periods; «warming up» exercise at the start of the working day and during special pauses; changing places occupied by workers at the conveyor; varying conveyor belt speed according to suggested schedule. The positive effect of these recommendations upon performance efficiency of women workers has been confirmed.

## О ВЛИЯНИИ КОФЕИНА И БРОМА НА ВРЕМЯ ЛАТЕНТНОГО И МОТОРНОГО КОМПОНЕНТОВ ДВИГАТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ ЧЕЛОВЕКА

*М. Ф. Пономарев*

Научно-исследовательский психоневрологический институт им. В. М. Бехтерева, Ленинград

Если усложнить простую двигательную реакцию («простую психическую реакцию») дополнительным движением, например предварительным переносом пальца с одного ключа на другой вместо простого нажатия на ключ, то с помощью двух электросекундомеров становится возможным выделить из двигательной реакции два составляющих ее компонента — латентный и моторный — и отдельно измерять величину (время) этих компонентов. Величина и соотношение этих компонентов оказываются характерными не только для разных групп испытуемых (профессиональных, возрастных, спортивных), но отражают и индивидуальные различия лиц внутри одной такой группы (Пономарев, 1955, 1956).

В настоящей работе ставилась цель исследовать влияние кофеина и брома на латентный и моторный компоненты двигательной реакции человека.

### МЕТОДИКА

Исследование производилось на аппарате Платонова. Испытуемый усаживался перед экраном и нажимал пальцем на особый ключ (№ 1), ожидая появления раздражителя, которым служил желтый свет от загорающейся сзади экрана лампочки. Одновременно с появлением раздражителя включались два миллисекундомера. Испытуемый согласно предварительной данной инструкции в ответ на раздражение отпускал ключ № 1, выключая тем самым первый электросекундомер, и нажимал этим же пальцем на ключ № 2, выключая при этом лампочку и второй миллисекундомер. Таким образом отдельно фиксировалось первым секундомером время от момента появления светового сигнала до момента отрыва пальца от исходного ключа (№ 1), и вторым секундомером — общее время реакции, включающее время движения пальца и нажатия им на ключ — выключатель (№ 2). Временем моторного компонента являлась разность между показаниями секундомеров.

Поскольку появление светового раздражителя каждый раз сопровождалось шумом работающих электросекундомеров, исследованная реакция являлась реакцией на комплексный раздражитель, т. е. не только на свет лампочки, но и на шум секундомеров.

В течение каждого опыта (5 мин.) исследовались 23 такие модифицированные простые реакции. С каждым исследуемым в течение одного дня проводилось несколько исследований (5—9), с интервалами между ними в 30 мин. Первые 2—3 опыта проводились без дачи фармакологического вещества — для выработки и упрочения навыка и для получения постоянных величин времени обоих компонентов с целью дальнейшего сравнения их с величинами этих компонентов после дачи соответствующих веществ. Последующие 3—6 опытов проводились уже после дачи кофеина или брома. Возникавшие изменения в величинах компонентов и в их соотношении рассматривались как следствие воздействия кофеина или брома на нервную систему, в частности на кору головного мозга. Кофеин и бром применялись в виде растворов в следующих дозах: 3%-й бромистый натр — 20.0 мл (0.6 г); 0.15%-й натриобензойный кофеин — 10.0 мл (0.015 г).

Т а б л и ц а 1

Время латентного и моторного компонентов двигательной реакции до и после приема брома

Исследуемый	Непосредственно перед приемом брома		Через 50—60 мин. после приема брома		Характер изменений
	латентный компонент	моторный компонент	латентный компонент	моторный компонент	
И—н . . . . .	178	150	160	154	Укорочение латентного.
К—в . . . . .	186	155	158	152	То же.
Л—в . . . . .	178	162	153	152	Укорочение латентного; некоторое укорочение моторного.
М—о . . . . .	162	137	143	140	Укорочение латентного.
П—й . . . . .	164	112	148	124	Укорочение латентного; некоторое удлинение моторного.
С—в . . . . .	165	100	152	102	Некоторое укорочение латентного.
С—в . . . . .	185	125	174	115	Некоторое укорочение латентного; некоторое укорочение моторного.
Т—к . . . . .	139	121	137	136	Удлинение моторного.

В каждом опыте получалось три ряда чисел (по 23 числа в каждом), характеризующих в сотых долях секунды латентное, моторное и общее время реакции. Средняя арифметическая рассчитывалась в мсек.

Исследование простой двигательной реакции было проведено у 24 здоровых мужчин (возраст — от 19 до 22 лет). 8 человек из них были обследованы только с дачей брома, 12 — только с дачей кофеина; 4 человека обследовались один день с дачей брома, другой день с дачей кофеина.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Динамика изменений двигательной реакции после приема брома на время компонентов исследованной реакции иллюстрируется на рис. 1. Латентный компонент реакции, который был по величине значительно больше моторного, после приема 0.6 г бромистого натрия заметно укоротился. Это укорочение отмечается только через 60.90 и 127 мин. после приема брома. Время моторного компонента от действия брома изменилось в противоположном направлении и оказалось несколько увеличенным.

Такой характер изменений наблюдался только в большинстве, но не во всех случаях (табл. 1). У 7 человек из 8 после приема брома отмечалось укорочение латентного компонента. Моторный же компонент у 4 человек остался без существенных изменений, у 2 — оказался несколько укороченным и у 2 — несколько удлиненным.

Для правильного толкования полученных изменений в соотношении компонентов простой двигательной реакции надо учитывать ближайшее отношение солей брома к тормозному процессу. Усиливая процессы внутреннего торможения, бромиды делают их более концентрированными, что доказано в опытах на животных работами П. М. Никифоровского (1910), М. К. Петровой (1925, 1933, 1935), Ф. П. Майорова (1933),

И. С. Розенталя (1933), В. В. Яковлевой (1933), С. И. Гальперина (1934), М. А. Усиевича и Л. М. Георгиевской (1935) и др.

Наиболее выраженным проявлением действия брома было укорочение латентного компонента двигательной реакции. Следовательно, усиление тормозного процесса при действии брома вызывает укорочение латентного компонента реакции. Создалось впечатление, что существует прямая зависимость: чем больше у исследуемого латентное время реакции, тем слабее у него тормозной процесс. Так у исследуемого Т—ка, имеющего самое короткое латентное время (139 мсек.), бром не вызвал еще большего укорочения его. У данного исследуемого нужно предполагать наличие и без того достаточно сильного тормозного процесса, а, как известно, характерное действие брома проявляется только при относительной или абсолютной слабости тормозного процесса.

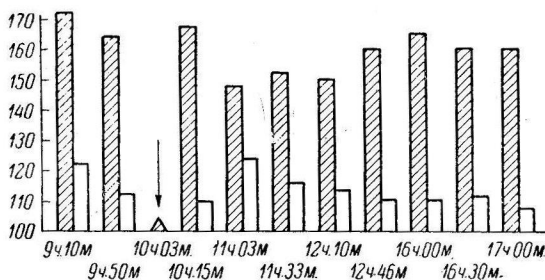


Рис. 1. Длительность латентного и моторного компонентов двигательной реакции у иссл. П—го до и после приема 0.6 г NaBr.

Штрихованные столбики — латентный компонент, белые — моторный компонент. Стрелка — момент приема. По оси ординат — время компонентов реакции в мсек.; по оси абсцисс — время исследования в часах и минутах.

Что касается укорочения или удлинения времени моторного компонента, имевших место после приема брома у 4 человек, то это следует

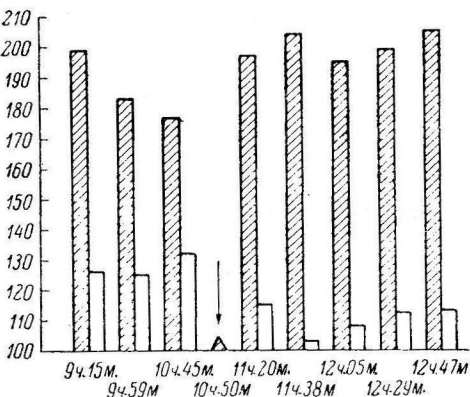


Рис. 2. Длительность латентного и моторного компонентов двигательной реакции у иссл. Л—о до и после приема 0.15 г кофеина.

Обозначения те же, что на рис. 1.

исследуемых представлено в табл. 2. В этой таблице у каждого исследуемого приводятся данные не всех опытов, а также, как в табл. 1, только двух: непосредственно перед приемом кофеина и через 50—60 мин. после его приема, когда, как показали наблюдения, отмечается наибольшее его действие.

У 9 человек из 12 после приема кофеина выявилось укорочение времени моторного компонента; у 7 человек это укорочение сопровождалось одновременным увеличением времени латентного компонента. Таким

объяснять, вероятно, различной степенью концентрации или иррадиации возбуждательного процесса, «наведенного» бромом путем индукции в коре головного мозга.

Влияние кофеина на компоненты простой реакции иллюстрируются на рис. 2.

Из рис. 2 видно, что у исследуемого Л—о после принятия 0.015 г натриево-бензойного кофеина время моторного компонента уже через 30 мин. оказалось укороченным, и это продолжалось в течение двух часов. Длительность же латентного компонента, который и без того был больше моторного, после кофеина оказалась еще более увеличенной.

Действие кофеина на время простой двигательной реакции у других

Таблица 2

Время латентного и моторного компонентов до и после приема кофеина

Исследуемый	Непосредственно перед приемом кофеина		Через 50—60 мин. после приема кофеина		Характер изменений
	латентный компонент	моторный компонент	латентный компонент	моторный компонент	
В—й . . . . .	143	144	182	103	Укорочение моторного; удлинение латентного.
Г—в . . . . .	145	138	160	125	То же.
Г—й . . . . .	135	93	138	92	Без изменения.
Д—в . . . . .	150	135	191	122	Укорочение моторного; удлинение латентного.
Ж—в . . . . .	156	155	151	129	Укорочение моторного.
И—о . . . . .	137	122	136	124	Без изменения.
Л—о . . . . .	178	132	204	103	Укорочение моторного; удлинение латентного.
П—в . . . . .	151	130	143	134	Без изменения.
С—о . . . . .	211	158	245	128	Укорочение моторного; удлинение латентного.
Ф—в . . . . .	133	172	189	157	То же.
Ф—в . . . . .	163	131	183	115	То же.
Я—в . . . . .	177	137	168	125	Укорочение моторного; некоторое укорочение латентного.

образом, действие кофеина на простую двигательную реакцию некоторым образом прямо противоположно действию брома: если бром вызывает укорочение латентного компонента, то кофеин вызывает укорочение моторного и сопутствующее увеличение латентного компонента. Как видно, кофеин имеет прямое отношение к моторному компоненту исследованной нами простой реакции. Зная по работам И. В. Завадского (1908), П. М. Никифоровского (1910), Н. В. Зимкина (1926), А. А. Линдберга (1935) и других, что кофеин усиливает возбуждательный процесс в клетках коры головного мозга, нужно считать, что укорочение моторного компонента как раз и является следствием этого. Следовательно, от степени возбудимости коры, состояния возбуждательного процесса могут зависеть процессы, происходящие в мышечном аппарате при выполнении того или иного движения.

У тех испытуемых, у которых возбуждательный процесс в коре головного мозга и так весьма сильный, причем это сочетается с уравновешенностью нервных процессов (у этих исследуемых наблюдаются наименьшие величины времени не только моторного, но и латентного компонентов), действие кофеина не проявляется: время обоих компонентов остается неизменным.

Что же касается сопутствующего увеличения скрытого времени у большинства испытуемых под влиянием кофеина, то его можно понимать как результат нарушения баланса в коре между процессами возбуждения и торможения. Кофеин способен восстанавливать нарушенный возбуди-

тельно-тормозной баланс, вероятно, только при наличии более или менее значительного ослабления или слабости возбуждательного процесса. Там же, где возбуждательный процесс достаточно сильный, его дальнейшее усиление хотя и возможно, но сопровождается ослаблением тормозного процесса.

Интересно отметить, что состояние повышенной возбудимости коры у испытуемых непосредственно перед опытом, вызванное не кофеином, а другими факторами (эмоциональным, физическим), сказывается на простой двигательной реакции так же, как прием кофеина. Так, например, исследуемый И—н через 27 мин. после приема брома боролся в коридоре со своим товарищем и в опыте через 2 мин. после этого показал укороченные времена моторного компонента и некоторое удлинение латентного (латентное время стало равно в среднем — 182 мсек., а длительность моторного компонента — 140 мсек.; ранее же у него было зарегистрировано соответственно 178 и 150 мсек. См. табл. 1).

Таким образом, сила тормозного процесса в коре головного мозга проявляется при исследовании простой реакции в описанной модификации в величине латентного компонента, а сила возбуждательного процесса — в величине моторного компонента простой реакции: чем больше сила нервного процесса, тем меньше величина (длительность) «соответствующего» компонента.

Наиболее интересными нам кажутся данные, полученные у 4 исследуемых, которым в один день давался кофеин, а в другой (через 10—11 дней) — бром. Эти данные могут послужить некоторым основанием для суждения о типологических особенностях нервной системы исследуемых (табл. 3).

Первое, что обращает на себя внимание в данной таблице, — это разная «исходная» величина компонентов простой реакции у одного и того же испытуемого в разные дни. Следовательно, абсолютная величина времени простой реакции и даже ее компонентов, выявленная в течение только одного дня, не может подлежать «типологическому» истолкованию, так как мы считаем, что типологические особенности высшей нервной деятельности человека должны быть более или менее постоянными. Вероятно, абсолютная величина времени компонентов реакции может характеризовать лишь функциональное состояние коры больших полушарий, постоянно подвижное и изменяющееся. Так, например, более короткое исходное время простой реакции у А—ва во второй день можно объяснить тем, что в этот день он как раз сдавал экзамен и тонус его нервной системы был повышен. Соотношение же величин компонентов двигательной реакции оказывается довольно постоянным.

Если предположить (исходя из всего вышеизложенного), что исходное более короткое латентное время реакции говорит за относительное преобладание тормозного процесса в коре головного мозга исследуемого, а исходное более короткое моторное время — за преобладание возбуждательного процесса, то исследуемых А—ва и С—ва следует отнести по соотношению нервных процессов к уравновешенным, так как у них оба компонента одинаковы, В—о — к неуравновешенным с преобладанием возбуждательного процесса, а В—ча — к тормозному (не слабому, а тормозному!). Принимая здесь во внимание абсолютную величину обоих компонентов, можно ожидать, что у С—ва — более сильные нервные процессы, чем у А—ва, так как даже в разные дни время компонентов у первого короче, чем у второго. Действие кофеина и брома вполне подтверждает такое допущение: если у А—ва кофеин способствовал укорочению моторного компонента, а бром — укорочению латентного компонента (значит, нервные процессы «нуждаются» в усилении их бромом и кофеином), то у С—ва и бром и кофеин смогли только несколько нарушить баланс нервных про-

Таблица 3

Величина латентного и моторного компонентов двигательной реакции до и после приема брома и до и после приема кофеина

Исследуемый	Фармакологическое вещество	Перед приемом вещества		Через 50—60 мин. после приема вещества		Характер изменений
		латентный компонент	моторный компонент	латентный компонент	моторный компонент	
А—в . . .	Бром	150	151	121	140	Укорочение латентного; некоторое укорочение моторного.
	Кофеин	130	134	130	88	Укорочение моторного.
Б—о . . .	Кофеин	153	71	176	52	Укорочение моторного; удлинение латентного.
	Бром	168	55	149	50	Укорочение латентного; некоторое укорочение моторного.
В—ч . . .	Кофеин	106	167	125	142	Укорочение моторного; удлинение латентного.
	Бром	108	155	124	141	То же.
С—в . . .	Кофеин	100	131	120	131	Удлинение латентного.
	Бром	120	132	119	152	Удлинение моторного.

цессов (увеличивая время «противоположных» компонентов), а не усилить их, так как укорочения «соответствующих» компонентов не произошло.

Из табл. 3 видно, что на исследуемого В—ча бром подействовал так же, как и кофеин: вызвал укорочение времени моторного компонента и удлинение латентного периода. Это может быть только при очень сильном тормозном процессе: бром не может усилить и без того сильного торможения, но путем индукции усиливает возбудительный процесс.

Результаты описанных опытов с кофеином и бромом делают ясным, что скорость реакции является показателем не подвижности нервных процессов, как это некоторые априорно считали до сих пор, а их силы. За это говорят также факты, добытые еще в лаборатории В. Вундта (W. Wundt, 1903), о неодинаковой скорости реакции в ответ на различные раздражители (наименьшая скорость — на световой, большая — на звуковой и самая большая — на электрокожный раздражитель) и об увеличении скорости реакции вместе с увеличением силы раздражителя одной и той же модальности. Как видно, эти факты полностью согласуются с павловским законом силы, устанавливающим зависимость силы возбуждения и величины рефлекса от силы раздражения. Вундт нашел, что при очень слабых раздражителях продолжительность реакции оказывалась почти одинаковой для разного типа раздражителей, что также не противоречит этому закону.



В заключение надо сказать, что разделение времени простой двигательной реакции на два компонента — латентный и моторный — не случайно, а имеет достаточное физиологическое обоснование.<sup>1</sup>

#### ВЫВОДЫ

1. Сила тормозного процесса в коре головного мозга проявляется в величине времени латентного компонента двигательной реакции (уменьшая это время).
2. Величина времени (длительность) моторного компонента уменьшается при увеличении силы возбуждательного процесса.
3. Исследование времени простой модифицированной реакции с анализом соотношения ее латентного и моторного компонентов, сочетаемое с приемом кофеина и брома, может быть вполне использовано, вместе с другими методиками и анамнестическими данными, для определения таких типологических свойств высшей нервной деятельности, как уравновешенность и сила нервных процессов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вудвортс Р. Экспериментальная психология. (Перевод с английского). М., 358, 1950.
- Гальперин С. И., в сб.: Матер. к 5 Всесоюзн. съезду физиолог., биохим. и фармаколог., 61, М., 1934.
- Завадский И. В., Тр. Общ. русск. врачей, 75, 269, 1908.
- Зимкин Н. В., Физиолог. журн. СССР, 9, № 1, 176, 1926.
- Линдберг А. А., Докл. АН СССР, 1, 249, 1935.
- Майоров Ф. П., Тр. Физиолог. лаб. акад. И. П. Павлова, 5, 133, 1933.
- Никифоровский П. М. Фармакология условных рефлексов как метод для их изучения. Дисс. СПб., 1910.
- Петрова М. К., Арх. биолог. наук, 25, в. 1—3, 1925; Тр. Физиолог. лаб. акад. И. П. Павлова, 5, 81, 1933; Новейшие данные о механизме действия солей брома на высшую нервную деятельность и о терапевтическом применении их на экспериментальных основаниях. Л., Медгиз, 1935.
- Пономарев М. Ф., Воен.-мед. журн., № 2, 1955; Теор. и практ. физическ. культуры, № 8, 1956.
- Розенталь И. С., Тр. Физиолог. лаб. акад. И. П. Павлова, 5, 167, 1933.
- Усиевич М. А. и Л. М. Георгиевская, Физиолог. журн. СССР, 18, в. 2, 1935.
- Яковлева В. В., Тр. Физиолог. лаб. акад. И. П. Павлова, 5, 97, 1933.
- Wundt W. Grundzüge der Physiologischen Psychologie, III. Leipzig, 1903.

Поступило 21 XII 1956

## EFFECTS OF CAFFEINE AND OF BROMIDES UPON LATENCY AND TIME OF REACTION WITHIN A MOTOR RESPONSE

By *M. F. Ponomarev*

Leningrad

Responses were obtained in such a setting, that the effects of caffeine and of bromide upon latency and upon the motor component could be determined separately, rather than upon total reaction time. It was found, that

<sup>1</sup> В свете полученных фактов становится понятным, почему прежним исследователям не удалось получить четких данных в отношении действия различных фармакологических веществ, и в частности кофеина и брома, на время простой реакции. Дело в том, что до сих пор простая реакция не расщеплялась на компоненты, а исследовалась в ее «классическом» виде, с одним хронометром. Мы видели, что общее время реакции от действия кофеина и брома меняется незначительно: укорочению одного компонента сопутствует чаще всего удлинение другого (особенно при даче кофеина). Именно поэтому Р. Вудвортс в своей книге (1950) говорит, что «кофеин, ускоряющий часто двигательную деятельность, мало влияет на время реакции» и делает вывод: «Воздействие медикаментов на время реакции невелико, если употребляются нормальные дозы».

administration of 0.6 g of sodium bromide to experimental subjects was followed by shortening of the latent period, while the motor component generally remained unaffected. Administration of 0.015 g caffeine sodium benzoate resulted in a reduction of the motor component, whereas latency was prolonged. Bromide failed to reduce the latent period and caffeine failed to shorten the time of the motor effect in subjects displaying low values for these components of the reaction in control experiments. On the assumption that bromides affect inhibitory processes as does caffeine with respect to the excitatory processes, the length of latency should depend on the intensity of the inhibitory process, while the duration of the motor component on that of the excitatory process. By means of reiterated investigations of the effects of caffeine and of bromides upon the components of a simple motor reaction, or even by comparing the relative lengths of these components in serial tests without these drugs, information may be gathered concerning the features determining types of higher nervous activity, i. e. strength and relative balance of nervous processes.

---

## К ВОПРОСУ О РЕЦЕПТОРНОЙ ФУНКЦИИ РОГОВИЦЫ

К. К. Сергеев

Кафедра гистологии Медицинского института, Чита

90 лет назад Конгейм (Cohnheim, 1866), открывший способ золочения нервов, описал интраэпителиальные нервы роговицы. С тех пор многие авторы изучали как морфологию ее нервных аппаратов, так и функции последних. Интраэпителиальные нервные окончания роговицы описаны Гойером (Hoyer, 1866, 1873), Кахалем (Cojal, 1909) и др.

Открытые Краузе (Krause, 1858) в конъюнктиве телянка концевые колбы были позже описаны А. С. Догелем (Dogiel, 1890) в роговице на границе со склерой; в той же области автором описано мощное круговое нервное сплетение. Однако затем некоторые авторы (Freu, 1929, и др.) отмечают, что колбы роговицы отличаются от колб конъюнктивы отсутствием соединительнотканной капсулы. В отношении функции рецепторов роговицы работами Дональдсона (Donaldson, 1885), Фрея и Вебельса (Freu u. Webels, 1924), Штрагхольда (Strughold, 1926), Штрагхольда и Карбе (Strughold u. Karbe, 1925) было показано, что роговица воспринимает холод по краю на границе со склерой на узкой полоске толщиной 1 мм. Холод в меньшей степени воспринимается склерой и углами роговицы конъюнктивы. Указанные авторы признают, что средняя часть роговицы на все раздражители реагирует как на болевые.

Анализируя физиологические и морфологические данные по иннервации роговицы, Фрей (Freu, 1929) заключает, что чувство боли связано со свободными интраэпителиальными нервными окончаниями, а ощущение холода возможно лишь благодаря колбам Краузе.

При рассмотрении всех вышеизложенных литературных данных возникают вопросы:

1. Почему в центре роговицы все раздражители вызывают только болевые ощущения, и действительно ли чувствительность центра роговицы исчерпывается полностью болевой рецепцией?

2. Что собой представляют нервные аппараты краевого нервного сплетения роговицы?

Для разрешения этих вопросов нами были предприняты морфологические и физиологические исследования по изучению иннервации роговицы. Морфология нервных аппаратов была изучена у кошек и собак методикой прижизненной окраски нервов метиленовой синью. В средней части роговицы были выявлены свободные интраэпителиальные нервные окончания, располагающиеся интерцеллюлярно. Интрацеллюлярных концевых образований мы не обнаружили. Толщина интраэпителиальных нервных волокон неодинаковая. Заслуживает внимания характерный факт: в роговице отсутствует роговой слой, и нервные окончания выходят за границу с внешней средой; расположены они достаточно концентрированно. Данный факт можно трактовать как ценное биологическое приспособление, благодаря которому даже слабые раздражители могут

вызвать в области роговицы повреждение нервных окончаний, с чем связано чувство боли и корнеальный рефлекс, предохраняющий глаз от повреждения.

Интересно отметить, что только в роговице имеется столь поверхностное расположение рецепторов; нервные же окончания в эпителии кожи всегда оканчиваются на границе с зернистым слоем (Langerhans, 1868; Лавдовский, 1885; Szymonowicz, 1895; Догель, 1903; Мартынов, 1913; Зазыбин, 1951, и др.).

На границе роговицы со склерой нами было обнаружено мощное круговое сплетение, в котором нередко встречаются инкапсулированные клубочки. Инкапсулированные нервные аппараты не обнаружены (рис. 4). Так как на основании физиологических исследований вышеприведенных авторов известно, что холодовые раздражители воспринимаются лучше всего по краю роговицы, где, как оказалось, отсутствуют колбы Краузе, а конъюнктива, где эти колбы имеются, значительно слабее реагирует на холод, то естественно заключить, что колбы Краузе не являются специфическими холодовыми рецепторами, как это было принято считать.

Исходя из собственных морфологических данных, мы провели опыты по выяснению рецепторной функции средней части роговицы, где встречаются лишь интраэпителиальные нервные аппараты. Так как причиной болевых ощущений при действии различных раздражителей на среднюю часть роговицы можно считать поверхностное расположение интраэпителиальных рецепторов и вследствие этого их легкую повреждаемость, то было решено воздействовать на роговицу, исключив травматизацию нервных окончаний, чтобы выяснить возможность возникновения тактильных и термических ощущений, связанных с раздражением центра роговицы. В качестве механических раздражителей были взяты волоски, равные в поперечнике 13 (сила давления 1 мг) и 83 (сила давления 8 мг) микронам.

В качестве холодового раздражителя были избраны пары хлорэтила. В первой серии опытов (для сравнения с результатами исследований прежних авторов) пары выпускались через стеклянную капиллярную трубочку, при этом были получены ориентировочные данные о рецепции роговицей холодовых раздражителей. Во второй серии опытов ампула с хлорэтилом была вмонтирована в конус, благодаря чему пары хлорэтила выходили лишь через отверстие конуса диаметром 1.5 мм (рис. 2). Расстояние от ампулы до выходного отверстия конуса было равно 15 см. Температура у выходного отверстия при прохождении паров хлорэтила была равна  $+19^{\circ}$ . Выходное отверстие конуса подносилось к исследуемой точке поверхности глаза на минимально малое расстояние (около 0.5 мм).

В первой серии опытов на роговицу оказывалось действие механическими (волоски) и холодовыми (пары хлорэтила) раздражителями. Опыты были проведены на студентах. Всего было обследовано 50 человек.

В первой серии опытов получены следующие результаты:

1. При прикосновении к центру роговицы волоском диаметром 13 микрон все испытуемые ощущали прикосновение, т. е. возникало тактильное ощущение, но не боль.

2. При прикосновении к центру роговицы волоском диаметром 83 микрона все испытуемые ощущали боль.

3. При прикосновении к склере волоском диаметром 83 микрона 23 человека (46%) ощущали прикосновение, а 27 человек (54%) не испытали при этом никаких ощущений.

4. При действии паров хлорэтила на роговицу, склеру и веко (на равном расстоянии) у 44 человек (88%) роговица имела наиболее низкий

порог раздражения и ощущение холода в этом месте было сильнее, чем в области склеры. Наиболее слабое ощущение холода было отмечено в области века. 6 человек (12%) не могли дать точных показаний о степени ощущений.

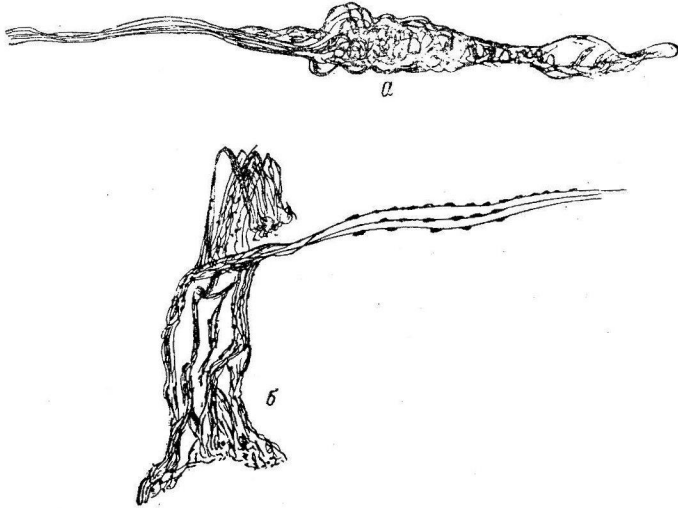


Рис. 1. а и б — неинкапсулированные клубочки в сплетении по краю роговицы. Метиленовая синь.

Во второй серии опытов передняя поверхность глаза подвергалась действию паров хлорэтила через вышеописанное выходное отверстие конуса. Опыты проведены на 30 студентах; получены следующие данные:

1. При действии паров хлорэтила на центр роговицы все испытуемые ощущали холод.

2. Из 30 человек 25 (83%) по краю роговицы ощущали холод сильнее, чем в центре роговицы; 3 человека (10%) в центре роговицы сильнее ощущали холод, чем по краю роговицы, и 2 человека (6.6%) в центре и по краю роговицы ощущали холод одинаково.

3. В области склеры 22 человека (73.4%) ощущали холод слабее, чем в центре роговицы, а 8 человек (26.6%) в области склеры и в центре роговицы ощущали холод одинаково.

4. При данных условиях опыта из 30 человек 29 не ощущали холода в области верхнего века и лишь у одного (3.3%) при воздействии хлорэтила на эту область отмечено ощущение холода.

На основании обследования 80 человек в двух сериях опытов и собственных гистологических исследований по иннервации роговицы, а также учитывая литературные данные, можно сделать следующие выводы:

#### ВЫВОДЫ

1. При действии специфических раздражителей на область центра роговицы (при соблюдении условий, исключающих травму нервных окон-

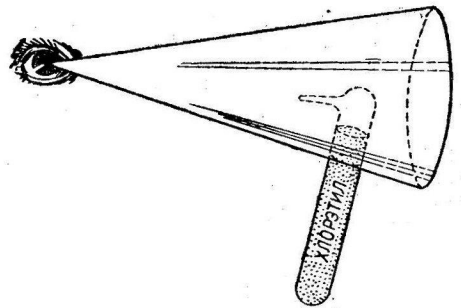


Рис. 2. Конус для локального действия холодным раздражителем на расстоянии. В конус вмонтирована ампула с хлорэтилом. Диаметр выходного отверстия конуса 1.5 мм.

чений) возможны тактильные и термические (холодовые) ощущения.

2. В связи с расположением по краю роговицы мощного нервного сплетения и значительной концентрации в этой области концевых нервных аппаратов холодовые раздражители вызывают здесь более значительные специфические ощущения, чем в других местах поверхности глаза.

3. В области склеры в связи с меньшей концентрацией нервных аппаратов и более глубоким, чем в роговице, их расположением для тактильных и холодовых раздражителей порог более высок, чем в области края и центра роговицы.

4. Интраэпителиальные нервные окончания роговицы адекватно реагируют не только на болевые, но и на тактильные и термические (холодовые) раздражители.

5. Поскольку порог для холодовых раздражителей в области роговицы, где нет колб Краузе, значительно ниже, чем в области конъюнктивы и века, где имеются колбы Краузе, последние не могут расцениваться как специфические холодовые рецепторы, как это было принято считать.

6. На основании всего вышеизложенного можно полагать, что контактные экстероцепторы гистологически различной степени сложности могут специфически реагировать на тактильные, болевые и термические раздражители. При этом тактильные ощущения возникают в результате смещения концевого нервного аппарата; ощущение боли связано, по видимому, с повреждением нервного окончания; термические же ощущения (тепло, холод), надо полагать, связаны с повышением или понижением под влиянием высокой или низкой температуры, действующей на рецептор, скорости биохимических реакций в нервном окончании.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Догель А. С., Зап. имп. Акад. наук, 14, № 8, 43, 1903.  
 Зазыбин Н. И., Тр. 5-го Всесоюзн. съезда анат., гистолог., эмбриолог., 599, Л., 1951.  
 Лавдовский М. Д., Военно-мед. журн., 52, кн. 5, 1885.  
 Мартынов В. Нервные аппараты в соске человека и млекопитающих. Дисс. СПб., 1913.  
 Cajal R. Hystologie du syst. nerveux, 1, 464, Paris, 1909.  
 Coheim J. F., Med. Centralbl., № 26, 1866.  
 Dogiel A. S., Anat. Anz., № 16—17, 483, 1890.  
 Donaldson H. H., Mind, 10, 399, 1885.  
 Frey V. M., Handb. der Haut und geschlechtskrankheiten, 1, 91, Berlin, 1929.  
 Frey V. M. u. W. Webers, Z. Biol., 74, 173, 1921.  
 Hooyer G. F., Reichert's Arch. f. Anat. u. Physiol., 1866; Arch. f. mikr. Anat., 9, 1873.  
 Krause W., Zeitschr. f. rat. Medic., 5, 1858; Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven. Hannover, 1860.  
 Langerhans P., Virchow's Arch., 44, 1868.  
 Strughold R. V., Z. Biol., 84, 193, 1926.  
 Strughold R. V. u. M. Karbe., Z. Biol., 83, 189, 1925.  
 Szymonowicz L., Arch. f. mikr. Anat., 45, 4, 1895.

Поступило 28 V 1956

## ON THE RECEPTIVE FUNCTION OF THE CORNEA

By K. K. Sergeev

From the department of histology, Medical Institute, Tchita

Some additional aspects of corneal receptivity, besides those known from the literature, have been studied. Histologic evidence on the innervation of the cornea was obtained by means of vital staining of nerves with

methylene blue. The cornea was subjected to the action of mechanical and thermal (cold) stimuli of very low intensity. Tactile stimulation was applied by means of a hair of 13 micra diameter (exerting a 1 mg pressure). Cold stimulation was achieved by means of a jet of chlor-aethylene vapour delivered from a cone with a 1.5 mm aperture, the temperature at the outlet being +19° C. The cone aperture was placed at a 0.5 mm distance from the point to be examined.

Reactivity of free intraepithelial nerve endings at the center of the cornea has been established in response to touch and cold, as well as to painful stimulatoins.

Krause cones are not found to be specifically cold receptors. Tactile, painful and thermal sensations may be traced to exteprceptors found to be histologically of various degrees of complexity. The possibility that histologically similar receptors may have different thresholds for thermal stimuli cannot be denied as such a difference may depend upon biochemical dissimilarities. The following mechanisms may be assumed to be concerned with the reception of external stimuli: perception of tactile stimuli depends on displacement of the receptor; pain is evoked by injury of a nerve ending; thermal sensations are due to acceleration or retardation of biochemical reactions within the receptor under the influence of high or low temperature.

---

## ПОСЛЕДСТВИЯ УДАЛЕНИЯ КОРЫ БОЛЬШОГО МОЗГА У СОБАК С ГЕМИСЕКЦИЕЙ СПИННОГО МОЗГА НА УРОВНЕ ВЕРХНИХ ШЕЙНЫХ СЕГМЕНТОВ

С. Н. Иванова

Физиологическая лаборатория АН СССР, Москва

Нами были экспериментально изучены последствия правосторонней перерезки половины спинного мозга на уровне шейных сегментов и роль коры больших полушарий мозга в процессе восстановления нарушенных или утраченных при этом функций организма.

Решить эти вопросы на основании простой аналогии с результатами перерезки боковой половины спинного мозга на более низком уровне (Weiss, 1879; Россоломо, 1887; Сеченов, 1891; Mott a. Schäfer, 1892; Гольцингер, 1896; Бехтерев, 1905; Асратян, 1953, и др.) не представлялось возможным, так как шейные сегменты в функциональном отношении не являются равноценными нижележащим сегментам спинного мозга. При перерезке спинного мозга на более высоком уровне нарушения функций организма оказывались значительно более глубокими. Как уже сообщалось ранее (1950), нами было установлено, что у собак восстановление нарушенных функций (в частности, функций стояния и ходьбы) после перерезки боковой половины спинного мозга на уровне верхних шейных сегментов происходило медленнее, чем у собак с перерезкой спинного мозга на уровне грудных или поясничных сегментов. Медленное и строго постепенное развитие компенсаторных приспособлений уже являлось показателем условнорефлекторной природы этих приспособлений. Об этом же свидетельствовала возможность выработки у этих собак электрооборонительных двигательных условных рефлексов на пораженной конечности. Однако в целях окончательного решения вопроса о роли коры больших полушарий в процессе компенсации нарушенных функций у всех подопытных собак производилось полное удаление коры полушарий головного мозга.

Удаление коры у всех собак производилось проф. Э. А. Асратяном, причем только тогда, когда нарушенные предшествующей гемисекцией спинного мозга функции стояния и ходьбы почти полностью компенсировались. Под наблюдением было восемь собак. У пяти собак кора одного полушария большого мозга удалялась с правой стороны и у трех собак — с левой (т. е. в одном случае на стороне, соответствующей половинному сечению спинного мозга, а в другом — на противоположной). Следует отметить, что в ходе этих операций кровотечение было значительно меньше, чем у здоровых собак при такой же операции.

После удаления коры одного полушария (независимо от того, кора какого полушария была удалена) собаки не могли приподниматься, стоять и ходить; они беспомощно лежали в разных позах с выраженной гипотонией мышц всего тела. Отмечалась аритмия и ослабление сердечных сокращений. К концу второго дня после операции у собак возникали приступы двигательного возбуждения (очень быстрые движения бега всеми лапами,



движения головы), после которых собаки снова оставались лежать в самых разнообразных позах. В одних случаях эти движения начинались без видимых внешних причин, в других они возникали от самого легкого прикосновения к собаке. В промежутках между приступами возбуждения синхронно с дыхательными движениями наблюдалась дрожь всего тела.

На 3-й день у собак с экстирпацией коры одного полушария на стороне, соответствующей спинальной операции, приступы двигательного возбуждения усиливались, тогда как у собак, которым кору удаляли на стороне, противоположной перерезке спинного мозга, эти приступы ослабевали. К этому времени собаки могли уже лакать молоко и воду, но быстро уставали.

В описанных выше случаях введение животным в течение нескольких дней (7—11) умеренной дозы снотворных средств (смеси из уретана, веронала и бромистого натрия) приводило к прекращению приступов двигательного возбуждения. К началу второй недели после операции собаки начинали держать голову в нормальном положении; они могли не только лакать жидкую пищу, но и захватывать мелкие кусочки пищи. Аппетит у всех собак был хороший.

Дальнейшее восстановление моторных и локомоторных функций у собак, не имеющих коры левого полушария большого мозга, и у собак, не имеющих коры правого полушария, шло неодинаково. В том случае, когда удаление коры производилось на стороне, одноименной перерезке спинного мозга, функции стояния и ходьбы нарушались длительно и глубоко. В случае, когда кора удалялась на стороне, противоположной половинному сечению спинного мозга, нарушение функций было менее глубоким и функции быстрее восстанавливались.

Так, например, собака Топсик (без коры левого полушария большого мозга; перерезка спинного мозга справа) на 9-й день после операции делала беспорядочные движения и пыталась встать на лапы (исключая правую переднюю), что ей удавалось сделать лишь на одну минуту, после чего, изгибаясь влево, она падала. На 14-й день собака уже ходила на четырех лапах, причем отмечались маневренные движения влево. Примерно к концу месяца после операции собака уже ходила почти прямолинейно, но стояла иногда на трех лапах, так как правая передняя лапа, повернутая на тыльную сторону туловища в запястно-пястном суставе, была приподнятой, правая задняя лапа иногда поворачивалась на тыльную сторону фаланг пальцев. Такой же характер восстановления функций был и у собаки Эльмы, у которой также удалялась кора левого полушария большого мозга (перерезка спинного мозга справа). Однако собака вскоре после операции болела чумой, и предельный уровень компенсации нарушенных функций у этой собаки наступил позднее.

Иначе протекало восстановление двигательных функций у собак Желтого Шарика и Белого Шарика, которым удаляли кору больших полушарий головного мозга на стороне спинальной операции. Только через две недели после операции этим собакам удавалось с большими усилиями приподняться на трех лапах, они стремительно, едва сохраняя равновесие, делали один-два шага, резко изгибаясь вправо. Конечности у животных были широко расставлены, правая передняя касалась земли, но не являлась опорой. В таком положении собаки удерживались 1—2 минуты, после чего падали на бок или, пятась назад, садились (рис. 1, А и Б). Даже по прошествии месяца после операции собаки с большими усилиями могли приподниматься и проходить расстояние до 10 м. Все движения совершались при максимальном напряжении мускулатуры животного и сопровождалась одышкой. Дальнейшая компенсация функций стояния и ходьбы происходила очень медленно и заканчивалась примерно через 2—2,5 месяца. Каких-либо других нарушений у этих собак не наблюдалось, за

исключением того, что у собаки Желтого Шарика на 28-й день после операции образовались подкожные отечности в области плечевого и локтевого суставов, которые исчезли при ежедневном лечении собаки снотворной смесью в течение пяти дней. Таким образом, восстановление функций стояния и ходьбы после удаления коры одного полушария большого мозга

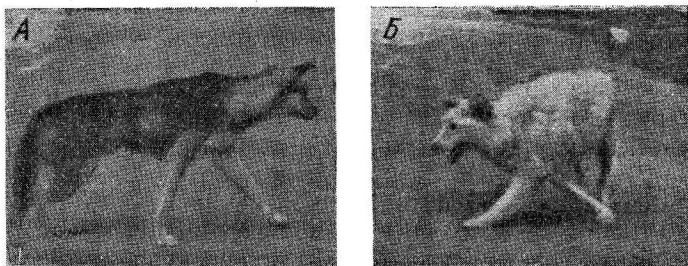


Рис. 1. Собака Топсик (А) и собака Желтый Шарик (Б) на 22-й день после удаления коры левого (А) и правого (Б) полушарий большого мозга (перерезка спинного мозга справа).

развивалось у подопытных животных неодинаково: более быстро — у собак с удаленной корой левого полушария, значительно медленнее и менее совершенно шло восстановление у собак после удаления коры правого полушария. Далее можно отметить, что восстановление нарушенных функций стояния и ходьбы после удаления коры левого полушария у собак с правосторонней перерезкой боковой половины спинного мозга

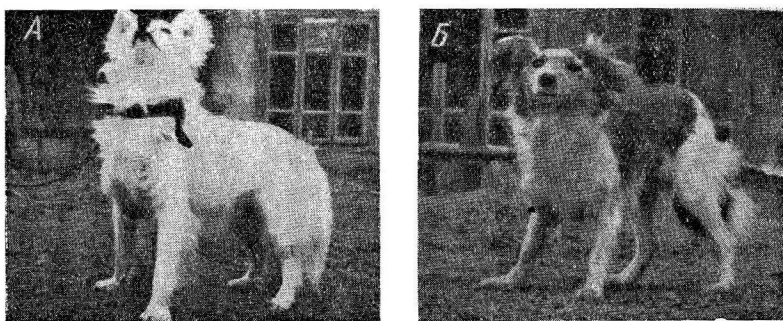


Рис. 2. Собака Белый Шарик (А) и собака Эльма (Б) через 6 месяцев после удаления коры правого (А) и левого (Б) полушарий большого мозга и через 8.5 месяцев (А) и 7.5 месяцев (Б) после перерезки боковой половины спинного мозга справа на уровне 2—3-го шейных сегментов.

происходило значительно быстрее по сравнению с восстановлением этих же функций после одной спинальной операции. У собак же после удаления коры правого полушария ход восстановления функций затягивался и характер восстановления был менее полным — долго еще наблюдались астения, маневные движения и расстройство в движениях правой передней лапы (рис. 2, А и Б). По-прежнему оставалась заметной асимметрия в дыхательных движениях грудной клетки и диафрагмы.

У Желтого Шарика (перерезка спинного мозга и удаление коры большого мозга произведены справа) и Топсика (перерезка спинного мозга

произведена справа, а удаление коры большого мозга — слева) до удаления одного полушария большого мозга были выработаны на передней правой конечности электрооборонительные двигательные условные рефлексы на свет, звонок и касалку.

На 59-й день после односторонней декортикации на собаке Желтый Шарик вновь были проведены опыты по условным рефлексам. Собака совершенно не стояла в лямках, трудно было вообще поставить ее в станок; с большими усилиями была проведена подготовка к опыту, но собака продолжала рваться, барахтаться и кусаться. Состояние ранее выработанных электрооборонительных двигательных условных рефлексов исследовать не удалось.

Вторая попытка была произведена уже на 78-й день после удаления коры. Было установлено, что все условные рефлексы исчезли. Условные рефлексы на звонок появились вновь после восьмого сочетания, на свет — после четвертого, на касалку — после пятого сочетания, но были еще менее постоянными, чем до операции на коре.

Собака Топсик была взята на опыт тоже на 59-й день после удаления коры одного полушария. У нее также исчезли все условные рефлексы. Вновь условные рефлексы появились на звонок после двенадцатого, на свет — после четырнадцатого и на касалку — после девятнадцатого сочетаний. Таким образом, как у одной, так и у другой собаки процесс новой выработки (по существу говоря, восстановления) условных рефлексов протекал значительно быстрее, чем происходило образование условных рефлексов до удаления коры.

Из восьми собак с удаленной корой одного полушария большого мозга длительные наблюдения проводились на пяти собаках; у четырех из этих собак (через 6—9 месяцев) было произведено также удаление коры второго полушария большого мозга, причем у собак Топсика и Эльмы удалялась кора правого полушария, а у Желтого Шарика и Белого Шарика — кора левого полушария.

При операции были обнаружены хрупкость и бескровность костей черепа и заметная атрофия оставшегося полушария большого мозга. Во время удаления коры правого полушария у собак Эльмы и левого у Белого Шарика из пре- и постцентральной извилин были взяты кусочки мозга для гистологического анализа. Произведенное проф. М. М. Александровской исследование этих кусочков показало, что поражение коры у обследованных собак носит дистрофический характер, а патологический процесс при этом можно охарактеризовать как хроническую дегенеративную энцефалопатию с аноксическими явлениями, нередко выраженными фиброзом оболочек и продуктивными глиозными реакциями.

Удаление коры второго полушария привело к полному нарушению у животных функций стояния и ходьбы. Уже через несколько часов после удаления коры левого полушария две собаки могли лежать полукалачиком, две другие, у которых была удалена кора правого полушария, могли лежать в этом положении лишь много дней спустя. Первые 2—3 дня все собаки были в тяжелом состоянии. Иногда у них появлялась дрожь, временами они начинали беспокоиться (без видимых причин). При этом собаки стонали, ворочали головой, напрягали мышцы шеи, вытягивали голову вперед. На 3—4-й день после операции появлялись бурные хаотические движения конечностей и всего туловища. С каждым днем сила, частота возникновения и продолжительность двигательного возбуждения нарастали и часто переходили в двигательные «бури», сопровождающиеся сильной одышкой и учащением пульса. Кроме того, бурные приступы двигательного возбуждения приводили к повреждениям различных участков кожной поверхности и к общему истощению животных. Такие приступы привели одну из подопытных собак (Топсика) к гибели. Поэтому в такие дни мы давали собакам снотворную смесь, которая оказывала весьма бла-

глотворное влияние на состояние собак, приводила к прекращению приступов бурных двигательных реакций и улучшению общего состояния животных. Собака Эльма в первые месяцы после операции лежала как на правом, так и на левом боку, а также укладывалась на живот, разбрасывая конечности в разные стороны. Способность перевертываться с левого бока на правый появилась к 95-му дню. Собака Белый Шарик приобрела способность укладываться на правый бок раньше, а именно к 50-му дню после операции (рис. 3, А и Б).

Если собак укладывали на левый бок, они барахтались, приподнимали заднюю часть тела на отставленных задних конечностях, садились на хвост подобно кенгуру, затем опирались на левую переднюю конечность и тотчас же сваливались на правый бок.

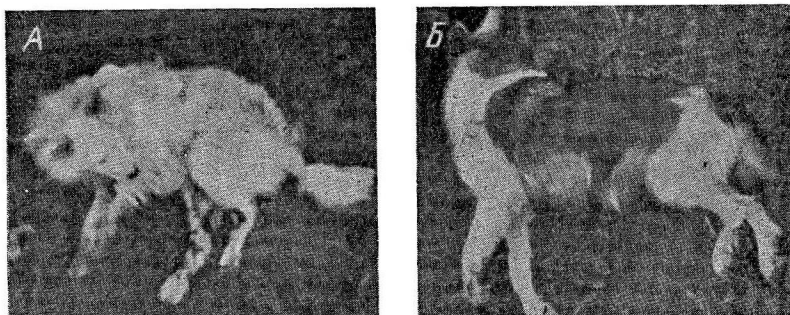


Рис. 3. Собака Белый Шарик (А) и собака Эльма (Б) через 2 месяца после удаления коры левого (А) и правого (Б) полушарий (вторых) большого мозга.

Собаки не могли подниматься, стоять и ходить, могли лишь медленно лакать жидкую пищу при соприкосновении пищи со слизистой рта. Кормление производилось помещением небольших порций пищи на язык. В таком состоянии собаки жили много месяцев без дальнейших улучшений двигательных функций. Надо отметить, что у всех собак в разные периоды жизни после последней операции вновь появлялись периодические изнуряющие приступы двигательных беспокойств, при которых также было отмечено весьма благотворное влияние снотворных веществ. Доза снотворных веществ изменялась в зависимости от степени беспокойства животных. (Примерный состав одного порошка смеси: уретана 0.4, веронала 0.02).

По-прежнему сохранялась асимметрия дыхательных движений грудной клетки.

К числу резких нарушений относились учащение пульса и появление одышки при малейшем изменении температуры окружающей среды. Со стороны желудочно-кишечного тракта отмечалась атония кишечника (запоры). Имели место сухость и выпадение волос, кожные изъязвления, образование подкожных отеков и крайне замедленный рост волосяного покрова на ранее простриженных или стертых местах кожи. В одном случае трофическое нарушение кожи создало довольно серьезную угрозу жизни животного, и только применение подкожных инъекций алоэ дало благоприятный результат. В легких случаях трофических нарушений кожи, а также при садинах заживлению способствовало применение специального препарата — биостимулятора АСДФ-3.

У собаки Эльмы на 47-й день после операции на кожной поверхности плечевого сустава образовалось вздутие в окружности 14.5 см и высотой 2.5 см. Содержимое этого экссудата было прозрачным, желтого цвета, с содержанием белка 3.3% (рис. 4, А и Б).

Каждая собака могла принимать пищу только в определенном количестве. Самое незначительное увеличение порции пищи вызывало рвоту. Несмотря на обильное и высококалорийное кормление, собаки убывали в весе. (Вскрытие собак, которые жили после последней операции 5,5 и 15 месяцев, показало, что под кожей у них был расположен очень толстый жировой слой и совсем незначительный слой истонченных мышц).

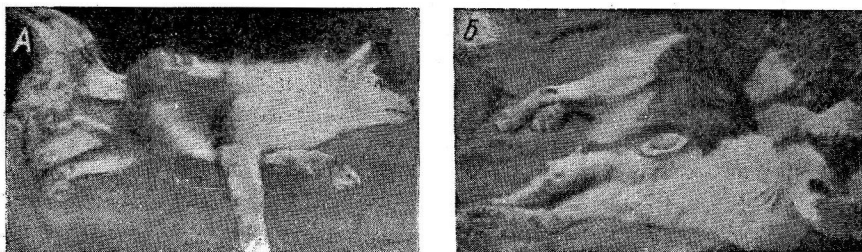


Рис. 4. Дистрофические явления на коже собаки Белого Шарика через 6,5 месяцев после удаления коры левого (второго) полушария большого мозга (А) и экссудат в области плечевого сустава у собаки Эльмы через 2,5 месяца после удаления коры правого (второго) полушария большого мозга (В).

Все эти собаки нуждались в тщательном и постоянном уходе. Для предотвращения повреждений во время пробуждения и приступов двигательных беспокойств они содержались в люльках. Собаки всегда лежали и находились в полусонном состоянии, в бодрствующее состояние их нужно было приводить только сильными внешними раздражителями (перекладывание с одной стороны на другую, резкое сгибание и разгибание лап и т. д.). Самостоятельно собаки пробуждались и начинали двигаться при

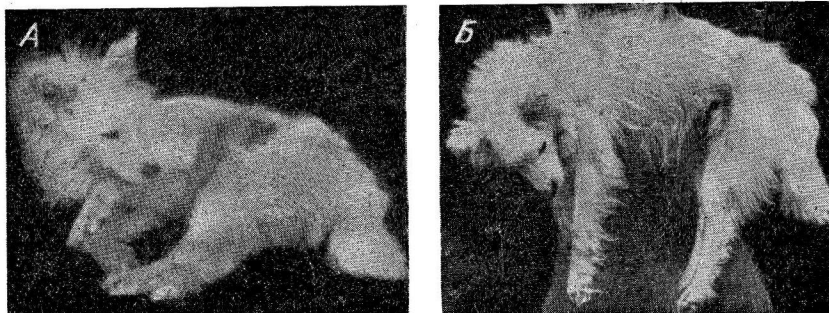


Рис. 5. Собака Белый Шарик через 7,5 месяцев после удаления коры левого (второго) полушария большого мозга (А и В).

опорожнении кишечника, мочевого пузыря и реже при длительных интервалах в кормлении.

Собаки находились под наблюдением до 15 месяцев после последней операции. За этот промежуток времени функции стояния и ходьбы у них так и не восстановились. Таким образом было установлено, что у собак, лишенных коры обоих полушарий, навсегда исчезали ранее дважды восстанавливавшиеся функции стояния и ходьбы (рис. 5, А и В).

Этот наш экспериментальный материал полностью согласуется с материалом, полученным Э. А. Асратяном и его сотрудниками, и подкрепляет

его теоретическое положение о том, что кора больших полушарий у высших взрослых животных играет ведущую роль в развитии компенсаторных приспособлений в поврежденном организме.

#### ВЫВОДЫ

1. Удаление коры правого или левого полушарий большого мозга у собак после предварительной правосторонней перерезки половины спинного мозга на уровне 2—3-го шейных сегментов приводит к декомпенсации ранее восстановленных функций стояния и ходьбы.

2. У тех собак, у которых удалялась кора правого полушария, повторное восстановление нарушенных функций стояния и ходьбы происходило значительно медленнее и оказывалось менее полным, чем у собак, у которых удалялась кора левого полушария большого мозга.

3. Удаление у собак коры второго полушария большого мозга приводило к полному нарушению функций стояния и ходьбы. Восстановление этих функций не наблюдалось при продолжительности жизни собак до 14—15 месяцев после данной операции.

4. Кора больших полушарий головного мозга играет решающую роль в развитии компенсаторных приспособлений у собак после перерезки боковой половины спинного мозга на уровне 2—3-го шейных сегментов.

5. Удаление коры одного или двух полушарий большого мозга не оказало заметного влияния на асимметрию дыхательных движений грудной клетки и диафрагмы, вызванную перерезкой боковой половины спинного мозга на уровне 2—3-го шейных сегментов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 1953.  
 Бехтерев В. М. Основы учения о функциях мозга, 3, 804, СПб., 1905.  
 Гольдингер Ф. Ф. Чувствительные пути в спинном мозгу. Дисс. СПб., 1896.  
 Иванова С. Н., Изв. АН СССР, серия биол., № 3, 98, 1950.  
 Россолимо Г. И. Экспериментальные исследования по вопросу о путях, проводящих чувствительность. Дисс. М., 1887.  
 Сеченов И. М. Физиология нервной системы. СПб., 1891.  
 Mott F. a. F. Schäfer, Philosoph. Transactions, 183, 1, 1892.  
 Weiss N., Sitzungsberichte der Acad. d. Wissensch., Wien, 80, № 3, 340, 1879.

Поступило 23 VI 1956

#### EFFECTS OF CEREBRAL DECORTICATION IN DOGS FOLLOWING CORD HEMISECTION AT SUPERIOR CERVICAL SEGMENT LEVEL

By *S. N. Ivanova*

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

The effects of an incision through the right lateral half of the spinal cord at the level of the II—III cervical segments were studied in 24 adult dogs. Spinal cord hemisection at this level was followed by more marked and more widespread disturbances of sensory, motor (standing and locomotion) and vegetative functions, than similar incisions at dorsal or lumbar levels. Respiratory movements of thorax and diaphragm could hardly be distinguished in these dogs. After the lapse of about one month and a half following the operation, the affected postural and locomotor functions had been almost completely compensated. No restoration of respiratory movements on the side of the cord hemisection became apparent over many months after the operation. Decortication of the ipsilateral (in 5 dogs) and contralateral

(in 3 dogs) cerebral hemisphere was followed by decompensation of previously restored postural and locomotor functions. In the first case (ipsilateral decortication) secondary restoration of affected postural and locomotor functions made a much slower progress and was not so complete, as in the second (contralateral decortication). Decortication of the second hemisphere in these dogs was followed by complete and irreversible disturbance of postural and locomotor functions (the dogs were kept under observation for up to 14—15 months after this operation). No apparent effects upon the asymmetry of respiratory movements of thorax and diaphragm caused by the spinal operation, could be noted following decortication of the second hemisphere.

The facts obtained in the course of this investigation are in full accord with previously published data issuing from E. A. Asratian's laboratory, and lend further support to the evidence, that in adult higher animals the cerebral cortex plays the leading part in the development of compensatory adjustments for bodily injury.

---

## ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ МОЗЖЕЧКА РЫБ, ЧЕРЕПАХ И ГОЛУБЕЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ ВНЕШНИХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

*В. И. Гусельников и В. И. Иванова*

Кафедра физиологии высшей нервной деятельности Московского государственного  
ордена Ленина университета им. М. В. Ломоносова

Изучение функций мозжечка в филогенетическом ряду животных необходимо как для сравнительной физиологии, так и для понимания основных функций этого отдела мозга у высших животных и человека. До сих пор остается спорным вопрос о связях мозжечка с системами анализаторов у низших позвоночных, в частности у рыб, рептилий и птиц.

Для изучения функций мозжечка у этих животных применялись в основном метод экстирпации в сочетании с методом условных рефлексов и метод электрического раздражения (Bremer a. Ley, 1927; Nolte, 1932; Tuge, 1934; Малюкина, 1954; Карамян, 1956, и др.).

Электрофизиологический метод в изучении функций мозжечка низших позвоночных животных еще не был достаточно использован. За последние годы в работах И. М. Иргер, Л. А. Корейша и Э. С. Толмасской (1951), а также А. И. Карамяна (1956) и Т. М. Загорулько (1956) был подвергнут изучению мозжечок рыб и голубей с помощью электрофизиологического метода. Однако, несмотря на ряд полученных этими авторами интересных данных, до сих пор остается неясным вопрос о связях мозжечка этих животных, особенно голубей, со зрительным, слуховым, вестибулярным и другими анализаторами.

Задачей нашей работы явилось изучение изменений электрической активности мозжечка у низших позвоночных при действии различных экстероцептивных раздражителей.

### МЕТОДИКА

Объектами исследования служили карпы, черепахи и голуби. Исследование проведено в хронических условиях эксперимента. В качестве отводящих электродов использовалась серебряная или платиновая проволока 0.1—0.3 мм сечения, нижний конец которой оплавились до появления шарика. Электроды тщательно покрывались бакелитовым лаком. Для рыб к верхнему концу электрода припаивалась медная проволока, которая вместе с местом спая также покрывалась лаком. В работе был использован биполярный способ отведения.

У всех животных тонким часовым сверлом (сечением 0.3 мм) сверлилось отверстие в черепахе соответственно проекции разных отделов мозжечка. Кости в этом месте освобождались от кожного покрова, мышц и надкостницы, тщательно очищались и просушивались. Электроды через отверстия ставились на исследуемые участки мозга и укреплялись зубным фосфат-цементом. У рыб на припаянную медную проволоку натягивалась тонкая хлорвиниловая трубка, верхний конец которой вместе с находившимся в ней отводящим концом укреплялся на поплавке, а нижний конец заливался вторым слоем фосфат-цемента. Сверху цемент покрывался смесью воска с вазелином. Черепахам после вживления электродов на шею надевался мягкий резиновый хомутик во избежание втягивания головы внутрь панциря. У голубей на электроды одевались тонкие



стальные пружинки, нижний конец которых укреплялся на черепае фосфат-цементом. Пружинки предохраняли электроды от поломки.

Во время опыта животное фиксировалось в специальном станке. В качестве индифферентных раздражителей применялись свет лампы (60 вт), звук от генератора ЗГ-10, касалка. Вестибулярным раздражителем служило изменение положения тела в пространстве, что осуществлялось специальной площадкой, положение которой вместе с фиксированным на ней животным могло быть быстро изменено под любым углом к ее первоначальному горизонтальному положению. Опыты на каждом из животных проводились в течение 1—3 месяцев.

Необходимо отметить, что высокочастотные составляющие электрограммы мозжечка нами не регистрировались, так как запись проводилась на чернилопишущем осциллографе.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Опыты на карпах.** Электрическая активность мозжечка карпа характеризуется быстрыми, частотой 30—50 в секунду, и медленными, от 5 до 7 в секунду, колебаниями. Амплитуда быстрых колебаний невысокая — от 6 до 8 мкв. Амплитуда медленных волн достигает 20—30 мкв, но может сильно возрастать или падать в зависимости от условий опыта.

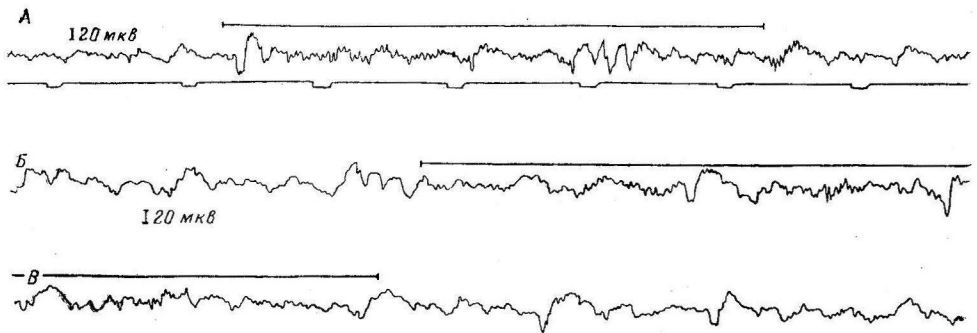


Рис. 1. Изменение ЭЦГ карпа при действии светового (А) и звукового (В и В̄) раздражителей.

В — продолжение В. *Сверху вниз*: отметка раздражения, ЭЦГ; на А *внизу* — отметка времени (1 сек.).

Если рыбу вынуть из воды, то довольно быстро медленные волны исчезают, несмотря на то, что жабры продолжают орошаться водой.

Применение светового раздражителя вызывает в мозжечке рыб появление двухфазного электрического ответа с небольшим латентным периодом.

Кроме этого, при действии светового раздражителя наблюдается учащение медленных колебаний и повышение их амплитуды. С несколько более коротким латентным периодом появляются быстрые колебания частотой от 20 до 30 в секунду. Эти быстрые колебания наблюдались либо на протяжении всего времени действия раздражителя, либо при включении и выключении последнего (рис. 1, А). При угашении реакции на свет постепенно исчезают первичный ответ и медленные волны. Несмотря на многократное применение светового раздражителя (до ста и более раз), появление быстрых колебаний при действии света сохраняется.

При действии звукового раздражителя двухфазной электрической реакции не наблюдается. Реакция проявляется в виде быстрых колебаний той же частоты, что и при применении светового раздражителя (рис. 1, В).

**Опыты на черепахе.** Ритмика мозжечка черепахи также характеризуется быстрыми, от 30 до 48—50 в секунду, и медленными, от 4 до 8 в секунду, колебаниями.

Амплитуда медленных волн достигает 20 мкв, быстрых — 5—8 мкв. Электрическая активность мозжечка черепахи так же, как и рыбы, в боль-

шой мере зависит от функционального состояния животного и температуры окружающей среды. Надо отметить, что ритмика мозжечка черепахи очень непостоянна, особенно в первые дни после операции. Применение светового раздражителя вызывает появление двухфазных первичных электрических ответов в момент включения и выключения раздражителя (рис. 2, *Б*). Очень часто через несколько секунд после прекращения действия света в мозжечке возникают серии медленных волн. Как установлено нами, эти колебания распространяются из отделов переднего мозга, где они возникают под влиянием импульсации с обонятельного анализатора. Одновременная регистрация биотоков обонятельных долей коры переднего мозга

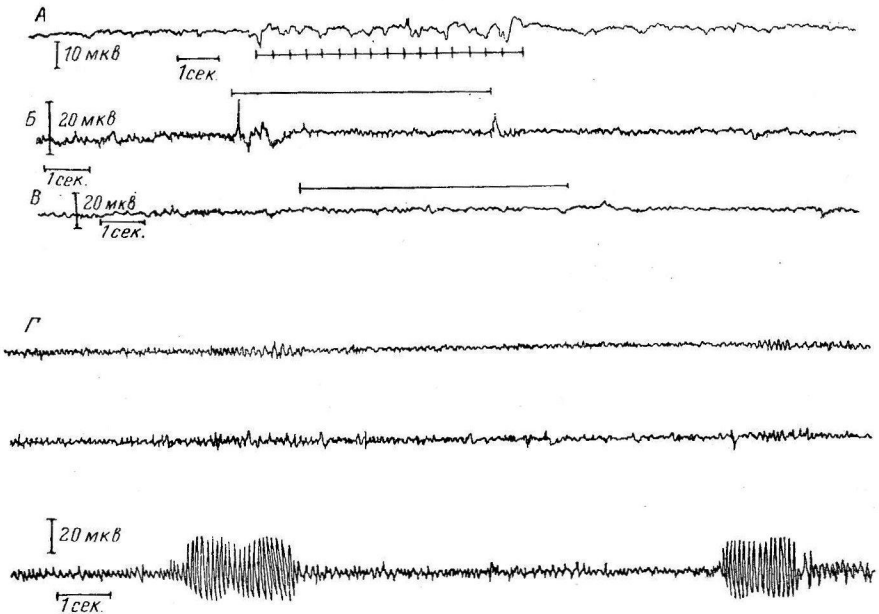


Рис. 2. Изменение электрической активности мозжечка черепахи при действии тактильного (*А*), светового (*Б*), звукового (*В*) раздражителей и после действия обонятельного (*Г*) раздражителя.

Сверху вниз: на *А*: ЭЦГ, отметка раздражения; на *Б* и *В*: отметки раздражения, ЭЦГ; на *Г*: электрограммы мозжечка, среднего мозга и коры левого полушария головного мозга.

и мозжечка наглядно демонстрирует это (рис. 2, *Г*). В мозжечок эти колебания доходят сниженные по амплитуде, а часто и по частоте.

Первичная реакция на свет не угасает. По мере угашения снижается амплитуда и изменяется несколько форма реакции. Звук не вызывает в ритмике мозжечка никаких изменений (рис. 2, *В*). Тактильный раздражитель вызывает появление в мозжечке черепахи медленных волн частотой 2—3 в секунду (рис. 2, *А*).

Опыты на голубях. В мозжечок голубя одновременно вживлялось три пары электродов (в верхнюю и частично в среднюю части мозжечка). Нижняя часть мозжечка нами не исследовалась: Электрическая активность мозжечка характеризуется быстрыми, от 30 до 60 в секунду, и медленными, от 3 до 7 в секунду, колебаниями. Амплитуда быстрых волн невелика и не превышала 5—8 мкв, амплитуда медленных волн значительно варьирует, изменяясь в пределах от 20 до 50 мкв.

Особых различий в потенциалах, отводимых с разных отделов мозжечка, не наблюдается. В верхних отделах мозжечка регистрируется ритмика

с более отчетливо выраженными медленными волнами, до некоторой степени синхронными с медленными волнами полушарий переднего мозга. Для средних отделов характерна быстрая ритмика — колебания частотой до 60 в секунду, амплитудой 10 мкв. Очень часто в этой области наблюдаются отдельные высоковольтные выбросы напряжением до 50—60 мкв.

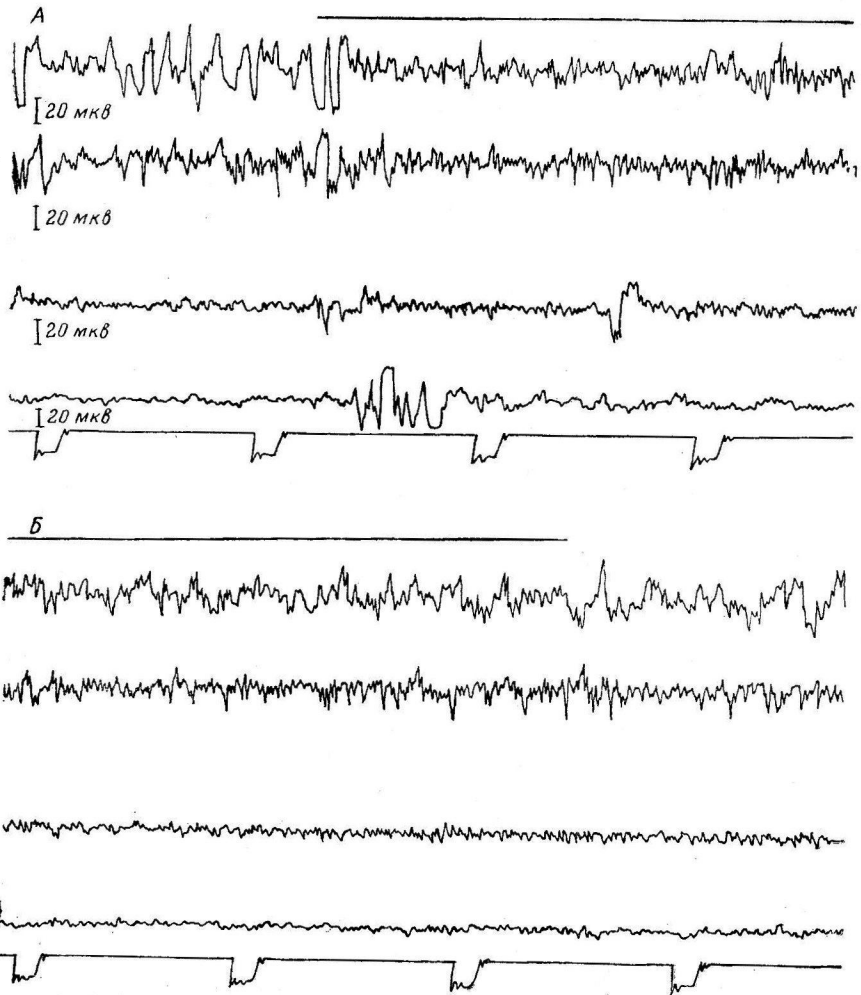


Рис. 3. Электрическая активность больших полушарий переднего мозга и мозжечка голубя при действии светового раздражителя.

*Б* — продолжение *А*. *Сверху вниз*: отметка раздражения; электрограммы: переднего мозга, верхней части мозжечка, средней области мозжечка с правой стороны, средней области мозжечка с левой стороны, отметка времени (как на рис. 1).

Одновременно с регистрацией электрической активности мозжечка мы регистрировали биопотенциалы полушарий переднего мозга. Как показали наши исследования, изменения электрической активности мозжечка, возникающие под влиянием экстероцептивных раздражителей, в различных отделах мозжечка выражены неодинаково. Наиболее четкая реакция в виде появления серии медленных волн наблюдается в боковых частях средней доли мозжечка. При действии света здесь возникают медленные волны, амплитуда которых достигает 60—70 мкв (рис. 3). Степень выраженности реакции сильно зависит от времени темновой

адаптации. Если наносить световые раздражения через большие интервалы времени (несколько минут), то реакция бывает отчетливо выражена и длится в течение всего времени действия раздражителя. Если же свет действует через короткие интервалы времени, не превышающие 1 мин.,

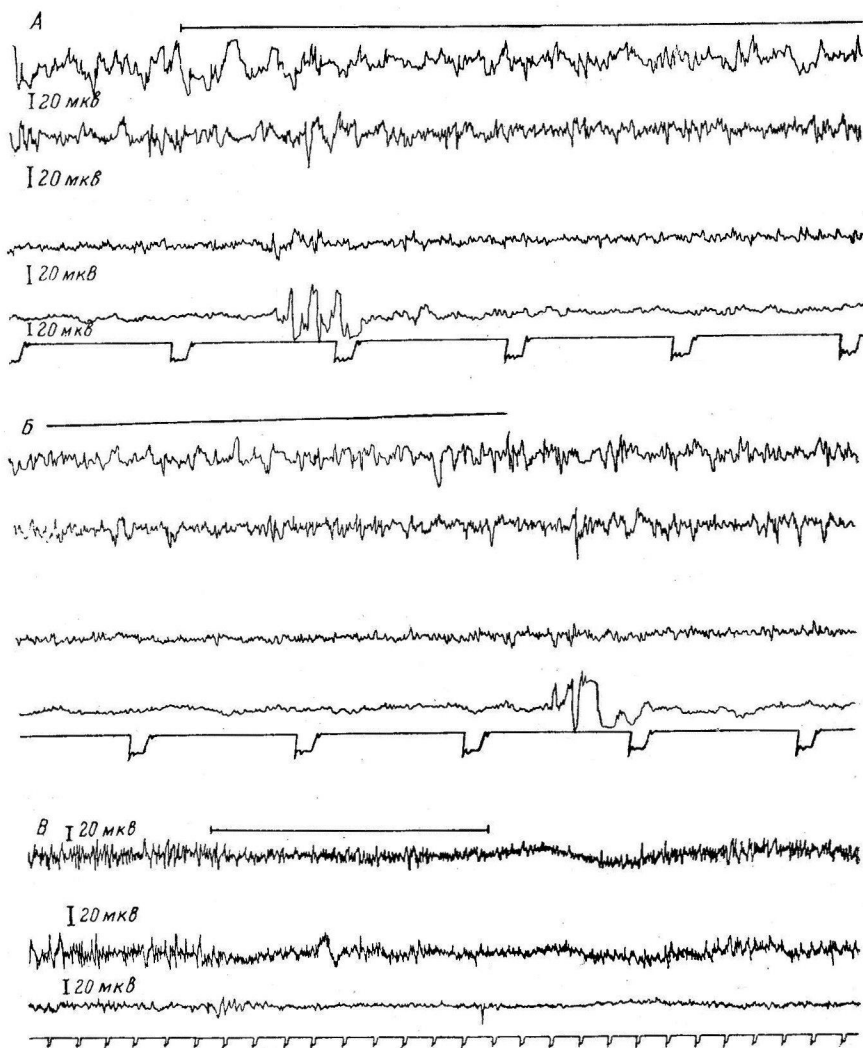


Рис. 4. Электрическая активность полушарий переднего мозга и мозжечка голубя при действии звукового раздражения (А и Б) и при изменении положения тела в пространстве (В).

В — продолжение А. *Сверху вниз*: отметка раздражения; электрограммы: переднего мозга, верхней части мозжечка, средней области мозжечка с правой стороны, средней области мозжечка с левой стороны, отметка времени (как на рис. 1). Звуковое раздражение — тон генератора частотой 600 гц.

степень выраженности реакции значительно уменьшается, длительность реакции сокращается, и, наконец, может иметь место только одна лентная волна.

Что касается других отделов мозжечка, то реакция на световой раздражитель наблюдается в них не всегда. Одновременная регистрация потенциалов разных отделов мозжечка показала, что, если в боковых частях

средней доли реакция выражена отчетливо, то она может быть отмечена и в вышележащих отделах мозжечка. Если же в боковых частях реакция выражена слабо, то в других отделах ее можно вовсе не обнаружить. В самых верхних отделах мозжечка, расположенных в непосредственной близости к большим полушариям, при действии светового раздражителя наблюдается депрессия медленных волн. Было показано, что степень выраженности этой реакции зависит от глубины депрессии волн в полушариях. Реакция на световое раздражение у голубей подвергается угашению, которое как в полушариях переднего мозга, так и в мозжечке протекает волнообразно. Применение звукового раздражителя вызывает в мозжечке электрический ответ, напоминающий реакцию на световое раздражение. Наиболее четкий ответ на звуковые раздражения также обнаруживается в боковых частях средней доли (рис. 4). Реакцию на звук в мозжечке можно сравнительно быстро угасить. Было показано, что звуки от 20 до 20 000 гц вызывают четкие реакции как в мозжечке, так и в полушариях головного мозга.

Раздражение вестибулярного аппарата при изменении положения тела в пространстве вызывает в средних отделах мозжечка четкую реакцию.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В наших опытах было обнаружено, что биоэлектрическая активность мозжечка рыб, черепах и голубей характеризуется быстрыми, 30—50 в секунду, и медленными, 3—8 в секунду, колебаниями. Амплитуда колебаний, особенно медленных, зависит от функционального состояния животного. Подобные же ритмы были зарегистрированы в мозжечке кроликов и голубей И. М. Иргер, Л. А. Кореяша и Э. С. Толмасской (1951) в условиях острого опыта. Кроме того, указанные авторы наблюдали и частую ритмику — 300 в секунду.

А. И. Карамян (1956) и Т. М. Загорулько (1956) в остром опыте показали, что включение и выключение светового раздражителя вызывает в мозжечке карпа большое медленное колебание с латентным периодом, достигающим 130—160 мсек. Однако, как показали наши исследования, такой характер реакции можно зарегистрировать у рыб только в остром опыте или в условиях кислородной недостаточности. Нами показано, что изменения в электрограмме мозжечка рыб при действии светового раздражителя более сложны и состоят из нескольких компонентов: первичного ответа, быстрых колебаний и больших медленных волн. Сложность электрической реакции объясняется, по-видимому, мощными афферентными связями этого отдела нервной системы рыб. Вероятно, появление быстрых колебаний может быть вызвано повышением возбудимости сенсорных центров (Ливанов и Королькова, 1949), но также возможно, что они являются непосредственным отражением афферентной импульсации. Этим можно объяснить появление быстрых колебаний при действии всех примененных нами раздражителей, а также стойкость этого компонента ответа при угашении реакции на световое раздражение.

Появление первичного ответа и медленных волн может быть объяснено широкими связями мозжечка рыб со средним мозгом и, в частности, с зрительными покрывками, где у рыб, как нами было показано ранее, легко зарегистрировать сходные реакции.

Уже у черепах электрическая реакция мозжечка менее сложна и состоит только из первичного ответа, что связано, по-видимому, с редукцией мозжечка у некоторых рептилий, в том числе и у черепах (Сепш, 1949). Однако, несмотря на редукцию мозжечка у черепах, он не лишен связей с системами анализаторов. Поэтому, очевидно, при действии светового, обонятельного и тактильного раздражителей мы наблюдали от-

ветную реакцию в мозжечке этих животных. Возможность иррадиации обонятельной импульсации вплоть до мозжечка может объясняться огромным значением этого анализатора в жизни черепах. Тактильный анализатор, возможно, заменил у этих животных сильно редуцированный слуховой анализатор.

Что касается мозжечка голубя, то в литературе имеется несколько работ, выполненных в плане исследования электроцефrogramмы голубя при действии различных раздражителей. Так, А. И. Карамян (1956) отмечает отсутствие изменений электрической активности мозжечка голубя при действии светового раздражителя. Возможно, что это связано с тем, что указанная работа проводилась на наркотизированных животных. Французские авторы (Buser et Rougeul, 1954) показали, что при раздражении зрительного нерва одиночными импульсами тока с поверхности мозжечка голубя регистрируются группы положительных волн с латентным периодом 25—50 мсек. Из изложенного нами экспериментального материала следует, что мозжечок голубя связан со зрительным, слуховым и вестибулярным анализаторами.

Электрические реакции мозжечка голубя при действии внешних раздражителей регистрируются с ограниченного участка, что говорит о функциональной дифференцированности мозжечка. Наши данные согласуются с результатами морфологических исследований Капперса (Kappers, 1921), показавшего обширные связи мозжечка голубя со всей нервной системой животного.

С другой стороны, появление в боковых отделах средней доли мозжечка голубя медленных волн при действии световых и звуковых раздражителей может являться, по-видимому, и отражением определенных функциональных взаимоотношений между полушариями переднего мозга и мозжечком. Легко заметить, что эти изменения в мозжечке наступают в момент развития депрессии в полушариях. Если выработать условнорефлекторную депрессию на время применения светового раздражителя, то указанные реакции появляются в мозжечке одновременно с условнорефлекторной реакцией депрессии на время, развивающееся в больших полушариях переднего мозга, хотя наличный раздражитель (свет) в этом случае отсутствует.

Вопрос о природе депрессии ритмов в верхних отделах мозжечка голубя остается открытым. Большинство авторов, наблюдавших это явление у высших животных (Ципуридзе и Бакурадзе, 1948; Иргер, Корейша, Толмасская, 1951), считают, что здесь имеет место физическое распространение изменений потенциалов с полушарий головного мозга, что, на наш взгляд, не лишено оснований. В то же время Л. Р. Ципуридзе (1949) отрицает возможность физического распространения медленных колебаний потенциалов с коры на мозжечок.

#### ВЫВОДЫ

1. Экстероцептивные раздражители вызывают определенные изменения в электроцефrogramме рыб, черепах и голубей.

2. Эти изменения можно рассматривать или как отражение непосредственной афферентной импульсации (первичные реакции и быстрые ритмы в ЭЦГ рыб и черепах), или как отражение определенных функциональных взаимоотношений между полушариями переднего мозга и мозжечком (медленные волны в ЭЦГ голубя).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гусельников В. И., Журн. высш. нервн. деят., 6, в. 6, 898, 1956.  
 Загорюлько Т. М., цит. по: А. И. Карамян, 43, 1956.  
 Иргер И. М., Л. А. Корейша, Э. С. Толмасская, Физиолог. журн. СССР, 37, № 3, 273, 1951.

- К а р а м я н А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Медгиз, 1956.
- Л и в а н о в М. Н. и Т. А. К о р о л ь к о в а., Гагрские беседы, 1, 301, Тбилиси, 1949.
- М а л ю к и н а Г. А. Материалы к физиологии анализатора боковой линии рыб. Дисс. М., 1954.
- С е п е Е. К. История развития нервной системы позвоночных. Медгиз, 1949.
- Ц к и п у р и д з е Л. Р., Гагрские беседы, 1, 265, Тбилиси, 1949.
- Ц к и п у р и д з е Л. Р. и А. Н. Б а к у р а д з е, Тр. Инст. физиолог. АН ГрузССР, 7, 187, 1948.
- В р е м е р F. a. R. L e y, Arch. internat. Physiolog., 28, № 1, 58, 1927.
- B u s e r P. et A. R o u g e u l., J. Physiolog. (Paris), 46, № 1, 1954.
- К а р р е r s G. Die Vergleichende Anatomie des Nerven Systems der Wirbelthiere und der Menschen. 1921.
- N o l t e W., Z. vergl. Physiolog., 18, 255, 1932.
- T u g e H., J. Comp. Neurol., 60, 1934.

Поступило 24 XII 1956

## ELECTRICAL RESPONSES OF CEREBELLUM TO THE EFFECTS OF VARIOUS STIMULI IN LOWER VERTEBRATES

By *V. I. Guselnikov* and *V. I. Ivanova*

From the department of physiology of higher nervous activity. Moscow University

Records of cerebellar electrical activity were obtained from implanted electrodes in fish (carp), turtles and pigeons under conditions of chronic experimentation and alterations occurring on the presentation of photic, auditory, tactile and vestibular (change of spatial bodily position) stimuli were noted. Discharges of two ranges of frequencies — 30 to 60 Herz, or 3 to 8 Herz were shown to prevail in cerebellar electrical activity of fish, turtles and pigeons. Connections between cerebellum and analyser systems were revealed by the appearance of characteristic responses in fish — when photic or auditory stimuli were displayed; in turtles only on the presentation of photic, tactile and olfactory stimuli; in pigeons — when photic, auditory or vestibular stimuli were used. These responses appear as isolated slow waves or as series of slow waves. In pigeons, the electrical responses of the cerebellum were of a localised nature, discharges being recorded over its central area. The cerebellum of birds was thus shown to be a functionally differentiated structure.

## ОСОБЕННОСТИ ДЫХАТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА У СОБАК С ИЗМЕНЕННОЙ РЕЦЕПТОРНОЙ СИСТЕМОЙ

*М. В. Сергеевский и Ю. Н. Иванов*

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Куйбышев

В физиологии и патологии дыхания вопрос о механизме действия и первичной точке приложения углекислого газа является одним из самых актуальных. Результаты исследований нашей кафедры расходятся с распространенным мнением, по которому первичной точкой приложения  $\text{CO}_2$  при непосредственном действии его на центральную нервную систему является дыхательный центр продолговатого мозга.

Ю. С. Урюповым (1946) в острых опытах на собаках показано, что при действии  $\text{CO}_2$  в сравнительно небольших концентрациях (до 5%) наиболее выраженные дыхательные реакции получаются у животных с неповрежденным головным мозгом. После удаления коры полушарий чувствительность собак к действию  $\text{CO}_2$  значительно уменьшается, увеличивается латентный период дыхательных реакций. Примерно одинаковые дыхательные реакции получаются у нормальных и лишенных коры полушарий собак, когда концентрация  $\text{CO}_2$  во вдыхаемом воздухе выше 5%.

Наблюдения Н. Н. Михайловой (1954) и В. П. Мачинской (1957), проведенные в условиях хронических опытов, показали, что собаки более чувствительны к действию  $\text{CO}_2$ , чем кролики. Одномоментное удаление трех пар дистантных рецепторов (зрительного, слухового, обонятельного), уменьшая двигательную активность животных, вместе с тем значительно снижает и чувствительность их к действию  $\text{CO}_2$ .

Если три пары дистантных рецепторов удалять последовательно с промежутками не менее двух недель, т. е. с такими интервалами, в течение которых может произойти частично компенсирующая поврежденную функцию перестройка других анализаторов, не происходит значительного снижения чувствительности оперированных животных к действию вдыхаемого  $\text{CO}_2$ .

При частичном удалении обонятельного рецептора резкое снижение чувствительности животного к  $\text{CO}_2$  имело место лишь в первые дни после операции, а затем, по мере заживления операционной травмы и включения в деятельность оставшейся части обонятельного рецептора, чувствительность к  $\text{CO}_2$  восстанавливалась (иногда почти до исходных величин).

Все эти факты дали возможность утверждать, что уменьшение чувствительности к действию  $\text{CO}_2$  после одновременного удаления у животного трех пар дистантных рецепторов связано с функциональным выключением коры полушарий. В ней развивается тормозное или «атоническое» состояние в результате уменьшения поступления афферентных импульсов, сигнализирующих об изменениях внешней среды.

Если животным, у которых одновременно были разрушены три пары дистантных рецепторов, повышать возбудимость коры полушарий (тре-



нировкой оставшихся анализаторов, систематическим введением кофеина или другими воздействиями), то этим можно значительно увеличить степень их чувствительности к действию  $\text{CO}_2$ . С прекращением систематической тренировки или введения кофеина у оперированных животных снова наступает понижение чувствительности к действию  $\text{CO}_2$ .

Продолжая эти исследования, мы решили провести сравнительные наблюдения над дыхательными реакциями в ответ на действие небольших концентраций  $\text{CO}_2$  у собак: 1) нормальных; 2) лишенных трех пар дистантных рецепторов; 3) с денервированными с обеих сторон зонами каротидных синусов (в том числе и каротидных клубочков); 4) собак, лишенных трех пар дистантных рецепторов и с денервированными каротидными синусами. Проведение этих наблюдений представляло большой интерес, принимая во внимание обзорную статью К. Гейманса (Neumans, 1955), в которой констатируется, что в вопросе о действии  $\text{CO}_2$  на хеморецепторы каротидного синуса и непосредственно на дыхательный центр не имеется единства во взглядах и, таким образом, данный вопрос все еще открыт для дискуссии.

### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

На описании техники операций разрушения трех пар дистантных рецепторов и денервации каротидных синусов мы не будем останавливаться, поскольку они производились известными приемами (Галкин, 1933, и др.). Для опытов сотрудниками кафедры Г. А. Вакслейгером, Ю. С. Уруповым и Б. Я. Песковым была сконструирована специальная камера. Устройство ее описано Н. Н. Михайловой (1954) и В. П. Мачинской (1957). В камеру одновременно помещалось два животных, например: нормальное и лишенное трех пар дистантных рецепторов; нормальное и с денервированными синусами; лишенное трех пар дистантных рецепторов и с денервированными каротидными синусами, или в других сочетаниях. При таком характере наблюдений имелась возможность сравнения при совершенно тождественных условиях опыта дыхательных реакций подопытных животных с различным состоянием нервной системы.

Предварительно животные приучались лежать в камере. Действие газовых смесей испытывалось также на каждом животном до производства на нем операций, что позволяло учитывать индивидуальные особенности дыхательных реакций животных. Всего поставлено более 500 опытов на 8 животных. Газовый состав воздуха в камере определялся в самом начале опыта (до введения в нее  $\text{CO}_2$  или  $\text{O}_2$ ) и через минуту после изменения газового состава воздуха камеры.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В опыте А 17 IV 1956 в камеру одновременно были помещены две собаки: Тузик — неоперированная (вес 8 кг) и Тучка (вес 7.6 кг), у которой 10 I 1956 были удалены три пары дистантных рецепторов. Опыт начался в 18.00 часов. Камера через 15 мин. после помещения в нее животных была закрыта. Взята первая проба воздуха камеры:  $\text{O}_2$  — 20.1%,  $\text{CO}_2$  — 0.1%. Температура воздуха камеры 24°. Животные лежат спокойно, бодрствуют. В 18 час. 21 мин. в камеру введен  $\text{CO}_2$ . Через минуту из камеры взята вторая проба воздуха  $\text{O}_2$  — 19.6%,  $\text{CO}_2$  — 0.7%.

На рис. 1 показан характер дыхательных реакций собак при указанной смеси газов.

Отчетливо видно, что у нормального животного при концентрации  $\text{CO}_2$  0.7% произошло значительное углубление дыхательных движений, а у животного, лишенного трех пар дистантных рецепторов, при данной концентрации  $\text{CO}_2$  реакция дыхания отсутствовала.

Опыт 10 IV 1956 начался в 19 час. 31 мин. В камеру помещены две собаки: Тузик (вес 8 кг) — нормальная и Шарик (вес 7.1 кг), перенесшая 30 III 1956 двустороннюю операцию денервации областей каротидных синусов. Камера была закрыта в 19 час. 41 мин. Взята первая проба воздуха из камеры:  $\text{O}_2$  — 19.65%,  $\text{CO}_2$  — 0.15%. Температура

воздуха в камере  $24^{\circ}$ . Собаки лежат спокойно, бодрствуют. Начата регистрация дыхания. В 19 час. 45 мин. в камеру введен  $\text{CO}_2$ . Через одну минуту взята вторая проба воздуха:  $\text{O}_2$  — 19.5%,  $\text{CO}_2$  — 3.1%.

Пнеймограммы (рис. 2) отчетливо показывают, что у нормального животного при данной концентрации  $\text{CO}_2$  имело место значительное углубление дыхания, в то время как у животного с денервированными каротидными синусами реакция на действие  $\text{CO}_2$  была сравнительно слабая.

Опыт *Б* 17 IV 1956 начался в 19 час. 45 мин. В камеру одновременно были помещены два оперированных животных: Тучка (лишенная трех пар дистантных рецепторов) и Шарик (с двусторонней денервацией каротидных синусов). Камера была закрыта в 20.00 час. Взята первая проба воздуха из камеры:  $\text{O}_2$  — 20%,  $\text{CO}_2$  — 0.1%. Температура воздуха в камере

$24^{\circ}$ . Обе собаки лежат спокойно, бодрствуют. Начата регистрация дыхания. В 20 час. 3 мин. в камеру введен  $\text{CO}_2$ . Через минуту взята вторая проба воздуха:  $\text{O}_2$  — 19.65%,  $\text{CO}_2$  — 1.8%.

Возникшие у животных изменения дыхания показаны на рис. 3.

На пнеймограммах рисунка отчетливо видно, что у животного, лишённого трех пар дистантных рецепторов, в ответ на действие смеси воздуха, в которой было 1.8%  $\text{CO}_2$ , отчетливо выражена дыхательная реакция (углубление дыхания), в то время как у собаки с денервированными каротидными синусами при той же самой концентрации  $\text{CO}_2$  дыхательная реакция отсутствовала.

Особое внимание мы обращали на то, что промежутки времени между опытами от 17 IV 1956 (*А* и *Б*) был очень небольшим. Результаты этих опытов являются показательными, поскольку условия их постановки были весьма близкими. Следовательно, обнаруженное в этих опытах различие в дыхательных реакциях в ответ на действие  $\text{CO}_2$  у животных с различным состоянием рецепторного аппарата надо поставить в зависимость не от какой-либо случайной и не учтенной причины, а от различий функционального состояния нервной системы животных.

В опыте 15 VIII 1956 наблюдения снова проводились на собаках Тучка и Тузик (к этому времени у Тучки к ранее произведенному разрушению трех пар дистантных рецепторов 1 VI 1956 была добавлена денервация областей обоих каротидных синусов. У Тузика, до того не опе-

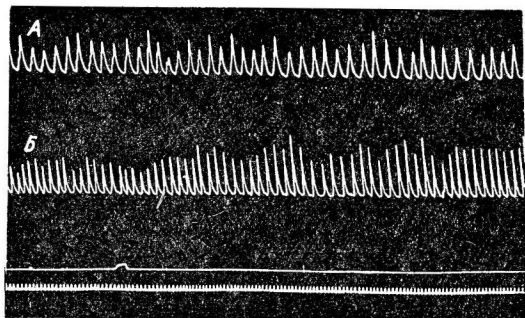


Рис. 1. Дыхательные реакции у животного, лишённого трех пар дистантных рецепторов (*А*), и у нормального животного (*Б*).

Снизу вверх: отметка времени (1 сек.), отметка подачи  $\text{CO}_2$  в камеру.

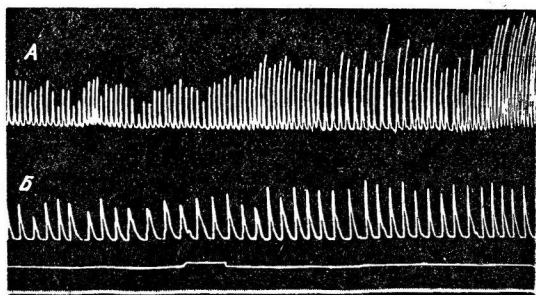


Рис. 2. Дыхательные реакции у нормального животного (*А*) и у животного с денервированными каротидными синусами (*Б*).

Обозначения те же, что на рис. 1.

рированного, 13 VI 1956 также были денервированы области обоих каротидных синусов). В 14 час. 35 мин. обе собаки были помещены в камеру, а через 10 мин. камера была закрыта. Взята первая проба воздуха камеры:  $O_2$  — 19.5%,  $CO_2$  — 0.15%. Температура воздуха в камере 23°. Собаки лежат спокойно. Начата регистрация дыхания. В 14 час. 48 мин. в камеру введен  $CO_2$ . Через минуту взята вторая проба воздуха:  $O_2$  — 19.35%,  $CO_2$  — 2.2.%. Изменения дыхания собак при действии данной концентрации  $CO_2$  представлены на рис. 4. На пневмограммах этого рисунка видно, что несмотря на то, что концентрация  $CO_2$  в данном опыте значительно превышала те, на которые у обоих подопытных животных до денервации каротидных синусов происходило отчетливо выраженное углубление дыхания. Например, в приведенном выше опыте от 17 IV 1956 (А) углубление дыхания у Тузика произошло при концентрации  $CO_2$  0.7%; в опыте от 17 IV 1956 (В) отчетливое углубление дыхания у Тучки имело место при концентрации  $CO_2$  1.8% (рис. 1 и 3), у Тучки дыхательная реакция отсутствовала совершенно, а у собаки Тузик она была незначительной.

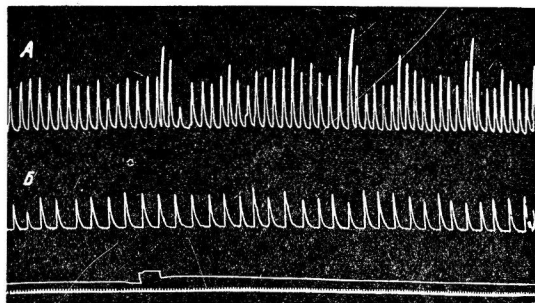


Рис. 3. Дыхательные реакции у животного, лишеного трех пар дистантных рецепторов (А), и у животного с денервированными каротидными синусами (В).

Обозначения те же, что на рис. 1.

Подытоживая результаты всех аналогичных приведенных опытов, мы констатировали, что у нормальных собак дыхание обычно отчетливо

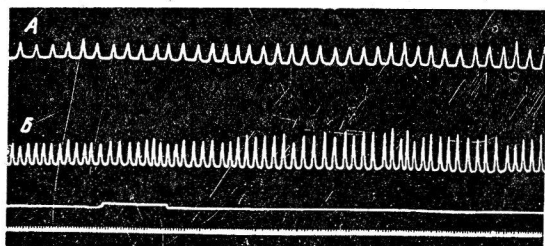


Рис. 4. Дыхательные реакции у животного, лишеного трех пар дистантных рецепторов и с денервированными каротидными синусами (А), и у животного только с денервированными каротидными синусами (В).

Обозначения те же, что на рис. 1.

изменялось, когда концентрация  $CO_2$  во вдыхаемом воздухе повышалось до 0.45—0.55%; у собак, лишенных трех пар дистантных рецепторов, отчетливые изменения дыхания наступали при более высоких концентрациях  $CO_2$  — 0.95—1.2%; у собак с денервированными областями обоих каротидных синусов дыхательные реакции возникали лишь при еще более высоких концентрациях  $CO_2$  — 1.9—2.1%. При этом у двух последних групп животных градации дыхательных реакций при различных концентрациях  $CO_2$  иногда отсутствовали. Обращают на себя внимание следующие особенности изменения чувствительности к  $CO_2$  у животных после выключения трех пар дистантных рецепторов и денервации каротидных синусов. В первом случае, т. е. после выключения дистантных рецепторов, понижение чувствительности собак к действию  $CO_2$  особенно резко выражено в первые дни после операций. С течением времени, особенно тогда, когда принимаются специальные меры к повышению возбудимости коры полушарий большого мозга, чувствительность

животных к  $\text{CO}_2$  несколько возрастает, но полностью к исходной, бывшей до операции, не возвращается.

Иное наблюдается после денервации областей каротидного синуса. У собак, которые некоторое время использовались в опытах в качестве нормальных, непосредственно после этой операции при действии  $\text{CO}_2$  иногда не удается обнаружить более или менее значительных изменений в дыхательных реакциях. Однако с течением времени чувствительность оперированных собак к  $\text{CO}_2$  все более и более понижается. Так, например, у собаки Тузик в первые недели после денервации каротидных синусов чувствительность к  $\text{CO}_2$  почти не изменилась. Но анализ условий опыта и поведения животного привел к заключению, что понижение чувствительности к  $\text{CO}_2$  у Тузика маскировалось в период, когда на нем ставились опыты, как на нормальном, выработавшимися условными рефлексами

на сочетание: щелчки газового счетчика, запах  $\text{CO}_2$  и действие  $\text{CO}_2$ .

Контрольные опыты — воспроизведение щелчков счетчика без подачи в камеру  $\text{CO}_2$  также вызывало у этой собаки углубление дыхания. Реакция, возникающая условнорефлекторно на щелчки газового счетчика, демонстрируется на рис. 5. Денервация областей каротидного синуса у собаки Тузик произведена 13 VIII 1956. В опыте, представленном на рис. 5, состав воздуха в камере при помещении в нее собаки:

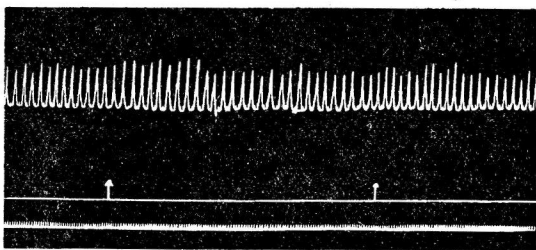


Рис. 5. Дыхательные реакции у собаки после денервации каротидных синусов.

Сверху вниз: пнемограмма, отметка раздражения, отметка времени. Стрелки обозначают момент щелканья счетчика.

$\text{O}_2$  — 20.05%,  $\text{CO}_2$  — 0.05%. Температура воздуха в камере 20°. Газовый привод отключен от камеры. Камера закрыта герметически, попадание в нее  $\text{CO}_2$  исключено. Пропускание через счетчик  $\text{CO}_2$  (дважды повторенное), сопровождавшееся характерным щелканьем счетчика, вызывало у собаки отчетливое углубление дыхания. Через минуту после второго наблюдения взята новая проба воздуха из камеры:  $\text{O}_2$  — 19.8%,  $\text{CO}_2$  — 0.1%.

Другие звуки, возникавшие время от времени в комнате, где производился опыт, не вызывали дыхательных реакций животного. Удаление газовых часов от камеры и тщательное заглушение щелчков счетчика вызывало уменьшение дыхательной реакции у Тузика; если в этих условиях  $\text{CO}_2$  вводился в камеру. Можно было предположить, что сохранялась условнорефлекторная реакция на запах  $\text{CO}_2$ . Проверка действия на дыхание разнообразных запахов (табачный дым, эфир, растворы аммиака, хлороформ и, наиболее близкого к запаху употреблявшегося  $\text{CO}_2$ , запаха спирта) обнаружила, что ни один из применявшихся запахов не вызывал такого характерного углубления дыхания, какое происходило во время действия  $\text{CO}_2$ .

Обнаруженные факты указывают на то, что при решении вопроса о точке приложения действия  $\text{CO}_2$  в условиях хронических опытов необходимо учитывать возможность образования условных рефлексов на разнообразные, сопутствующие действию  $\text{CO}_2$  раздражения. Эти условные рефлексы могут в значительной степени маскировать эффект денервации областей каротидных синусов.

Предварительное вдыхание воздуха с повышенным содержанием кислорода (32—38%) у нормальных и лишенных трех пар дистантных

рецепторов собак вызывает увеличение чувствительности животных к действию  $\text{CO}_2$ . На собаках с денервированными каротидными синусами определенных результатов в этом направлении не получено. Если чувствительность таких собак к последующему вдыханию  $\text{CO}_2$  и повышается, то незначительно. Дальнейшее изучение этого вопроса продолжается.

Весь комплекс проведенных наблюдений, как нам представляется, имеет определенное значение также в связи с многочисленными работами иностранных авторов о роли в организме «восходящей активирующей ретикулярной формации» (Penfield, 1952; Magoun, 1952; Jasper, 1954).

Как полагает ряд исследователей, степень чувствительности нервной системы к тем или иным веществам, в том числе и к  $\text{CO}_2$ , в основном зависит от состояния «активирующих ретикулярных систем», а не от изменений функционального состояния анализаторных систем, в частности коры полушарий — центральной инстанции анализаторов. Однако исследователи, стремящиеся доказать чувствительность «активирующих систем» к  $\text{CO}_2$ , вынуждены в своих опытах прибегать к его высоким концентрациям. Например, в опытах Бонвалле, Ижлен и Делла (Bonvallet, Hugelin, Dell, 1955), а также Делла и Бонвалле (Dell, Bonvallet, 1954) употреблялись газовые смеси, в которых содержание  $\text{CO}_2$  колебалось от 7 до 10%, а содержание  $\text{O}_2$  — от 7 до 93%, т. е. использовались такие концентрации, в которых, по данным нашей лаборатории (Урюпов, 1946, и др.), эти вещества заведомо действуют на нервные аппараты стволовой части головного мозга. В подобных концентрациях, никогда не встречающихся в организме в условиях его естественного существования,  $\text{CO}_2$  действительно может обладать прямым действием на сетевидную формацию и дыхательный центр (Bonvallet, Hugelin, Dell, 1955). В значительно же меньших, физиологических концентрациях  $\text{CO}_2$  таким действием на эти области не обладает, тем не менее и в этих концентрациях он вызывает изменения дыхания, действуя на хеморецепторы сосудистого русла, тканей и непосредственно на кору полушарий большого мозга.

Далее, с точки зрения гипотезы «прямого действия»  $\text{CO}_2$  на сетевидную формацию стволовой части головного мозга трудно понять, почему кролики и собаки неодинаково чувствительны к действию небольших концентраций  $\text{CO}_2$  и почему удаление у этих животных трех пар дистантных рецепторов ведет к различному понижению их чувствительности к действию  $\text{CO}_2$ . Нет достаточно обоснованных данных ставить эти различия в зависимость от неодинакового развития у этих животных «активирующих систем». В то же время несомненные различия в развитии у этих животных коры полушарий и систем анализаторов делают указанные факты вполне понятными.

Как показывают результаты настоящего исследования, а также ряда других выполненных на нашей кафедре, наиболее чувствительными к действию  $\text{CO}_2$  являются высокоспециализированные нервные окончания сосудистых рефлексогенных зон (*Glomus caroticum*), сигнализирующие об изменениях состава крови в корковую часть анализатора. Последняя в соответствии с полученными сигналами производит перестройку деятельности низших отделов центральной нервной системы, в том числе дыхательного центра продолговатого мозга, и обеспечивает возникновение градаций в дыхательных реакциях на раздражения, различные по силе. Кроме того, кора полушарий по сравнению с другими отделами головного мозга является наиболее чувствительной к непосредственному действию  $\text{CO}_2$ . При разрушении хеморецепторов каротидного синуса преимущественно наблюдается падение чувствительности к действию  $\text{CO}_2$ , а при выключении трех пар дистантных рецепторов главным образом имеет

место исчезновение градаций дыхательных реакций. Нормально функционирующая кора полушарий головного мозга после разрушения хеморецепторов может в значительной степени компенсировать функции утраченных нервных аппаратов благодаря образованию условных рефлексов на раздражители, сопутствующие действию  $\text{CO}_2$ .

### ВЫВОДЫ

1. При изучении пороговой чувствительности к  $\text{CO}_2$  в условиях хронического эксперимента было обнаружено, что у нормальных собак углубление дыхания происходит при 0.45—0.55% содержания  $\text{CO}_2$  во вдыхаемом воздухе; у собак, лишенных трех пар дистантных рецепторов (зрительного, слухового и обонятельного), при 0.95—1.2%; у собак с денервированными областями каротидных синусов при 1.9—2.1%.

2. Уменьшение чувствительности к  $\text{CO}_2$  у собак, лишенных трех пар дистантных рецепторов, наступает сразу же после операции. С течением времени чувствительность к  $\text{CO}_2$  увеличивается, но не достигает исходных величин. Чувствительность к  $\text{CO}_2$  животных, подвергшихся вышеуказанным воздействиям, можно увеличить систематической тренировкой оставшихся анализаторов, а также путем повышения функционального состояния коры полушарий головного мозга систематическим введением кофеина.

3. Уменьшение чувствительности к  $\text{CO}_2$  у собак после денервации каротидных синусов происходит не всегда непосредственно после операции, будучи маскировано условными рефлексами, выработавшимися на сопутствующие действию  $\text{CO}_2$  раздражители. По мере угашения этих рефлексов чувствительность к  $\text{CO}_2$  в таких случаях все более снижается.

4. Чувствительность к  $\text{CO}_2$  в первую очередь определяется у собак не «активирующими системами ретикулярной формации», а функциональным состоянием всех анализаторных систем, в том числе и высших центров анализаторов — коры полушарий. Выключение хеморецепторов каротидного синуса вызывает преимущественно уменьшение чувствительности к  $\text{CO}_2$ , а выключение коры полушарий наряду с понижением чувствительности преимущественно ведет к исчезновению градаций дыхательных реакций.

5. Вся система анализаторов работает как единое целое: изменение функционального состояния одного ее звена приводит к изменениям функционального состояния в других звеньях.

### ЛИТЕРАТУРА

- Галкин В. С., *Арх. биол. наук*, 33, в. 1—2, 27, 1933.  
 Мачинская В. П. Дыхательные реакции кроликов в норме и после органического и функционального выключения коры полушарий головного мозга при повышении содержания углекислоты во вдыхаемом воздухе. Дисс: Казань, 1957.  
 Михайлова Н. Н. Дыхательные реакции собак, лишенных дистантных рецепторов зрения, слуха и обоняния. Дисс. Куйбышев, 1954.  
 Урюпов Ю. С. О точке приложения действия углекислоты в центральной нервной системе. Дисс. Куйбышев, 1946.  
 Bonvallet M., A. Hugelin, P. Dell, *J. Physiol. (Paris)*, 47, № 4, 654, 1955.  
 Dell P., M. Bonvallet, *Compt. rend. Soc. d. Biol.*, 148, № 9—10, 855, 1954.  
 Heumann S., *Pharmacog. Rev.*, 7, № 1, 119, 1955.  
 Jasper H. *Brain mechanisms a. conciousness. A symposium* 374, Oxford, 1954.  
 Magoun H. W., *Arch. Neurol. a. Psychiatr.*, 67, № 2, 145, 1952.  
 Penfield W., *Arch. Neurol. a. Psychiatr.*, 67, 178, 1952.

## PATTERNS OF RESPIRATORY REACTIONS EVOKED BY CARBON DIOXIDE IN DOGS WITH MODIFIED RECEPTOR SYSTEM

By *M. V. Sergievski* and *Y. N. Ivanov*

From the department of physiology, Medical Institute, Kuibyshev

The effects of CO<sub>2</sub> inhalation were investigated in dogs under conditions of chronic experimentation. Over 500 experiments were performed upon 8 dogs.

The depth of respirations was increased by inhalation of air containing 0.45—0.55 per cent CO<sub>2</sub> in normal animals; air containing 0.95—1.2 per cent CO<sub>2</sub> in dogs deprived of three distant receptors (visual, auditory and olfactory); air containing 1.9—2.1 per cent CO<sub>2</sub> in dogs with denervated carotid sinuses. The reduction of sensitivity to CO<sub>2</sub> on deprivation of the three distant receptors took place immediately following the operation. After some time sensitivity rose again but its initial level was never regained. The animal's sensitivity to CO<sub>2</sub> could be enhanced by raising the excitability of its cerebral cortex. The reduction of sensitivity to CO<sub>2</sub> which follows denervation of carotid sinuses can be concealed by reflexes, conditioned to some stimuli secondary to the effects of CO<sub>2</sub>. With the extinction of these reflexes, CO<sub>2</sub> sensitivity declines to lower levels. The normal level of CO<sub>2</sub> sensitivity of dogs depends upon the functional condition of analysing systems including centers for analysers of the cerebral cortex, rather than upon «activating systems of the reticular formation». The system of analysers functions as a single whole: modification of the functional condition of one of its links results in alterations of functional conditions in the other links. Blocking chemoreceptors of the carotid sinuses results mainly in a reduction of sensitivity to CO<sub>2</sub>. On suppression of cortical control, graduation of intensity of respiratory reactions is abolished.

---

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЫШЦЫ ЛИМФАТИЧЕСКОГО СЕРДЦА ГОЛОВАСТИКА

Н. А. Итина

Институт эволюционной физиологии АН СССР, Ленинград

Особый интерес для понимания эволюции функции в формировании свойств нервно-мышечного прибора представляют случаи, когда соматическая мускулатура приобретает значение висцеромоторного аппарата. К их числу относится, по мнению Н. Г. Хлопина (1946) и на основании экспериментальных данных Е. А. Чердеевой (1950, 1953), мышца лимфатического сердца лягушки.

Функциональные особенности лимфатических сердец давно привлекали внимание физиологов. Исследованиями ряда авторов, в том числе и нашими, было показано, что свойства этих мышечных органов существенно меняются в зависимости от того, пульсируют ли лимфатические сердца под влиянием ритмически поступающих из центральной нервной системы тетанизирующих импульсов, как это имеет место у нормальной взрослой лягушки, или эти органы сокращаются на основе периферической автоматии. Способность к автоматической деятельности обнаруживается через несколько дней (срок различен у разных видов и особей) после хронической денервации лимфатического сердца (Итина, 1947).

На основании сопоставлений мы пришли к выводу, что ряд функциональных свойств нормально иннервированного лимфатического сердца стоит ближе всего к свойствам тонических мышц холоднокровных позвоночных (Гинецинский и Итина, 1948) тогда как физиологическая характеристика мышцы автоматически сокращающегося денервированного сердца обнаруживает большое сходство с исследованными нами свойствами кровяного сердца миноги (Итина, 1941, 1943, 1948, 1956). Представляло несомненный интерес проследить развитие функциональных свойств мышцы лимфатического сердца в онтогенезе лягушки. В литературе мы не встретили ни одной попытки в этом направлении.

### МЕТОДИКА

Объектом исследования служила передняя пара лимфатических сердец головастика *Rana temporaria* на разных этапах онтогенеза. Головастики разводились в лаборатории путем искусственного оплодотворения икры, взятой от самки, предварительно стимулированной инъекциями экстракта гипофиза по методике, описанной Л. Кащенко (1936). Режим питания и другие условия для нормального развития головастика были разработаны аспиранткой нашего института Э. М. Плисецкой (1957).

Биеие сердца наблюдалось с помощью стереоскопического микроскопа, сначала на неповрежденном животном, а затем на трех последовательно приготавливавшихся препаратах. Первый из них представлял собой поперечную полоску задней стенки тела, включающую несколько сегментов на уровне и ниже передних лимфатических сердец. Техника приготовления такого препарата заключалась в следующем. У головастика, помещенного в небольшом объеме раствора Рингера для холоднокровных на стекле под тубусом микроскопа, острым глазным скальпелем отсекались головной



конец позади глаз и хвостовой конец. Концы удалялись, а туловищный отрезок перевертывался брюшной поверхностью вверх. Под тонкую брюшную стенку подводилась вдоль туловища препаровальная игла, а другой иглой, наложенной сверху, путем перегирания стенка тела разрезалась вдоль, и ее правый и левый лоскуты отводились в стороны. Все внутренние органы удалялись также с помощью игл. В результате такой препаровки перед глазами экспериментатора оказывались оба передних сердца, лежащих на внутренней поверхности стенки тела по бокам от миотомов, близ границы, отделяющей брюшную полость от грудной. Лимфатические сердца головастика представляют собой слабо очерченные прозрачные пузырьки, хорошо различимые только благодаря пульсации.

Отрезок спинного мозга такого препарата обычно, особенно у менее зрелых головастика, оставался активным — препарат продельвал время от времени движения и реагировал на раздражение иглой. Из такого препарата путем удаления мозга легко мог быть приготовлен «препарат без мозга». Наконец, путем осторожного удаления окружающих тканей лимфатическое сердце могло быть полностью изолировано. Раствор Рингера заменялся время от времени свежим с помощью тонкой пипетки. Характер и частота сокращений сердец протоколировались.

**Автоматия мышц.** Впервые биение передних лимфатических сердец у головастика мы видели через 10—12 дней после оплодотворения икры, вместе с началом кровообращения в хвосте и началом атрофии наружных жабр. Длина тела таких головастика была 11—13 мм. Начиная с этого срока и приблизительно до конца третьей недели развития, пока длина тела головастика не достигла еще 20—23 мм, его денервированное или полностью изолированное сердце не прекращает своих сокращений и бьется с постоянством и равномерностью изолированного кровяного сердца. Оставленное в рингеровском растворе, оно продолжает сокращаться и на другой день.

Полученные данные с несомненностью свидетельствуют, что лимфатические сердца головастика начинают функционировать в онтогенезе как автоматически сокращающиеся органы. В процессе дальнейшего развития головастика равномерное биение сердец сразу после удаления мозга обычно не удается видеть. Разобщенные с центральной нервной системой сердца вначале фибриллируют или сокращаются неравномерно, могут совсем прекратить временно всякие сокращения, и только через некоторый срок начинаются полноценные ритмические биения. Оставленные плавать в стаканчике на поверхности рингеровского раствора, лимфатические сердца этого второго периода развития на другой день, как правило, обнаруживают регулярные автоматические сокращения. В отличие от первого раннего периода этот второй период можно назвать условно стадией «ослабленной» автоматии.

За ним следует третий период, когда изолированные лимфатические сердца еще более зрелых головастика не сокращаются и на другой день. Фибрилляция мышц или неравномерные сокращения, если и имеют место, то в течение только более или менее короткого периода (сразу после удаления мозга), вслед за которым всякие сокращения сердец на изолированных препаратах прекращаются. Обычно такая потеря автоматии имеет место начиная приблизительно с 40-го дня развития, когда головастики достигают длины 32—38 мм, а их задние конечности — 2.5—3.5 мм. В дальнейшем описанное поведение сердец продолжается без существенных изменений до метаморфоза.

Отсутствие автоматических биений на изолированных препаратах не исключает, конечно, возможности перехода хронически денервированных сердец в целом организме на полноценный миогенный ритм через некоторый срок после разобщения их с нервной системой. Напротив, есть все основания предполагать, что у головастика и молодых лягушек этот срок значительно меньше, чем у взрослого животного и тем меньше, чем моложе животное.

Указанные сроки изменения автоматии мышцы лимфатического сердца могут значительно меняться в зависимости от условий существования головастиков и связанной с ними скорости развития. Так, на партии голодающих головастиков хорошо выраженный («полный») автоматизм мы наблюдали на 43-й и даже 50-й день после оплодотворения икры, но длина тела этих головастиков была всего 16.7 и 13.1 мм. Понижение окружающей температуры также замедляет темп развития и удлиняет периоды «полной» и «ослабленной» автоматии. Однако и в обычных условиях содержания в каждой партии головастиков имеются экземпляры, отстающие в развитии; у таких головастиков можно дольше наблюдать проявление как «полной», так и «ослабленной» автоматии лимфатического сердца.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Действие химических раздражителей. Проведенное испытание действия некоторых химических агентов показало, что отношение к ним мышцы лимфатического сердца головастиков нашего первого и второго периодов аналогично действию тех же веществ на хронически денервированное сердце взрослой лягушки с периферической ритмической активностью (Итина, 1948). Ацетилхолин закономерно учащает ритм автоматических биений эмбрионального сердца, как в целом организме, так и на всех наших препаратах. Пороговая концентрация ацетилхолина, вызывающая этот эффект, увеличивается по мере развития головастика; она лежит в пределах  $10^{-9}$  для головастиков нашего первого периода развития и повышается до  $10^{-8}$ — $10^{-7}$  во втором периоде.

Как и на хронически денервированных сердцах взрослой лягушки, ацетилхолин может вызвать ритмические биения в случае, если мышца способна к автоматической деятельности, но находится временно в состоянии покоя. У головастиков нашего третьего периода развития ацетилхолин, как правило, не способен вызвать биения. У них это вещество в концентрации  $10^{-6}$ — $10^{-5}$  и выше вызывает только контрактуру мышцы — явление, свойственное сердцам лягушек и головастиков любого срока развития. В случае, когда ацетилхолин еще оказывает ритмогенное влияние на лимфатическое сердце головастика третьего периода развития, его пороговая концентрация лежит в пределах  $10^{-6}$  и очень близка к концентрации, вызывающей сильную контрактуру как исследуемой мышцы, так и других соматических мышц головастика.

У наиболее юных головастиков учащение ритма лимфатического сердца, погруженного в раствор ацетилхолина, медленно ослабляется. Чем старше головастик, тем быстрее заканчивается учащение, несмотря на то, что препарат остается погруженным в раствор исследуемого вещества. Смена раствора ацетилхолина во время вызванного им учащения на чистый рингеровский раствор вызывает у головастиков первого периода развития быстрое урежение сокращений до цифр более низких, чем в норме, и затем только происходит возврат к исходному ритму. У более зрелых головастиков отмывание приводит, как правило, к временной остановке сердца, которая после достаточно высоких концентраций ацетилхолина может длиться 1—5 мин., а иногда и больше, после чего только римическая деятельность органа возобновляется.

Смена раствора ацетилхолина на новую порцию той же концентрации или даже погружение препарата в раствор этого вещества, только что забранного в пипетку, или, наконец, осторожное перемещение препарата с помощью иглы в пределах налитой на стекло жидкости — все это приводит к повторному учащению биений. Путем частых смен раствора ацетилхолина можно неопределенно долго поддерживать высокий ритм со-

кращений лимфатического сердца; но достаточно сменить испытываемый раствор на чистый солевой, как сердце внезапно останавливается. Если ацетилхолин, взятый в соответственной концентрации, вызвал полную контрактуру мышцы, то, как и в случае хронически денервированного сердца взрослой лягушки, ритм в чистом солевом растворе возобновляется не сразу после расслабления мышцы, а обычно лишь спустя 1—5 мин.

Лимфатическое сердце головастика, как и взрослой лягушки, мало чувствительно к атропину. Только большая концентрация этого вещества ( $10^{-4}$ ) способна устранить эффект от ацетилхолина, взятого в близкой к порогу концентрации ( $10^{-8}$ ). Максимальный учащающий эффект от ацетилхолина ( $10^{-7}$ ) лишь несколько снижается после такой атропинизации.

Ареколин, испытанный только на головастиках первого периода развития, взятый в концентрации  $10^{-6}$ , не оказывает влияния на автоматический ритм. Концентрация  $10^{-5}$  вызывает умеренное учащение; даже при концентрации  $10^{-4}$  ареколин не приводит лимфатическое сердце к контрактуре. Недлительное воздействие ареколином (в пределах 2—3 мин.) обратимо; длительное ведет к неослабевающему учащению, заканчивающемуся обычно через 10 мин. внезапной остановкой. Последующее отмывание чистым солевым раствором (в течение 30—35 мин.) не восстанавливает деятельности сердца.

Никотин также учащает ритм исследуемого мышечного органа при применении его в концентрации  $10^{-6}$ — $10^{-4}$ . Концентрация  $10^{-7}$  не оказывает положительного хронотропного влияния, но может вызвать небольшое усиление сокращений.

Пилокарпин, испытанный до концентрации  $10^{-4}$ , оказался не эффективным. Подобно хронически денервированному лимфатическому сердцу лягушки лимфатические сердца головастиков не дают отчетливой реакции на адреналин, примененный в концентрациях от  $10^{-7}$  до  $10^{-5}$ ; иногда наблюдавшееся очень слабое учащение ритма не прекращалось после многочисленных смен чистого раствора Рингера.

**Влияние нервной системы.** Наблюдения свидетельствуют, что только в первые дни, после начала биения, лимфатические сердца неповрежденных головастиков обладают постоянным, монотонным ритмом, который не изменяется и после разрушения или удаления центральной нервной системы (стадия 1, А). Начиная с 15—18-го дня развития, а иногда и раньше эта монотонность ритма исчезает; частота сокращений и их характер могут внезапно измениться. При этом часто можно наблюдать, как ритм биений лимфатических сердец на целом животном или на препарате с мозгом постепенно урежается, доходя иногда до кратковременной остановки. Вслед за двигательной активностью головастика или препарата ритм биений сразу или после кратковременной остановки повышается, иногда весьма значительно. Как уже указывалось, удаление мозга у головастиков в течение всего нашего первого периода развития (стадия 1, А и Б) немедленно приводит лимфатическое сердце к равномерным биениям, исчезают также подергивания и спазматические сокращения.

Переход лимфатических сердец на стадии 1, Б к монотонному ритму сразу после удаления центральной нервной системы, а также наблюдаемые начиная с этой стадии развития все более резкие изменения ритма лимфатического сердца у целого головастика как в сторону учащения, так и торможения свидетельствуют, по-видимому, о появлении влияний со стороны нервной системы, начиная приблизительно с 15-го дня развития головастика.

Полной доказательности этого вывода мешает, однако, то обстоятельство, что изменение ритма часто находится в связи с общими движениями животного и может быть, хотя бы частично, следствием выделения ацетилхолина при сокращениях локомоторных мышц. Гистологическими

данными о сроках формирования нервных окончаний в мышце лимфатического сердца мы не располагаем. Изолированное же раздражение центральных образований, из которых эмбриональное сердце получает свою иннервацию, или нервов, к сожалению, крайне затруднительно в методическом отношении.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенные результаты дают основание предполагать, что в онтогенезе лягушки влияние со стороны центральной нервной системы на деятельность лимфатического сердца отсутствует только в течение самых первых дней после начала сокращений этого органа, когда удаление мозга совсем не отражается на монотонной работе исследуемого образования. Приблизительно с 15-го дня развития головастика деятельность лимфатических сердец, по-видимому, начинает подчиняться влиянию нервной системы, так как к этому сроку монотонность ритма исчезает, уступая место все более и более глубоким временным изменениям частоты и характера сокращений. Эти влияния следует характеризовать как адаптационно-трофические, которые по мере постепенного угнетения мышечной автоматии начинают складываться в механизм пускового влияния, характерный для лимфатических сердец взрослого животного. Выявленная здесь в онтогенезе лягушки последовательность функциональных изменений своеобразного нервно-мышечного прибора — лимфатического сердца отнюдь не представляет собой исключительного явления, — это в своей основе процесс формирования функций любой двигательной иннервации пускового типа, но процесс сильно растянутый во времени и развертывающийся в условиях нервно-мышечного прибора внутреннего органа, несущего висцеромоторную функцию с ее спецификой. Результаты данного исследования являются несомненно яркой иллюстрацией концепций развития нервных влияний, высказываемой неоднократно акад. Л. А. Орбели, начиная с 20-х годов.

В пределах соматического аппарата, несущего свою основную локомоторную функцию, трудно проследить в эмбриогенезе достаточно высоко организованных позвоночных всю последовательность начальных изменений функциональных свойств и отношений. Однако у низших позвоночных, именно на зародышах акулы, Витреберт (Witrebort) в 1920 г. и Гаррис и Вайтинг (Harris a. Whiting) в 1954 г. обнаружили миогенные ритмические сокращения миотомов на ранних этапах эмбриогенеза этого животного. Описанная Гаррис и Вайтинг картина возникновения первых нервных влияний центральной нервной системы также соответствует наблюдавшейся нами на лимфатическом сердце головастика.

После периода постоянного ритма наступает период, когда частота сокращений миотомов эмбриона акулы может внезапно изменяться в широких пределах. Удаление центральной нервной системы ведет, как и в нашем случае, к возобновлению постоянного миогенного ритма. Как и мы, указанные авторы считают причиной внезапных изменений ритмических сокращений возникновение во втором периоде (соответствующем нашей стадии 1, Б) влияний со стороны центральной нервной системы. Предварительное морфологическое изучение вопроса этими исследователями показало, что развитие истинной концевой пластинки происходит в более поздние сроки, когда явления второго периода уже хорошо выражены.

Сходство в развитии функциональных свойств локомоторной мускулатуры акулы и мышцы лимфатического сердца головастика распространяется и на отношение к химическим раздражителям. Ацетилхолин ( $5 \cdot 10^{-6}$ ), по данным Харриса и Вайтинга, учащает как монотонный ритм самого раннего периода, так и ритм, характерный для более позднего периода развития.

Сопоставление данных, полученных при изучении развития функциональных свойств мышцы лимфатического сердца и миотомов акулы, наглядно показывает общее направление этих процессов. Для локомоторных мышц более высоко организованных позвоночных стадия автоматической активности и адаптационно-трофической функции соматической иннервации утратила свое самостоятельное значение, по-видимому, даже в эмбриональном периоде. В то же время в случае висцеромоторного аппарата лимфатического сердца эти фазы существуют в течение значительного периода онтогенеза лягушки. Кроме того, хотя автоматия мышцы лимфатического сердца у взрослого животного подавлена и деятельность этих органов в норме осуществляется благодаря пусковым импульсам из центральной нервной системы животного, в отличие от локомоторной мускулатуры функций лимфатического сердца при перерыве связи с мозгом может быть восстановлена благодаря мышечной автоматии. В силу этого лягушки с денервированными лимфатическими сердцами могут жить неопределенно долго.

Таким образом, общая для развития всех соматических мышц тенденция развития претерпевает своеобразные изменения в процессе формирования функциональных свойств мышцы лимфатического сердца — соматической по своему происхождению, но несущей висцеромоторную функцию. Своеобразие физиологической характеристики мышцы лимфатического сердца головастика и лягушки всецело определяется особенностями конкретной функции органа, движения которого они обеспечивают.

#### ВЫВОДЫ

1. Передние лимфатические сердца начинают функционировать как автономно сокращающиеся органы на 11—13-й день развития головастика. Приблизительно до 20—23-го дня развития лимфатическое сердце, разобщенное с центральной нервной системой или полностью изолированное, бьется в постоянном ритме; в течение второго периода, приблизительно до 40-го дня, сразу после такой изоляции сердце может остановиться или давать неравномерные и слабые сокращения, но через некоторый срок оно возобновляет свои биения; лимфатическое сердце еще более зрелых головастика и молодых лягушек после изоляции быстро теряет слабые проявления автоматии или не обнаруживает ее совсем.

2. Лимфатическое сердце головастика с миогенным ритмом реагирует на исследованные химические раздражители подобно хронически денервированному лимфатическому сердцу лягушки. Ацетилхолин учащает миогенный ритм; на обновившихся после изоляции сердцах зрелых головастика ацетилхолин обычно вызывает только контрактуру. Автономный ритм учащается также ареколином и никотином; он не изменяется от пилокарпина и адреналина, примененных в умеренных концентрациях.

3. Ритм лимфатических сердец в теле головастика постоянен только в первые дни после начала сокращений; начиная приблизительно с 15-го дня развития головастика наблюдаются все более резко выраженные внезапные изменения характера сокращений и ритма, как в сторону его учащения, так и торможения.

4. Полученный экспериментальный материал дает возможность проследить последовательную смену стадий развития нервно-мышечного прибора: а) стадия автоматии, регулируемой еще центральной нервной системой; б) стадия адаптационно-трофических нервных влияний на периферический ритм; в) стадия формирования пускового нервного механизма.

5. Сопоставление результатов исследования с тем, что известно о развитии локомоторных соматических мышц в онтогенезе позвоночных, выяв-

ляет особенности физиологической характеристики мышцы лимфатического сердца, связанные, несомненно, со специфической функцией, выполняемой этой соматической по своему гистогенезу мышцей.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гинецинский А. Г. и Н. А. Итина, Физиолог. журн. СССР, 34, № 5, 617, 1948.  
Итина Н. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 19, 517, 1941; Усп. совр. биол., 16, 646, 1943; Усп. совр. биол., 23, 241, 1947; Физиолог. журн. СССР, 34, № 5, 621, 1948; в сб.: Материалы по эволюционной физиологии, 1, 147, 1956.  
Кашенко Л., Природа, 1, 86, 1936.  
Орбели Л. А., Природа, 3—4, 77, 1933; Усп. совр. биол., 15, 3, 257, 1942; Тр. Физиолог. инст. АН СССР, 1, 3, 1935.  
Плисецкая Э. М., Бюлл. exper. биол. и мед., 43, 107, 1957.  
Хлопин Н. Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. 361, Изд. АН СССР, 1946.  
Чередеева Е. А. Экспериментально-гистологические исследования мускулатуры лимфатических сердец амфибий. Дисс. Л., 1950; ДАН СССР, 92, 847, 1953.  
Harris I. S. a. H. P. Whiting, J. Physiol., 6, 124, 630, 1954.  
Witrebort P., Arch. zolexp. gen., 60, 221, 1920.

Поступило 31 X 1956

## PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE LYMPHATIC HEART MUSCLE IN THE TADPOLE

By *N. A. Itina*

From the Institute of Evolutionary Physiology, Leningrad

An investigation of anterior lymphatic hearts of *R. temporaria* tadpoles is reported. It is shown, that lymphatic hearts begin by functioning as automatically contracting organs on the 10th or 12th day of tadpole development. Up to the 20th or 32d day of development, the isolated lymphatic heart beats at a constant rate in Ringer's solution; as development progresses, further automatic muscle activity decreases gradually, becoming hardly apparent during the latter third of the whole period of tadpole development.

Lymphatic hearts of the tadpole possessing a myogenous rhythm, react to chemical agents studied thus far, in the same way as the chronically denervated frog heart (Itina, 1948). Acetylcholine accelerates the myogenous rhythm, whereas it evokes only contraction in mature tadpole hearts, no longer displaying automatic activity. The automatic rhythm is also accelerated by arecoline and nicotine; it is not modified by pilocarpine or adrenalin, applied in moderate concentrations.

In tadpoles the rhythm of lymphatic hearts *in situ* remains constant only on the first days following the onset of contractions: after about the 15th day, the rate of its contractions is subject to abrupt change in either direction (acceleration or slowing down).

It is seen from results of the investigation, that in the course of the tadpole's development, the elaboration of the nerve-muscle unit of the lymphatic heart goes through the following stages: a) — a stage of muscle automaticity, not controlled by central nervous system; b) — stage, when the myogenous rhythm is subject to trophically adapting nervous influences; c) — formative stage of trigger mechanism

## ВЕРХНИЙ ГОРТАННЫЙ НЕРВ И ЕГО РОЛЬ В АКТЕ ГЛОТАНИЯ

Г. Я. Прийма

Педагогический институт, Сталинград

Давно известно, что верхний гортанный нерв (ВГ), точнее его внутренняя ветвь (ВВВГ), принимает участие в рефлекторной регуляции глотательного акта (Waller et Prevost, 1870; Трапезников, 1897; Китаев, 1908, и др.). Однако на эту его функцию мало обращается внимания. Его считали (Розенталь, 1867) и продолжают считать (Буков, 1941; Лопатина, 1942; Сергиевский, 1950, и др.) нервом, регулирующим главным образом дыхание и участвующим в защитном дыхательном рефлексе.

Нами (Прийма, 1955, 1956а, 1956б) было показано, что у собак ВВВГ нерва большей массой своих веточек иннервирует не гортань, а глотательный аппарат и трахею, и что электрические раздражения центрального отрезка этого нерва вызывают более постоянные и более продолжительные и интенсивные глотательные движения, чем такие же раздражения языкоглоточного и блуждающего нервов, имеющих прямое отношение к регуляции глотания.

Несмотря на то, что факты о влиянии ВВВГ нерва на функцию глотания хорошо известны, однако до настоящего времени остается открытым вопрос, почему гортанный нерв оказывает столь сильное влияние на функцию глотания. Обычно это объясняют иррадиацией возбуждения с дыхательного центра на глотательный. Но такое объяснение является мало вероятным. К тому же оно не имеет прямых экспериментальных доказательств. Нам представляется вслед за Рети (Rethi, 1935), что влияние этого нерва на функцию глотания связано с наличием специфического рефлекса, афферентная часть рефлекторной дуги которого включает в себя определенные структуры этого нерва.

Рети, раздражая у собак надгортанник струей воды, обнаружил глотательный рефлекс, который исчезал при двухсторонней перерезке ВГ нерва. Он тем самым считал, что им дан ответ на все еще неясный вопрос, почему ВГ нерв оказывает влияние на функцию глотания.

Подтверждая данные Рети о глотательном рефлексе с надгортанника, мы в настоящем исследовании имеем в виду показать, что есть еще один специфический глотательный рефлекс, афферентная часть рефлекторной дуги которого представлена обособленным пучком нервных стволиков ВВВГ нерва, разветвляющимися в области перехода глотки в пищевод.

## МЕТОДИКА

Проводились острые опыты на собаках, а также производилось морфологическое исследование комплекса органов: гортань, глотка, трахея и пищевод собаки, предварительно обработанных формалином. В физиологических опытах раздражались различной частотой при слабой силе электрического тока центральные отрезки отдельных веточек ВВВГ нерва: а) верхней ветви, б) анастомотической ветви, в) пучка нервных стволиков, разветвляющегося в области перехода глотки в пищевод и общего ствола этого нерва. Ответные реакции записывались на закопченной ленте кимографа. Подробно методика описана в наших работах (1955, 1956). Дополнительные сведения будут даны по ходу изложения материала.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На рис. 1, где представлен фотоснимок препарата, на фоне гортани, надгортанника, глотки, пищевода и трахеи показаны в натуральной величине те структуры ВВВГ нерва, которые нас интересовали при проведении физиологических опытов. Подробное описание разветвлений этого нерва сделано в одной из наших работ (Прийма, 1955). В настоящем же исследовании внимание обращается

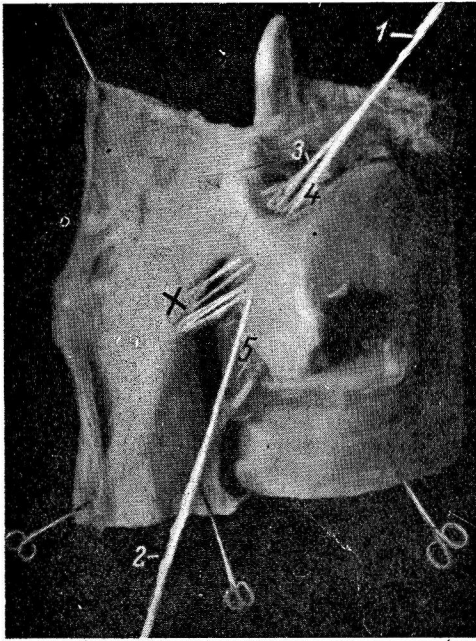


Рис. 1. Пучок нервных стволиков внутренней ветви верхнего гортанного (ВВВГ) нерва собаки, разветвляющийся в глоточно-пищеводном валике.

1 — ВВВГ нерва; 2 — нижний гортанный нерв; 3 — верхняя ветвь ВВВГ нерва; 4 — нижняя ветвь ВВВГ нерва; 5 — анастомоз с нижним гортанным нервом. Крестиком обозначен пучок.

веточки, отделяющиеся от нижней его ветви и иннервирующие гортанную часть глотки и грушевидные карманы; веточки, отделяющиеся от верхней ветви и иннервирующие язычную поверхность надгортанника и основание языка, и, наконец, пищеводные веточки, отделяющиеся от анастомоза. У собак ВВВГ нерва иннервирует органы дыхания только следующими структурами: веточками, отделяющимися от верхней его ветви и иннервирующими гортанную поверхность надгортанника и вход в гортань; веточками, отделяющимися от нижней ветви ВВВГ нерва и разветвляющимися в черпало-перстневидной области, и нервными волокнами, входящими в состав анастомоза с нижним гортанным нервом и разветвляющимися в трахее. Все вместе взятые структуры этого нерва, иннервирующие органы дыхания, составляют меньше половины его ветвей. Большая часть ветвей приходится на глотательный аппарат. Поэтому не должно казаться странным наше заявление, сделанное в начале работы, что у собак ВВВГ нерва большей массой своих ветвей иннервирует не гортань, а глотательный аппарат и трахею.

Детальное ознакомление с анатомией ВВВГ нерва у собак позволило провести физиологические опыты с раздражением отдельных веточек этого нерва, а не общего ствола, как это обычно делается. К тому же препаровка

только на строение обособившегося пучка стволиков нижней ветви ВВВГ нерва, разветвляющегося в области перехода глотки в пищевод. Этот нервный пучок, чаще состоящий из шести стволиков, иннервирует особое анатомическое образование — глоточно-пищеводный валик, располагающийся кольцеобразно с внутренней стороны области перехода глотки в пищевод. Три из этих стволиков, более длинные и более толстые, разветвляются с задней и боковой сторон области перехода глотки в пищевод, а остальные — с передней. Этот обособившийся пучок нервных стволиков был нами обнаружен с правой и левой сторон на всех без исключения семнадцати препаратах собак. Как видно на фотоснимке препарата, он анатомически никакого отношения к иннервации органов дыхания не имеет.

Этот нервный пучок, мы его будем называть глоточно-пищеводным, уже наглядно вскрывает причину, почему ВГ нерв оказывает сильное влияние на функцию глотания. Но этот пучок не является единственным. Кроме него, в глотательном аппарате у собак разветвляются еще следующие структуры ВВВГ нерва: 3—4 глоточ-



показала, что одни структуры этого нерва иннервируют преимущественно органы дыхания, а другие — глотательный аппарат. Все это делало возможным найти связь между отдельными структурами этого нерва и их функций.

В физиологических опытах раздражению подвергались центральные отрезки: верхней ветви, глоточно-пищеводного пучка и анастомоза ВВВГ нерва, а также общего его ствола. При препаровке нельзя допускать охлаждения и особенно травмирования, так как в противном случае будет нивелироваться специфичность ответных реакций той или другой структуры ВВВГ нерва. Силу раздражения мы в своих опытах применяли только слабую, т. е. не превышающую пороговой на 1—2 см р.к. Следует также исключить возможное ветвление тока (путем заземления нерва). Имеет большое значение и частота раздражения, так как глотательные движения при раздражении центрального отрезка ВВВГ нерва слабой силой тока наступают только при частотах 20—45 пер./сек. Хотя диапазон действующих частот может сдвигаться и в ту и в другую стороны, в зависимости от функциональной лабильности глотательного центра, однако способность глотательного центра отвечать только на определенные частоты раздражения является закономерностью.

На рис. 2 показаны наиболее типичные ответные реакции, наступающие при раздражении описанных выше структур ВВВГ нерва. Прежде всего оказалось, что раздражения центрального отрезка глоточно-пищеводного пучка вызывают интенсивные глотательные движения, длящиеся весь период раздражения и имеющие очень короткий латентный период. Эти движения полные, т. е. вслед за сокращением мышц глотки сокращается пищевод (рис. 2, А). Изменения же дыхания при этом относительно слабые и выражаются в торможении его в период глотания, что, вероятно, является следствием межцентральных отношений, а не прямого влияния раздражения на дыхательный центр. Глотательный эффект, наступающий при раздражении этого пучка, можно сравнить только с тем же эффектом, наступающим при раздражении центрального отрезка общего ствола ВВВГ нерва (рис. 2, В). Только здесь амплитуды глотательных движений больше, чем в первом случае. Но, как видно на рисунке, раздражения общего ствола вызывают интенсивные дыхательные движения. Оно и понятно, так как в состав общего ствола этого нерва входят афферентные волокна, связанные не только с рецепторами глотательного аппарата, но и с рецепторами органов дыхания. Какими нервными волокнами общего ствола ВВВГ нерва обусловлена активность дыхательных движений, видно из рис. 2, В, где отражены ответные реакции, наступающие при раздражении центрального отрезка анастомоза. Раздражения этой ветви всегда вызывают активные дыхательные движения. Отсюда и активность дыхательных движений, наблюдающаяся при раздражении общего ствола ВВВГ нерва (рис. 2, В). Здесь важно отметить, что раздражения центрального отрезка верхней ветви ВВВГ нерва (рис. 2, Г), афферентные волокна которой иннервируют, кроме глотательного аппарата, гортанную поверхность надгортанника и слизистую оболочку входа в гортань, не вызывают таких активных изменений дыхания, какие наблюдаются при раздражении анастомотической ветви, волокна которой разветвляются преимущественно в трахее. При раздражении верхней ветви ВВВГ нерва наблюдается только торможение дыхательных движений во время глотания. Отсюда, вероятно, через афферентные волокна этой ветви осуществляется преимущественно регуляция дыхания во время глотания и обеспечиваются связанные с этим защитные рефлексы. Постоянная же регуляция дыхания ВГ нервом осуществляется главным образом за счет волокон анастомотической ветви, рецепторные приборы которой находятся в трахее.

На рис. 2, *А* видно, что дыхание изменяется и при раздражении нервных стволиков глоточно-пищеводного пучка. Для этих изменений характерно, что во время глотания дыхательные движения тормозятся и усиливаются только по прекращению глотания, т. е. в последствии. Ясно, что эти изменения дыхания отнести за счет прямых влияний раздражений глоточно-пищеводного пучка нет оснований. Вероятно, они определяются межцентральными отношениями, а именно влиянием глотательного центра на дыхательный.

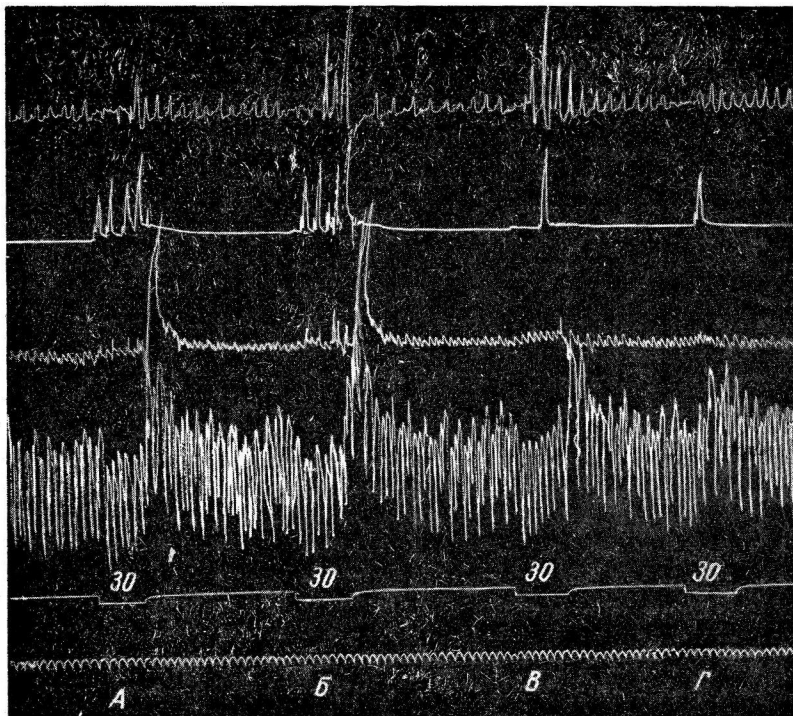


Рис. 2. Реакции со стороны дыхания, кровяного давления, глотки и пищевода на раздражения центральных отрезков отдельных веточек внутренней ветви верхнего гортанного нерва (ВВВГ).

*А* — пучок нервных стволиков, иннервирующий глоточно-пищеводный валик; *Б* — общий ствол ВВВГ нерва; *В* — анастомоз с нижним гортанным нервом; *Г* — верхняя ветвь. *Сверху вниз*: дыхательные движения; сокращения мышц глотки; пищевода; кровяное давление; отметка раздражения (цифры на этой линии — количество стимулов в секунду); отметка времени (2 сек.).

Зная, что для получения глотательных движений при раздражении ВВВГ нерва частота импульсов должна быть порядка 20—45 пер./сек., мы провели наблюдение за изменением глотания, дыхания и кровяного давления при различных частотах раздражения отдельных структур этого нерва (рис. 3). Заметим, что в опытах, демонстрируемых на рис. 2, частота раздражения всегда была одинаковой — 30 пер./сек.

На рис. 3, *Б* видно, что при раздражении пучка нервных стволиков при частотах 21 пер./сек. наступают более эффективные глотательные движения, чем при частотах 45 пер./сек., а раздражения верхней ветви ВВВГ нерва (рис. 3, *А*) дают образную картину — частоты 45 пер./сек. являются более эффективными. Эти же частоты вызвали одиночное глотательное движение и при раздражении анастомотической ветви (рис. 2, *В*).

На этом отрезке кривой видны тетанические сокращения мышц гортани; они наблюдались иногда при раздражении этой ветви. Вероятно, эти сокращения зависели от наличия в анастоматической ветви ВВГ нерва эфферентных волокон нижнего гортанного нерва.

На рис. 3 отмечены характерные изменения дыхания, зависящие от частоты раздражения отдельных структур ВВГ нерва. Так, например, раздражение глоточно-пищеводного пучка (Б) с частотой 100 пер./сек. не вызвало изменения дыхания, тогда как та же частота вызвала интенсивное изменение дыхания при раздражении других ветвей (А и В) этого нерва. Тот факт, что при раздражении глоточно-пищеводного пучка не

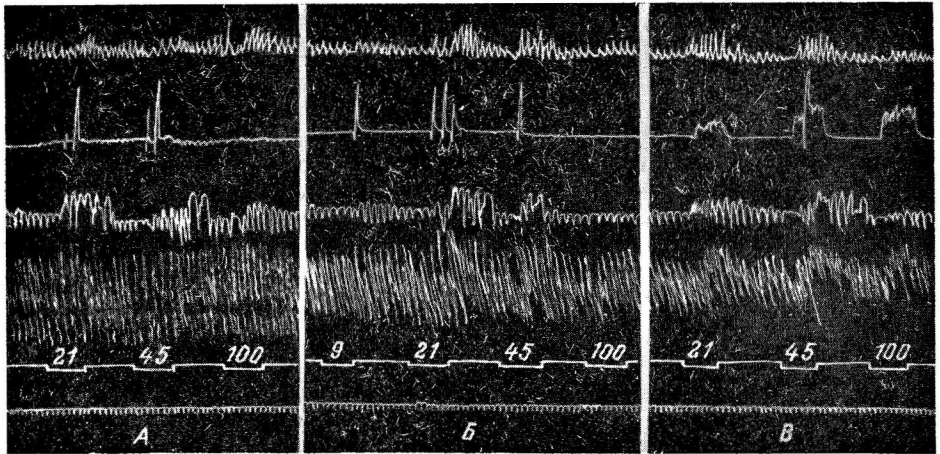


Рис. 3. Реакции со стороны дыхания, глотки и пищевода при раздражениях с различной частотой центральных отрезков отдельных веточек внутренней ветви верхнего гортанного нерва.

А — верхняя ветвь; Б — пучок нервных стволиков, иннервирующий глоточно-пищеводный валик; В — анастомоз с нижним гортанным нервом. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

наступают активные дыхательные движения, а также его анатомические связи с глотательным аппаратом, указывает на отсутствие в нем афферентных нервных волокон, влияющих на функцию дыхания. Те же изменения дыхания, которые видны на рис. 2 и 3 (А), являются следствием глотания, а не прямой афферентной стимуляции дыхательного центра. Как видно на кривых этих рисунков, дыхательные движения в период глотания затормаживаются, а по прекращении его наступает их компенсационная активность.

В связи с только что сказанным о влиянии глотательного центра на дыхательный не лишне заметить, что исследователи, изучающие влияние раздражений ВГ нерва на функцию дыхания, не регистрируя при этом глотательных движений и не учитывая их, естественно стоят перед возможностью допущения ошибок в толковании функции этого нерва, принимая все изменения дыхания, вызванные раздражением ВГ нерва, за результат прямых афферентных влияний на дыхательный центр.

Наши опыты показывают, что рассматривать изолированно влияния ВГ нерва на дыхание или глотание не представляется возможным, если раздражается общий ствол ВГ нерва и не учитывается частота и сила раздражения. При электрическом раздражении общего ствола ВГ нерва ды-

хательные движения без глотательных можно получить только при слабой силе тока и частотах, не являющихся адекватными для глотательного центра. Такой «чистый» дыхательный эффект лучше всего получается при слабой силе и относительно больших частотах раздражения, 75—100 пер. сек. и выше.

Произведенное морфолого-физиологическое исследование ВВВГ нерва позволило, как нам представляется, установить связь между отдельными структурами этого нерва и их функцией, а также ответить на вопрос, почему ВГ нерв оказывает столь сильное влияние на функцию глотания. Причиной этого является наличие в составе ВВВГ нерва большого количества афферентных волокон, имеющих прямое отношение к рефлекторной регуляции глотательного аппарата. Основной структурой является обнаруженный нами глоточно-пищеводный пучок нервных стволиков ВВВГ нерва, разветвляющийся в области перехода глотки в пищевод.

### ВЫВОДЫ

1. У собак от нижней ветви ВВВГ нерва отделяется мощный пучок нервных стволиков, который иннервирует область перехода глотки в пищевод. Раздражения центрального конца этого пучка рефлекторно вызывают полные, интенсивные и продолжительные глотательные движения. Морфологически этот нервный пучок обособлен и никакого отношения к иннервации органов дыхания не имеет. Следует допускать существование специального глотательного рефлекса, связанного с этим глоточно-пищеводным пучком.

2. У собак имеется и другой глотательный рефлекс, описанный Рети, который тоже представлен структурами ВВВГ нерва. Афферентные волокна рефлекторной дуги этого рефлекса разветвляются в мягких тканях язычной поверхности надгортанника. Рефлекс вызывается раздражением верхней ветви ВВВГ, причем помимо глотательных движений при этом наблюдаются также изменения дыхания, которые проявляются главным образом в его торможении.

3. Раздражения центрального отрезка анастомотической ветви ВВВГ нерва вызывают активные изменения со стороны дыхания. Глотательные же движения при этом или совсем не наступают, или возникают на фоне изменившегося дыхания (эти движения бывают одиночными и имеют большой латентный период).

4. При раздражении центральных отрезков отдельных структур ВВВГ нерва частоты 20—45 пер./сек. являются наиболее адекватными для получения глотательных движений. Причем, частоты раздражения относительно большие более адекватны для верхней ветви ВВВГ нерва, а меньшие — для пучка нервных стволиков, разветвляющегося в области перехода глотки в пищевод.

### ЛИТЕРАТУРА

- Буков В. А., Бюлл. exper. биол. и мед., *11*, в. 6, 543, 1941.  
 Китаев Ф. Я., Невролог. вестн., *15*, в. 4, 774, 1908.  
 Лопатина Н. М. Значение рефлекторных полей среднего отдела дыхательного тракта для регуляции дыхательных движений. Дисс. Куйбышев, 1942.  
 Прийма Г. Я., Уч. зап. Сталингр. гос. пед. инст., в. 5, 186, 1955; Физиолог. журн. СССР, *42*, № 8, 675, 1956а; Уч. зап. Сталингр. гос. пед. инст., *5*, 1956б.  
 Розенталь И., Воен.-мед. журн., кн. 6, часть 99, 49, 1867.  
 Сергиевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих животных. Медгиз, 1950.  
 Трапезников А. В. О центральной иннервации глотания. Дисс. СПб., 1897.  
 Rethy A., Zbl. Hals—Nasen, *24*, 682, 1935.  
 Waller A. et L. Prevost, Arch. d. Physiol. norm. et patholog., *III*, 1870.

## THE SUPERIOR LARYNGEAL NERVE

By *G. J. Priima*

From the Paedagogical Institute, Stalingrad

Structure and function of individual trunks of the internal branch of the superior laryngeal nerve were investigated in dogs. A separate bundle, originating from the interior branch of this nerve was found to innervate the pharyngo-oesophageal junction only. Stimulation of its central end evoked forceful deglutition, without affecting the respiratory center directly. This bundle is shown to be a structure, specifically subserving reflex swallowing.

---

## О РЕФЛЕКТОРНЫХ МЕХАНИЗМАХ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ САХАРА КРОВИ ПРИ МЕСТНОМ ОБЛУЧЕНИИ ТОНКОГО КИШЕЧНИКА РАДИОАКТИВНЫМ СТРОНЦИЕМ

*Р. Я. Кейлина и Е. И. Комаров*

Центральный научно-исследовательский рентгено-радиологический институт,  
Ленинград

На роль нарушений интероцептивной регуляции в течении различных патологических процессов указывают исследования К. М. Быкова, В. Н. Черниговского, Э. Ш. Айрапетьянца и многих других. Многочисленные работы показывают участие интероцептивных рефлексов в регуляции самых интимных процессов в организме. Ряд исследований посвящен вопросу о рефлекторных влияниях на уровень сахара крови. В работах последнего времени М. И. Митюшов и И. Н. Келарева (1956) показали роль интероцепторов различных отделов желудочно-кишечного тракта в рефлекторной регуляции уровня сахара крови. В. К. Мартынюк (1956) наблюдала рефлекторную гипогликемию при действии инсулина на рецепторы тонкого кишечника.

Изучение действия ионизирующей радиации ставит вопрос о роли интероцептивных влияний, в частности, и в регуляции уровня сахара крови при воздействии излучений на организм.

Кратковременную гипергликемию в ближайшие сроки после лучевого воздействия наблюдали многие исследователи (David a. Hirsch, 1923; Tsukamoto, 1924; Rother, 1927; Engelbreth-Holm, 1935; Кочнева, 1938; Могильницкий, Лепская и Гольдберг, 1941; Амдурская, 1955, и др.).

Известно также, что в клинике у больных отмечается повышение содержания сахара в крови непосредственно после облучения (Можарова, 1930, 1933; Шулятикова 1956, и др.). Однако механизм этого явления до сих пор еще неясен.

Исходя из известных работ по нервной регуляции уровня сахара крови, представлялось целесообразным изучить роль интероцептивной импульсации в явлении гипергликемии при воздействии ионизирующей радиации. С другой стороны, такое исследование могло бы показать принципиальную возможность рефлекторных изменений в организме при воздействии ионизирующей радиации.

### МЕТОДИКА

Исследование проводилось в острых опытах на котах под внутривенным уретановым наркозом (1 г на 1 кг веса животного).

После вскрытия брюшной полости выведенный наружу тонкий кишечник равномерно укладывался на стеклянной подставке и покрывался марлевыми салфетками, смоченными теплым физиологическим раствором. Через 40 мин. после операции началось облучение кишечника, причем все животное надежно экранировалось просвинцованной резиной.

Облучение производилось бета-аппликатором из радиоактивного стронция ( $Sr^{90}$ ), расположенным над кишечником на расстоянии 10 см. Измеренная на этом расстоянии конденсаторным дозиметром мощность дозы составляла 4.3 г в 1 мин. Облучение продолжалось 134 мин., общая доза достигала 600 г.

Содержание сахара в крови определялось по методу Фуджита—Иватаке два раза до облучения и после 34, 67, 101 и 134 мин. облучения (что соответствовало дозам в 150, 300, 450 и 600 г), а также через 30 и 60 мин. после облучения. Кровь бралась из бедренной артерии.

В опытах с денервацией производилась перерезка всех нервных веточек в корне брызжейки, в этом случае облучение также начиналось через 40 мин. после денервации.

В двух сериях контрольных опытов с денервацией и без денервации проводились все вышеуказанные операции за исключением облучения; кровь исследовалась в обоих случаях в те же отрезки времени.

Всего было поставлено 40 опытов, из них 17 контрольных.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Несмотря на то, что в норме у разных наркотизированных кошек содержание сахара в крови колебалось в относительно большом диапазоне (130—273 мг%), для каждого животного в отдельности уровень сахара крови являлся величиной довольно постоянной (табл. 1).

В результате местного облучения тонкого кишечника радиоактивным стронцием уже в момент самого лучевого воздействия концентрация сахара в крови начинает заметно возрастать. Через 34 мин. облучения (доза 150 г) уровень сахара крови возрос в среднем на 12%.

У 8 кошек (см. табл. 1, оп. 1—8 и рисунок А) при среднем исходном содержании сахара в крови 238 мг% концентрация его достигала максимума через 101 мин. облучения и составляла 284 мг%, оставаясь примерно на этом повышенном уровне в течение часа после снятия аппликатора.

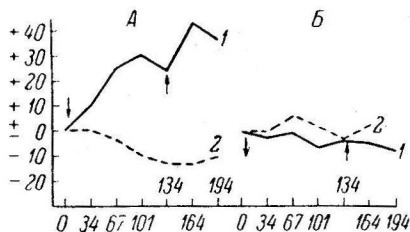
Еще заметнее был выражен лучевой эффект у кошек с более низким исходным уровнем сахара в крови (табл. 1, оп. 9—12). В среднем это повышение сахара крови по сравнению с исходным достигало 31—43%.

Необходимо отметить, что подъем сахара в крови наблюдался не только в момент облучения тонкого кишечника радиоактивным стронцием, но и в ближайшие сроки после прекращения лучевого воздействия. Это повышение уровня сахара в крови, безусловно, является только результатом облучения и не имеет никакого другого объяснения.

Исследования, поставленные на контрольных животных, которые находились в тех же условиях (лапаротомия, наркоз и т. д.), но без облучения кишечника радиоактивным стронцием, подтвердили сказанное выше.

В большинстве опытов содержание сахара в крови, как правило, было даже несколько ниже исходного (табл. 1, оп. 13—23). Только у двух котов уровень сахара крови незначительно повышался в первый час наблюдения (в среднем на 8%), но и у этих животных он в дальнейшем снижался, как и у остальных до исходного уровня (табл. 1, оп. 22—23).

Для выяснения механизма повышения сахара в крови под влиянием облучения была поставлена серия исследований на котах, у которых полностью денервировался кишечник и с организмом оставалась только гуморальная связь (табл. 2).



Содержание сахара в крови у котов при облучении тонкого кишечника радиоактивным стронцием.

А — интактный кишечник: 1 — облучение; 2 — контроль. Б — денервированный кишечник: 1 — облучение; 2 — контроль. Стрелки — начало и конец облучения. По оси ординат — изменение содержания сахара в крови в % к исходному; по оси абсцисс — время в минутах.

Таблица 1

Содержание сахара в крови котов при облучении тонкого кишечника радиоактивным стронцием ( $Sr^{90}$ ) и у контрольных животных

Условия и номер опыта	Исходное содержание сахара (мг%)	Содержание сахара (мг%)							
		во время опыта, через				после опыта, через			
		34 мин.	67 мин.	101 мин.	134 мин.	164 мин.	194 мин.		
Облучение тонкого кишечника	1	214	259	251	247	270	245	251	
	2	266	273	277	320	277	365	383	
	3	249	285	282	304	294	259	259	
	4	273	297	284	306	291	301	299	
	5	216	235	252	254	216	230	231	
	6	219	280	256	275	—	297	280	
	7	210	240	281	284	275	278	—	
	8	267	294	279	—	—	315	322	
	Среднее . . . . .	238 (8)	270	270	284	271	286	289	
	% к исходному . . . . .	—	+12	+12	+20	+14	+20	+21	
Облучение тонкого кишечника	9	130	151	160	179	158	—	181	
	10	162	172	177	212	214	219	—	
	11	167	148	191	—	184	193	188	
	12	141	188	219	—	—	233	249	
	Среднее . . . . .	150 (4)	165	187	196	185	215	206	
	% к исходному . . . . .	—	+10	+25	+31	+23	+43	+37	
	Контроль (лапаротомия, наркоз, без облучения)	13	226	211	221	200	216	214	—
		14	210	207	207	205	185	170	—
		15	200	200	200	193	183	184	210
		16	226	224	183	173	160	—	—
17		214	204	223	191	202	224	209	
18		231	244	224	224	198	—	—	
19		234	252	236	205	210	175	171	
Среднее . . . . .		220 (7)	220	213	198	193	193	197	
% к исходному . . . . .		—	0	-3	-10	-12	-12	-10	
Контроль (лапаротомия, наркоз, без облучения)		20	278	282	247	252	233	221	264
	21	264	212	200	200	151	139	—	
	Среднее . . . . .	271 (2)	247	223	226	192	180	—	
	% к исходному . . . . .	—	-9	-18	-13	-29	-34	—	
	22	291	334	339	336	332	311	311	
	23	364	367	372	372	284	318	—	
	Среднее . . . . .	328 (2)	350	355	354	308	314	311	
	% к исходному . . . . .	—	+7	+8	+8	-6	-4	-5	

В этих опытах (см. рисунок, *Б*) облучение тонкого кишечника радиоактивным стронцием уже не приводило, как это наблюдалось при воздействии на интактный кишечник, к подъему сахара в крови. У всех без исключения котов, которым была произведена предварительно полная денервация тонкого кишечника, содержание сахара в крови не только не повышалось, но было всегда даже несколько ниже исходного (табл. 2, оп. 24—34).

У контрольных животных денервация кишечника не вызывала в течение опыта заметных изменений в уровне сахара крови (табл. 2, оп. 35—40).



Таблица 2

Содержание сахара в крови котов при облучении денервированного тонкого кишечника радиоактивным стронцием ( $Sr^{90}$ ) и у контрольных животных

Условия и номер опыта	Исходное содержание сахара (мг ‰)	Содержание сахара (мг ‰)						
		во время опыта, через				после опыта, через		
		34 мин.	67 мин.	101 мин.	134 мин.	164 мин.	194 мин.	
Облучение денервированного тонкого кишечника	24	259	249	261	247	240	—	226
	25	245	245	252	233	226	226	217
	26	231	231	217	224	235	226	225
	27	254	233	244	209	—	—	—
	28	247	256	271	280	289	277	270
	29	247	224	235	228	245	226	223
	30	247	249	247	218	209	221	—
	31	263	271	256	242	264	259	—
	Среднее . . . . .	249 (8)	245	248	235	244	239	232
	% к исходному . . . . .	—	—2	0	—6	—3	—4	—7
Облучение денервированного тонкого кишечника	32	291	285	280	296	291	304	275
	33	367	364	350	308	277	303	311
	34	343	334	308	329	339	339	337
	Среднее . . . . .	334 (3)	327	312	311	302	315	308
	% к исходному . . . . .	—	—2	—7	—7	—9	—6	—8
Контроль (лапаромия, наркоз и денервация кишечника, без облучения)	35	266	266	280	289	289	276	—
	36	271	311	291	273	251	262	237
	37	247	217	244	211	233	252	—
	38	282	267	313	310	—	297	—
	Среднее . . . . .	266 (4)	265	282	271	257	272	—
	% к исходному . . . . .	—	±0	+6	+2	—2	+2	—
	39	184	169	153	157	193	183	188
40	214	214	226	172	184	—	184	
Среднее . . . . .	199 (2)	181	189	164	188	183	186	
% к исходному . . . . .	—	—9	—5	—17	—5	—8	—6	

Представленные данные, как нам кажется, убедительно доказывают, что возникающая во время облучения и сохраняющаяся в ближайшие сроки после воздействия ионизирующих излучений гипергликемия носит в основном рефлекторный характер. Повышение уровня сахара в крови при облучении кишечника является, по-видимому, частным случаем. Возможно получить подобные изменения и при облучении других рецептивных полей, что и имеет место как при общем облучении всего организма, так и при облучении определенных его участков.

Полученные результаты могут иметь и общетеоретическое значение, указывая на существование рефлекторных механизмов изменений, возникающих в организме при воздействии ионизирующей радиации.

## ЛИТЕРАТУРА

- А м д у р с к а я Н. М., в сб.: «Опыт применения радиоактивных изотопов в медицине», Госмедиздат УССР, 205, 1955.  
 К о ч н е в а Н. П., Вестн. рентг. и радиолог., 3, в. 6, 345, 1925; 7, в. 6, 425, 1938.  
 М а р т ы н ю к В. К., Совец. по вопр. роли нейрогуморальн. и эндокринн. факторов в деят. нервн. системы в норме и патолог. Тез. докл., 66, Л., 1956.

- М и т ю ш о в М. И., И. Н. К е л а р е в а, Совещ. по вопр. роли нейрогуморальн. и эндокринн. факторов в деят. нервн. системы в норме и патолог. Тез. докл., 67, Л., 1956.
- М о г и л ь н и ц к и й В. Н., М. В. Л е п с к а я и А. Ф. Г о л ь д б е р г, Тр. Центр. инст. рентген. и радиолог., 5, 141, 1941.
- М о ж а р о в а Е. Н., Вестн. рентг. и радиолог., 8, в. 4, 409, 1930; 12, в. 3, 161, 1933.
- Ш у л я т и к о в а А. Я., Тез. докл. Всесоюзн. конф. по мед. радиологии (секция эксп. радиолог.), Медгиз, 54, 1956.
- D a v i d O. a. A. H i r s c h, Klin. Wehnschr., 71, 764, 1923.
- R o t h e r, J. Strahlentherapie, 27, № 2, 197, 1927.
- E n g e l b r e t h - H o l m, J. Strahlentherapie, 52, № 1, 101, 1935.
- T s u k a m o t o R., J. Strahlentherapie, 18, 320, 1924.

Поступило 27 XII 1956

## REFLEX MECHANISMS OF BLOOD SUGAR LEVEL VARIATIONS ACCOMPANYING LOCAL IRRADIATION OF THE SMALL BOWEL BY RADIOACTIVE STRONTIUM

By *R. J. Keilina* and *E. I. Komarov*

From the Central Research Institute of Roentgenology and Radiology, Leningrad

In cats under urethane anaesthesia, blood sugar was observed to rise 20—30 per cent above original levels in response to local beta irradiation ( $Sr^{90}$ ) of the exteriorized small bowel. After preliminary denervation of the bowel, irradiation failed to affect the blood sugar level; this supports the suggestion, that the phenomenon is of a reflex nature. Neither exteriorization, nor denervation of the bowel, evoked appreciable variations of blood sugar levels at any period of control experiments.

ГОРМОНАЛЬНЫЙ СИНЕРГИЗМ В РЕАКЦИЯХ НА STRESS<sup>1</sup>

Л. Л. Ленгли

США

Настоящее исследование было начато в 1941 г. в Иэльском университете, под руководством доктора Джона Фултона. За последние восемь лет эти исследования были продолжены в моей лаборатории в Университете штата Алабама.

В Соединенных Штатах поводом для этих исследований были наблюдения Иванса (Evans), опубликованные в 1935 г. Он отметил, что когда крысы испытывают отягощающее воздействие (stress) пониженного атмосферного давления, то у них происходит значительное накопление гликогена в печени. Он нашел также, что у адреналэктомированных крыс гликоген в печени не накапливается. Из этого Иванс и заключил, что stress пониженного атмосферного давления вызывает усиленную активность надпочечников и что вследствие этого печенью вырабатывается гликоген.

Термином stress мы обозначаем вредоносное, неблагоприятное условие среды или любое положение, при котором жизни организма грозит опасность. Так, крайний жар или холод, голодание, кровопотери, инфекция — все это примеры напряженных состояний — stress. В данном исследовании мы использовали в качестве stress пониженное атмосферное давление. Мы, в частности, применяем давление, симулирующее высоту, равную 20 000 футов (около 7000 м). При этих условиях животное подвергается довольно значительной степени аноксического воздействия.

Для целей этого исследования была смонтирована серия камер пониженного давления, вентиляция в которых была достаточна, чтобы предотвратить накопление углекислоты. Дальнейшая работа показала, что этот момент крайне важен. В первых опытах воздействию пониженного атмосферного давления (stress) в течение 24 часов были подвергнуты крысы — самцы определенной породы весом около 200 г. В течение этого времени как опытных, так и контрольных животных не кормили. По окончании воздействия у животных удалялись и взвешивались надпочечники. Оказалось, что у контрольных они весили около 200 мг, тогда как после пребывания в камере низкого давления вес надпочечников превышал 300 мг. Иными словами, несмотря на снижение общего веса животного за эти 24 часа, вес надпочечников быстро и значительно увеличивается. Гистологическое исследование показало, что больше всего увеличивается кора надпочечников.

В дальнейшем необходимо было исследовать, происходит ли при этом увеличение выработки гормона. В то время методы биологического определения гормона еще не были разработаны настолько, чтобы можно было

<sup>1</sup> Сокращенный текст доклада, прочитанного на пленарном заседании Ленинградского общества физиологов 26 апреля 1957 г.

получить прямые доказательства изменений активности и количества гормонов, поэтому приходилось довольствоваться косвенными данными. Было обнаружено, что голодавшие адrenaлэктомированные крысы не долго переживают такого рода воздействие (stress). Удалось, далее, установить, что для нормального роста при нормальных условиях адrenaлэктомированной крысы весом около 200 г требуется приблизительно 0.5 мл экстракта коры надпочечника. Для того же, чтобы она могла пережить тягости stress, ей приходится вводить по 3 мл этого гормона в сутки. Мы считали, что эти наблюдения в сочетании с данными об увеличении размеров надпочечников подтверждают мнение, что воздействие stress вызывает у крыс не только увеличение объема коры надпочечников, но и значительное усиление ее гормональной активности.

Установив эти факты, мы перенесли свое внимание на изучение углеводного обмена при условиях напряженности (stress). Сначала мы повторили опыты Иванса и нашли, что при этом действительно происходит резкое увеличение гликогена печени.

На рис. 1 первый столбец показывает средний уровень гликогена печени у накормленных, не голодавших крыс. Как видно, свыше 3% веса печени составляет гликоген. Известно, что голодание в течение 24 часов истощает гликоген печени, что и показано во втором столбце. Наконец, если голодание продолжается 48 часов, то происходит небольшое накопление гликогена в печени, как

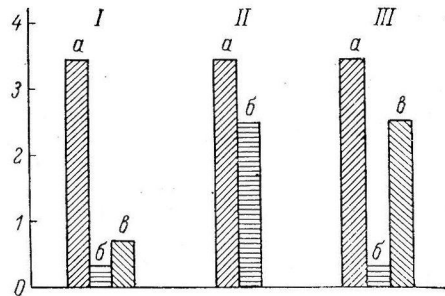


Рис. 1. Содержание гликогена в печени крыс.

I — на уровне моря; II и III — на высоте 7000 м. а — кормленные крысы; б — крысы, голодавшие 24 часа; в — крысы, голодавшие 48 часов. По оси ординат — на этом и на рис. 2, 3, 4. — гликоген печени (в %).

показано в третьем столбце. Отметим, что все животные этой группы голодали при давлении, соответствующем уровню моря.

На второй группе животных мы наблюдали результаты голодания их в камере пониженного давления в первые 24 часа. Можно убедиться, что здесь накопления гликогена гораздо меньше, чем у этих животных на уровне моря.

Можно было считать, что здесь имеется нарушение использования гликогена. Поэтому животных сначала заставляли голодать 24 часа на уровне моря, чтобы истощить гликоген печени, как это здесь и показано, а затем в следующие 24 часа подвергли их действию stress. Как показывает последний столбец на рис. 1, в ответ на это действительно происходит значительное накопление гликогена. Затем мы подтвердили наблюдение Иванса, что это накопление гликогена печени не происходит у адrenaлэктомированных, нелеченных крыс. Все же мы считаем, что такие условия опыта физиологически не оправданы и что следует вводить хотя бы минимальную дозу гормона коры надпочечника.

Интересное и основное наблюдение показано на рис. 2. Следует напомнить ранее установленный факт, что при этих условиях (stress) требуется около 3 мл экстракта коры надпочечника для выживания животного. Однако в первом столбце показано, что введение этого количества гормона адrenaлэктомированным крысам, голодавшим на уровне моря, не повлияло на количество гликогена печени. Между тем, если те же животные, т. е. адrenaлэктомированные крысы, получают экстракт и подвергаются отягощающему воздействию (stress) «высоты» 20 000 футов (около

7000 м), то у них происходит значительное накопление гликогена печени.

О чем это говорит? 15 лет тому назад мы толковали эти данные в том смысле, что усиленная секреция гормона коры надпочечника, происходящая при этих условиях, необходима для накопления гликогена печени, но не является его прямой причиной. К сожалению, был предложен термин для обозначения этого явления. Говорю *к сожалению* потому, что он действовал как наркотик и убаюкал нас до того, что мы поверили, будто нашли всему объяснение. Этот термин — «допускающее». Американская научная литература наводнена так называемым «допускающим» действием этих гормонов. Иными словами, принято говорить, что при таких условиях stress гормоны коры надпочечника допускают накопление гликогена, но не стимулируют его.

Как сказано, мы настолько уверовали в это выражение о допускающем действии, что переключили свое внимание на другие задачи. В течение нескольких лет мы исследовали роль кислотно-щелочного равновесия в той последовательности событий, через посредство которых stress приводит к отмененным сдвигам углеводного обмена. Время не позволяет мне останавливаться на этих опытах. Достаточно сказать, что происходящая гипокания оказывается неперменной частью реакции в целом.

Всего около пяти лет тому назад меня наконец осенило, что мы только подошли к задаче, а что объяснили мы пока еще очень мало. Стало ясно, что единственное установленное нами обстоятельство — это необходимость для накопления гликогена печени при этих условиях stress повышенного количества гормонов надпочечника, плюс еще нечто другое. Поэтому мы и приступили к постановке опытов, которые могли бы разъяснить, чем может быть это неизвестное нечто.

Можно, конечно, считать установленным, что функция коры надпочечников регулируется передней долей гипофиза, в частности — адренотропным гормоном (АКТГ). Всегда подразумевалось, что единственной функцией АКТГ является регулирование активности коры надпочечников. В связи с этим мы сочли необходимым исследовать роль всего экстракта передней доли гипофиза, а также и роль АКТГ в указанной реакции на напряженность — stress.

Мы подготовили серию адреналэктомированных-гипофизэктомированных крыс и определили, что основная (уравновешивающая) доза неочищенного экстракта передней доли составляет около 0.6 мл. Затем эти животные получали такую дозу плюс 3 мл экстракта коры надпочечника и подвергались воздействию stress. Мы считали, что если единственной ролью передней доли является регулирование коры надпочечников, то тогда у этих животных гликоген печени должен накапливаться точно так же, как это происходило у накормленных животных (первый столбец рис. 1). Однако можно убедиться, что такого накопления гликогена вовсе не получилось. Эти наблюдения показали, что функциональная целостность гипофиза, во всяком случае при данных условиях, имеет существенное значение.

Тогда мы провели серию опытов, целью которых было установить, не является ли какая-нибудь составная часть (фактор) секрета передней доли гипофиза тем недостающим веществом, которое в сочетании с гормоном надпочечника вызывает отложение гликогена в печени. В этих опытах использовались исключительно адреналэктомированные-гипофизэктомированные крысы. В одной серии был испытан цельный неочищенный экстракт передней доли гипофиза, в другой — АКТГ. Результаты этих опытов показаны на рис. 3. Из рисунка видно, что в той и другой группе животных указанные комбинации гормонов не обусловили накопления гликогена в печени животных, голодавших на уровне

моря. С другой стороны, существенное накопление гликогена отмечается у крыс, перенесших stress. При этом заметно, что здесь количество накапливаемого гликогена не идет в сравнение с наблюдаемым у нормальных животных. Это может зависеть от ряда обстоятельств, которых мы сейчас касаться не будем. Важно установить, что действительно имеется существенное различие между содержанием гликогена в печени контрольных животных и животных, перенесших stress.

Эти результаты мы объясняем тем, что для осуществления данной реакции необходима функциональная целостность как коры надпочечников, так и передней доли гипофиза, однако очевидно, что должен быть еще какой-то другой фактор. Поэтому мы взялись за поиски этого вещества.

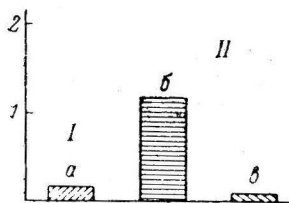


Рис. 2. Содержание гликогена в печени оперированных крыс.

*I* — на уровне моря; *II* — на высоте 7000 м. *a* и *б* — адреналэктомированные крысы, получавшие 3 мл гормона коры надпочечников; *a* — адреналэктомированные и гипофизэктомированные крысы, получавшие 3 мл гормона коры надпочечников и 0.6 мл экстракта передней доли гипофиза.

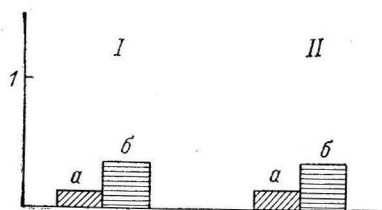


Рис. 3. Содержание гликогена в печени у адреналэктомированных-гипофизэктомированных крыс.

*I* — крысы, получавшие 3 мл гормона коры надпочечника и 3 мл экстракта передней доли гипофиза; *II* — крысы, получавшие 3 мл гормона коры надпочечника и 30 ед. АКГГ. *a* — на уровне моря; *б* — на высоте 7000 м.

Еще со времени классических наблюдений Хоссея (Houssay) в Аргентине и Люкенс и Лонг (Lukens and Long) в Соединенных Штатах стало известно, что углеводный обмен регулируется по меньшей мере тремя гормонами — гормоном коры надпочечников, передней доли гипофиза и инсулином, вырабатываемым островковыми клетками поджелудочной железы. Логично было поэтому исследовать и роль инсулина.

Несколько лет тому назад был предложен новый метод получения экспериментального диабета. Для этой цели используется яд, называемый аллоксан. Он быстро разрушает островковые клетки, и животное становится диабетиком. Препарат для этого дается в предельной, сублетальной дозе. Многие животные гибнут, но у большей части выживших развивается диабет. Поэтому приходится давать животным несколько дней на поправку, а затем исследовать сахар крови натошак, чтобы отобрать тех, у которых установился истинный диабет.

Результаты опытов, поставленных для того чтобы проанализировать роль инсулина в данной реакции на stress, изображены на рис. 4. Все эти животные голодали в течение 48 часов. У нормального животного после такого лишения пищи содержание гликогена в печени составляет около 0.5%, в отличие от более значительного накопления гликогена печени у животных, находящихся на «высоте» 20000 футов (около 7000 м). Из рисунка видно, далее, что никакого накопления гликогена у них не произошло. Можно было предположить, что яд аллоксан мог вызвать нарушение активности коры надпочечников, ввиду этого серия крыс, страдав-

ших диабетом, получила по 3 мл экстракта надпочечника, после чего они были подвергнуты воздействию stress. На этом же рисунке отражены и результаты, которые были описаны выше, а именно — накопление гликогена у адrenaлэктомированного животного, получающего указанную дозу экстракта. В отличие от него у страдающего диабетом животного при той же дозе экстракта гликоген не накапливается.

В поисках дальнейшего подтверждения деятельности коры надпочечников при этих условиях мы проследили за содержанием аскорбиновой кислоты в надпочечнике, поскольку это признается за довольно надежный показатель активности коры. Установлено, что неизменно происходит

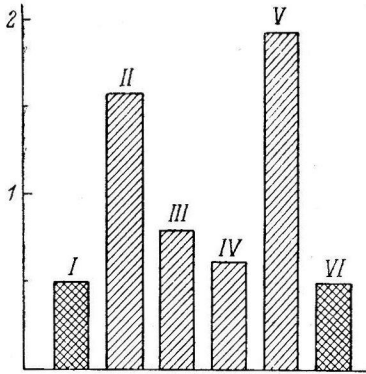


Рис. 4. Содержание гликогена в печени (в %) у крыс, голодавших в течение 48 часов.

Условия опыта и воздействия: I — диабет, экстракт, высота (7000 м); II — адrenaлэктоми, экстракт, высота (7000 м); III — высота (7000 м), диабет; IV — на уровне моря, диабет; V — высота (7000 м), нормальные животные; VI — на уровне моря, нормальные животные.

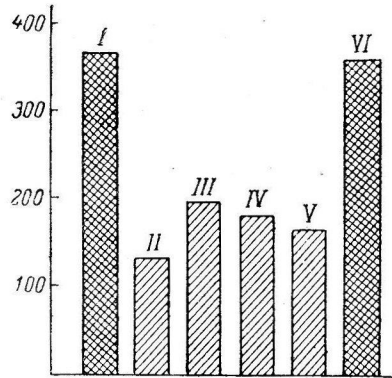


Рис. 5. Содержание аскорбиновой кислоты в надпочечнике у крыс. Условия опыта и воздействия: I — диабет, голодание, экстракт, высота (7000 м); II — диабет, голодание, высота (7000 м); III — диабет, голодание, на уровне моря; IV — нормальные животные, голодание, высота (7000 м); V — нормальные животные, голодание, на уровне моря; VI — нормальные животные, не голодавшие. По оси ординат — аскорбиновая кислота (в мг/100 г).

понижение содержания аскорбиновой кислоты в надпочечнике во время усиленной секреторной деятельности его коры.

Сводные данные этих опытов показаны на рис. 5. У нормальной крысы содержание аскорбиновой кислоты составляет около 370 мг на 100 г железа. Одно только голодание, как показано, влечет за собой значительное понижение, а значит — активацию коры. Такое понижение отмечено в каждом случае. В верхнем столбце понижение отсутствует просто за счет экзогенного гормона надпочечника. Таким образом, эти данные подтверждают то обстоятельство, что при всех этих условиях кора надпочечников вырабатывает дополнительное количество гормона даже при наличии аллоксанового диабета у животного.

О чем же говорят эти опыты? Самое большое, что я могу пока сделать, это представить рабочую гипотезу. Показано, что напряженность — stress — активирует переднюю долю гипофиза. Данные, опубликованные за последние несколько лет, убедительно говорят о том, что эта активация осуществляется гипоталамусом, который выделяет так называемые нейрогуморы. Предполагается, что эти нейрогуморы поступают по воротной гипоталамо-гипофизарной системе в переднюю долю, где они регулируют

активность этой железы. Так, благодаря этому АКТГ, а может быть и какой-то другой гормон выделяется в большем количестве, чем в норме. Тогда АКТГ стимулирует кору надпочечников, заставляя их увеличиваться и выделять больше гормона. Этот гормон, плюс какое-то вещество из передней доли, плюс инсулин необходимы для накопления гликогена печени при напряженности — stress, создаваемой пониженным атмосферным давлением.

Проделанная работа еще не позволяет идти дальше. Еще нельзя сказать, действуют ли эти разнородные гормоны как синергисты. Твердо установлено, что все они влияют на углеводный обмен, но по-разному. Предполагается, что гормоны коры первично влияют на глюкогenez. Считается, что передняя доля подавляет использование глюкозы, инсулин же, по-видимому, способствует проникновению глюкозы в клетку, где она может или подвергаться окислению, или же превращаться в гликоген. Ясно, что эти вещества могут действовать независимо и по-разному и тем не менее приводить к одному и тому же результату, а именно к накоплению гликогена в печени. Возможно, что в этом также участвует и адреналин. Необходимо поэтому уточнить роль каждого гормона в этой реакции на stress.

Поступило 8 VII 1957

## HORMONAL SYNERGISM IN REACTIONS TO STRESS

By *L. L. Langley*

USA

---



## О РОЛИ СИМПАТИЧЕСКОЙ ИННЕРВАЦИИ В ГУМОРАЛЬНОЙ ФАЗЕ СЕКРЕЦИИ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Т. Е. Костина

Кафедра физиологии животных Ветеринарного института, Казань

И. П. Павлов и его сотрудники (Долинский, 1894; Попельский, 1896) установили, что возбуждение поджелудочной железы под влиянием соляной кислоты происходит при участии нервной системы. Возбуждение поджелудочной железы в данном случае они рассматривали как рефлекс со стороны слизистой оболочки двенадцатиперстной и тонкой кишок на секреторные нервы поджелудочной железы.

Однако вскоре внимание ученых было привлечено открытием гормона секретина Бейлисом и Старлингом (Bayliss a. Starling, 1902), что привело к появлению большого количества работ, посвященных изучению «гуморального» механизма поджелудочной секреции. Подавляющая масса работ подтвердила открытие этих ученых, в результате чего многие физиологи стали отрицать бесспорные данные павловской лаборатории о нервно-рефлекторном действии соляной кислоты, считая, что вся сложная деятельность поджелудочной железы обуславливается действием только гуморального фактора — секретина.

Теория Бейлиса и Старлинга о гуморальном механизме секреторной деятельности поджелудочной железы надолго задержала развитие исследований о нервной регуляции этого органа. Однако в последнее время вопрос о действии секретина подвергся значительному пересмотру. В настоящее время получены достаточно убедительные данные о том, что секретин так же, как и другие гормоны, осуществляет свое возбуждающее действие на поджелудочную железу с участием нервной системы.

Л. В. Олеханов (1952) микрофизиологическим методом одновременной окрашиваемости метиленовой синью секреторных клеток, их ганглиозных узлов и нервных клеток показал, что секретин действует не только на секреторные клетки поджелудочной железы, как это утверждали Бейлис и Старлинг, но и на ее местные нервные центры.

А. В. Соловьев (1949) на собаках с хронической фистулой поджелудочной железы показал, что в действии секретина существенную роль играет симпатическая иннервация, и высказал предположение, что секретин при этом играет роль гуморального звена в рефлекторной дуге. Данные А. В. Соловьева были подтверждены исследованиями Ц. В. Сербенюк (1950) в лаборатории Х. С. Коштыянца и З. В. Кобахидзе (1952) в лаборатории А. Н. Бакурадзе.

Однако имеющиеся данные об участии симпатических нервов в так называемой гуморальной фазе поджелудочной секреции далеко еще не разрешают вопроса о степени и характере этого участия. Поэтому является необходимым дальнейшее изучение этого вопроса, что мы и попытались сделать, применив метод надплевральной новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов по В. В. Мосину (1953).

Метод новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов, являясь более физиологичным методом «выключения» нервов, чем метод перерезки, на протяжении ряда лет довольно эффективно применяется в лаборатории, руководимой проф. Е. Н. Павловским, для изучения роли нервной системы в работе внутренних органов.

### МЕТОДИКА

Наши исследования проведены в условиях хронических опытов на 18 собаках, имевших выведенный наружу большой проток поджелудочной железы по Павлову и фистулу двенадцатиперстной кишки. Опыты ставились в изолированном помещении. Последнее кормление животных производилось за 18—20 часов до опыта.

Секреция поджелудочной железы возбуждалась 0.2%-м раствором соляной кислоты и секретинном, который готовился по методу Е. Столярской (1927). Раствор соляной кислоты в количестве 50 мл вводился подошвной собаке через фистулу в двенадцатиперстную кишку, а секретин в количестве 4 мл в малую вену сафена. Поджелудочный сок собирался в течение 30 мин. с 5-минутными промежутками и исследовался в полчасовой порции на щелочность и ферментативную активность — трипсин по способу Метта (1889), амилаза по способу Вальтера (1897).

Вначале на каждой собаке ставились контрольные опыты, в которых устанавливалась фоновая реакция поджелудочной железы на тот или иной раздражитель, после чего производилась двусторонняя надплевральная новокаиновая блокада чревных нервов и симпатических стволов по Мосину. Для блокады применялся 0.25—0.5%-й раствор новокаина в дозе 2 мл на 1 кг веса животного. Секреторная деятельность поджелудочной железы изучалась через 30 мин., через 1, 2, 3, 24, 48, 72, 96, 120 и 144 часа после блокады.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В контрольных опытах у собак после введения в двенадцатиперстную кишку 0.2%-го раствора соляной кислоты через 1—2 мин. наблюдается интенсивное отделение поджелудочного сока, которое продолжается 30—35 мин.

После новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов имеют место значительные изменения в секреции; количество поджелудочного сока, отделяемое на кислоту, по сравнению с контрольными опытами снижается в среднем в 1.5—3 раза. Кроме того, после блокады изменяется и качественный состав поджелудочного сока. Щелочность сока незначительно уменьшается, амилалитическая активность сока несколько повышается (табл. 1). Продолжительность секреции после блокады не изменяется, но секреция протекает на более низком уровне (рис. 1).

Таблица 1

Количество и качественный состав поджелудочного сока, полученного в ответ на введение в двенадцатиперстную кишку 0.2%-го раствора соляной кислоты до новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов и в разные сроки после блокады

Кличка собаки	Опыт	Промежуток времени от блокады до начала опыта	№ опыта	Дата опыта	Валовое количество сока (в мл)	Щелочность сока в мл 0.1-нормального раствора серной кислоты	Переваривающая сила сока	
							амилолитическая в мм крахмального цилиндрика	протеолитическая в мм белкового цилиндрика
Жучка.	Контрольный.	35 мин.	118	2 X 1952	8.3	1.23	7.7	0.62
			120	5 X 1952	5.0	1.04	6.5	2.15
	После блокады.	24 час.	121	6 X 1952	8.1	1.26	7.85	1.05
Альфа.	Контрольный.	1 час.	147	16 XII 1952	5.8	1.49	7.92	0
			149	19 XII 1952	2.2	—	8.1	2.71
	После блокады.	24 часа	150	20 XII 1952	2.15	—	8.0	2.98
		72 часа	152	22 XII 1952	6.1	1.48	7.22	3.47
Шарик.	Контрольный.	30 мин.	272	20 IV 1953	21.2	1.41	7.02	2.92
			276	27 IV 1953	8.05	1.16	6.0	5.12

После производства новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов реакция поджелудочной железы на соляную кислоту испытывалась через разные промежутки времени (через 30 мин., через 1, 2, 3, 24, 48, 72, 96 час.). При этом нами было установлено, что наибольшее влияние на секреторную деятельность поджелудочной железы блокада чревных нервов и симпатических стволов оказывает в день ее производства (через 30 мин., через 1, 2, 3 часа).

Восстановление поджелудочной секреции происходило через оди-  
ннадцать суток.

Таким образом, значительное уменьшение секреции поджелудочного сока на кислотное раздражение двенадцатиперстной кишки и изменение качественного состава его после новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов указывает на то, что симпатическая иннервация

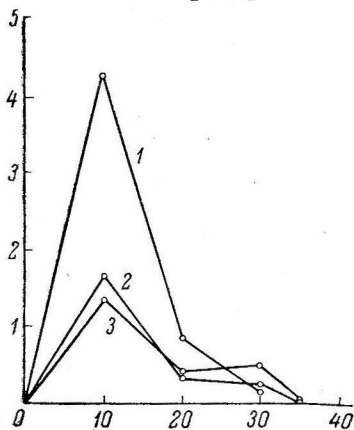


Рис. 1. Секреция поджелудочной железы при введении в двенадцатиперстную кишку 0.2%-го раствора соляной кислоты до и после новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов.

По оси абсцисс — время в минутах; по оси ординат — секретция в мл. 1 — контрольный опыт; 2 — через 30 мин. после блокады; 3 — через 24 часа после блокады.

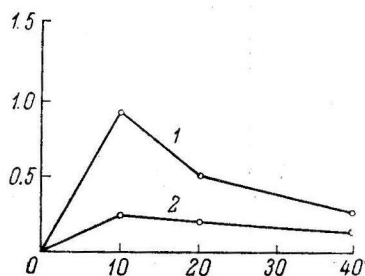


Рис. 2. Секреция поджелудочной железы при введении в кровь секретина до и после новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов.

По оси абсцисс — время в минутах; по оси ординат — секретция в мл. 1 — контрольный опыт; 2 — после блокады.

играет значительную роль в механизме поджелудочной секреции, вызываемой соляной кислотой.

Так как в процессе возбуждения поджелудочной железы соляной кислотой участвует гормон секретин, то исходя из результатов проведенных опытов мы предположили, не участвует ли нервный фактор (чревные нервы) в образовании секретина. Возможно, что чревные нервы стимулируют образование секретина в стенке кишки и с их «выключением» блокадой «выключается» механизм образования секретина при воздействии соляной кислотой. А уменьшение образования секретина влечет за собой и уменьшение количества отделяемого поджелудочного сока.

С целью проверки наших предположений мы испытали реакцию поджелудочной железы до и после блокады на секретин, вводимый в кровь (в количестве 4 мл) без раздражения кишки кислотой и, следовательно, без образования собственного секретина. Оказалось, что после блокады чревных нервов и симпатических стволов количество поджелудочного сока, отделяемого в ответ на введение в кровь секретина, уменьшается в среднем в 2—3 раза. В отдельных случаях количество сока сокращается

и в большее число (6, 10, 13) раз (табл. 2). Соответственно изменяется и кривая поджелудочной секреции (рис. 2).

Качественный состав поджелудочного сока, отделяемого на секретин, к сожалению, нам не удалось исследовать, так как количество сока после блокады было незначительно.

Таким образом, новокаиновая блокада чревных нервов и симпатических стволов оказывает значительное влияние и на секреторную деятельность поджелудочной железы, вызванную введением в кровь секретина.

Данные опытов с секретинном показали, что уменьшение секреции после блокады зависит не от уменьшения образования секретина в кишечнике, так как и при подведении определенных количеств секретина к железе через кровь уменьшение секреции также имело место.

Таблица 2

Количество поджелудочного сока, полученного в ответ на введение в кровь секретина до и после новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов

Кличка собаки	Опыт	№ опыта	Дата опыта	Валовое количество сока (в мл)
Мальва.	Контрольный.	214	21 II 1953	3,5
	Через 30 мин. после блокады.	214	21 II 1953	0,2
	Через 24 часа после блокады.	215	22 II 1953	4,0
Нигра.	Контрольный.	240	13 III 1953	14,7
	Через 30 мин. после блокады.	240	13 III 1953	2,2
	Через 24 часа после блокады.	241	14 III 1953	5,4

По-видимому, блокада чревных нервов и симпатических стволов вызывает какое-то изменение реактивности поджелудочной железы, и несомненно, что симпатические импульсы играют роль на последних этапах передачи возбуждения железистым клеткам (и гуморальном, и рефлекторном).

### ВЫВОДЫ

1. Изменение количественной и качественной сторон поджелудочной секреции, вызываемой соляной кислотой, после новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов свидетельствует о том, что симпатическая иннервация играет большую роль в работе поджелудочной железы.

2. Снижение поджелудочной секреции, вызываемой секретинном, в среднем в 2—3 раза после новокаиновой блокады чревных нервов и симпатических стволов говорит о том, что действие секретина на поджелудочную железу связано с участием симпатических нервов.

3. Участие симпатической иннервации в механизме так называемой гуморальной фазы поджелудочной секреции не связано с образованием секретина, а проявляется в изменении реактивности поджелудочной железы на секреторное раздражение.

## ЛИТЕРАТУРА

- Вальтер А. А. Отделительная работа поджелудочной железы. Дисс. СПб., 1897.  
Долинский И. Л. О влиянии кислот на отделение сока поджелудочной железы. Дисс. СПб., 1894.  
Кобахидзе З. В., Бюлл. exper. биол. и мед., 33, № 6, 1, 1952.  
Метт С. Г. К иннервации поджелудочной железы. Дисс. СПб., 1889.  
Мосин В. В., Ветеринария, № 1, 33, 1953.  
Олеандров Л. В., Журн. общ. биол., 13, № 5, 336, 1952.  
Павлов И. П., Полн. собр. соч., 2, кн. 1, изд. АН СССР, 1951.  
Попельский Л. Б. О секреторно-задерживающих нервах поджелудочной железы. Дисс. СПб., 1896.  
Сербнюк Ц. В., ДАН СССР, 75, № 1, 145, 1950.  
Соловьев А. В., Бюлл. exper. биол. и мед., 28, в. 2, 108, 1949.  
Столярская Е., Русск. физиол. журн., 10, в. 1—2, 147, 1927.  
Bayliss W. M. a. E. H. Starling, J. physiol., 28, 325, 1902.

Поступило 12 X 1956

ROLE OF SYMPATHETIC INNERVATION IN THE HUMORAL PHASE  
OF PANCREATIC SECRETIONBy *T. E. Kostina*

From the department of animal physiology, Institute of Veterinary Medicine, Kazan

Novocain blockade of splanchnic and sympathetic nerves (a technique elaborated by Mosin) is found to reduce (down to  $\frac{1}{3}$  of the normal value) the quantity of pancreatic juice secreted in response to introduction of hydrochloric acid into the duodenum, or to injection of secretin into the blood stream. Qualitative alteration of the content of the juice is also found to take place.

The nervous system is thus shown to play the leading part in the mode of action of hydrochloric acid and of secretin upon the pancreas.

## ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕГОЧНОГО ГАЗООБМЕНА У ЖЕРЕБЯТ РЫСИСТОЙ ПОРОДЫ

*Н. В. Молчанова*

Кафедра коневодства Сельскохозяйственной академии им. К. М. Тимирязева и Кафедра животноводства Новосибирского сельскохозяйственного института

Управление ростом и развитием сельскохозяйственных животных, повышение их жизнеспособности и продуктивности невозможно без знания особенностей онтогенеза этих животных.

Наряду с прежними способами зоотехнического контроля за ростом и развитием животных приобретают все большее значение методы, основывающиеся на возрастных изменениях обмена веществ растущих животных. Одним из путей познания процессов роста и развития является изучение легочного газообмена. За последнее время этот вопрос привлекает все большее внимание исследователей.

Газообмен у взрослых животных изучали Л. С. Пирогов (1928а, 1928б), Н. С. Черепанов (1933), Г. Г. Карлсен и сотр. (1935, 1936, 1939), И. И. Лабутин (1938), А. А. Кудрявцев (1938, 1939), А. Д. Слоним (1938), М. В. Калитаев (1940), М. Ф. Томмэ (1949), З. И. Дерябина (1950) и другие. Но изменения газообмена у растущего молодняка еще очень мало изучены.

По возрастному изменению газообмена у жеребят нам известны работы А. А. Кудрявцева (1938, 1939) и С. Броди (1940). Оба автора изучали газовый и энергетический обмен у жеребят першеронской породы со дня рождения до трехмесячного возраста.

Учитывая недостаточность наших знаний о возрастных изменениях газообмена у лошадей, важность и практическое значение этого вопроса, мы, по рекомендации проф. В. О. Витта, поставили перед собой задачу выяснить возрастные изменения легочного газообмена у молодых лошадей в течение всего первого года жизни при хорошем кормлении и содержании их в производственных условиях одного из передовых хозяйств, а также выяснить, насколько возрастные изменения газообмена у молодняка орловской рысистой породы отражают особенности онтогенеза данной породы.

### МЕТОДИКА

Исследование проведено на 11 жеребят орловской рысистой породы. Основная группа состояла из 6 жеребят, опыты на которых продолжались с первого месяца их жизни до 12-го месяца. Вторая, дополнительная группа, состояла из 5 жеребят, опыты на которых ставились в течение второго года жизни животных.

Все подопытные животные были одного пола — жеребчики и принадлежали к ведущей породе линии Ловчего.

Исследования производились два-три раза в месяц в утренние часы. В течение всего периода исследования велись наблюдения за ростом и весом жеребят. Данные ежемесячных промеров и нарастания живого веса свидетельствуют о том, что жеребята развивались вполне нормально.

При исследовании газообмена мы использовали масочный респираторный аппарат. Параллельно с изучением газообмена у подопытных жеребят производилась регистрация пульса и дыхания.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изменения частоты пульса и дыхания у жеребят на протяжении первого года жизни приведены в табл. 1.

Из данных таблицы видно, что к 12-месячному возрасту частота пульса у жеребят в среднем уменьшилась в 2 раза, а частота дыхания — в 2.5 раза.

В течение первой половины года жизни животных частота дыхания уменьшилась на 38.6%, а за вторую половину года — на 28%. Таким образом, частота дыхания наиболее быстро снижается в первые 6 месяцев жизни жеребят.

Сопоставляя наши данные с изменениями частоты пульса и дыхания у телят того же возраста (Богомолов, 1952), мы видим, что частота пульса у телят значительно выше, чем у жеребят, а именно в 6-месячном возрасте частота пульса у телят равна 90 ударов в 1 мин., а у жеребят в среднем — 83.3 в 1 мин. К 6-месячному возрасту у жеребят частота пульса снизилась на 28% и составляла 60.3 удара в 1 мин., у телят к тому же возрасту частота пульса снизилась на 33.7% и составляла 90 ударов в 1 мин.

Еще большая разница наблюдается в возрастных изменениях частоты дыхания. В месячном возрасте частота дыхания у телят равна 31 в 1 мин., а у жеребят в среднем 43.3. К 6-месячному возрасту частота дыхания у жеребят уменьшается до 26.6 в 1 мин., т. е. на 39%, а у телят лишь на 16%.

Эти данные показывают, что дыхание и сердечная деятельность у рысистых лошадей и крупного рогатого скота в процессе роста имеют существенные различия. У молодняка рысистых лошадей развитие этих функций и их приспособление к условиям существования происходят в более сжатые сроки, чем у телят, что обусловлено особенностями филогенеза рассматриваемых животных.

Изменения легочной вентиляции жеребят имеют более сложный характер (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что увеличение легочной вентиляции происходит неравномерно. В наших опытах наиболее выраженное увеличение легочной вентиляции наблюдалось до 8-месячного возраста жеребят, а затем наступал период некоторой стабилизации размеров вентиляции легких.

С изменением легочной вентиляции изменяется и емкость вдоха. В первый месяц

Таблица 1  
Средние данные о возрастных изменениях частоты пульса и дыхания у жеребят

	Возраст (в месяцах)											
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	
Частота пульса в минуту . . . . .	83.3	76.3	68.6	68	60.3	57	55	49	45.3	42.6	41	
Границы колебаний частоты пульса	81—92	69—81	67—71	68—68	60—60	55—59	54—56	45—52	44—45	42—43	40—43	
Частота дыхания в минуту . . . . .	43.3	37	36	36.5	26.6	24	24	20.3	19.3	18.6	16.3	
Границы колебаний частоты дыхания . . . . .	37—51	34—39	33—38	36—37	22—30	20—27	22—26	19—21	18—20	17—20	16—17	

Таблица 2

Возрастные изменения легочной вентиляции и емкости вдоха у жеребят

	Возраст (в месяцах)										
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12
Легочная вентиляция (л в 1 мин.) . . . . .	37.7	41.6	45.6	50.6	49	51.7	57	51	51.4	51.6	56
Емкость вдоха (в л) . . . . .	0.80	1.12	1.26	1.40	1.84	2.1	2.40	2.51	2.66	2.77	3.11

жизни жеребят она составляла 0.80 л, а к 12 месяцам увеличилась до 3.10 л в 1 мин., т. е. почти в 4 раза.

Если объем вдоха, частоту дыхания и легочную вентиляцию в первый месяц жизни принять за 100%, то к 12-месячному возрасту животных частота дыхания падает до 37.6% от исходной величины, легочная вентиляция увеличивается на 35.2%, а объем вдоха возрастает в 3.9 раза.

Систематическое увеличение объема вдоха с возрастом показывает, что развитие легких продолжается непрерывно. Задержка роста легочной вентиляции совпадает во времени с повышением поглощения кислорода из выдыхаемого воздуха.

Если показатели легочной вентиляции и поглощения кислорода в течение первого месяца жизни взять за 100%, то на 8-м месяце легочная вентиляция составляет 151.1%, а поглощение кислорода увеличивается до 143.7% от исходной величины. На 9-м месяце жизни легочная вентиляция составляет 136.3%, а общее поглощение кислорода увеличивается до 147.7%. Еще большее различие мы видим на 10-м месяце, когда легочная вентиляция составляет 136.3%, а поглощение кислорода увеличивается до 151.7% по сравнению с первоначальным уровнем.

В первые месяцы жизни жеребят, вплоть до января (9 месяцев), «утилизация кислорода» (разница в содержании кислорода во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе) находилась почти на одном уровне, 2.9%—3%. Возрастающая потребность в кислороде обеспечивалась за счет увеличения легочной вентиляции. С февраля по апрель легочная вентиляция оставалась на одном уровне и необходимое для организма увеличение потребления кислорода обеспечивалось за счет возрастания «утилизации» кислорода вдыхаемого воздуха. В этот период процент поглощенного кислорода из вдыхаемого воздуха колеблется в пределах 3.1—3.4%. Очевидно, кровь жеребят к этому времени приобретает большую способность утилизировать кислород воздуха, что связано прежде всего с общим развитием жеребят, а также, по-видимому, и с тем, что на 1-м Московском конном заводе, животные которого использовались в работе, жеребята с января поступают в заездку. Легкий тренинг идет в течение января, февраля, марта, апреля, и все это время утилизация кислорода держится на относительно большей высоте. Поглощение кислорода и его лучшая «утилизация» находится в прямой зависимости от степени интенсивности тренинга.

Основным показателем, характеризующим легочный газообмен и интенсивность окислительных процессов в организме, является скорость потребления кислорода.

Абсолютная величина потребления кислорода у жеребят с возрастом повышается, однако это повышение далеко не пропорционально приросту живого веса жеребят. Относительное потребление кислорода (количество



Таблица 3  
Возрастные изменения потребления кислорода у жеребят

	Возраст (в месяцах)										
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12
Общее количество потребляемого кислорода (л в 1 мин.) . . . . .	1.184	1.334	1.403	1.471	1.526	1.602	1.702	1.759	1.796	1.755	1.706
Потребление кислорода (в мл на 1 кг веса в 1 мин.) . . . . .	13.6	10.1	8.9	8.6	6.2	6.2	6.1	5.7	5.5	5.3	5.0

кислорода потребленного в минуту на 1 кг живого веса) с возрастом понижается: первые месяцы быстро, а затем все медленнее (табл. 3).

Из табл. 3 видно, что общее потребление кислорода с возрастом увеличивается, а в расчете на 1 кг живого веса — падает. Общее потребление кислорода к 12 месяцам жизни жеребят увеличилось на 43.6%, а в расчете на 1 кг веса — уменьшилось в 2.7 раза.

При расчете потребления кислорода на квадратный метр поверхности тела животных наиболее резкое снижение мы наблюдали в первые месяцы жизни, а затем снижение этой величины замедляется. Понижение потребности кислорода на квадратный метр поверхности тела продолжается после годовичного возраста. Если в 12-месячном возрасте потребление кислорода на 1 квадратный метр поверхности тела по отношению к первому месяцу составляло 57.6%, то к 2 годам оно уменьшилось до 47.5%. Падение потребления кислорода на 1 квадратный метр поверхности тела в минуту с возрастом происходит медленнее, чем снижение величины потребления кислорода на 1 кг живого веса в 1 мин.

Общее количество выдыхаемой углекислоты с возрастом увеличивается. Величины же выдыхаемой CO<sub>2</sub>, отнесенные на 1 кг веса в 1 мин. и квадратный метр поверхности тела в 1 мин., с возрастом падают (табл. 4).

Количество поглощенного кислорода и выделенной углекислоты дает возможность судить о качественной стороне окислительных процессов. Величина дыхательного коэффициента различна в зависимости от того, какие питательные вещества подвергались окислению.

Величина дыхательного коэффициента в условиях нашего опыта у жеребят с возрастом несколько уменьшается. В конце первого года жизни жеребят величина дыхательного коэффициента приближается к уровню, характерному для взрослых лошадей. В течение первого месяца жизни жеребят дыхательный коэффициент в среднем был равен 0.94, на шестом месяце — 0.92, а на двенадцатом — 0.91.

Дыхательный коэффициент и количество потребленного кислорода дают возможность установить изменения расхода энергии у жеребят.

Таблица 4  
Средние данные о количестве выдыхаемой углекислоты на 1 кг веса в минуту у жеребят орловской породы

Возраст (в месяцах)	Объем выдыхаемой углекислоты (в л/мин.)	Объем выдыхаемой углекислоты (в мл на 1 кг веса в 1 мин.)
1	1.119	12.9
3	1.319	8.4
6	1.393	5.7
9	1.650	5.3
12	1.563	4.5

Мы в своих исследованиях ограничились установлением двух величин: общего расхода энергии и траты энергии на 1 кг веса в 1 мин.

Общий расход энергии в 1 мин. с возрастом увеличивается. Наиболее высокий расход энергии на 1 кг веса в 1 мин. наблюдался в течение 1-го месяца жизни животных, в последующем он постепенно снижался. В табл. 5 приведены средние данные о возрастных изменениях расхода энергии.

Таблица 5

Средние данные расхода энергии у жеребят (на 1 кг веса в 1 мин.)

	Возраст (в месяцах)										
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12
Общий расход энергии (в б. к.)	5.883	6.610	6.900	7.285	7.494	8.005	8.502	8.703	8.213	8.646	8.423
Расход энергии (в м. к.) . . .	68	50.3	44.1	42.7	30.8	30.7	30	28.5	27.2	25.9	24.7

Если расход энергии на килограмм веса в 1-й месяц жизни жеребят принять за 100%, то на 3-м месяце он будет составлять 64.8%, а на 6-м 45.3%, на 9-м — 42% и на 12-м — 36.3% от исходной величины.

Расход энергии на 1 кг веса в 1 мин. в двухлетнем возрасте составляет 75% по отношению к таковому у однолетних животных и 27.2% по отношению к месячным жеребяткам.

Приведенные выше результаты наших опытов показывают, что общий расход энергии у жеребят с возрастом увеличивается и на 12-м месяце жизни составляет 143.0%, а к 2 годам — 148.3% по отношению к расходу энергии у жеребят 1-го месяца жизни.

Таблица 6

Изменение живого веса у жеребят орловской рысистой породы

	Возраст (в месяцах)										
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12
Средний вес (кг)	89	133	156	170	224	261	281	309	325	333	342

Расход энергии на килограмм веса в среднем с возрастом уменьшается; к 12 месяцам он составляет 36.3, а к 2 годам — 27.2% исходного уровня (1-й месяц после рождения).

В зимние холодные месяцы наблюдается относительная стабильность в расходе энергии на килограмм веса.

Как отмечено выше, по мере роста жеребят интенсивность окислительных процессов в их организме падает. Между интенсивностью обмена и скоростью прироста веса у молодняка существует определенная взаимосвязь. Наибольший рост жеребят по промерам и весу наблюдается в первые месяцы жизни (табл. 6).

С возрастом скорость роста уменьшается. С понижением темпа роста падает и интенсивность обмена веществ. Периоды наибольшего потребления кислорода и расхода энергии на 1 кг веса совпадают с наибольшим приростом веса.

## ВЫВОДЫ

1. У жеребят орловской рысистой породы в течение первого года жизни абсолютные величины легочной вентиляции потребления кислорода и расхода энергии с возрастом увеличиваются. Относительные показатели газообмена (в расчете на 1 кг веса и на 1 квадратный метр поверхности тела) с возрастом снижаются.

2. Наиболее резкое снижение относительных показателей газообмена наблюдается в 6-месячном возрасте, т. е. в тот период жизни жеребят, который характеризуется наиболее быстрым увеличением размеров и веса животных. В последующем и увеличение веса, и снижение относительных показателей газообмена постепенно замедляются.

3. Потребление кислорода на 1 кг веса в 1 мин. с возрастом падает быстрее, чем потребление кислорода на 1 квадратный метр поверхности тела.

## ЛИТЕРАТУРА

- Богомолов Н. А., Физиолог. журн. СССР, 38, № 1, 82, 1952.  
 Броди С. Возрастные изменения газообмена у жеребят першеронской породы. Лондон, 1940.  
 Дерябина З. И. Физиологические особенности газообмена у крупного рогатого скота. Дисс. М., 1950.  
 Калитаев М. В., Докл. ВАСХНИЛ, в. 4, 1940.  
 Карлсен Г. Г. и др., Усп. зоотехн. науки, 1935.  
 Карлсен Г. Г., А. П. Апполонов, О. А. Желиговский. Коневодство и конепользование, 1936; Вопросы плодовитости и работоспособности лошади. Изд. ВНИИК, 1939.  
 Кудрявцев А. А. Сравнительные данные по газовому и энергетическому обмену у растущих животных и человека. Дисс. М., 1938; Советск. ветеринария, 9, 1939.  
 Лабутин И. И. Минутный объем сердца боевого коня при разных видах рабочей нагрузки. Дисс. М., 1938.  
 Пирогов Л. С., Коневодство и коннозаводство, 9, 13, 1928а; 10, 17, 1928б.  
 Слоним А. Д., Арх. биол. наук, 1, в. 1—2, 1938.  
 Томмэ И. Ф. Обмен веществ и энергии у сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, М., 1949.  
 Черепанов Н. С. Основы эксплуатации боевого коня в физиологическом понимании. Сельхозгиз, М., 1933.

Поступило 13 IV 1956

## DEVELOPMENTAL VARIATION OF PULMONARY GAS EXCHANGE IN FOALS

By N. V. Moltchanova

From the department of horse breeding, Institute of Agriculture, Novosibirsk

Serial observations were made in 6 foals from the first day of life to 12 month's age, and during the second year of life — in another group of 5 foals.

Pulmonary aeration, oxygen consumption and energy expenditure per unit time were found to rise with age during the first year of life. Relative indices of gas exchange (per 1 kg of body weight or 1 square metre of body surface area), however, were found to decrease with age. The greatest decrease of these relative values was noted at 6 months age, when rates of growth of these young animals were highest. Subsequently, there was a gradual decline in rates of body weight gain and in rates of decrease of relative gas exchange indices. Oxygen consumption per 1 kg of body weight per minute declined with age at a greater rate, than oxygen consumption per 1 square metre of body surface area.

## МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

КИНЕМАТОГРАФИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РЕАКЦИИ ЗРАЧКОВ  
НА КОНВЕРГЕНЦИЮ

В. Р. Шагнович

32-я городская больница, Москва

Изучение реакции зрачков на конвергенцию и аккомодацию имеет большое значение для окулистов, невропатологов и физиологов. Конвергенция обычно сопровождается изменением аккомодации, в связи с чем трудно определить, какой из этих актов обуславливает сокращение зрачков. Для того чтобы ответить на этот вопрос, С. Л. Сегаль (1888) изучал изолированное влияние конвергенции и аккомодации на величину зрачков. По его данным, сужение зрачков наблюдается как при изолированной конвергенции, так и при изолированной аккомодации.

Однако Ферворт (Vervoort, 1900) и Влотцка (Wlotzka, 1905), исключая при помощи перестановки линз и призм конвергенцию, не получили сужения зрачков на одну аккомодацию. На основании этих исследований и других фактов большинство авторов считают, что для реакции зрачков наибольшее значение имеет акт конвергенции (Даркшевич, 1922; Триче-Коллине, 1925; Гордон, 1936, и др.). Некоторые авторы (Крижанская, 1935; Лузинский, 1939; Глезер и Загорулько, 1956) изучали конвергенцию при помощи различных приборов, оставляя без внимания состояние зрачков. Другие исследователи изучали состояние зрачков при конвергенции, не учитывая величины последней. Между тем только одновременная регистрация движений глазных яблок при конвергенции и соответствующей реакции зрачков может вскрыть закономерности этих явлений.

В наших исследованиях для изучения реакции зрачков на конвергенцию был использован кинематографический метод.

О степени сведения глазных яблок и зрительных осей мы судили по уменьшению межзрачковой линии. Величина межзрачковой линии может быть точно измерена на кинокадрах (расстояние между внутренним краем одной радужной оболочки и наружным краем другой). Киносъемка производилась со скоростью 10 кадров в секунду при освещенности 25 люксов на уровне глаз. Проявленные кинокадры проецировались в увеличенном виде на экран, на котором, кроме межзрачковой линии, измерялись также диаметры обоих зрачков. Полученные данные вносились в график, где на абсциссе откладывалось время в десятых долях секунды (каждый кинокадр соответствует 0.1 сек.), а на ординате — величина межзрачковой линии и диаметры обоих зрачков. Объектом наблюдения являлось светлое пятно на темном фоне, которое перемещалось по направлению к обследуемому. При этом яркость объекта и его угловые размеры (10') оставались неизменными. Приближение фиксируемого взглядом объекта при конвергенции ведет к уменьшению величины межзрачковой линии. Таким образом, по величине межзрачковой линии можно изучать изменение степени сведения глазных яблок при конвергенции в динамике (см. рисунок).

Исследование реакции зрачков на конвергенцию было произведено у 40 человек с нормальным зрением в возрасте от 20 до 60 лет. При переводе взгляда из бесконечности на предмет, находящийся на расстоянии 5 см от глаз у всех обследуемых отмечалось уменьшение межзрачковой линии на 6—10 мм. Скорость конвергенции (частное от деления величины уменьшения межзрачковой линии на время конвергенции) в наших исследованиях колеблется от 8 до 34 мм в секунду, а скорость дивергенции — от 8 до 42 мм в секунду.

Одновременная регистрация зрачковых реакций и движений глазных яблок позволили установить, что сужение зрачков при конвергенции происходит не сразу, а через определенный латентный период. В наших исследованиях латентный период реакции зрачков на конвергенцию колеблется от 0.2 до 0.5 секунды, а латентный период дивергенции — от 0.2 до 0.3 секунды. При анализе кривых отмечается определенная зависимость латентного периода реакции зрачков от скорости конвергенции: при увеличении скорости конвергенции латентный период укорачивается.

Амплитуда реакции зрачков колебалась от 2 до 3 мм. Время сужения зрачков — от 2 до 3 сек. Скорость сужения зрачков при конвергенции в среднем равна 1.9 мм. в 1 сек.

Какой-либо зависимости скорости зрачковых реакций от скорости конвергенции установить не удалось.

У четырех обследуемых были произведены повторные исследования, для того чтобы установить закономерности изменений межзрачковой линии и реакции зрачка от степени конвергенции.

Степень конвергенции принято обозначать в метроуглах. При фиксировании взглядом предмета, находящегося на расстоянии 1 м от глаз, степень конвергенции равна 1 метроуглу. При переводе взгляда из бесконечности на предмет, находящийся на расстоянии 40, 25 и 4 см от глаз, степень конвергенции обозначалась нами соответственно 2.5, 4, и 25 метроуглов (м/у).

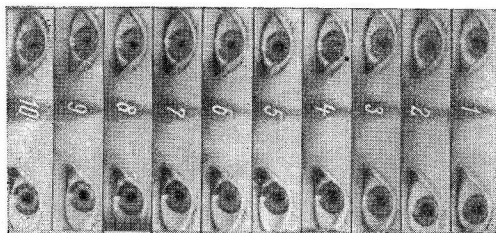
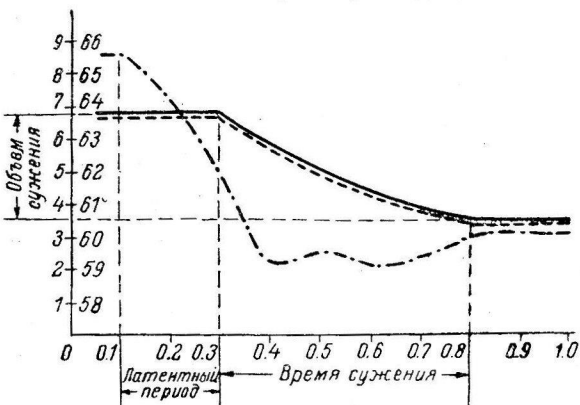
В наших исследованиях при конвергенции в 2.5—5 м/у межзрачковая линия уменьшается на 0.5—2.3 мм, а при конвергенции в 25 м/у — на 6—10 мм. Реакция зрачков при конвергенции в 25 м/у наблюдалась только у 1-го из 4 обследованных и характеризовалась небольшой амплитудой (0.45 мм). При конвергенции в 4 м/у реакция зрачков наблюдалась у 3 обследуемых и заключалась в сужении зрачков на 0.6—2 мм. У одного обследуемого при этой степени конвергенции реакция зрачков отсутствовала. При конвергенции в 5 м/у сужение зрачков наблюдалось у всех 4 обследуемых.

Таким образом, для того чтобы вызвать реакцию зрачков, конвергенция должна достигнуть определенной пороговой величины, которая колеблется от 2.5 до 5 м/у у разных обследуемых, т. е. реакция зрачков возникает впервые при переводе взгляда на предмет, находящийся на расстоянии 20—40 см от глаза.

В отношении механизма зрачковой реакции при конвергенции в литературе имеются самые разнообразные указания.

Некоторые авторы считают ее содружественным движением. В одной из последних работ Ренар и Массонэ-Но (Renard et Massonnet-Naux, 1951) сравнивают зрачковый рефлекс на свет, который имеет латентный период 0.2 сек., а время сужения зрачков 0.9—1.0 сек., с реакцией зрачков на конвергенцию, в которой, по мнению автора, латентный период отсутствует, а время сокращения зрачков в три раза больше, чем в рефлексе на свет. Отсутствие латентного периода и замедленное сокращение зрачков при конвергенции, по мнению автора, указывает на то, что реакция зрачков на конвергенцию — не рефлекс, а содружественное движение. Однако нами было установлено, что в реакции зрачков на конвергенцию латентный период существует, а сокращение зрачков происходит только в полтора раза медленнее, чем в рефлексе на свет. Таким образом, те факты, на основании которых Ренар и Массонэ-Но делают вывод, что реакция зрачков на конвергенцию не рефлекс, а содружественное движение, не подтвердились нашими исследованиями (Шахнович, 1957).

Существует и другая точка зрения, выдвинутая Бер (Behr, 1925), что конвергенция, аккомодация и сокращение зрачков независимы друг от друга и обусловлены центральными корковым импульсом. Тэйт (Tait, 1933) в результате своих экспериментов пришел к выводу, что конвергенция является рефлексом.



Реакция зрачков на конвергенцию. (Степень конвергенции — 25 метроуглов).

По оси ординат слева — диаметры зрачков (в мм); справа — величина межзрачковой линии (в мм), которая отражает степень сведения глазных яблок и зрительных осей при конвергенции. По оси абсцисс — время в секундах. Сплошная линия — реакция правого зрачка; пунктирная линия — реакция левого зрачка; линия пунктира с точкой — конвергенция. Внизу — кинокадры, на основании которых вычерчен график.

Для того чтобы вскрыть механизм сокращения зрачка при конвергенции, необходимо выяснить природу последней. Кестенбаум и Эйдельберг (Kestenbaum a. Eidelberg, 1928) отмечают, что, как и во всяком другом рефлексе, при конвергенции имеет место раздражение, проведение и переход на двигательный орган. Автор считает, что этот рефлекс находится под контролем коры головного мозга.

В. А. Смирнов (1953) наблюдал отсутствие реакции зрачков на конвергенцию у раненых с поражением 18-го и 19-го полей в затылочной доле. По мнению автора, в этой области находится координирующий зрительно-глазодвигательный центр, оказывающий значительное влияние на функцию зрачка.

Таким образом, в осуществлении реакции зрачков на конвергенцию кора головного мозга принимает активное участие.

Кинематографическое исследование выявило, что сужение зрачков при конвергенции является закономерной реакцией, имеющей определенный латентный период, и для появления которой раздражитель (конвергенция) должен достигнуть определенной пороговой величины.

Для понимания этих фактов определенным интерес имеют данные П. К. Анохина (1955), который указывает, что возбуждение любой мышцы ведет к возникновению обратного потока импульсов, направляющихся к нервным центрам.

Можно предположить, что при конвергенции импульсы, возникающие в результате сокращения глазных мышц, распространяются по обратным связям, идущим от этих мышц к их корковым и подкорковым центрам. В последних имеются нервные клетки, ведающие иннервацией не только наружных мышц глаза, но также сфинктера зрачка. Возбуждение этих нервных центров вызывает сужение зрачков.

Такое понимание механизма реакции зрачков на конвергенцию позволяет объяснить наличие латентного периода в этой реакции, которое было отмечено в наших исследованиях. Кроме того, нами было установлено, что для возникновения реакции зрачков конвергенция должна достигнуть определенной пороговой величины (2.5—5 м/у).

Обусловлено это, по-видимому, тем, что обратный поток импульсов от глазных мышц должен быть достаточно интенсивным, для того чтобы вызвать сужение зрачков.

На примере реакции зрачков на конвергенцию иллюстрируется значение обратных связей для саморегуляции процессов в зрительном анализаторе. Сужение зрачка уменьшает круги светорассеяния и тем самым увеличивает четкость изображения на сетчатке при рассматривании близко расположенного от глаз предмета.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., *Вопр. психолог.*, 6, 16, 1955.  
 Глезер В. Д. и Л. Т. Загорулько, *ДАН СССР*, 6, 107, 1956.  
 Даршкевич Л. О., *Курс нервных болезней*, 1, 362, М., 1922.  
 Крижанская Д. А., *Физиолог. журн. СССР*, 18, № 6, 1004, 1935.  
 Лужинский Г. Ф., *Вестн. офтальмолог.*, 15, 115, 1939.  
 Сегаль С. Л. *О зрачковых рефлексах*. Харьков, 1888.  
 Смирнов В. А. *Зрачки в норме и патологии*, сер. 84. Медгиз, 1953.  
 Триче-Коллинс Е., *Арх. офтальмолог.*, 12, 186, 1925.  
 Шахнович В. Р., *Бюлл. эксп. биолог. и мед.*, 44, в. 7, 105, 1957.  
 Behr C., *Zentralbl. f. Ophthalmol.*, 14, 170, 1925.  
 Kestenbaum A., L. E. Eidelberg., *Arch. f. Ophthalmol.*, 121, 13, 1928.  
 Löwenstein O. u. E. D. Friedman, *Arch. Ophth.*, 27, 5, 969, 1942.  
 Renard G. et Massonet-Naux, *Arch. d'ophth.*, 11, № 2, 137, 1951.  
 Tait E. F., *Amer. Journ. psychol.*, 45, № 4, 647, 1933.  
 Vervoort, *Arch. f. Ophthalmol.*, 49, 348, 1900.  
 Wlotzka, *Pflüg. Arch. f. d. ges. Phys.*, 107, 174, 1905.

Поступило 23 X 1956.

#### CINEMATOGRAPHIC INVESTIGATION OF PUPILLARY REACTION TO CONVERGENCE

By V. R. Shakhnovitch

From the 32-nd City Hospital, Moscow

## ПРИБОР ДЛЯ АНАЛИЗА ЭЛЕКТРОКАРДИОГРАММ И ДРУГИХ ОСЦИЛЛОГРАФИЧЕСКИХ ЗАПИСЕЙ

С. Н. Добронравов

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Свердловск

Для анализа электрокардиограмм (ЭКГ) и других осциллограмм, записанных фотографическим способом на киноплёнке или бумажной фотоленте, нами сконструирован универсальный измерительный прибор, которым можно определять величины зубцов и интервалов осциллограммы, а также автоматически вычислять частоту ритма, величину систолического показателя и угол электрической оси по данным изучаемой ЭКГ. Все детали прибора смонтированы на металлической панели, вложенной в плоскую деревянную коробку с открывающейся крышкой. Крышка укреплена на шарнирах, конструкция которых позволяет откинуть ее и повернуть на  $180^\circ$  вокруг вертикальной оси, после чего крышка используется как подпорка с задней стороны той части коробки, в которой смонтирован прибор. Таким образом, прибор, приведенный в рабочее состояние, напоминает настольный пюпитр, угол наклона которого меняется в зависимости от положения подпорки.

В панели прибора (рис. 1) прорезано небольшое окно прямоугольной формы, сквозь которое видна часть полупрозрачного экрана, освещаемого сзади рассеянным светом электрической лампы. Экран, основная деталь измерительной системы, выполнен из молочного стекла в виде прямоугольной полоски, которая в специальных пазах может перемещаться в плоскости панели по направлению диагонали окна. На лицевую поверхность экрана нанесены две взаимоперпендикулярные тонкие линии — измерительные риски. Одна из них (горизонтальная) параллельна основанию окна, другая (вертикальная) параллельна боковой стороне окна. Длина каждой риски на экране в два раза превышает соответственно высоту или ширину окна. Поэтому, если двигать экран взад и вперед по указанному выше направлению и смотреть на него сквозь окно в панели, то создается впечатление, что одна риска перемещается в окне в вертикальном направлении, а другая — в горизонтальном.

Выше окна располагается полукруглая шкала прибора и указательная стрелка. Ниже окна, на поверхности панели, смонтировано устройство для определения величины систолического показателя. В правом нижнем углу расположена рабочая ручка прибора, а в левом — ручка реостата, меняющего интенсивность освещения экрана.

Конiec оси указательной стрелки, выходящий на внутреннюю поверхность панели (рис. 2), закреплен здесь скобой подшипника и оснащен шкивом. Конiec оси рабочей ручки точно так же укреплен в подшипнике и оснащен шкивом, но меньшего диаметра. Для плавности хода системы на ось рабочей ручки насажен маховичок.

Прочный тросик, закрепленный концами на пластине экрана, перекинут через шкивы указательной стрелки и ведущей рабочей ручки. Наилучшим материалом для тросика оказалась эластичная поливиниловая рыболовная леса диаметром 0.8 мм. При некотором натяжении трос совершенно не проскальзывает по желобкам шкивов и передача практически не имеет люфта. В результате применения такой шкивно-тросовой передачи поворачивание рабочей ручки приводит в движение всю измерительную

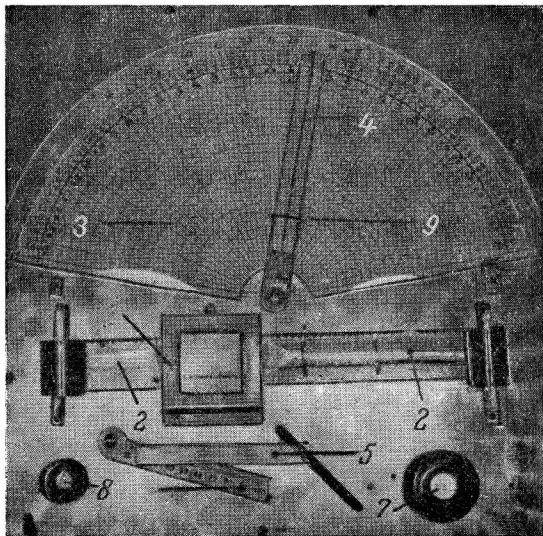


Рис. 1. Наружная сторона панели прибора, приведенного в рабочее состояние.

1 — откидная рамка окна, оснащенная лупой; 2 — изучаемая осциллограмма; 3 — шкала прибора; 4 — указательная стрелка; 5 — линейка для определения величины систолического показателя; 6 — шкала систолического показателя; 7 — рабочая ручка прибора; 8 — ручка реостата; 9 — движок на указательной стрелке прибора.

систему прибора, причем линейное движение экрана, а следовательно, и нанесенных на него измерительных рисок, преобразуется во вращательное движение оси указательной стрелки. Выше окна, на внутренней поверхности прибора расположен понижающий трансформатор, питающий от городской электросети лампочку, освещающую экран. Лампочка находится в центре металлического рефлектора, укрепленного против окна за пластиной экрана. Против окна неподвижно устанавливается исследуемый отрезок осциллограммы, причем пленка фиксируется к лицевой стороне панели откидной рамкой — наличником окна, оснащенной, для удобства рассматривания кривой, увеличивающей линзой. Свободные концы пленки также прижимаются к поверхности панели, при помощи укрепленных по ее краям пружинящих пластинок.

Вместе с экраном движется прикрепленная к нему и выведенная на лицевую поверхность панели прибора линейка, для вычисления величины систолического показателя.

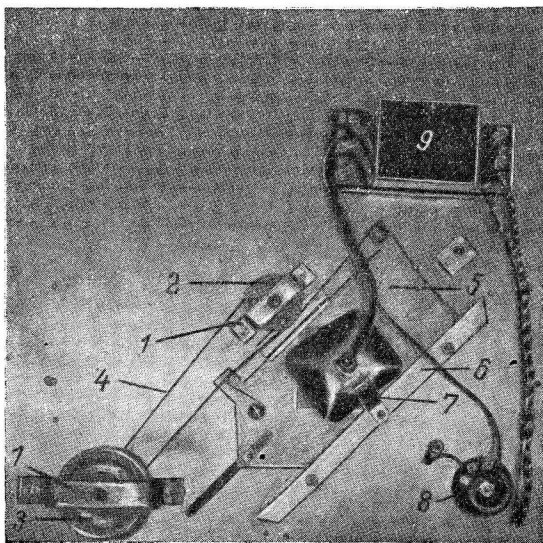


Рис. 2. Расположение деталей на внутренней поверхности панели.

1 — скобы-подшипники осей указательной стрелки прибора и рабочей ручки; 2 — шкив указательной стрелки; 3 — маховичок рабочей ручки; 4 — поливиниловый тросик; 5 — полупрозрачный экран; 6 — направляющие пазы экрана; 7 — рефлектор осветительной лампы; 8 — реостат; 9 — понижающий трансформатор.

ной стрелки по шкале (крупные цифры, третья сверху строчка), градуированной в долях миллиметра, их величины. После этого, совместив вертикальную риску с началом определяемого интервала, ставят измерительную стрелку в крайнее правое положение, соответствующее нулю шкалы величин интервалов (вторая сверху строчка) градуированной в долях секунды. Поворачивая рабочую ручку определяют по шкале последовательно величины интервалов, перед каждым измерением приводя измерительную стрелку к нулю. При определении интервала, характеризующего продолжительность сердечного цикла, по соответствующей шкале (верхней) определяют одновременно частоту ритма сердечных сокращений. Шкалы интервалов и частоты ритма рассчитывались применительно к скорости движения пленки в электрокардиографе отечественного производства ЭКП-4-М, где эта скорость составляет 40 мм в секунду.

Для вычисления систолического показателя приводят вертикальную риску в крайнее левое положение, совмещают с ней начало зубца Q (при этом линейка, с помощью которой определяется систолический показатель, пересекает свою шкалу в нулевом делении) и перемещают вертикальную риску до начала следующего зубца Q. В связи с перемещением экрана меняет свое положение и линейка систолического показателя (опускается). Шкалу систолического показателя, поворачивая вокруг оси, устанавливают так, чтобы ее сотое деление пересекалось линейкой. Определяя систолический показатель, вертикальную риску следует довести до конца зубца T и посмотреть, какое деление шкалы систолического показателя пересечет линейка. Значение найденного

Движение линейки подобно движению горизонтальной измерительной риски экрана, по отношению к которой она строго параллельна. Под этой линейкой расположена шкала для вычисления систолического показателя, сделанная из полоски металла и имеющая 100 равных делений. Шкала систолического показателя подвижно укреплена на поверхности панели в одной точке посредством оси — заклепки, проходящей через ее нулевое деление.

При определении величин элементов осциллограммы пленка закладывается под рамку окна, включается лампа — подсветка экрана, и исследователь видит в окне прибора одновременно изображение кривой и измерительные риски экрана. С помощью реостата подбирается режим освещения экрана соответственно плотности серебряного слоя ленты. Поворачивая рабочую ручку, совмещают горизонтальную риску экрана с изоэлектрической линией изучаемой осциллограммы. Указательную стрелку, туго, но подвижно укрепленную на своей оси, ставят в срединное положение, соответствующее нулю шкалы высот зубцов ЭКГ. Пользуясь рабочей ручкой, совмещают горизонтальную риску последовательно с вершинами всех зубцов, определяя с помощью указатель-



деления и составит искомое отношение продолжительности электрической систолы Q—T к продолжительности всего сердечного цикла Q—Q, выраженное в процентах, т. е. систолический показатель по данной ЭКГ.

Направление электрической оси сердца определяют по шкале углов, на которой нанесены заранее вычисленные по методу треугольника Эйнховена величины угла электрической оси для различных высот зубцов ЭКГ в I и III отведениях. Шкала состоит из 17 цифровых строчек, расположенных concentрическими дугами. Эти строчки, в свою очередь, образованы 32 радиальными цифровыми столбиками (секторами) по количеству целых миллиметровых делений шкалы зубцов. Каждая из 17 строчек шкалы углов соответствует той или иной величине находимого в I отведении наибольшего зубца ЭКГ в пределах высот от 2 до 18 мм. Каждый из 32 радиальных столбиков цифр отвечает некоторой величине находимого в III отведении наибольшего зубца ЭКГ в пределах высот от 1 до 16 мм.

В зависимости от величины и направления учитываемых зубцов в I и III отведениях ищут величину угла электрической оси в участке пересечения строчки-дуги, отвечающей величине зубца в I отведении с сектором, соответствующим величине зубца в III отведении. В каждом таком участке шкалы имеются две цифры, нанесенные различными красками. Одна цифра (черная) соответствует величине искомого угла, при положительном значении наибольшего зубца в I отведении, другая цифра (красная) — при его отрицательной величине.

Величину угла электрической оси сердца определяют попутно с измерением высоты зубцов ЭКГ. Когда при анализе ЭКГ в I отведении найден наибольший зубец, движок-отметку на указательной стрелке устанавливают против строчки, соответствующей величине данного зубца, и продолжают анализ ЭКГ. Дойдя до определения элементов ЭКГ в III отведении и найдя наибольший зубец, читают в секторе, соответствующем величине этого зубца, на уровне движка указательной стрелки искомого величину угла электрической оси. В счет принимают красную или черную цифру, в зависимости от положительной или отрицательной величины наибольшего зубца ЭКГ в I отведении.

Эксплуатация прибора на протяжении ряда лет в нашей лаборатории и в других медицинских учреждениях г. Свердловска убеждает в целесообразности его применения. При некотором навыке с помощью этого прибора удается обрабатывать электрокардиограммы и другие осциллограммы в два-три раза быстрее, чем обычными способами.

## APPARATUS FOR ANALYSING ELECTROCARDIOGRAPHIC OR OTHER OSCILLOGRAPHIC RECORDS

By *S. N. Dobronravov*

From the department of physiology, Medical Institute, Sverdlovsk

## ПРОСТОЙ ОТМЕТЧИК ВРЕМЕНИ И КАЛИБРАТОР НАПРЯЖЕНИЯ ДЛЯ ЭЛЕКТРОННО-ЛУЧЕВОГО ОСЦИЛЛОГРАФА

*М. И. Сологуб*

Научно-исследовательский институт физической культуры, Ленинград

В электрофизиологических исследованиях необходимым условием количественной оценки биоэлектрических потенциалов является наличие масштабов времени и напряжения. Калибровка чувствительности осциллографической установки и отметка времени осуществляются при помощи специальных устройств, однако не все промышленные образцы электронно-лучевых осциллографов, могущих найти применение в физиологических исследованиях, имеют такие устройства.

Для исследований биотоков нервной и мышечной ткани при помощи электронно-лучевого осциллографа нами разработана простая схема, объединяющая в себе отметчик времени на 10 мсек. и источник прямоугольных импульсов, следующих с частотой 50 гц и имеющих калиброванные напряжения: 1 в, 500, 50 и 10 мв. При пересчете делителя напряжения могут быть получены и другие величины калиброванных импульсов. Схема работает от сети переменного тока следующим образом (см. рисунок).

Повышающая обмотка трансформатора *Tr 1* дает переменное напряжение около 280 в, выпрямляемое однополупериодной схемой, собранной на левой половине лампы *Л<sub>1</sub>* (типа 6Н8) в диодном соединении. Пульсации напряжения сглаживаются фильтром,

состоящим из конденсатора  $C_1$  и сопротивления  $R_1$ , а также газовым стабилизатором напряжения  $L_2$  (СГ4-С), дающим на выходе стабилизированное напряжение 150 в. Последнее используется для питания правой половины лампы  $L_1$ , работающей в режиме усилителя — сеточного ограничителя сверху. Переменное напряжение частотой 50 гц со вторичной обмотки трансформатора  $Tr 1$  через сопротивление  $R_3$  подается на сетку усилителя-ограничителя. Отрицательная полуволна переменного напряжения, имеющая длительность 10 мсек. и амплитуду более 100 в почти мгновенно запирает правую половину лампы  $L_1$ , что создает на сопротивлении ее анодной нагрузки  $R_2$  положительный прямоугольный импульс напряжения длительностью 10 мсек. При действии положительной полуволны лампа работает в режиме сеточных токов, однако так как сопротивление участка сетка—катод правой половины лампы  $L_1$  гораздо меньше  $R_3$ , то практически все положительное напряжение падает на сопротивление  $R_3$ , а потенциал сетки приближается к нулю. Поэтому в течение положительной полуволны лампа

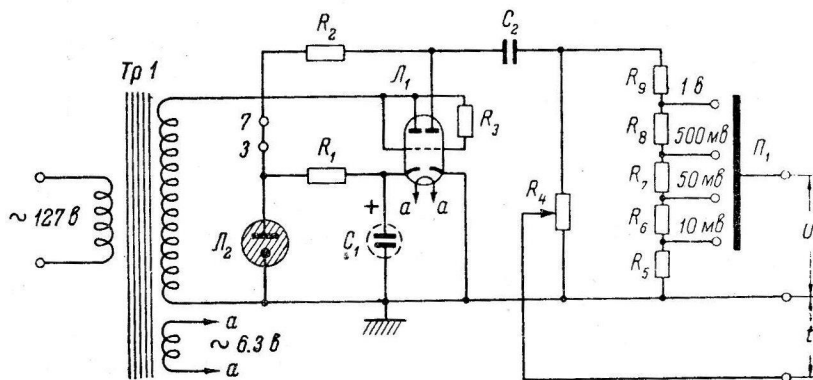


Схема отметчика времени и калибратора напряжения.

$Tr 1$  — силовой трансформатор;  $L_1$  — 6Н8;  $L_2$  — СГ4-С;  $\Pi$  — переключатель амплитуды калибровочного напряжения; 3 и 7 — номера ножек ламповой панельки  $L_2$ ;  $R_1$  — 5 ком, 10 в;  $R_2$  — 500 ком, 0,25 в;  $R_3$  — 100 ком, 0,25 в;  $R_4$  — потенциометр 100 ком, 1 в;  $R_5$  — 100 ом, 0,25 в;  $R_6$  — 400 ом, 0,25 в;  $R_7$  — 4,5 ком, 0,25 в;  $R_8$  — 5 ком, 0,25 в;  $R_9$  — 90 ком, 0,25 в;  $C_1$  — 20 мкф, 300 в;  $C_2$  — 4 мкф, 160 в;  $\Pi$  — выход калибратора напряжения;  $t$  — выход отметчика времени.

проводит ток, и напряжение на ее аноде, упав в первый момент действия положительной полуволны, поддерживается постоянным в течение всего времени ее действия (10 мсек.). Таким образом, на сопротивлении анодной нагрузки  $R_2$  появляются положительные прямоугольные импульсы длительностью 10 мсек. с интервалом между ними также 10 мсек. Через переходной конденсатор большой емкости  $C_2$  эти импульсы подаются на потенциометр  $R_4$ , с которого они могут быть поданы на вход электронно-лучевого осциллографа в качестве отметки времени. Колебания частоты в сети переменного тока незначительны (порядка 1—2%), поэтому отметка времени достаточно стабильна.

Так как правая половина лампы  $L_1$  имеет стабилизированный источник питания, то амплитуда импульсов в ее анодной цепи не зависит от колебания напряжения в сети, вследствие чего их можно использовать для создания масштаба напряжения. При помощи делителя напряжения на сопротивлениях  $R_5$ ,  $R_6$ ,  $R_7$ ,  $R_8$  и  $R_9$  можно получить требуемую амплитуду импульса для калибровки чувствительности осциллографической установки. Величина амплитуды импульса на входе делителя, равная 10 в, устанавливается путем подбора сопротивления  $R_2$  при регулировке схемы.

Данная схема применялась нами при работе с осциллографом типа ЭО-5, но может быть использована в сочетании и с другими типами электронно-лучевых осциллографов.

Поступило 18 V 1957

SIMPLE TIME MARKER AND VOLTAGE CALIBRATOR FOR ELECTRON-RAY OSCILLOGRAPH

By M. I. Sologub

From the Research Institute of Physical Culture and of Sports, Leningrad

## НЕКРОЛОГ

НИКОЛАЙ АПОЛЛИНАРИЕВИЧ РОЖАНСКИЙ

1884—1957

25 ноября 1957 г. скоропостижно скончался один из крупнейших физиологов, организатор и руководитель ряда научных физиологических учреждений нашей страны, действительный член Академии медицинских наук СССР, заслуженный деятель науки, профессор Николай Аполлинариевич Рожанский.

Н. А. Рожанский родился 16 июля 1884 г. в Киеве в семье инженера-технолога. В 1902 г. он поступил на медицинский факультет Киевского университета, который закончил в 1909 г. Стремление к познанию самых сложных явлений жизни приводит молодого врача в лабораторию великого физиолога Ивана Петровича Павлова. Под руководством И. П. Павлова Николай Аполлинариевич начинает изучение физиологического механизма сна. В результате настойчивой и успешной работы вначале в Институте экспериментальной медицины, а затем в Военно-медицинской академии он получил важные новые факты, которые легли в основу развитого И. П. Павловым представления о сне, как широкой иррадиации торможения в коре больших полушарий головного мозга. В 1913 г. Николай Аполлинариевич защищает диссертацию на ученую степень доктора медицины.



Научную и педагогическую деятельность Н. А. Рожанский начал в Московском университете. В 1914 г. он работал в Кембриджской лаборатории под руководством К. Люкаса, а с 1916 г. переехал в Ростов на Дону, где работал вначале приват-доцентом, а с 1920 г. профессором Кафедры физиологии Медицинского факультета Университета, выделившегося позже в самостоятельный Медицинский институт.

Более 40 лет жизни, полной кипучей неутомимой деятельности, провел Николай Аполлинариевич в Ростове на Дону. Он является создателем и организатором основных физиологических лабораторий и кафедр в вузах нашего города. Многочисленные ученики Николая Аполлинариевича работают во всех концах Советского Союза. Под его руководством физиологическую подготовку получили около 60 человек, из них 14 стали докторами наук.

Н. А. Рожанский развивал разностороннюю плодотворную научную деятельность и опубликовал свыше 200 научных работ. Он изучал физиологию пищеварения, в частности механизм перистальтических и антиперистальтических движений желудка. В области кровообращения им был разработан метод анализа кривых кровяного давления, позволяющий судить о распределении крови в организме. Он нашел, что работа

мерцательного эпителия регулируется первой системой. Руководимые Николаем Аполлинариевичем работы в Ростовском институте питания привели к установлению точных показателей питательной ценности белков различного происхождения, что имело большое практическое значение для определения норм питания.

Не меньшее практическое значение имела его работа в Ростовском институте охраны труда и профзаболеваний, в результате которой были произведены определения энергетической тяжести работы для многих профессий, в том числе у рабочих Ростсельмаша, в совхозе «Гигант» и на новороссийских цементных заводах.

Основным направлением научной деятельности Н. А. Рожанского на котором он сосредоточил всю свою работу в последние годы, является изучение функций подкорковых отделов головного мозга, осуществляющих безусловно рефлекторную инстинктивную деятельность. Для исследований в этой области Николай Аполлинариевич испытывал разные методические подходы и на очень разнообразных объектах. В результате получены новые важные факты, проливающие свет на многие, до сих пор не изученные свойства деятельности мозга. Найдены ориентиры расположения в подкорковой области нервных механизмов врожденных рефлексов, осуществляющих акты пищевого, защитного и других видов инстинктивного поведения. Проведена большая работа по классификации этих сложнейших безусловных рефлексов, что имеет особое значение, так как они являются фундаментом для образования условных рефлексов, т. е. представляют собой основу высшей нервной деятельности.

Николай Аполлинариевич Рожанский был большим ученым-общественником, он был инициатором организации общества физиологов в Ростове. С неиссякаемой энергией он распространял деятельность общества на Дону и Северном Кавказе, устанавливал связи с физиологами Закавказья, Крыма, Поволжья. Им организовано объединение физиологов Юго-Востока РСФСР, проводящее систематические межобластные научные конференции.

Светлый облик Николая Аполлинариевича, большого ученого, талантливого ученика И. П. Павлова, неутомимого труженика науки, горячего патриота нашей Родины, сохранится в памяти учеников и всех знавших его.

*Н. Л. Лагутина, А. Коган, Н. Николаева*

NIKOLAI APOLLINARIEVITCH ROZHANSKI (1884—1957) — OBITUARY

*By N. L. Lagutina, A. Kogan, N. Nikolaeva*

---

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
З. М. Золина, С. И. Крапивинцева, Е. А. Бабаева, Е. В. Подоба. К физиологическому обоснованию режима работы на конвейере	89
М. Ф. Пономарев. О влиянии кофеина и брома на время латентного и моторного компонентов двигательной реакции человека	97
К. К. Сергеев. К вопросу о рецепторной функции роговицы	105
С. Н. Иванова. Последствия удаления коры большого мозга у собак с гемисекцией спинного мозга на уровне верхних шейных сегментов	110
В. И. Гусельников и В. И. Иванова. Электрические реакции мозжечка рыб, черепах и голубей при действии внешних раздражителей	118
М. В. Сергиевский и Ю. Н. Иванов. Особенности дыхательных реакций при действии углекислого газа у собак с измененной рецепторной системой	126
Н. А. Итина. Физиологическая характеристика мышцы лимфатического сердца головастика	134
Г. Я. Прийма. Верхний гортанный нерв и его роль в акте глотания	141
Р. Я. Кейлина и Е. И. Комаров. О рефлекторных механизмах изменения уровня сахара крови при местном облучении тонкого кишечника радиоактивным стронцием	148
Л. Л. Ленгли. Гормональный синергизм в реакциях на stress	153
Т. Е. Костина. О роли симпатической иннервации в гуморальной фазе секреции поджелудочной железы	159
Н. В. Молчанова. Возрастные изменения легочного газообмена у жеребят рысистой породы	164
<i>Методика физиологических исследований</i>	
В. Р. Шахнович. Кинематографическое исследование реакции зрачков на конвергенцию	170
С. Н. Добронравов. Прибор для анализа электрокардиограмм и других осциллографических записей	173
М. И. Сологуб. Простой отметчик времени и калибратор напряжения для электронно-лучевого осциллографа	175
<i>Некролог</i>	
Н. Л. Лагутина, А. Коган, Н. Николаева. Николай Аполлинариевич Рожанский (1884—1957)	177

## CONTENTS

Z. M. Zolina, S. I. Krapivintzeva, E. A. Babaeva, E. V. Podoba. Physiological foundation for timing conveyor work performance	89
M. F. Ponomarev. Effects of caffeine and of bromides upon latency and time of reaction within a motor response	97
K. K. Sergeev. On the receptive function of the cornea	105
S. N. Ivanova. Effects of cerebral decortication in dogs following cord hemisection at superior cervical segment level	110
V. I. Guselnikov and V. I. Ivanova. Electrical responses of cerebellum to the effects of various stimuli in lower vertebrates	118
M. V. Sergievski and Y. N. Ivanov. Patterns of respiratory reactions evoked by carbon dioxide in dogs with modified receptor system	126
N. A. Itina. Physiological characteristics of the lymphatic heart muscle in the tadpole	134
G. J. Priima. The superior laryngeal nerve	141
R. J. Keilina and E. I. Komarov. Reflex mechanisms of blood sugar level variations accompanying local irradiation of the small bowel by radioactive strontium	148
L. L. Langley. Hormonal synergism in reactions to stress	153
T. E. Kostina. Role of sympathetic innervation in the humoral phase of pancreatic secretion	159
N. V. Moltchanova. Developmental variation of pulmonary gas exchange in foals	164

### *Techniques of physiological experimentation*

V. R. Shakhnovitch. Cinematographic investigation of pupillary reaction to convergence	170
S. N. Dobronravov. Apparatus for analysing electrocardiographic or other oscillographic records	173
M. I. Sologub. Simple time marker and voltage calibrator for electron-ray oscillograph	175

### *Obituary*

N. L. Lagutina, A. Kogan, N. Nikolaeva. Nikolai Apollinarievitsh Rozhanski (1884—1957)	177
--	-----



Подписано к печати 29/1 1958 г. М—09045. Бумага  $70 \times 108 \frac{1}{16}$ . Бум. л.  $27 \frac{7}{8}$ .  
Печ. л.  $5 \frac{3}{4}$  = усл. печ. л. 7.87. Уч.-изд. л. 7.86. Тираж 3250. Заказ 380.

---

1-я тип. Изд-ва АН СССР. Ленинград, В-34, 9 линия, дом 12

## К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи.

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

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

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

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