

П-1

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

---

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XLIV, № 12

ДЕКАБРЬ



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1958

ЛЕНИНГРАД

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

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

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

Члены редакционной коллегии:

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

Отв. секретарь: Ф. П. Ведяев (Ленинград)

## ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ ГИПОТАЛАМУСА НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ ФУНКЦИЮ ЖЕЛУДКА В ХРОНИЧЕСКОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ

А. Ф. Косенко

Кафедра физиологии человека и животных  
Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко

В настоящее время не подлежит сомнению, что гипоталамус играет важную роль в регуляции физиологических функций организма. В гипоталамусе находятся центры интеграции и корреляции деятельности вегетативной нервной системы.

Несмотря на то, что изучению различных функций гипоталамической области посвящено сравнительно большое количество исследований, до настоящего времени имеется относительно мало экспериментальных данных о роли гипоталамуса в регуляции деятельности желудочно-кишечного тракта.

Большая заслуга в изучении влияния центральной нервной системы, и, в частности, промежуточного мозга на функцию пищеварительного тракта принадлежит нашим отечественным физиологам В. М. Бехтереву и Н. А. Миславскому. Еще в 1889 г. в острых опытах на кошках ими было показано, что раздражение промежуточного мозга в различных его отделах вызывает изменения движений желудка и кишечника. При раздражении наружных отделов зрительного бугра авторы наблюдали расслабление тонких кишок и прекращение перистальтики. Раздражение средней части зрительного бугра вызывало сокращение тонких кишок и усиление их перистальтики. Это дало авторам возможность прийти к заключению, что в зрительных буграх находятся центры иннервации желудка и кишечника. Они являются также посредниками в передаче импульсов, идущих из центров, находящихся в коре головного мозга.

В дальнейшем изучением роли промежуточного мозга и, в частности, гипоталамической области в регуляции двигательной деятельности желудка занимался ряд исследователей. Хеслер (Hesler, 1950), Битти и Шиген (Beattie a. Sheehan, 1934), Хеслоп (Heslop, 1938), Бодехтель и Кауфман (Bodechtel u. Kaufmann, 1938) считают, что характер изменений двигательной функции желудка при электрическом раздражении гипоталамуса зависит от того, какая часть гипоталамуса подвергается раздражению. Раздражение передней части гипоталамуса вызывало усиление двигательной деятельности желудка, задней — торможение.

Другие исследователи, как Ван, Кларк, Дей и Рэнсон (Wang, Clark, Dey a. Ranson, 1940), а также Стрем и Увнес (Ström a. Uvnäs, 1950), наблюдали усиление двигательной деятельности желудка при раздражении как передней, так и задней части гипоталамуса.

Противоположные результаты получили Рэнсон, Кабат, Мэгоун (Ranson, Kabat a. Magoun, 1935) и Шиген (Sheehan, 1942). При раздражении любой части гипоталамуса они отмечали торможение моторики желудка и кишечника.

Масерман и Хертиг (Masserman a. Haertig, 1938) считают, что характер изменения двигательной деятельности пищеварительного тракта зависит не от места раздражения гипоталамуса, а от силы раздражающего тока. Слабые токи вызывают усиление двигательной деятельности желудка и тонкого кишечника, а сильные токи ее тормозят.

Большинство исследований проводилось в острых опытах с применением различных методов обезболивания и методик операций; регистрация деятельности желудочно-кишечного тракта также проводилась различными способами, что затрудняет сравнение полученных результатов. В связи с тем, что данные, полученные различными авторами, противоречивы, вопрос о влиянии гипоталамуса на желудочно-кишечный тракт остается еще не вполне ясным.

Задачей настоящего исследования являлось изучение влияния раздражения гипоталамуса на двигательную функцию желудка в ранее неиспользованных методических условиях — в условиях хронических опытов.

## МЕТОДИКА

Собакам накладывались хронические фистулы фундальной части желудка, по Басову. Через 6—8 дней после операции начинали исследование двигательной деятельности желудка. Движения желудка регистрировались на удлиненной ленте барабана кимографа с помощью баллончика воздушно-водяной передачи и капсулы Марья. После установления фона желудочных сокращений вне периода пищеварения производилась операция наложения 4-полюсных электродов на гипоталамус. Методика наложения электродов была разработана нами совместно с П. Г. Богачем и подробно описана в предыдущих работах (Богач и Косенко, 1956; Косенко, 1956). Подход к основанию мозга обеспечивался через трепанационное отверстие ( $1.5 \times 2$  см) в височной кости. Подковообразная пластинка с электродами накладывалась на гипоталамус вокруг воронки гипофиза под контролем глаза. Одна пара электродов находилась на уровне переднего края воронки гипофиза, другая — на уровне ее заднего края. Проводники от электродов укреплялись на скуловой дуге, а затем под кожей выводились на шею. Положение электродов после операции проверялось рентгенографически. После операции в течение нескольких дней исследовалась моторная деятельность желудка без применения раздражения. В дальнейшем в начале каждого опыта в течение 2—3 часов исследовали моторную деятельность желудка, после чего начинали раздражать гипоталамус. Раздражение гипоталамуса производилось током от звукового генератора типа ГЗ-1, частотой от 20 до 200 гц, амплитудой 10—20.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Опыты проводились на 6 собаках, из которых одна была контрольной. Периодически повторявшееся через каждые 5 мин. в течение всего опыта раздражение различных частей гипоталамуса (длительностью 1 мин.) вызывало изменения в периодической двигательной деятельности желудка, выражавшиеся в увеличении продолжительности периодов работы и уменьшении продолжительности периодов покоя. У контрольной собаки, у которой электроды были расположены в области сосочковых тел и ножек мозга, периодическая двигательная деятельность желудка при раздражении не изменялась.

В процессе наблюдения за периодической двигательной деятельностью желудка при раздражении гипоталамуса подробно исследовалась двигательная функция желудка в периоды работы и покоя.

Исследования показали, что раздражение гипоталамуса на уровне переднего и боковых краев воронки гипофиза в периоде покоя вызывает повышение тонуса через 10—15 сек. после начала раздражения и возникновение внеочередных сокращений фундальной части желудка через 30—45 сек. Сокращения длились не более 3 мин. и достигали максимальной амплитуды после прекращения раздражения.

Было испробовано влияние раздражения гипоталамуса токами различной частоты (от 20 до 200 гц) и амплитуды (от 10 до 20). Наиболее значительные сокращения были получены при частотах от 30 до 80 гц, амплитудой 12—15. На рис. 1 можно видеть зависимость двигательных эффектов желудка от частоты раздражающего тока.

Применялись также раздражения различной длительности (от 15 сек. до 2 мин.). Наиболее выраженный и постоянный двигательный эффект наблюдался при раздражении, длительностью от 30 до 60 сек.

В периоде работы раздражение переднего и боковых участков гипоталамуса (по отношению к воронке гипофиза) вызывало торможение сокращений фундальной и пилорической частей желудка в момент раздражения (рис. 2). После прекращения раздражения двигательная деятельность желудка возобновлялась, причем в течение 2—5 мин. амплитуда сокращений была в 2—2.5 раза больше, чем до раздражения, частота сокращений увеличивалась вдвое, тонус желудка повышался.

Пилорические сокращения при раздражении переднего участка гипоталамуса тормозились, при этом тонус пилорической части желудка понижался. После прекращения раздражения сокращения возобновлялись (рис. 3).

Раздражение гипоталамуса на уровне заднего края воронки гипофиза в периоде покоя только у 2 из 5 собак вызывало сокращения фундальной части желудка, но и у них этот эффект не был постоянным.

В периоде работы раздражение этой же части гипоталамуса у 3 собак не оказывало влияния на сокращения желудка (рис. 4), а у 2 вызывало торможение сокращений. Однако тормозной эффект был выражен гораздо слабее, чем при раздражении передней и боковых частей гипоталамуса. Торможение выражалось в уменьшении амплитуды сокращений и незначительном снижении тонуса желудка во время раздражения. В пилорической части желудка наряду с уменьшением амплитуды сокращений желудка и снижением тонуса иногда наблюдалось выпадение одного-двух сокращений во время раздражения.

У контрольной собаки раздражение гипоталамуса на уровне заднего края воронки гипофиза в периоде покоя вызывало появление внеочередных сокращений фундальной части желудка; в периоде работы раздражение этой части гипоталамуса тормозило сокращения желудка. Раздражение гипоталамуса в области сосочковых тел и ножек мозга не оказывало влияния на моторную деятельность желудка.

Раздражение передней и боковых частей гипоталамуса у большинства собак вызывало сужение зрачков и глазных щелей, одышку, жевательные движения, слюноотделение, дефекацию, мочеиспускание.

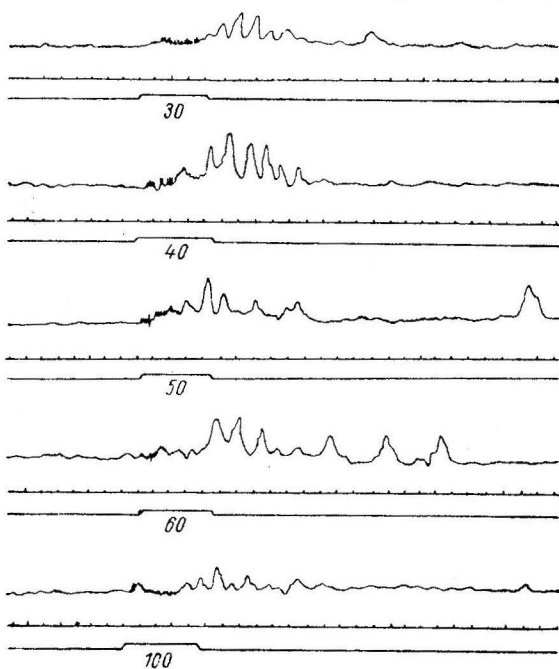


Рис. 1. Повышение тонуса и возникновение сокращений фундальной части желудка при раздражении передней части гипоталамуса в периоде покоя током различной частоты. Собака Султан. Опыт № 1. 30 VII 1955.

Сверху вниз: запись движений желудка, отметка времени (каждые 15 сек.), отметка раздражения. Цифры под отметкой раздражения указывают частоту (в гц). Амплитуда тока — 15.

Раздражение участка гипоталамуса, расположенного на уровне заднего края воронки гипофиза, вызывало расширение зрачков и глазных щелей, облизывание, животные обнюхивали окружающие предметы.

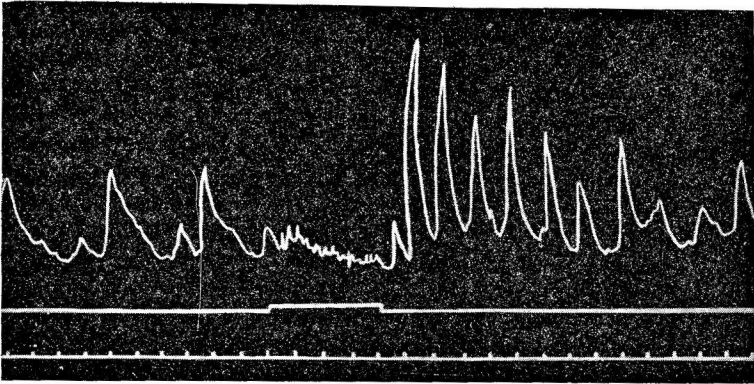


Рис. 2. Торможение периодических сокращений желудка в момент раздражения передней части гипоталамуса током, частотой 50 гц, амплитудой 15 в периоды работы.

Собака Джек. Опыт № 1. 11 XI 1955. Обозначения те же, что и на рис. 1.

При частом повторении раздражения гипоталамуса наряду с изменением моторной деятельности желудка у собак наблюдалась булимия.

У 2 собак при раздражении участка гипоталамуса, расположенного на уровне заднего края воронки гипофиза, наблюдались эпилептические припадки.

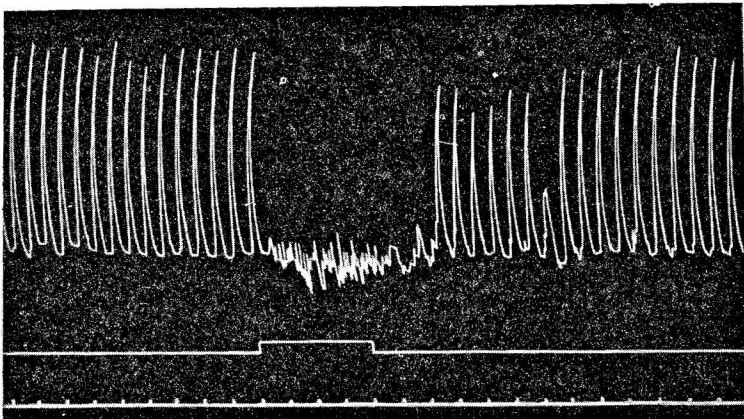


Рис. 3. Торможение пилорических сокращений желудка при раздражении передней части гипоталамуса током, частотой 50 гц, амплитудой 15.

Собака Волчок. Опыт № 8. 16 III 1956. Обозначения те же, что и на рис. 1.

В имеющейся литературе, посвященной вопросу влияния гипоталамуса на желудочно-кишечный тракт, прямых указаний о влиянии раздражения гипоталамуса на периодическую деятельность желудка мы не нашли. Имеются лишь сведения о влиянии разрушения гипоталамуса на периодическую деятельность желудка.

И. И. Бурачевский (1936) изучал деятельность пустого желудка до и после разрушения серого бугра основания мозга; при этом он не нашел существенных изменений в периодической деятельности желудка. Противоположные данные получил Г. Г. Руссишвили (1949). При разрушении гипоталамической области у собак он наблюдал нарушения работы желудка. Правильные периоды работы сменялись длительными сокращениями или же длительным покоем.

В наших исследованиях мы постоянно наблюдали увеличение периодов работы после раздражения различных отделов гипоталамической области.

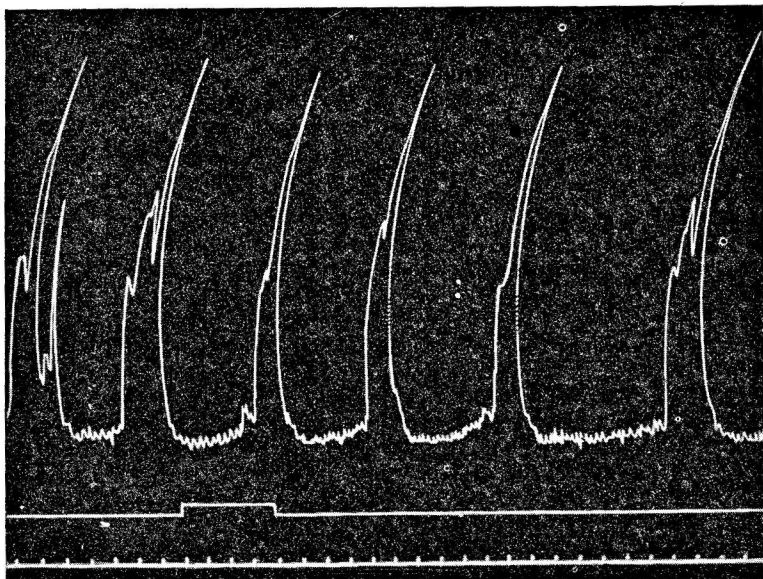


Рис. 4. Гастрограмма собаки Волчок. Раздражение гипоталамуса на уровне заднего края воронки гипофиза током, частотой 50 гц, амплитудой 15.

Опыт № 9. 18 III 1956. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Результаты наших опытов согласуются с литературными данными, показавшими, что характер изменений двигательной функции желудка при раздражении гипоталамуса зависит от того, какая часть гипоталамуса раздражается. Мы наблюдали, что раздражение передней и боковых частей гипоталамуса оказывает на двигательную деятельность желудка преимущественно парасимпатический эффект, выражающийся в появлении сокращений желудка в периоде покоя. Это подтверждается также появлением других парасимпатических эффектов: слюноотделения, сужения зрачков, дефекации, мочеиспускания.

Результаты исследований не дают нам права думать о наличии строгой локализации симпатических и парасимпатических центров в гипоталамусе. При раздражении гипоталамуса мы получали как бы результаты взаимодействия двух систем — парасимпатической и симпатической, выражающиеся в проявлении преимущественно симпатического или парасимпатического эффекта.

#### ВЫВОДЫ

1. Раздражение гипоталамуса электрическим током вызывает изменения двигательной деятельности желудка, характер которых зависит от функционального состояния желудка и от того, какая часть гипоталамуса

раздражается. При периодически повторяющемся раздражении гипоталамуса наступают незначительные изменения в периодической двигательной деятельности желудка в сторону увеличения продолжительности периодов работы и уменьшения продолжительности периодов покоя.

2. Раздражение участков гипоталамуса, расположенных на уровне переднего и боковых краев воронки гипофиза, в периоде покоя вызывает повышение тонуса и возникновение внеочередных сокращений фундальной части желудка (латентный период 30—45 сек.). В периоде работы раздражение этих же участков гипоталамуса вызывает торможение сокращений фундальной и пилорической частей желудка во время раздражения. Раздражение участка гипоталамуса, расположенного на уровне заднего края воронки гипофиза, в периоде покоя только у 2 из 5 собак вызывало сокращения фундальной части желудка. Раздражение этой же части гипоталамуса в периоде работы не оказывало влияния на сокращения желудка, за исключением 2 собак, у которых наблюдалось торможение сокращений желудка. Раздражение области сосочковых тел и ножек мозга не оказывает влияния на моторную деятельность желудка.

3. Максимальные двигательные эффекты получают при раздражении гипоталамуса током, частотой от 30 до 80 гц, амплитудой 15—20. В первых опытах сокращения желудка возникают при раздражении гипоталамуса слабыми токами; после 8—10 опытов силу тока приходится увеличивать.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерев В. и Н. Миславский, Тр. Общ. естествоиспытат. при Казанском университете, 20, 245, 1889.  
 Богач П. Г. и А. Ф. Косенко, Физиолог. журн. СССР, 42, № 11, 988, 1956.  
 Бурачевский И. И., Пробл. эндокринологии, 1, № 1, 32, 1936.  
 Косенко А. Ф., Физиолог. журн. АН УССР, 2, № 2, 45, 1956.  
 Руссишвили Г. Г., цит. по: Тетяева М. Б. Юб. научн. сессия, посвящ. столетию со дня рождения акад. И. П. Павлова. Тез. докл., 135, 1949.  
 Beattie J. a. D. Sheehan, Journ. Physiol., 81, 218, 1934.  
 Bodechtel G. u. O. Kaufmann, Fortschr. der Neurol., Psych. u. ihr. Grenzgebiete, 2, 112, 1938.  
 Hessler, цит. по: Alvarez. W. C. Introduction to gastroenterology. 270, New York, 1950.  
 Hessler T. S., Quart. Journ. Exp. Physiology, 29, 335, 1938.  
 Masserman J. H. a. E. W. Haertig, Journ. Neurophysiology, 1, 350, 1938.  
 Ranson S. W., H. Kabata. H. W. Magoun, Arch. Neurol. a. Psychiatr., 3, № 3, 467, 1935.  
 Sheehan D., Am. Journ. Digest., Diseases, 9, 11, 361, 1942.  
 Ström G. a. B. Uvnäs, Acta physiol. Scand., 21, 1, 90, 1950.  
 Wang S. C., G. Clark, F. Z. Dey a. S. W. Ranson, Am. Journ. Physiol., 130, № 1, 81, 1940.

Поступило 14 I 1957.

## INFLUENCE OF HYPOTHALAMUS STIMULATION UPON GASTRIC MOTILITY UNDER CONDITIONS OF CHRONIC EXPERIMENTATION

By A. F. Kosenko

Alterations of gastric motility in response to electrical stimulation of the hypothalamus were studied in dogs. The response was found to depend upon the functional state of the stomach, as well as upon the part of the hypothalamus to which the stimulus was applied. Stimulation of anterior or of lateral parts of the hypothalamus evoked the appearance of ectopic gastric contractions in the fundal portion at periods of «rest», whereas it inhibited contractions of fundal and pyloric portions of the stomach during periods of activity. Stimulation applied to the posterior part of the hypothalamus was not found to affect gastric motility. Periodic motor activity of the stomach was but slightly altered by hypothalamic stimulation, the active phase tending to last longer, while the phase of «rest» was shortened.



## РЕФЛЕКТОРНЫЕ ВЛИЯНИЯ С РЕЦЕПТОРОВ ПЛЕВРЫ НА АРТЕРИАЛЬНОЕ, ВЕНОЗНОЕ ДАВЛЕНИЕ, ДЫХАНИЕ И ЛИМФОТОК

*Л. П. Мусатова*

Лаборатория лимфообращения Института физиологии АН Казахской ССР, Алма-Ата

Наложение искусственного пневмоторакса при туберкулезе легких, а также оперативные вмешательства на органах грудной полости указывают на необходимость всестороннего изучения рефлекторных влияний с органов грудной клетки на различные функциональные системы организма, так как нарушение целостности плевральных листков и неизбежное их раздражение во время операции не безразличны для организма.

По морфологическим данным плевро представляет тонкую, совершенно прозрачную оболочку, париентальные и висцеральные листки которой хорошо снабжены нервными окончаниями (Барон, 1955; Горская, 1952).

Изучением рефлекторных влияний с рецепторов плевры занимались Д. А. Кочерга (1955), Р. О. Файтельберг и С. О. Очан (1955) и другие исследователи. В опытах с раздражением хеморецепторов плевры Д. А. Кочерга (1955) обнаружил рефлекторную фазу в действии никотина и ацетилхолина на кровообращение и дыхание. Изменения артериального давления и дыхания он наблюдал также при электрическом и механическом раздражении плевры.

Р. О. Файтельберг и С. О. Очан исследовали рефлекторные влияния с рецепторов плевры на функцию почек. Наблюдения этих авторов свидетельствуют о наличии в плевре барорецепторов, раздражение которых повышенным давлением воздуха вызывает сдвиги в деятельности почек.

Перечисленные литературные данные говорят о том, что плевро обильно снабжена рецепторами, раздражение которых отражается на состоянии внутренних органов и систем организма.

Совершенно не освещен в литературе вопрос о рефлекторных влияниях с плевры на венозное давление и лимфоток, что и послужило темой настоящего исследования.

### МЕТОДИКА

Опыты ставились на собаках в условиях естественного и искусственного дыхания животных. Применялся морфинно-пентоталовый, а иногда морфинно-уретановый наркоз. В качестве антикоагулянта использовался раствор гепарина.

Для опытов с искусственным дыханием вскрывалась грудная полость путем резекции справа 2-го и 3-го ребер. Регистрировалось артериальное (в сонной артерии) и венозное (в яремной и бедренной вене) давление. Для регистрации лимфотока отпаровывался грудной лимфатический проток, в него вставлялась канюля, и каждая капля лимфы, поступающая из протока, отмечалась электромагнитным прерывателем.

Поставлено две серии экспериментов. В первой серии опытов изучались рефлекторные влияния с механорецепторов, во второй — с хеморецепторов плевры. В опытах с искусственным дыханием механические раздражения наносились с помощью стеклянной палочки непосредственно на внутреннюю поверхность париентальной плевры. В качестве химических раздражителей были использованы растворы ацетилхолина (1 : 1000) и гистамина (1 : 10 000).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

При раздражении механорецепторов париетальной плевры легким прикосновением стеклянной палочки к париетальному листку плевры

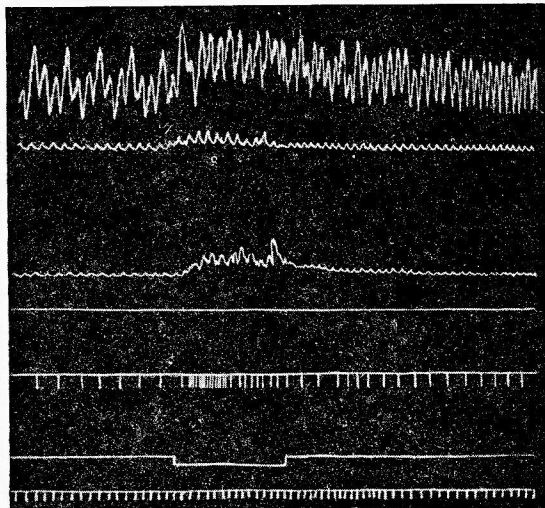


Рис. 1. Раздражение механорецепторов париетальной плевры.

*Сверху вниз:* дыхание, венозное давление, артериальное давление, лимфоток, отметка раздражения, отметка времени (5 сек.).

При введении в полость плевры 1—1.5 мл ацетилхолина (в разведении 1 : 1000) во всех наблюдениях с естественным и искусственным дыханием отмечалось повышение артериального, венозного давления и увеличение

мы отмечаем ясно выраженное повышение артериального и венозного давления и увеличение лимфотока (рис. 1). Изменения лимфотока, а также венозного и артериального давления, мы полагаем, являются рефлекторными, так как наблюдаемые изменения возникали весьма быстро (через 2 сек.). Раздражение плевры химическими веществами производилось как в условиях естественного, так и искусственного дыхания животных. Химические вещества в условиях естественного дыхания вводились с помощью пункционной иглы, вставленной в межплевральную щель и соединенной с водным манометром для контроля за изменениями внутриплеврального давления.

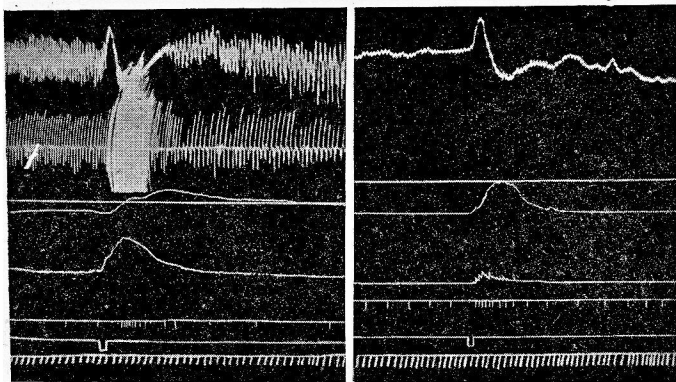


Рис. 2. Раздражение рецепторов плевры ацетилхолином в разведении 1 : 1000.

*Слева* — в условиях естественного дыхания животных, *справа* — при искусственном дыхании животных. Обозначения те же, что на рис. 1.

лимфотока (рис. 2). При введении 1.5 мл ацетилхолина наступило рефлекторное повышение артериального давления, но затем оно снижалось, что связано уже с поступлением ацетилхолина в кровь. Подобное двухфазное изменение артериального давления наблюдал и Д. А. Кочерга. Дыхание

в указанном опыте (рис. 2) после введения ацетилхолина стало чаще и глубже. Венозное давление резко повысилось в обеих венах, лимфоток по сравнению с исходной величиной значительно увеличился; по прекращении раздражения он уменьшился и оставался таким в течение продолжительного времени.

Согласно данным Р. С. Сабининой, В. С. Сверчковой и др., изменениям лимфотока и венозного давления может способствовать ряд факторов, как-то: прессорная реакция кровяного давления, увеличение или уменьшение присасывающих движений грудной клетки и др.

При рассмотрении рис. 2 может создаться впечатление, что сдвиги венозного давления и лимфотока являются следствием резкого изменения дыхания.

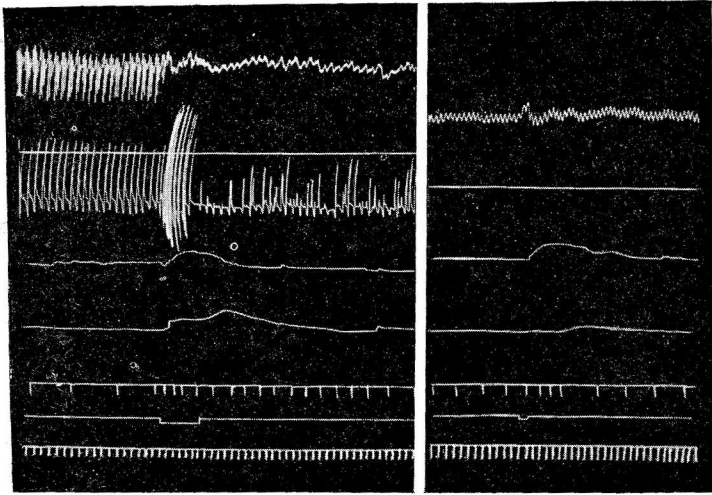


Рис. 3. Раздражение рецепторов плевры гистамином в разведении 1 : 10 000.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Для того чтобы выяснить, зависят ли полученные изменения от дыхания, мы провели несколько наблюдений в условиях пневмоторакса. Как можно видеть на рис. 2, после перевода животного на искусственное дыхание орошение внутренней поверхности париентальной плевры ацетилхолином вызвало со стороны артериального, венозного давления и лимфотока такие же изменения, какие были выявлены в условиях естественного дыхания животного. Следовательно, изменения, которые мы наблюдали при введении ацетилхолина, по своей природе являются рефлекторными.

С гистамином было проведено пять наблюдений. Во всех случаях отмечалось повышение артериального давления. Дыхание в двух наблюдениях стало чаще исходного, в двух — произошло его урежение с одновременным уменьшением амплитуды дыхательных движений, и в одном — оно не изменилось. Венозное давление в 3 наблюдениях повышалось, в 2 оставалось без изменений. В условиях же пневмоторакса наряду с увеличением лимфотока иногда наблюдалось и уменьшение его. Наиболее характерные изменения при раздражении плевральных листков гистамином в условиях естественного и искусственного дыхания представлены на рис. 3.

Результаты исследования позволяют говорить о том, что раздражение механо- и хеморецепторов плевры рефлекторно изменяет не только

уровень артериального давления и дыхания, но и уровень венозного давления и лимфоток.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барон М. А., в кн.: Губанов А. Г. Анатомические основы оперирования внутри грудной полости. 17, Киев, 1955.
- Губанов А. Г. Анатомические основы оперирования внутри грудной полости. Киев, 1955.
- Кочерга Д. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 39, № 2, 7, 1955.
- Линберг Б. Э. Вопросы грудной хирургии. М., 1946.
- Сабинина Р. С. Зависимость лимфотока от кровяного давления и дыхания и их взаимообусловленная регуляция. Дисс. Алма-Ата, 1953.
- Сверчкова В. С. Нервная регуляция венозного кровообращения и роль экстракардиальных факторов в его изменении. Алма-Ата, 1954.
- Торская И. В., Мед. журн., в. 3, 75, 1952.
- Файтельберг Р. О. и С. О. Очан, Бюлл. exper. биол. и мед., 3, № 12, 8, 1953.

Поступило 2 V 1957.

## REFLEX INFLUENCE FROM PLEURAL RECEPTORS UPON ARTERIAL BLOOD PRESSURE, RESPIRATION AND LYMPH FLOW

By *L. P. Musatova*

From the laboratory of lymph flow, Institute of Physiology,  
Kazakh SSR Academy of Sciences, Alma-Ata

Reflex variations of arterial and venous blood pressure, respiration and lymph flow, in response to stimulation of pleural mechanoreceptors and chemoreceptors were investigated in dogs under conditions of spontaneous or of artificial respiration. Stimulation of pleural mechanoreceptors was shown to evoke reflexes modifying venous blood pressure and lymph flow, as well as arterial blood pressure levels.

К ВОПРОСУ О КРОВООБРАЩЕНИИ В ВЕНОЗНЫХ СИНУСАХ  
МОЗГА

М. Г. Белехова

Кафедра нормальной физиологии 1-го Медицинского института, Ленинград

Прежде чем выйти из черепной полости венозная кровь проходит через фиброзные или костно-фиброзные каналы, так называемые синусы. Большинство отечественных и зарубежных авторов считает венозные синусы простыми коллекторами венозной крови. Однако сложное анатомическое и гистологическое строение синусов показывает, что такая точка зрения неправильна. Богатство иннервации их стенок навело исследователей на мысль, что синусы мозга служат не только для простого стока венозной крови, но и играют важную роль в регуляции мозгового кровообращения, являясь аппаратами, регулирующими поступление, распределение и направление венозных потоков (Копылов, 1947; Балясов, 1950). Физиологами кровообращение в венозных синусах мозга до настоящего времени изучалось чаще всего в связи с вопросами кровообращения и ликворообращения мозга. Поэтому как в старой, так и в новой литературе имеются лишь отдельные данные по этому вопросу, например о величине давления, о характере кровотока в синусах и т. д.

Одним из кардинальных вопросов в проблеме мозгового кровообращения является вопрос о пульсации мозга в естественных условиях, т. е. в условиях не вскрытой полости черепа. В настоящее время этот вопрос нужно считать решенным.

Новыми, более тонкими методами доказано наличие пульсации мозга (Кедров и Науменко, 1954; Науменко, 1956). Если о пульсации мозговых артерий писали многие авторы, то о пульсации вен и синусов мозга имеются указания только в нескольких работах (Donders, 1851; Блуменау, 1889; Florey, 1925). Моссо (Mosso, 1881), Циглер (Ziegler, 1896) и Гоуэлл (Howell, 1898) не только наблюдали, но и регистрировали пульсацию в верхнем продольном синусе и стоке синусов у собак. Но методика этих авторов была несовершенной: их система с U-образным ртутным манометром фактически нарушала естественные условия герметичности черепа. Косвенным доказательством пульсации кровотока в мозгу является пульсирующий характер оттока из отводящих вен мозга — *v. jugularis ext. u int.* у собаки, показанный рядом авторов (Berthold, 1869; Cramer, 1873; Mosso, 1881; Gärtner u. Wagner, 1887; Кедров, Науменко, Дегтярева, 1954).

Но действительно ли существует эта пульсация во внутричерепных сосудах закрытого черепа? В настоящее время артериальная пульсовая волна прослежена на всех участках сосудистого русла мозга. Пульсация же мозговых венозных синусов хотя и является логически очевидной, до сих пор в условиях сохранения герметичности черепа оставалась экспериментально не доказанной. Цель данной работы — получить экспериментальное доказательство пульсации кровотока в мозговых венозных синусах в указанных условиях.

## МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты ставились на собаках весом 10—30 кг под морфинно-уретановым наркозом (1 мл 1%-го раствора морфина и 0.8 г уретана на 1 кг веса). Для предотвращения свертывания крови вводился гепарин в дозе 10 мг на 1 кг веса. По ходу стреловидного шва производился кожный разрез; в месте соединения лобных и парietальных костей, или отступя от него на 0.5 см к затылку, обычным металлическим восьмимиллиметровым сверлом делалось отверстие над верхним продольным синусом. Верхняя стенка синуса вскрывалась и в просвет его вставлялась игла с загнутым под прямым углом концом. Игла фиксировалась в синусе с помощью плексигласового столбика диаметром 8 мм, который ввинчивался в отверстие черепа, как это показано на рис. 1.

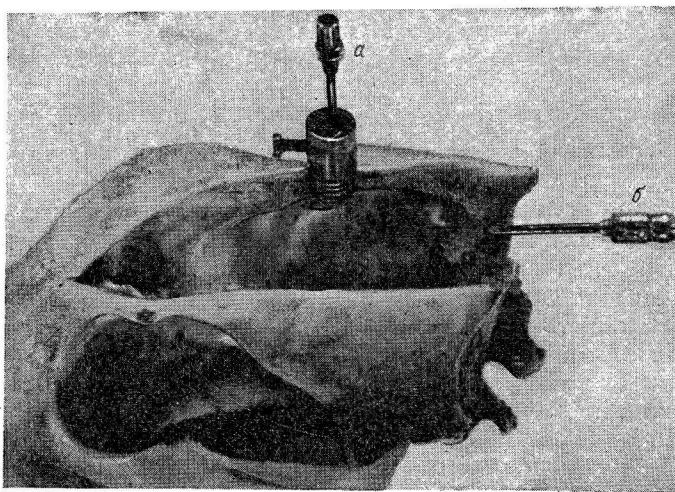


Рис. 1. Сагитальный распил черепа собаки.  
а — игла в *sin. sagittalis super.*; б — игла в *confluens sin.*

В тех случаях, когда вставить иглу в синус не удавалось, над отверстием в верхней стенке синуса ввинчивалась металлическая канюля. Затем под затылочным бугром металлическим сверлом диаметром 2 мм делалось отверстие в стоке, который у собаки расположен внутричешуйно, вне полости черепа. В отверстие плотно вставлялась игла несколько большего диаметра. В случае правильного попадания в синус и сток физиологический раствор свободно уходит в них и шприцем насасывается любое количество крови. Для регистрации пульсации мозга пятимиллиметровым металлическим сверлом делалось отверстие в парietальной кости, и в него ввинчивалась плексигласовая канюля такого же диаметра. Необходимым условием в опыте являлось сохранение герметичности черепа; с этой целью все имеющиеся щели замазывались пластилином и заливались коллодием.

Пульсация оттока в отводящих венах мозга производилась через  $\perp$ -образную канюлю, вставленную в *v. jugularis ext.*, при пережатом сердечном ее конце или через обычную стеклянную канюлю, вставленную в ее периферический конец. Все «немозговые» ветви *v. jugularis ext.* при этом перевязывались, как это указано в работе А. А. Кедрова, А. И. Науменко и З. Я. Дегтяревой (1954).

Для регистрации пульсации во всех вышеуказанных случаях нами использовались пьезодатчики специального устройства, описанные в работе А. И. Науменко (1956). Обладая очень высокой частотной характеристикой, значительно превышающей частоту изучаемого явления, и очень малой инертностью, пьезодатчики являются наиболее совершенными приборами, используемыми с этой целью. Они точно воспроизводят те быстрые изменения режима давления в сосудистом русле, которые сопровождают каждый сердечный цикл, причем для таких моментальных изменений давления существует постоянная пропорциональность между величиной этих изменений и полученной величиной графического изображения. Именно эти достоинства пьезодатчиков заставили нас остановить на них свой выбор. Они заполнялись физиологическим раствором и одевались на плексигласовую канюлю и иглу с полным сохранением герметичности. Запись производилась на двухлучевом катодном осциллографе. В опыте всегда регистрировалась ЭКГ животного в III отведении.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В опытах на 27 собаках произведено 58 наблюдений. В большинстве случаев получены одинаковые результаты. Произведены записи пульсации венозного кровотока в *sinus sagittalis super.*, *confluens sinuum*, *sinus lateralis*, *v. jugularis ext.*, а также пульсации мозга. Они представляют собою кривые периодических изменений давления, связанных с каждым сердечным циклом, т. е. пульсовые колебания давления (рис. 2). Так как стенки синусов относительно (*sin. sagittalis super.*) или абсолютно (*confluens sinuum*, исследуемая часть *sin. lateralis*) неподатливы, то в данном случае речь идет не об объемных пульсовых колебаниях, а именно о пульсовых колебаниях режима давления («Druckpuls» немецких авторов). Подтвер-

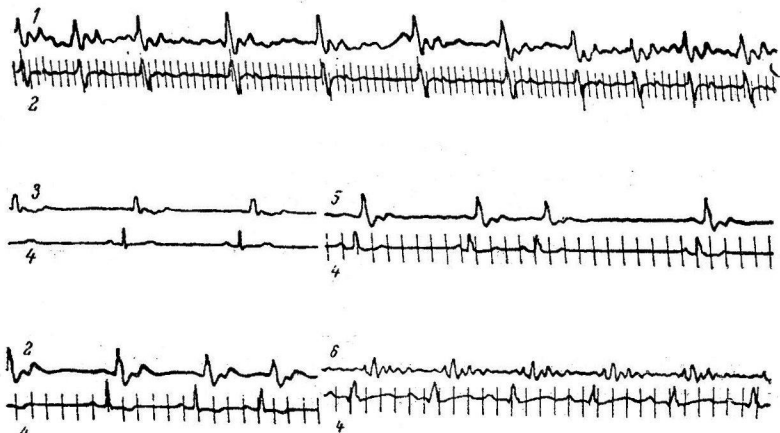


Рис. 2. Запись пульсации венозного кровотока.

1 — в *sin. lateralis sinuum*; 2 — в *sin. sagittalis super.*; 3 — в *confluens sin.*; 4 — ЭКГ; 5 — пульсации мозга; 6 — в *v. jugularis ext.*  
Отметка времени на кривой 2 — 0.05 сек. и на кривой 4 — 0.1 сек.  
Оп. № 20.

ждением того, что в каждом опыте регистрировалась пульсация кровотока в синусах, являлась правильность попадания вставляемой иглы, которая определялась в конце опыта после смерти животного. Кроме того, само анатомическое строение стока у собаки, его экстракраниальное расположение в толще кости представляет естественный контроль в наших опытах и подтверждает наличие пульсации кровотока в нем, так как исключает прямое влияние пульсации мозга. При подробном рассмотрении кривых пульсации кровотока в венозных синусах мозга можно видеть, что величина пульсовых волн периодически меняется от максимальной до минимальной синхронно с дыханием животного. Примером может служить кривая опыта № 20, в котором величина пульсовой волны во время выхода больше таковой на 60% (рис. 3). Таким образом, как и старые авторы, мы констатируем наличие пульсовых и дыхательных колебаний давления в венозных синусах мозга, но в условиях сохранения герметичности черепа.

Полученные нами кривые по методу регистрации и по своему характеру являются дифференциальными, т. е. кривыми, отражающими скорость, с которой происходят изменения давления в венозных синусах с каждым сердечным циклом. Поэтому получить представление о форме пульса, сравнить его с классическими артериальными пульсограммами, кривыми пульсации мозга, вен, мозговых венозных синусов можно лишь после математической обработки полученных кривых. Сравнивая дифференциальные кривые пульса *sin. sagittalis super.* и *confluens sinuum*, можно отметить

определенное сходство в форме пульсации. Если же избрать критерием оценки время протекания пульсовой волны от ее начала до наиболее низкой точки ее катакrotического спада ( $t$ ), то оказывается, что наибольшим сходством, а иногда почти абсолютным совпадением обладают мозговой пульс и пульс *sin. sagittalis super.* Их время равно 0.087 сек. (в среднем), время же протекания пульсовой волны в *confluens sinuum* несколько

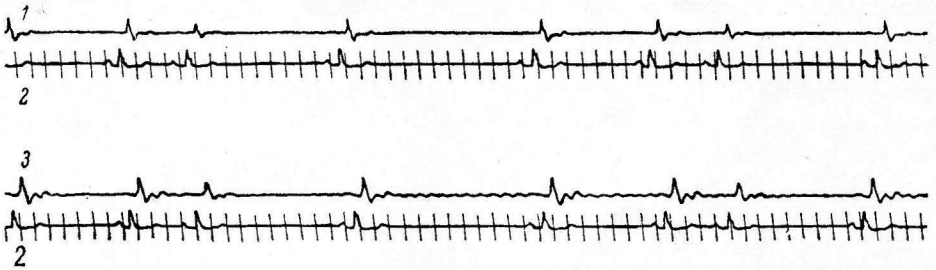


Рис. 3. Кривые пульсации.

1 — в *confluens sin.*; 2 — ЭКГ; 3 — в *sin. sagittalis super.* Отметка времени на кривой 2 — 0.1 сек.

короче — оно равно 0.057 сек. Такие данные получены в 16 опытах из 23, в 3 опытах пульсовые волны мозга, синуса и стока имеют одинаковое время.

Среди дифференциальных кривых синуса, стока и мозга, повторяющих по форме друг друга, можно выделить три наиболее характерных типа пульсовых волн. Они представлены на рис. 4. Тип I (a) характеризуется наименьшей отрицательной волной, II (a) — отрицательной волной сред-

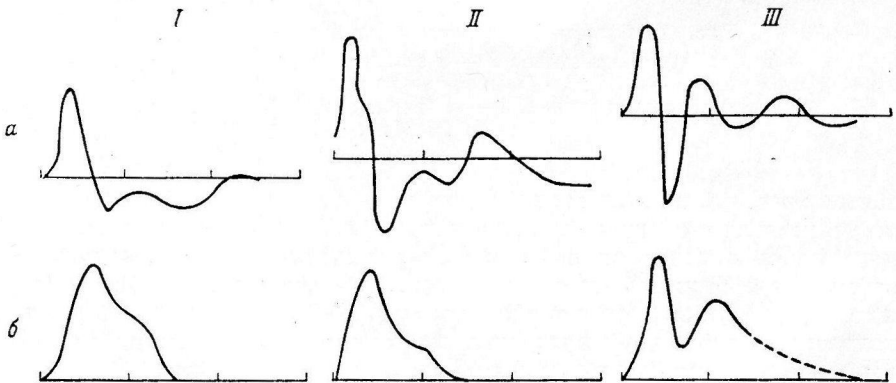


Рис. 4. Типы дифференциальных и интегральных кривых пульсации синусов мозга.

Отметка времени — 0.1 сек. Пунктирный отрезок кривой на III (b) — ее приближенное значение. Остальные объяснения в тексте.

ней величины и III (a) представляет типичную двухфазную волну, где отрицательный зубец имеет такую же величину, как и положительный.

Для получения истинных кривых изменения давления (интегральных кривых) выделенные типовые дифференциальные кривые были обработаны методом графического интегрирования. На том же рис. 4 соответственно каждому типу дифференциальной кривой помещены типовые интегральные кривые (b). Последние отражают истинное изменение давления и могут быть сравнимы с другими пульсограммами. При этом оказывается, что все три типа интегральных кривых отличаются лишь величиной дикротической волны, в I типе она наименьшая, в III наибольшая, причем все три типа



интегральных кривых представляют по форме пульсовые волны, почти аналогичные периферическому артериальному пульсу, зарегистрированному различными способами, дающими интегральные кривые.

Возможно, что при более тщательном и тонком анализе, не только типовых кривых, можно будет получить и некоторые особенности пульсовых кривых мозга, синусов, стока, которые в данном случае выявить не удалось. Интересно сравнение наших интегральных кривых пульсации мозга и мозговых синусов с пульсовыми кривыми мозга и синусов у других авторов (рис. 5). Все кривые получены в опытах на собаках. На приведенных пульсограммах кроме кривой ГОУЭЛЛа можно видеть сходство в форме пульсовых волн: каждая из них имеет основную волну *a* и диастолическую волну *d*, которая может значительно варьировать по величине (наша кривая, кривая Фредерика) и по количеству их (кривые Моссо, Фредерика).

Вопрос о форме пульсовой кривой очень важен еще и потому, что обычно по ней судят о механизме происхождения пульсовой волны. Моссо приписывал пульсу в *sin. sagittalis super.* артериальное происхождение, так как он воспроизводил по форме и временным отношениям пульс *a. carotis comm.* Циглер же считал, что хотя в происхождении синусного пульса основную роль играет артериальный пульс мозговых сосудов, однако и венозный пульс, возникающий под влиянием обратного воздействия сердца, определенным образом отражается на нем. Фредерик (Fredericq, 1887) на примере мозгового пульса разбирает элементы его, обусловленные артериальной пульсацией — пульсовую волну, воспроизводящую по форме пульс *a. carotis comm.* и отстающую от него на 0.01—0.02 сек., и маленькую волну, предшествующую основной артериальной волне, имеющую несомненно венозное происхождение.

На основании полученных в работе данных мы считаем возможным высказаться за артериальное происхождение пульса в венозных синусах мозга. В пользу этого говорит артериальный характер пульса в венозных синусах мозга, его сходство с мозговым пульсом, который, согласно большинству авторов, имеет артериальное происхождение. Кроме того, венозный пульс, регистрируемый на шейных венах, представляет собой объемный пульс, являясь результатом изменения их наполнения в различные фазы сердечного цикла. Трудно представить, чтобы ничтожный сдвиг давления, имеющийся при этом, передавался на мозговые вены и синусы, особенно если учесть наличие мощного клапана после выхода вен из полости черепа. Пульсовое же давление, развиваемое с каждым ударом сердца в синусе и стоке, по величине существенно не отличается от такового в мозговом пульсе. Наконец, венозный пульс шейных вен обычно уменьшается при поднятии ногного конца тела, а пульсовая волна в синусах мозга увеличивается. Это связано с тем, что объемный (венозный) пульс

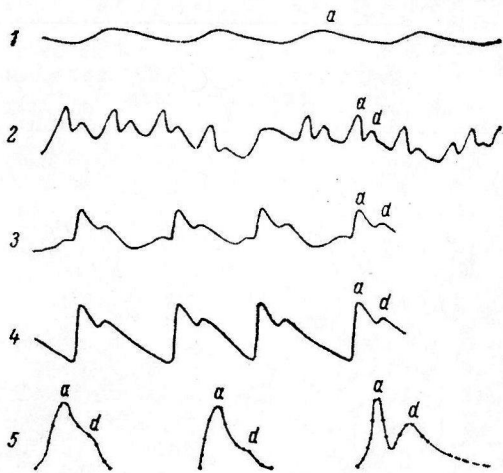


Рис. 5. Кривые пульсации по данным разных авторов.

1 — пульс в *confluens sinuum*, по Howell; 2 — в *sin. sagittalis super.*, по Mosso; 3 — мозговой и 4 — артериальный пульс, по Fredericq; 5 — интегральные кривые пульса в наших опытах. Остальные обозначения в тексте.

уменьшается при увеличении количества крови в сосудах, а пульсовые колебания давления увеличиваются.

Следующей задачей, поставленной в данной работе, является измерение времени распространения пульсовой волны от сердца до определенной точки верхнего продольного синуса, мозга и стока синусов. Измерения проводились от зубца *R* ЭКГ до начала и вершины пульсовой волны. Полученные данные представлены в таблице.

№ измерения	Время распространения пульсовой волны от сердца до <i>sin. sagittalis super.</i> (в сек.)		Время распространения пульсовой волны от сердца до <i>confluens sinuum</i> (в сек.)		Время распространения пульсовой волны от сердца до мозга (в сек.)	
	по началу пульсовой волны	по вершине пульсовой волны	по началу пульсовой волны	по вершине пульсовой волны	по началу пульсовой волны	по вершине пульсовой волны
1	0.107	0.151	—	—	—	—
2	0.129	0.158	—	0.158	—	—
3	—	—	—	0.105	—	—
4	0.045	0.092	0.045	0.096	—	—
5	0.064	0.092	0.051	0.092	—	—
6	0.048	0.087	0.06	0.087	—	—
7	—	0.117	—	—	—	—
8	0.066	0.097	Предшествует ЭКГ		—	—
9	0.083	0.108	0.095	0.112	—	—
10	0.079	0.109	0.074	0.114	—	—
11	0.081	0.095	0.062	0.1	—	—
12	—	—	0.07	0.12	—	—
13	0.059	0.082	0.068	0.092	—	—
14	0.082	0.12	0.082	0.118	—	—
15	0.068	0.107	0.06	0.107	—	—
16	0.061	0.074	0.062	0.078	0.061	0.074
17	0.032	0.092	0.068	0.088	—	—
18	0.045	0.07	0.054	0.07	0.038	0.038
19	0.074	0.108	0.063	0.104	0.074	0.108
20	0.049	0.07	0.052	0.075	—	—
21	0.056	0.073	—	—	0.056	0.073
22	0.052	0.107	0.058	0.091	0.052	0.107
23	0.068	0.102	0.068	0.091	0.068	0.102
24	0.06	0.098	0.069	0.094	—	—
25	0.054	0.107	0.052	0.108	0.054	0.107
26	0.039	0.076	0.055	0.079	—	—
27	0.059	0.084	0.059	0.087	—	—
Пределы	0.039—0.129	0.07—0.158	0.045—0.095	0.07—0.158	0.038—0.074	0.068—0.108
Среднее	0.061	0.094	0.063	0.095	0.057	0.091

Из 24 измерений для *sin. sagittalis super.* во всех определениях пульсовая волна отставала от зубца *R*, отсчитывая от начала пульсовой волны, на 0.039—0.129 сек. (в среднем на 0.061 сек.) и от вершины — на 0.07—0.158 сек. (в среднем на 0.094 сек.). Из 24 измерений для *confluens sinuum* в 23 пульсовая волна отставала от зубца *R*, считая от начала, на 0.045—0.095 сек. (в среднем на 0.063 сек.) и от вершины — на 0.07—0.158 сек. (в среднем на 0.095 сек.). Из 7 измерений пульсаций мозга во всех начало пульсовой волны оставало от зубца *R* на 0.038—0.074 сек. (в среднем на 0.057 сек.), вершина — на 0.068—0.108 сек. (в среднем на 0.091 сек.).

Из представленных измерений видно, что хотя расстояния от сердца до пунктов сосудистой системы мозга, в которых регистрировалась пульсация, разные, время распространения пульсовой волны от сердца до них оказалось одинаковым. Таким образом, можно предположить что при на-

личии ликвора и практически несжимаемой массы мозга внутри черепа прирост давления, возникающий в артериях мозга с каждой систолой сердца, передается через посредство указанных сред во все стороны равномерно, выжимая кровь в синусы из тонкостенных легкоспадающихся вен. Поэтому прирост давления в разных точках синуса, происходящий с каждой систолой сердца, и регистрируемая нами пульсовая волна возникают одновременно. Вследствие этого мы не улавливаем временной разницы при расчете времени распространения пульсовой волны от сердца до данной точки синуса, с одной стороны, и до стока — с другой. Возможно, что скорость пульсовой волны при входе в череп настолько возрастает, что ее с помощью нашего метода регистрации определить невозможно. Для окончательного решения этого вопроса нужны дополнительные опыты.

#### ВЫВОДЫ

1. В острых опытах на собаках изучалось кровообращение в венозных синусах мозга: *sin. sagittalis super.*, *confluens sinuum*, *sin. lateralis*

2. Доказано в условиях сохранения герметичности черепа, что ток крови в мозговых венозных синусах является пульсирующим; подтверждена пульсация мозга и оттекающей крови в отводящих венах мозга. Пульсирующий характер притока и оттока крови от мозга, а также тока крови в венозных синусах мозга подтверждает мысль о непрерывности пульсовой волны, вступающей в череп.

3. Пульс в синусах мозга вследствие ограниченной (*sin. sagittalis super.*) и абсолютной неподатливости стенок (*confluens sinuum*, *sin. lateralis*) является прежде всего проявлением ритмичного изменения давления (*Druckpuls*).

4. Полученные в опытах кривые являются дифференциальными; для анализа формы пульсовой волны методом графического интегрирования они переведены в истинные кривые изменения давления. Выделены три типа пульса мозга и венозных синусов мозга. По форме пульсовая волна мозга и венозных синусов напоминает периферический артериальный пульс.

5. Полученные данные позволяют считать, что пульсовая волна в венозных синусах мозга имеет артериальное происхождение.

6. Время распространения пульсовой волны от сердца до данной точки *sin. sagittalis super.* и до *confluens sinuum* одинаково.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Б а л я с о в К. Д. Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы человека. Изд. АМН СССР, стр. 1950.
- Б л у м е н а у Л. В. К учению о давлении на мозг. Дисс., СПб., 1889.
- К е д р о в А. А. и А. И. Н а у м е н к о. Вопросы физиологии внутричерепного кровообращения с клиническим их освещением. Медгиз, Л., 1954.
- К е д р о в А. А., А. И. Н а у м е н к о и З. Я. Д е г т я р е в а, Булл. exper. биол. и мед., 33, 9, 10, 1954.
- К о п ы л о в М. Д., ДАН СССР, 58, в. 6, 1931, 1947.
- Н а у м е н к о А. И., Физиолог. журн. СССР, 42, № 8, 660, 1956.
- B e r t h o l d H., Centralbl. für die med. Wissensch., 43, 673, 1869.
- С т р а м е r P. Experimentelle Untersuchungen über den Blutdruck im Gehirn. Diss. Dorpat, 1873.
- D o n d e r s F. Die Bewegungen des Gehirns und die Veränderungen der Gefäßfüllung der Pia mater, auch bei geschlossenem unausdehnbarem Schädel unmittelbar beobachtet Schmidt's Jahrbücher d. in u. ausl. ges. Med., 69, 1, 1851.
- G ä r t n e r u. I. W a g n e r, Wiener. med. Wochenschr., 602, 1887.
- F l o r e y H. Microscopical observations on the circulation of the blood in the cerebral cortex. Brain, 48, 1, 43, 1925.
- F r e d e r i c q L., Arch. de Biol., 6, 65, 1887.
- H o w e l l W. H., Amer. Journ. Phys., 1, 57, 1898.

M o s s o A. Über den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn. Leipzig, 1881.  
Z e i g l e r P., Arch. für klin. Chir., 53, 75, 1896.

Поступило 6 X 1957.

## ON THE CIRCULATION IN VENOUS SINUSES OF THE BRAIN

By *M. G. Belehova*

From the department of physiology, First Leningrad Medical Institute, Leningrad

The flow of blood through venous sinuses of the brain, studied in the dog by means of a piesographic technique leaving the cranium hermetically intact, was shown to be of a pulsating character.

Time-intervals for propagation of the pulse wave from heart to various points of the sinuses have been computed. Evidence has been obtained to prove the passive nature and arterial origin of cerebral sinus pulsation.

---

## О ВЗАИМНОМ ВЛИЯНИИ РАБОТЫ ОДНОЙ РУКИ НА РАБОТУ ДРУГОЙ

А. С. Мелия

Кафедра физиологии Государственного института физической культуры, Тбилиси

Взаимное влияние верхних конечностей в процессе работы изучалось многими исследователями.

Еще Скрипчер (Scripture и др., 1898) отмечали, что в результате систематической работы на динамометре работоспособность другой руки возрастала. В дальнейшем факт «переноса» приобретенных в результате тренировки одной руки качеств на другую руку был воспроизведен и другими авторами (Davis, 1898; Wisler a. Richardson, 1900; Davis, 1942; Hillerbrandt, Parrish a. Houtz, 1947; Slater-Hammel, 1950; Зимкин, 1956, и др.).

В совершенно новом направлении вопрос о взаимном влиянии верхних конечностей был исследован, независимо от более ранних работ, И. М. Сеченовым (1903). Он установил, что под влиянием работы одной руки, производимой во время отдыха утомленной другой руки, значительно возрастает работоспособность последней. Изучению обнаруженного И. М. Сеченовым факта были посвящены многие работы советских физиологов, в которых сеченовский феномен был полностью подтвержден (Маршак, 1932; Попов, 1938; Крестовников, 1951; Нарикашвили и Чахнашвили, 1947; Нарикашвили, 1953; Kozłowski, 1952, и многие другие).

Взаимное влияние рук изучалось И. М. Сеченовым также в условиях раздражения левой руки слабым электрическим током «до получения в руке ощущения дрожания». В этом случае оказалось, что работоспособность правой руки увеличивалась не только при раздражении левой руки во время отдыха утомленной правой, но и в том случае, если раздражение производилось во время работы правой руки.

Более сильное электрическое раздражение левой руки (вызывающее сокращение ее мышц) применял в своих исследованиях Рей (Rey, 1932), который показал, что работоспособность правой руки резко возрастает в момент прекращения раздражения левой руки.

Факт увеличения работоспособности правой руки после прекращения совместной работы с левой обнаружен также в работах ряда авторов (Patrizi, 1894; Claparède, 1917; Rimaté, 1924; Allers u. Bieger, 1934; Попов, 1938; Либерман, 1955).

Д. И. Шатенштейн и Е. Н. Иорданская (1955) показали, что кратковременное включение в работу пальца левой руки ведет к повышению кривой работы того же пальца на правой руке. Одновременно они отмечают, что нередки случаи, когда добавление работы пальца левой руки ведет к уменьшению амплитуды сокращения пальца правой руки. В последнем случае прекращение работы пальца левой руки вело к подъему кривой работы пальца правой руки.

По А. А. Тарасевичу (1955), от добавления работы пальца левой руки (во время работы пальца правой) у разных испытуемых получается различный эффект; у одних имеет место увеличение работы пальца правой руки, у других — уменьшение, у третьих работа пальца правой руки остается без изменений. Столь же противоречивы результаты опытов, направленных на определение влияния работы левой руки на последующую работу правой. По данным В. В. Розенבלата (1951), после работы левой руки работоспособность правой возрастает. В то же время опыты Аллерса и Бирера (Allers u. Bieger, 1934) показали, что работа левой руки, произведенная до начала работы правой, вызывает угнетение работоспособности последней.

Таким образом, наряду с установленными случаями взаимного усиливающего влияния работы верхних конечностей, как видно, есть условия, при которых они друг друга угнетают.

В связи с тем, что во всех видах мышечной деятельности человека взаимодействие рук имеет большое значение, представляет известный практический интерес точно определить условия, при которых верхние конечности влияют друг на друга

усиливающим или угнетающим образом. Наряду с отмеченной практической актуальностью вопрос должен иметь и известное теоретическое значение для понимания физиологического механизма активного отдыха, а также парной работы полушарий головного мозга.

Исходя из вышеуказанного, мы решили подробно изучить все возможные комбинации взаимодействия верхних конечностей в условиях динамической работы с целью установления тех условий, при которых обнаруживается их взаимное усиливающее или угнетающее влияние.

### МЕТОДИКА

Работа (сгибание рук в локтевом суставе) производилась на двух параллельно расположенных плечевых эргографах. Все опыты были повторены на пальцевых эргографах, а также на эргографе, построенном по типу эргографа И. М. Сеченова, воспроизводящего пилящие движения. Движения производились под ритм метронома (30—45—60 раз в 1 мин.). Нагрузка на правую руку оставалась постоянной. Нагрузка же левой руки в разных опытах менялась. В одних случаях работа правого сгибателя до полного утомления производилась в условиях покоя левой руки (изолированно), в других случаях работа правой руки сочеталась с работой левой руки в различных комбинациях.

Опыты с различными вариантами сочитания работ обеих рук на каждом испытуемом велись как в разные дни, так и в один и тот же день с интервалами в 1 час и больше. Опыты производились на 20 студентах — спортсменах в возрасте от 19 до 25 лет.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

1. Совместная работа верхних конечностей  
В этой серии опытов работа на эргографах начиналась обеими руками вместе одновременным или поочередным их сгибанием. Величина работы правой руки (до утомления) при совместной работе с левой рукой во всех случаях оказывалась меньше (рис. 1, б и в), чем при ее изолированной работе (рис. 1, а).

Как видно из эргограмм рис. 1, во всех тех случаях, когда работа обеих рук начинается одновременно, правой рукой производится меньше работы (в среднем на 20%), чем при изолированной ее работе. То же самое наблюдается, когда опыт с изолированной работой правой руки и совместная работа рук проводится в разные дни.

Таким образом, левая рука, с самого начала включенная в работу и продолжающая ее вместе с правой, не благоприятствует, а уменьшает работоспособность последней.

Это хорошо видно также из того, что прекращение работы левой руки в момент утомления правой ведет к резкому увеличению амплитуды сгибаний правой руки (рис. 2).

2. Добавление работы левой руки в разные периоды работы правой. В этой серии опытов работа левой руки (одинаковой продолжительности) добавлялась в разные периоды работы правой. Продолжительность работы добавляемой левой руки составляла одну четверть продолжительности работы правой руки, выполняемой изолированно.

Таким образом, работа левой руки добавлялась в течение 1, 2, 3-й или 4-й четвертей работы правой. Данная серия опытов должна была выяснить, во-первых, какое влияние окажет кратковременная работа левой руки, добавляемая к работе правой, и, во-вторых, в какой период работы правой руки влияние работы левой окажется более эффективным.

Опыты показали (рис. 3), что добавление работы левой руки в любой период работы правой вызывает уменьшение работоспособности правой руки. Угнетающее влияние оказалось тем более выраженным, чем позже с начала работы правой руки добавлялась работа левой. Так, из рис. 3, б

видно, что при добавлении работы левой руки в 1-ю четверть работы правой, угнетение незначительно. В течение всего времени работы левой руки правая сгибалась в неполной мере. Это видно из того, что после прекращения работы левой руки в другой руке на некоторое время незначительно усилились сгибания. Когда же работа левой руки той же продолжительности была добавлена в течение 2-й четверти работы правой руки (рис. 3, *в*), то здесь уже четко заметно угнетающее и последующее (вслед за прекращением работы левой) облегчающее влияния. Такое влияние добавления работы левой руки еще нагляднее проявляется при добавлении ее в последующие периоды работы правой руки (рис. 3, *г*, *д*).

Таким образом, добавление работы левой руки (в разные периоды в разной степени) вызывает угнетение работы правой руки с последующим ее облегчением.

Облегчение, так же как и угнетающее влияние, выражено тем больше, чем позже, ближе к моменту наступления утомления правой руки, происходит добавление работы левой.

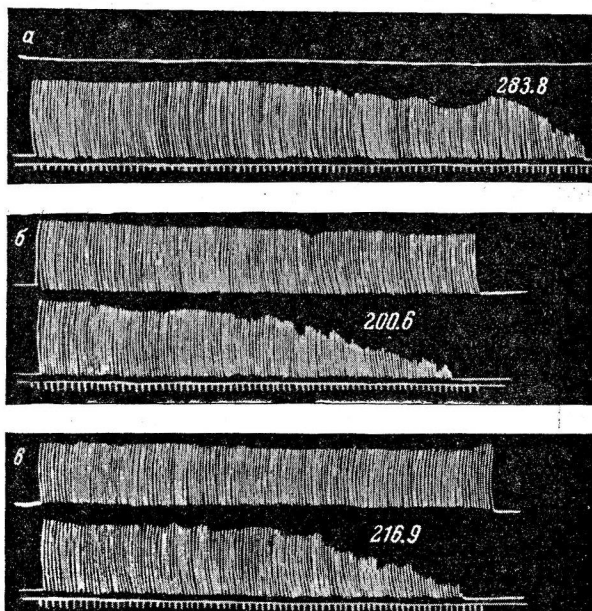


Рис. 1. Влияние совместной работы обеих рук на работоспособность правой. Работа на плечевом эргографе начинается одновременно.

*а* — изолированная работа правой руки; *б* — сгибания производятся одновременно; *в* — поочередно. Нагрузка на правую руку 2.2 кг, на левую 1.2 кг. *Сверху вниз*: работа левой руки, работа правой руки, отметка времени (2 сек.). *Цифры* на миограммах указывают величину работы, произведенную правой рукой до полного утомления (в кг/м). Испытуемый тренирован. Опыт проделан в течение одного дня с интервалами между работами в один час.

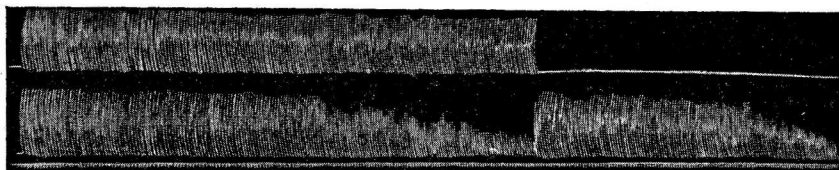


Рис. 2. Влияние прекращения сгибаний левой руки на работоспособность правой в условиях их совместной работы на плечевом эргографе.

Нагрузка на правую руку 2.2 кг, на левую 1.2 кг.

Испытуемый тренирован. Работа левой руки прекращается в момент утомления правой. Отчетливо видно усиление сгибаний правой руки после прекращения работы левой. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Если высчитать общую величину работы, выполненную правой рукой во всех четырех случаях, и сравнить с величиной изолированной работы

правой руки, то окажется, что в первых двух случаях (рис. 3, б и в), т. е. когда работа левой руки добавляется в течение первой половины работы правой руки, последняя до утомления в состоянии выполнить меньшую работу, чем при ее изолированных сгибаниях. Когда же левая рука присоединяется к правой в течение второй половины периода работы (рис. 3, г и д), то общая величина работы правой руки (по сравнению с ее изолированными сгибаниями) возрастает. Последнее положение, как это хорошо видно из рис. 3, обусловлено облегчающим действием прекращения работы левой руки, которое более значительно проявляется, именно, во второй половине работы правой.

Понятно, что такое угнетающее влияние добавления работы левой руки, а также последующее (после прекращения ее работы) облегчающее дейст-

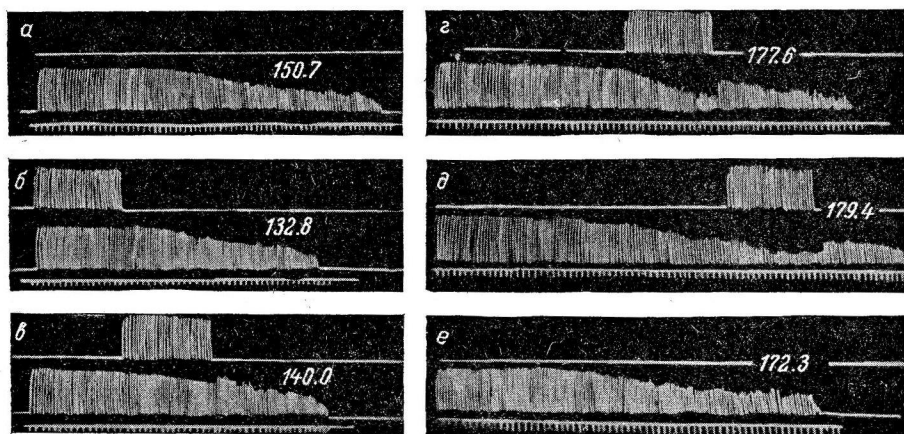


Рис. 3. Влияние добавления кратковременной работы левой руки на работоспособность правой (плечевой эргограф). Нагрузка на правую руку 2.2 кг, на левую руку 1.8 кг. Испытуемый тренирован. Опыт проделан в 1 день с интервалами между работами в 1 час.

а — изолированная работа правой руки; б—д — добавление работы левой руки в разные периоды непрерываемой работы правой; е — вновь записывается изолированная работа правой руки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

вие должны быть обусловлены теми периферическими, в основном проприоцептивными импульсами, которые возникают при работе левой руки. Можно предположить, что это влияние должно возрастать всегда, когда усиливается данная периферическая импульсация. С целью проверки нашего предположения в одних случаях мы испытывали влияние увеличения нагрузки на левую руку, в других — влияние работы левой руки разной продолжительности. Работа левой руки добавлялась в конце работы правой, когда, как показали наши предыдущие опыты, наилучшим образом выражено это влияние.

Оказалось, что как при увеличении нагрузки, так и при увеличении продолжительности работы левой руки и угнетающее, и последующее облегчающее влияние значительно возрастают, при этом тем больше, чем интенсивнее или длительнее была работа левой руки.

3. Работа правой руки после прекращения работы левой. Эта серия опытов должна была выяснить целесообразность применения работы левой руки до начала работы правой. Опыты показали, что предварительная кратковременная работа левой руки также уменьшает работоспособность правой руки (рис. 4, б). Это угнетаю-



щее влияние сохраняется и в том случае, если между концом работы левой руки и началом работы правой проходит время до 30—40 сек.

В тех же случаях, когда предварительная работа левой руки производится до полного утомления, чаще всего наблюдается также угнетение последующей работы правой руки. Были, однако, также и случаи, когда работоспособность правой руки, вступающей в работу после прекращения сгибаний левой, оказывалась не измененной или несколько увеличенной.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные опыты показывают, что добавление сгибаний левой руки к работе правой обычно ведет к уменьшению работоспособности последней. Угнетающее влияние, наиболее выраженное при добавлении работы левой руки в период утомления правой, всегда сменяется (после прекращения работы левой руки) заметным облегчающим влиянием.

Расхождение результатов наших опытов с данными некоторых авторов (Розенблат, 1951; Либерман, 1955; Мухамедова, 1954, и др.), а также различный характер влияния добавления работы левой руки, наблюдаемый иногда в исследованиях одних и тех же авторов (Allers и. Bieger, 1934; Шатенштейн и Иорданская, 1955; Тарасевич, 1955), по-видимому, могут быть объяснены методическими условиями.

Прежде всего, характер взаимного влияния верхних конечностей в значительной степени зависит от уровня тренированности испытуемого. На это указывалось в работах Нарикашвили (1953) и совместной с Чакнашвили (1947), показавших, что по мере увеличения тренированности испытуемого в работе на эргографе характер влияния сгибания левой руки на восстановление работоспособности утомленной правой (активный отдых) меняется.

С целью выяснения характера влияния работы левой руки на работоспособность правой в зависимости от тренированности испытуемого нами была проведена специальная серия опытов, в ходе которых результат добавления сгибаний левой руки изучался с первого же дня работы на эргографах (рис. 5).

Оказалось, что в первые дни добавление работы левой руки (в любых сочетаниях) обычно вызывает увеличение работоспособности одновременно с ней работающей правой руки. В этот период не только неожиданное добавление сгибаний левой руки, но и любые не испытанные еще периферические раздражения, обычно вызывают незначительное или заметное повышение (разно у различных испытуемых) кривой сгибаний правой руки. Важно также отметить, что в этот период кривая работы характеризуется изменчивостью (амплитуда сгибаний то больше, то меньше, особенно к концу работы, движения конечности не всегда точно совпадают с ритмом работы метронома и т. д.). Это указывает, что мы в данном случае не имеем еще хорошо упроченных временных связей, характерных для «автоматической» работы квалифицированного работника или спортсмена. Поэтому полученные в этих условиях данные не могут быть характерными для работы более или менее квалифицированного работника. В период обучения работе на эргографе работоспособность руки увеличивается от любых раздражений, в том числе и от добавления работы левой руки. Поэтому полученные в этих условиях данные не могут, конечно, рассматриваться как закономерность мышечной деятельности, имея в виду, что под работой мы всегда понимаем более или менее уже автоматизированные движения. В результате повторения работы на эргографе наблюдаемое в первый день (рис. 5, а) нарастание амплитуды сгибаний от

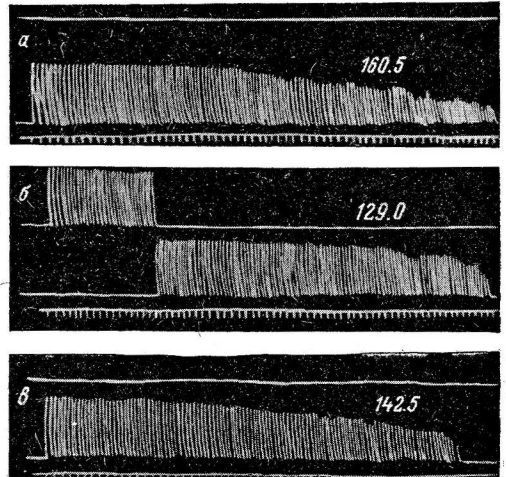


Рис. 4. Влияние предварительной работы левой руки на работоспособность правой (плечевой эргограф). Нагрузка на правую руку 2.2 кг, на левую руку 1.8 кг. Испытуемый тренирован. Опыт проделан в 1 день с интервалами в 1 час.

а — изолированная работа правой руки; б — кратковременная работа левой и сейчас же после ее прекращения — работа правой руки; в — вновь записывается изолированная работа правой руки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

добавления работы левой руки исчезает (рис. 5, б). Усиливающее влияние добавления работы левой руки изо дня в день постепенно ослабевает, а еще через некоторое время, к периоду развития тренированности (автоматизации), когда испытуемый работает равномерно под метроном, заменяется угнетающим влиянием (в период добавления) и последующим облегчающим влиянием (рис. 5, в).

Таким образом, закономерности взаимного влияния верхних конечностей проявляются различно в зависимости от периода развития двигательного навыка. В первые дни работы на эргографе добавление работы левой руки (и любые периферические раздражения) или не влияют заметным образом, или усиливают сгибание правой руки. Когда же движения автоматизируются, то обнаруживается угнетающее влияние добавления работы левой руки с последующим облегчением (после прекращения ее работы).

Несколько слов о возможном механизме взаимного влияния верхних конечностей. Надо полагать, что усиление работоспособности правой руки, наблюдаемое при добавлении сгибаний левой рукой, в первые дни работы на эргографе обусловлено иррадиацией возбуждения из центров левой руки. При тренировке, вероятно вследствие концентрации возбудительного процесса в центрах левой руки, иррадиация сменяется индукционными отношениями между работающими центрами.

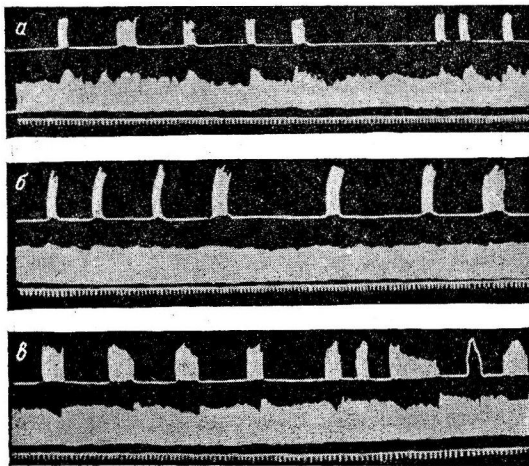


Рис. 5. Влияние тренировки испытуемого на характер взаимодействия рук (пальцевой эргограф). Сгибания средних пальцев 60 раз в 1 мин. Нагрузка по 1 кг.

Сверху вниз: работа левого пальца, правого, отметка времени (2 сек.). а — запись в первый день работы на эргографе, хорошо видно усиливающее влияние добавления работы пальца левой руки. Хорошо видны и неравномерности кривой со «спонтанными» нарастаниями амплитуды сгибаний; б — работа пальцев на 6-й день тренировки; от добавления кратковременной работы пальца левой руки высота сгибаний пальца правой руки не меняется; в — 14-й день тренировки. Хорошо видно угнетающее влияние кратковременного добавления работы пальца левой руки. Прекращение работы пальца левой руки ведет к четко выраженному облегчению.

вой. В этих условиях после прекращения работы левой руки (тем сильнее, чем больше утомление правой) наблюдается увеличение амплитуды сгибаний правой руки.

3. Если работа начинается левой рукой, а после ее прекращения продолжается правой, то, независимо от продолжительности предшествующей работы левой руки, работоспособность правой обычно оказывается пониженной.

4. Угнетающее (при добавлении) и облегчающее (после прекращения) влияние работы левой руки проявляется после некоторой тренировки. В первые дни работы на эргографе добавление сгибаний левой руки или не изменяет, или ведет к незначительному увеличению амплитуды сгибаний правой руки.

## ВЫВОДЫ

1. При одновременной работе рук (их одновременное или поочередное сгибание) до утомления правой последняя выполняет меньше работы (в кг/м), чем при работе только одной этой рукой. После прекращения работы левой рукой у правой заметно возрастает амплитуда движений и она может работать значительно дольше, чем при продолжении работы обеими руками.

2. Такое же угнетающее влияние наблюдается и в случае добавления кратковременной работы левой руки в различные периоды работы пра-

## ЛИТЕРАТУРА

- Зимкин Н. В. Физиологическая характеристика силы, быстроты и выносливости, 153, Физкультура и спорт, 1956.
- Крестовников А. Н. Очерки по физиологии физических упражнений, 212, Физкультура и спорт, 1951.
- Либерман В. Б., Тез докл. Всесоюзн. конфер. по вопросам физиологии спорта, 77, 1955.
- Маршак М. Е., Физкультура и социалистическое строительство, № 10—11, 52, 1932.
- Мухамедова Е. А., Тез докл. Всесоюзн. конфер. по вопросам физиологии спорта, 25, 1954.
- Нарикашвили С. П., Теория и практика физической культуры, 16/7, в. 7, 421, 1953.
- Нарикашвили С. П. и Ш. А. Чахнашвили, Теория и практика физической культуры, 10, в. 7, 320, 1947.
- Попов Г. В., Уч. зап. ЛГУ, 23, в. 6, 105, 1938.
- Розенблат В. В., Бюлл. exper. биол. и мед., 32, в. 11, 339, 1951.
- Сеченов И. М. (1903). И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский, Физиология нервной системы, 3, 155, Медгиз, 1952.
- Тарасевич А. А., Тез. республ. конф. физиолог., биохим. и фармакол. БССР, 67, 1955.
- Чахнашвили Ш. А., Теория и практика физической культуры, 16, в. 11, 809, 1953.
- Шатенштейн Д. И. и Е. Н. Иорданская, Физиолог. журн. СССР, 16, в. 1, 35, 1955.
- Allers R. u. Y. Bierer, Arbeitsphysiologie, 8, 490, 1934.
- Claparède K., Arch. Sc. Phys. et natur., 44, 71, 1917.
- Davis W. W., Stud. Yale psychol. labor., 6, 6, 1898.
- Davis R. S., Journ. exp. Psychol., 31, 347, 1942.
- Hillerbrandt F. A., A. M. Parrish a. S. J. Houtz., Arch. phys. Med., 27, 76, 1947.
- Kozłowski S., Acta physiol. Polonica, 3, 1, 85, 1952.
- Patrizi M., Arch. ital. Biol. (Pisa), 22, 189, 1894 (цит. по: Allers u. Bierer).
- Rey A., Arch. Psychol., 23, 344, 1932 (цит. по: Allers u. Bierer).
- Rimaté A., Arch. Psychol., 19, 128, 1924 (цит. по: Allers u. Bierer).
- Scripture E. W., T. L. Smith a. E. M. Brown, Stud. Yale psychol. labor., 2, 114, 1898.
- Slater-Hammel A. T., Research Quarterly, 21, 3, 203, 1950.
- Wisler C. a. W. W. Richardson, Psychol. Rev., 7, 29, 1900.

Поступило 26 III 1957.

ON THE EFFECT OF WORK PERFORMED BY ONE ARM UPON  
WORK OF THE OTHERBy *A. S. Melia*

From the department of physiology, Institute of Physical Culture, Tbilisi

The effect of work, performed by the left forearm, upon efficiency of the right was investigated in 20 young adult subjects, operating ergographs.

When both forearms were being exercised (simultaneous or alternate flexions) to the point of fatigue of the right arm, the latter was found to have performed an inferior amount of work (in kg) than when the same right arm was being exercised singly. If the work of the left forearm was arrested, the amplitude of movements performed by the right was increased and its working capacity was sustained longer, than when both were working together.

## О ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ САМОК СОБАК И НИЗШИХ ОБЕЗЬЯН ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СОСТОЯНИЯХ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

*Л. А. Фирсов*

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

Изменения высшей нервной деятельности (в. н. д.) собак под влиянием воздействий со стороны половой сферы известны давно.

Еще в 1910 г. К. Н. Кржишковский отметил затормаживание условнорефлекторной деятельности собаки во время течки. Впоследствии этот вопрос изучался Е. М. Крепом (1924), который установил, что в. н. д. изменяется не только во время видимых признаков течки, но и еще долгое время после исчезновения внешних ее проявлений. За период течки автором было обнаружено преобладание то возбуждающего, то тормозного процессов.

Д. С. Фурсиков (1921), И. С. Розенталь (1922), К. С. Абуладзе (1929) и И. Р. Пророков (1941) исследовали у собак условные рефлексы в период беременности, а также в послеродовой период. Авторы отмечали значительное затормаживание условных рефлексов, которое увеличивалось по мере приближения дня родов.

Некоторые различия между приведенными работами касались состояния внутреннего торможения. Например, по Д. С. Фурсикову, во время беременности дифференцирование ухудшается, тогда как И. С. Пророков наблюдал его сохранение. Последний отметил также не одинаковое влияние беременности на искусственные и натуральные условные рефлексы: первые затормаживались за 3—6 недель до родов, тогда как вторые — только за 1—2 недели.

В физиологической литературе мало освещен вопрос о состоянии корковой деятельности в послеродовом периоде. Из работ И. С. Розенталя (1922) и И. Р. Пророкова (1941) видно, что на протяжении нескольких недель после родов торможение условных рефлексов становится еще интенсивнее.

Приведенные факты были подтверждены исследованиями Е. И. Геккер (1931), В. М. Архангельского (1934) и Е. И. Артемьева (1940). Так, по Е. И. Геккер, имплантация яичника вызывает у собаки резкое преобладание возбуждающего процесса, чего не наблюдал на своих животных В. М. Архангельский. Е. И. Артемьев, исходя из работ М. К. Петровой (1936, 1937), сделал попытку проследить динамику изменений корковых функций в различные сроки после кастрации самки. Он нашел, что кастрация уменьшает силу нервных процессов и их подвижность. Однако через 5 и 14 месяцев все нарушения полностью компенсировались.

Наши наблюдения проведены в течение 1951—1954 гг. на двух собаках и двух цепкохвостых обезьянах (капуцинах).

Изучение высшей нервной деятельности у всех животных производилось по пищевой двигательной методике. В камере животные не привязывались. Поэтому в паузах или во время действия раздражителей они могли свободно передвигаться или усаживаться в любой части помещения.

По характеру условнорефлекторной деятельности обе собаки (Белка и Сирена) относятся к сильному уравновешенному типу нервной системы.

Обезьяны существенно различались. Ария — более спокойная как в эксперименте, так и во все остальное время. Пищу из рук берет свободно. Сильва — гораздо возбужднее, имеет склонность к агрессии, из рук корм берет редко. В клетке Сильва занимает положение вожака: к еде подходит и наедается первой, набрасывается на других обезьян, если они до нее подходят в протянутому лакомству.

В отличие от собак капуцины не имеют течки или каких-либо других признаков, которые могли бы указывать на подготовительные изменения в половых органах.

Однако точным сигналом близкого наступления периода спаривания могут служить особые голосовые реакции («половые» звуки), издаваемые самцом, а во время спаривания — также и самкой.

Длительные наблюдения показали, что подобные голосовые реакции никогда не проявляются вне периода спаривания. В связи с этим для возможного сравнения изменений в н. д. собак и низших обезьян начало появления «половых» звуков мы приравниваем к наступлению течки у собак.

У собак нами прослежены 3 течки (Белка: 7 V и 30 XII 1953; Сирена: 8 III 1954).<sup>1</sup> У этих животных наблюдались следующие изменения высшей нервной деятельности.

1—2-й день течки положительные и тормозные условные рефлексy были без изменений; изредка наблюдается укорочение латентного периода и проявления межсигнальных реакций, которые до этого, как правило, отсутствовали. 3—6-й день: необычное увеличение латентного времени условных реакций вплоть до полного их затормаживания. 7—8-й день: частичное растормаживание дифференцировки или условного тормоза; значительное сокращение латентного времени условных реакций, которые часто становятся «тоническими» (собака, нажав по условному сигналу лапой на педаль, продолжает ее удерживать также после съедания пищи); в паузах — двигательное возбуждение. 9—16-й день: частичное растормаживание дифференцировки сохраняется, но имеется явная тенденция к увеличению латентного времени условных рефлексов. 15—20-й день: постепенная нормализация условнорефлекторной деятельности. Необходимо отметить, что у Белки в одном случае резкое уменьшение латентного времени условных рефлексов наступило за 3 дня до появления внешних признаков течки.

У самок капуцинов «половые» голосовые реакции с последующим спариванием наблюдались 6 раз (Ария — 11 XII 1951, 15 I, 28 X, 14 XII 1952; Сильва — 1 II, 2 VII 1952).<sup>2</sup>

Несмотря на различия в поведении обезьян, характер изменения их высшей нервной деятельности в этот период был довольно сходным.

За 2—3 дня до появления «половых» голосовых реакций в опытах, как правило, отмечается увеличение латентного времени условных реакций. В отдельных случаях имеется полное затормаживание условного рефлекса.

С 1-го по 3-й день появления «половых» голосовых реакций наблюдается значительное затормаживание двигательных условных рефлексов со снижением пищевой возбудимости (подкорм съедается вяло или выбрасывается). Внутреннее торможение (дифференцировка, условный тормоз) не стойкое. В экспериментальной клетке обезьяны беспокойно перебегают с места на место, часто издавая «половые» звуки.

После спаривания возбуждение быстро концентрируется, что проявляется в четких двигательных условных рефлексах с выравненным латентным временем.

Таким образом, из сравнения корковой деятельности во время течки у собак и в период «половых» голосовых реакций у цепкохвостых обезьян (капуцинов) видно, что у последних наблюдавшиеся изменения более кратковременны. Это обстоятельство очевидно стоит в прямой зависимости от длительности периода спаривания у обезьян. Вместе с тем характер изменений в н. д. обоих видов животных принципиально одинаков.

Влияние беременности на условнорефлекторную деятельность нами прослежено на одной собаке (Сирене) и на обеих обезьянах.

Сирена беременела 2 раза (весной 1953 г. и осенью 1954 г.) и оба раза щенилась нормально.

Беременность весной 1953 г. развивалась на фоне изучения двигательных условных рефлексов на цепи раздражителей. Вторая беременность совпадала с изучением условного и угасательного торможения.

<sup>1</sup> Даты указывают начало течки.

<sup>2</sup> Даты указывают первое появление «половых» голосовых реакций.

Изменение в. н. д. в различные периоды беременности имело следующую динамику.

На 33—35-й дни беременности наметилось постепенное уменьшение запаздывательного торможения, хотя дифференцирование и скорость угашения положительных условных рефлексов были прежними. 46—48-й день: двигательные условные рефлексы становятся «тоническими», что прежде можно было наблюдать у этой собаки только при значительном пищевом возбуждении. Кормление животного непосредственно перед опытом не изменило характера условнорефлекторной деятельности. 58—59-й день: положительные условные рефлексы проявляются совершенно четко. Латентное время реакций такое же, как до беременности. Условный тормоз, примененный 2—3 раза в течение опыта, затормаживает положительную реакцию полностью.

За 8 часов до родов (опыт № 346, 3 XII 1954) латентное время положительных условных рефлексов увеличивается в 2—3 раза; условный тормоз частично растормаживается. Наблюдаются резкие колебания в пищевой возбудимости, ранее собаке совершенно не свойственные: подкорм (кусочки вареного мяса) или совсем не берется, или поедается с большой жадностью. Последнее отмечалось только в том случае, если положительный условный раздражитель применялся после условного тормоза. В поведении Сирены отмечалось резкое двигательное возбуждение, толкание лапами двери экспериментальной камеры, повизгивание.

За 45 мин. до родов (опыт № 55, 26 V 1953) собака к кормушке не подходит. Тем не менее на первый условный сигнал последовала условно-двигательная реакция с последующим уходом от установки. Мясо не съедается. В течение опыта на 6 положительных условных раздражений было получено только две слабые двигательные реакции. Собака все время находилась в беспрерывном движении.

Из изложенного видно, что необычные явления в общем поведении и условнорефлекторной деятельности собаки замечены только в день родов.

У обезьян мы наблюдали 4 беременности:<sup>1</sup> три — у Арии и одну — у Сильвы.

Из особенностей в. н. д., выявившихся у них во время беременности, надо отметить следующие.

За месяц до родов — прогрессивное ослабление запаздывательного торможения. Дифференцирование сохраняется.

За 5—6 дней до родов — запаздывание развивается снова. Появляются случаи полного затормаживания положительных условных реакций (1—2 в течение опыта). Условный тормоз и дифференцировка выдерживались регулярно.

За 15—17 час. до родов в состоянии в. н. д. Сильвы и Арии наметились расхождения. Корковая деятельность Сильвы была в значительной степени заторможена. Обезьяна на опыте беспрерывно бегала, издавая своеобразные «оборонительные» крики. Подкорм не брала или выбрасывала. В отличие от этого положительные условные рефлексы у Арии сохранялись полностью, однако вновь наступило значительное уменьшение запаздывания. Появились также межсигнальные двигательные реакции.

Таким образом, несмотря на большие сравнительно-физиологические различия избранных видов животных и разницу в сроках беременности, изменения в. н. д. у них начинаются с начала последнего месяца.

Характерной чертой этих изменений являются периодические колебания величины латентного времени условных рефлексов при полном сохранении как положительных, так и тормозных условных реакций. Сущест-

<sup>1</sup> Беременность у капуцинов длится около 5 месяцев.

венные отклонения в корковых функциях обоих видов животных появились только в последний день перед родами, что, видимо, связано не столько с эндокринными, сколько с интероцептивными воздействиями со стороны матки и родовых путей.

В заключение разбора фактического материала мы коротко остановимся на рассмотрении состояния в. н. д. во время лактации.

Исследование собаки в этот период нами проведено дважды. К сожалению, обезьяны полностью обследованы не были. Основной причиной этого пробела явилась гибель родившихся детенышей.

На следующий день после родов у собаки установлено значительное сокращение латентного времени условных рефлексов (с 12—14 сек. до 3—6 сек.). Наряду с этим появилось большое количество межсигнальных двигательных реакций, а условные рефлексы становились затянными («тоническими»). Собака иногда не снимает лапу с педали в течение 2.5—4 мин.

Хорошо укрепленная дифференцировка сначала сохраняется. Однако через 3—4 дня начинается ее интенсивное растормаживание, которое удерживается 5—6 дней. В это время ослабевает также и угасательное торможение. Так, если до родов на угашение условного рефлекса требовалось 2—4 применения сигнала без пищевого подкрепления, то в течение первой декады лактации необходимо было 21—22 применения.

Описанное состояние повышенного возбуждения сохранялось в течение 3 недель. Оно не снижалось даже после усиленного кормления собаки непосредственно перед опытом.

В отличие от собаки, у нижней обезьяны (Сильвы) на следующий день после родов отмечено полное затормаживание условных рефлексов. Появились некоторые особенности в общем поведении: обезьяна стала забиваться в темные углы камеры, где как бы затаивалась, или вдруг начинала беспрерывно бегать по полу клетки, издавая при этом «оборонительные» звуки. Восстановление условных рефлексов наступило у нее только на 9-й день. Можно считать, что затормаживанию условных рефлексов способствовало усиление оборонительной реакции обезьяны в связи с рождением детеныша, а не особенности лактационного периода.

У другой обезьяны, детеныш которой был изъят в день родов, изменение условно-рефлекторной деятельности сказалось только в некотором укорочении латентного времени условных рефлексов. Полная нормализация образованных связей у Арии наступила на 2-й день после родов.

Как видно из приведенных материалов, в. н. д. в известной степени определяется эндокринными и интероцептивными воздействиями со стороны половой сферы.

## ВЫВОДЫ

1. Корковые процессы (возбуждение и торможение) во время течки у собак подвержены волнообразным изменениям. Нормализация их наступает на 15—20-й день от начала течки.
2. У капуцинов в период проявления «половых» голосовых реакций, а также за 2—3 дня до них наблюдается некоторое затормаживание условных рефлексов.
3. Значительные изменения в. н. д. у беременных собак и обезьян отмечены только в день родов.
4. На протяжении первых 3 недель лактации в. н. д. собак характеризуется явным преобладанием процесса возбуждения.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С., Русск. физиолог. журн., 12, № 1, 67, 1929.  
 Артемьев Е. И., Тр. Горьковск. гос. пед. инст., в. 5, 67, Горький, 1940.  
 Архангельский В. М., Тр. V Кавказск. физиолог. съезда, 13, Р.н./Д., 1934.  
 Геккер Е. И., Казан. мед. журн., № 4—5, 487, 1931.  
 Крепс Е. М., Русск. физиолог. журн., 6, в. 4—6, 102, 1924.  
 Кржышковский К. Н., Zbl. f. Physiol., 24, № 11, 1910.  
 Петрова М. К., Тр. Физиолог. лаб. акад. И. П. Павлова, 4, в. 1, 5, 1936; 7, 231, 1937.

Пророков И. Р., Тр. Физиолог. лабор. акад. И. П. Павлова, 10, 345, 1941.  
Розенталь И. С., Русск. физиолог. журн., 5, 157, 1922.  
Фурсиков Д. С., Арх. биолог. наук, 21, в. 3—5, 188, 1921.

Поступило 18 VI 1956.

## HIGHER NERVOUS ACTIVITY OF FEMALE DOGS AND LOWER PRIMATES IN VARIOUS STATES OF GONADAL ACTIVITY

By *L. A. Firsov*

From the laboratory of comparative physiology of higher nervous activity, I. P. Pavlov  
Institute of Physiology, Leningrad

---



## ВЛИЯНИЕ НЕВРОТИЗИРУЮЩИХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ У КРОЛЬЧИХ В ПЕРИОД БЕРЕМЕННОСТИ И ЛАКТАЦИИ И НА ТЕМП РОСТА ПОТОМСТВА

И. М. Януш

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

Работами И. С. Розенталя (1922), К. С. Абуладзе (1929), Т. М. Болховитиной (1948) установлено, что условнорефлекторная деятельность изменяется в период беременности и лактации и что эти изменения зависят от типологических особенностей исследуемого животного.

При выведении пород сельскохозяйственных животных зоотехники давно обратили внимание на то, что состояние нервной системы материнского организма влияет на течение беременности и вскармливание животного. Рядом исследований показано, что кора головного мозга участвует в регуляции рефлекса молокоотдачи. Данные Лашинер (1955) свидетельствуют о том, что нарушение в. н. д. вызывает или длительное снижение молочной продуктивности у коз, или продолжительное ее повышение.

Данные о влиянии в. н. д. у кроликов в период беременности на рост и развитие плодов были получены в работе Л. А. Пронина (1952). Пользуясь электрооборонительной методикой, автор показал, что экспериментально полученный невроз вызывает нарушения в развитии физиологически полноценной плацентации.

Задачей данного исследования являлось выяснение влияния беременности и лактации на проявление свойств в. н. д. в норме и при невротических состояниях.

### МЕТОДИКА

Срывы в. н. д. у кроликов, как уже упомянуто, были получены в работах Л. А. Пронина (1952, 1954), а также в работах М. И. Ливанова и Т. А. Корольковой (1952) и А. И. Карамяна (1953). Эти авторы употребляли электрооборонительную методику условных рефлексов. Для наших целей эта методика оказалась неприменимой, так как электрический ток сам по себе может оказать вредное воздействие на течение беременности. Поэтому в наших опытах употреблялась методика условных пищевых двигательных рефлексов (Малиновский, 1952).

Условным положительным раздражителем служил красный свет, дифференцировочным — желтый. Время действия условного раздражителя было 30 сек. Раздражители чередовались в стереотипе через один с интервалом в 2 мин. В каждом опыте применялись 5 положительных и 4 тормозных раздражителя. В опыт были взяты 8 девственных крольчих (7 из них породы шиншилла и 1 породы белый горностаи). Условные рефлексы укреплялись в определенном стереотипе раздражителей в течение 5 мес., после чего крольчихи были покрыты.

В период беременности и лактации к 4 крольчихам применяли различные воздействия с целью вызвать у них нарушения в. н. д. Остальные крольчихи служили контролем для первой группы.

Для вызывания невротических состояний употреблялось: 1) сближение положительного и отрицательного раздражителя, 2) увеличение времени действия дифференцировочного раздражителя, 3) увеличение числа раздражителей в опыте, 4) действие сверхсильного раздражителя, сопровождаемое изменением стереотипа.

О влиянии невротических состояний самки на рост потомства судили по результатам взвешивания крольчат через каждые 4 дня. Для характеристики свойств в. н. д. подопытных животных использовались следующие показатели. Число адекватных реакций на положительный раздражитель, отнесенное к общему количеству его

применений, характеризовало силу раздражительного процесса. Для характеристики тормозного процесса учитывалось количество дифференцировок, отнесенное к общему числу применений дифференцировочного раздражителя в опыте. Учитывалось также количество межсигнальных реакций, отнесенное к общему числу сочетаний.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В связи с беременностью и лактацией в материнском организме происходят различные физиологические процессы, влияющие на рефлекторную деятельность подопытного животного. Как уже было упомянуто, из литературных данных известно, что влияние этих физиологических процессов на рефлекторную деятельность зависит от индивидуальных свойств в. н. д. подопытного животного.

В наших опытах животные разделялись на группы так называемых «слабых» и «сильных» животных. Необходимо оговориться, что специального определения типов не производилось, поэтому понятие «слабые» и «сильные» животные является в данной работе относительным.

В табл. 1 показан уровень рефлекторной деятельности крольчих за 10 дней до беременности. Из этих данных видно, что количество адекватных реакций на положительный раздражитель, характеризующих в этой работе величину раздражительного процесса, у «сильных» животных значительно выше, чем те же показатели у «слабых» животных.

Т а б л и ц а 1

Условнорефлекторная деятельность крольчих до спаривания и во время беременности

Период	Показатели	Количество реакций (в %)		
		«сильные» животные	самка с ослаб- ленным тор- мозным про- цессом	«слабые» животные
До спарива- ния	Адекватные реакции на положительный раз- дражитель . . . . .	97	90	78
	Дифференцировки . . .	91	63	82
	Межсигнальные реак- ции . . . . .	38	159	21
Во время беремен- ности	Адекватные реакции на положительный раз- дражитель . . . . .	94	96	50
	Дифференцировки . . .	97	38	95
	Межсигнальные реак- ции . . . . .	19	116	23

При длительном применении одних и тех же раздражителей (в течение 4 мес.), у «слабых» животных наблюдалось выпадение положительной условнорефлекторной реакции. Эти животные характеризовались не только слабостью раздражительного процесса, но и слабостью внутреннего торможения.

Как выяснилось из опытов, беременность мало или совсем не влияет на условнорефлекторную деятельность «сильных» крольчих (табл. 1). Что же касается крольчих с ослабленным тормозным процессом (табл. 1), то у них происходит ослабление того процесса, который в норме до беременности развит в меньшей степени. У «слабой» крольчихи в контроле число адекватных реакций на положительный раздражитель падает с 78 до 50% (табл. 1). Эта крольчиха совершенно перестает отвечать на положительный раздражитель с 8-го по 18-й день беременности. В дальнейшем течении беременности также наблюдается отсутствие ранее выработанной условнорефлекторной реакции.

Что же касается контрольной крольчихи со слабо развитым тормозным процессом, то число дифференцировок падает у нее с 63 до 38%. С 8-го по 23-й день беременности эта крольчиха не выдерживает ни одной дифференцировки. Необходимо особо отметить, что период с 6-го или 8-го дня беременности по 18—20-й день характерен как период наиболее сильного изменения условнорефлекторной деятельности у «слабых» крольчих (табл. 2).

Таблица 2

Изменение условнорефлекторной деятельности по дням беременности (контроль)

Показатели	Группы животных	Дни беременности		
		до 6-го дня	6—18-й день	после 18-го дня
Адекватные реакции (в %)	«Сильные» . . . . .	95	92	97
	«Слабые» . . . . .	78	28	82
	Слабые по тормозному процессу . . . . .	100	92	96
Дифференцировки (в %)	«Сильные» . . . . .	100	96	95
	«Слабые» . . . . .	71	100	94
	Слабые по тормозному процессу . . . . .	42	22	69
Межсигнальные реакции (в %)	«Сильные» . . . . .	21	28	5
	«Слабые» . . . . .	38	7	44
	Слабые по тормозному процессу . . . . .	123	242	16

Условнорефлекторная деятельность «сильных» крольчих вообще мало меняется от наступления беременности и для них нет изменений и в этом периоде.

При применении невротизирующих воздействий во время беременности внешнее поведение животного сильно меняется — крольчихи забиваются в угол, растягиваются на полу, очень тяжело и прерывисто дышат, затем закрывают глаза и лежат в оцепенении или сне до конца действия раздражителя. При включении сверхсильного раздражителя крольчиха некоторое время мечется по экспериментальной камере, затем забивается в угол и у нее начинаются те же самые явления. Испытанные воздействия сопровождаются усиленным мочеиспусканием и дефекацией.

Воздействия во время беременности применялись 3 раза. Из примененных воздействий эффективнее всего оказалось сближение во времени положительного и отрицательного раздражителя, а также применение сверхсильного раздражителя, сопровождаемое изменением стереотипа. Однако и в данном случае сказались индивидуальные особенности в. н. д. подопытного животного.

Результаты изучения некоторых свойств в. н. д. в период лактации сведены в табл. 3 и 4. Из приведенных данных видно, что у «сильных» и «слабых» самок, особенно в первую половину лактации (с 1-го по 15-й день), происходит ослабление тормозного процесса, что проявляется в увеличении количества межсигнальных реакций и уменьшении дифференцировок.

Во вторую половину периода лактации (с 15-го по 30-й день) условнорефлекторная деятельность «слабых» и «сильных» крольчих доходит до уровня, характерного для каждой группы до периода беременности (число адекватных реакций до спаривания у «сильных» самок 100%, у «слабых» 82%, у крольчих с ослабленным тормозным процессом 90%; дифференцировки до спаривания — у сильных самок 89%, у слабых — 82%, у самок с ослабленным тормозным процессом 63%).

Таблица 3

Изменение условнорефлекторной деятельности крольчих в разные периоды лактации (контроль)

Группа животных	Рефлексы на раздражитель (в %)					
	с 1-го по 15-й день лактации			с 15-го по 30-й день лактации		
	положительный	дифференцировочный	межсигнальные реакции	положительный	дифференцировочный	межсигнальные реакции
«Сильные» . . . . .	100	77	79	100	95	13
«Слабые» . . . . .	95	56	124	74	91	95
Крольчиха с ослабленным тормозным процессом . . . . .	73	72	36	100	48	101

Таблица 4

Условнорефлекторная деятельность крольчих до и после воздействий во время лактации (опыт)

Показатели	До воздействия (с 1-го по 10-й день лактации)		После воздействия (с 10-го по 20-й день лактации)	
	условные рефлексы по группам животных			
	«сильные»	«слабые»	«сильные»	«слабые»
Адекватные реакции на положительный раздражитель . . . . .	100	76	90	44
Выдержанные дифференцировки . . . . .	59	83	50	96
Межсигнальные реакции	546	47	190	23

Что же касается крольчихи со слабо развитым тормозным процессом то на 6—8-й день лактации подопытное животное при включении первого же положительного раздражителя засыпает и спит до конца опыта. Этим объясняется (табл. 3) сравнительно низкий процент реакций на положительный раздражитель в первую половину лактации. Затем у этой крольчихи наступает полное растормаживание дифференцировок, продолжающееся почти весь период лактации.

Как уже было упомянуто, потомство лактирующих крольчих взвешивалось каждые 4 дня с 6-го дня от рождения. Каждая крольчиха кормила 4 крольчат. Затем вес потомства от контрольной группы сравнивался с весом потомства от опытной группы. Учитывался процент прироста крольчонка, отнесенный к предыдущему весу. При взвешивании потомства от сильных крольчих на 10-й день от рождения разницы между процентом прироста контрольной и опытной группы нет (табл. 5). При следующих двух взвешиваниях, на 15-й и 19-й день от рождения, когда крольчихи в опытной серии испытывают воздействия, величина прироста у потомства контрольных животных сразу же начинает превышать прирост у подопытных.

Результаты взвешивания на 23-й день от рождения показывают, что величина прироста у опытной группы крольчат значительно превышает прирост в % у контрольной группы. Этот факт можно объяснить, по-видимому, тем, что крольчихи опытной группы перестают испытывать воздействия, а крольчата частично питаются молоком матери, частично сами, поэтому вслед за предшествующей депрессией роста в опыт-

Таблица 5

Изменение веса потомства крольчих в контрольной и опытной группах

Условия опыта	День лактации	Потомство от сильных крольчих				Потомство от слабых крольчих			
		контроль		опыт		контроль		опыт	
		средний вес (в г)	прирост (в %)	средний вес (в г)	прирост (в %)	средний вес (в г)	прирост (в %)	средний вес (в г)	прирост (в %)
Взвешивания до воздействий	6	88		93		87		82	
	10	130	48	144	48	120	38	128	56
Взвешивания при воздействиях у крольчих опытной группы	15	178	37	179	24	155	29	153	19
	19	219	24	207	16	215	39	200	31
Взвешивания после воздействий	23	251	15	273	32	254	15	249	25
	27	296	18	329	20	309	18	301	23

Примечание: каждая крольчиха кормила 4 крольчат. Всего в опыте было 32 крольчонка.

ной группе идет компенсация его. Потомство от слабых крольчих опытной группы, испытавших воздействие во время беременности, показывает наибольший прирост веса до воздействий. После воздействий на самок прирост у крольчат этой группы падает и становится ниже контрольного. Однако после окончания воздействий прирост веса в опытной группе опять превышает таковой же в контроле.

Таким образом, можно считать, что воздействия на нервную систему лактирующих крольчих временно отражаются на темпе роста потомства, хотя абсолютный живой вес при этом не изменяется. Последнее объясняется, очевидно, тем, что период лактации у крольчих невелик (30 дней).

### ВЫВОДЫ

1. Основные изменения в условнорефлекторной деятельности наблюдаются с 6-го по 18—20-й день беременности. При применении воздействий с целью вызывания невротических срывов у первой группы животных («сильных») не удалось получить существенных изменений условнорефлекторной деятельности. У второй группы («слабых») животных удалось вызвать нарушения условнорефлекторной деятельности в виде полного отсутствия ответов на положительный условный раздражитель во время опыта, наблюдались католептоидные состояния, явления гипнотизации, сон.

2. Период лактации характеризуется ослаблением тормозного процесса. Невротизирующие воздействия во время лактации мало отражаются на условнорефлекторной деятельности «сильных» крольчих, а у «слабых» происходит ее снижение.

3. Воздействия, испытываемые лактирующей крольчихой, отражаются в виде временного замедления темпа роста детенышей. Вслед за предшествующей депрессией темпа роста идет компенсация.

### ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С., Русск. физиолог. журн., 12, 1, 67, 1929.  
 Аршавский С. А., Бюлл. экп. биолог. и мед., № 6, 1954.  
 Барышников, Журн. общ. биолог., 14, № 4, 253, 1952; 12, № 6, 422, 1951.  
 Болховитина Т. М., Тр. Воронежск. мед. инст., Воронеж, 1948.  
 Карамян А. И., Физиолог. журн. СССР, 39, № 5, 561, 1953.  
 Лапьер, VIII Всесоюз. съезд физиологов. Тез. докл. Киев, 1955.

- Л и в а н о в М. И. и Т. А. К о р о л ь к о в а, Тр. Всесоюзн. общ. физиолог., биохим., фармаколог., 1, 32, 1952.
- М а л и н о в с к и й О. В., Физиолог. журн. СССР, 38, № 5, 38, 1952.
- П р о н и н Л. А. В сб.: Проблема реактивности в патологии. М., 1952; 1-я научн. конф. по вопросам возрастн. морфолог. и физиолог. Тез. докл. Изд. АН РСФСР, М., 1954.
- Р о з е н т а л ь И. С., Русск. физиолог. журн., 5, 1—3, 157, 1922.
- Х е ч и н а ш в и л и. В сб.: Рефлекторные реакции во взаимоотношениях организма и плода. 56, Медгиз, 1954.
- Ф е д о р о в В. И., Тр. Чкаловск. с.-х. инст., 1947.
- Ш в а н г Л. И. В сб.: Рефлекторные реакции во взаимности материнского организма и плода, 87, Л., 1954.

Поступило 17 VII 1957.

INFLUENCE OF NEUROSIS-INDUCING SITUATIONS UPON CONDITIONED ACTIVITY OF PREGNANT AND LACTATING RABBITS AND UPON GROWTH RATES OF THEIR OFFSPRINGS

By *I. M. Yanush*

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

---

## О КОНТРАКТУРНЫХ СОКРАЩЕНИЯХ ГЛАДКОЙ МЫШЦЫ

Х. С. Хамитов, Р. С. Орлов

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Казань

К настоящему времени накопился в достаточной мере материал о контрактурах поперечно-полосатой мускулатуры. Описаны различные формы контрактур и объяснены механизмы их возникновения (Гинединский, 1945; Жуков и Комарова, 1954). Мы не нашли в литературе описания контрактур гладкомышечных структур.

Занимаясь исследованием сократительных ответов гладкой мышцы при создании парабриотического участка на пути прохождения импульсов, мы часто наблюдали длительное стойкое сокращение гладкой мышцы, которое считаем возможным назвать контрактурой. Результаты этих исследований мы и сообщаем в настоящей статье.

В качестве объекта исследования была взята гладкая мышца собаки — *m. retractor penis*. Данная мышца, как известно, имеет продольное направление мышечных волокон. Она иннервируется симпатическими и парасимпатическими нервами, ганглиозные образования которых вынесены за пределы мышечной ткани. В наших опытах было использовано 30 собак. Под смешанным эфирно-хлороформным наркозом вскрывалась брюшная полость и отпрепаровывались симпатический ствол выше сакрального ганглия на протяжении 3—4 см и *n. pudendus* в полости таза. В составе пояснично-сакрального отдела симпатического ствола проходят преганглионарные волокна, прерывающиеся в сакральном ганглии. Выходящие из сакрального ганглия постганглионарные волокна в составе *n. pudendus* достигают мышцы. Преганглионарные симпатические нервы помещались на раздражающие электроды, а на 1.5—2 см ниже от последних накладывались вторые неполяризующиеся электроды ( $Zn = ZnSO_4$  — белая глина) в форме саночки, с помощью которых производилась альтерация постоянным током. В ряде опытов альтерация переносилась на *n. pudendus* (постганглионарные волокна). Цепь постоянного тока состояла из аккумулятора 2.3—2.5 в, реохорда и ключа. Для раздражения нерва употреблялась индукционная катушка Циммермана. В части опытов мы производили химическую альтерацию, накладывая непосредственно на область ганглия 0.5—1% -й раствор скипидара. Регистрация сокращений производилась миографически. Пишущий рычажок утяжелялся грузиком в 10 г.

Проведенные исследования показали, что при альтерации постоянным током преганглионарного симпатического ствола резко менялся ответ мышцы на раздражение индукционным током вышележащего участка. Если до альтерации раздражение вызывало обычное сокращение, сменявшееся довольно быстро расслаблением мышцы, то при альтерации раздражение нерва или совершенно не сопровождалось мышечным ответом, или же возникшее сокращение претерпевало существенные изменения. Изменения сокращений чаще всего выражались в том, что в ответ на кратковременное раздражение (5—10 сек.) преганглионарного ствола мышца переходила в стойкое сокращение. Даже механическое воздействие на мышцу в это время (подбрасывание пишущего рычажка или насильственное растяжение мышцы путем нажатия на рычажок пальцем) не вызывало расслабления мышцы. Сократившаяся мышца развивает при этом значительное напряжение, что можно отметить даже на ощупь. Через 10—15 мин.

мышца медленно расслабляется, не достигая, однако, исходного уровня (рис. 1).

Повторное раздражение симпатического ствола вызывало подобное же сокращение, но меньшее по величине. Выключение постоянного тока вновь приводило при индукционном раздражении нерва к обычному сокращению. Однако следует заметить, что раздражение симпатического ствола индук-

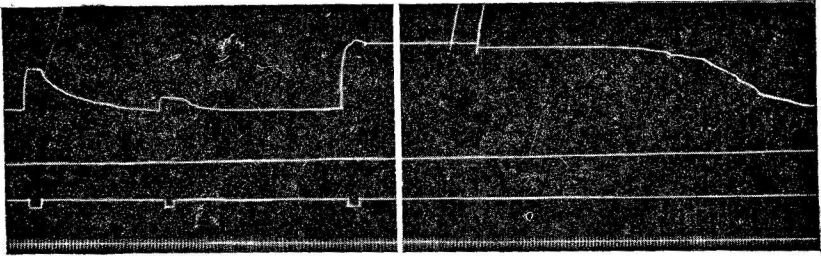


Рис. 1. Сокращение мышцы при альтерации преганглионарных волокон.

*Сверху вниз:* запись сокращения (слева — сокращения мышцы в начале альтерации, справа — сокращения мышцы при дальнейшем ее углублении, на ней зарегистрирован момент подбрасывания утяжеленного рычажка); отметка включения альтерации; отметка раздражения; отметка времени (5 сек.).

ционным током большой силы тотчас же после прекращения действия постоянного тока еще продолжает вызывать длительное стойкое сокращение мышцы. Очевидно, возникший при альтерации нерва под действием постоянного тока очаг застойного возбуждения не сразу исчезает и углубляется за счет приходящих импульсов. Иногда в наших опытах постоянный

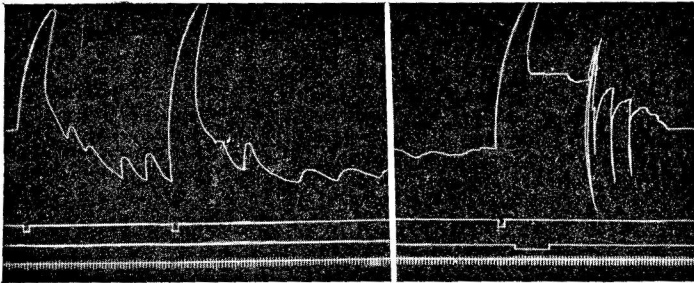


Рис. 2. Изменение в сокращении мышцы при включении альтерации в момент расслабления.

*Сверху вниз:* запись сокращений; отметка раздражения; отметка включения альтерации; отметка времени (5 сек.); слева — обычное сокращение, справа — сокращение мышцы, в момент расслабления которой включена альтерация.

ток включался в момент расслабления вслед за максимальным сокращением мышцы, вызванным индукционным током. Повторное возникновение альтерации в это время приостанавливало расслабление мышцы и обычное сокращение переходило в длительное стойкое (рис. 2).

В сопоставлении с приведенными фактами чрезвычайно интересным является то, что аналогичные условия опыта на постганглионарных волокнах (срамной нерв) не обнаруживают вышеописанных явлений. Мышца,



сократившись в ответ на раздражение срамного нерва, на фоне включения альтерации, всегда легко возвращается к исходному состоянию. Вероятно, легкость получения длительного стойкого сокращения мышцы при альтерации преганглионарных волокон объясняется наличием на пути импульсов двух парабиотических очагов: искусственного, вызванного постоянным током, и естественного, постоянно существующего в ганглии. На наличие естественного парабиотического участка в ганглиозных образованиях указывал И. А. Аршавский (1933).

Исходя из вышеуказанного, мы поставили опыты, в которых пытались углубить естественное парабиотическое состояние ганглия путем приложения непосредственно к области ганглия раствора скипидара. Раздражение преганглионарных волокон в этих условиях альтерации также вызывало длительное стойкое сокращение мышцы.

Аналогичные опыты, в частности с химической альтерацией, были поставлены на ганглиях симпатических нервов сосудов задней конечности собаки. Состояние сосудов в этих опытах регистрировалось плетизмографически. Как известно, раздражение симпатического ствола вызывает сокращение сосудов, плетизмографически регистрируемое уменьшением объема конечности. По прекращении раздражения сосуды легко возвращаются к исходному состоянию. Иная картина наблюдается после смазывания слабым раствором скипидара сакральных ганглиев. В этих условиях в ответ на кратковременное раздражение симпатического ствола выше места альтерации сосуды переходят в состояние длительного сокращения.

Таким образом, результаты наших опытов показывают, что при образовании парабиотического очага на пути прохождения импульсов к гладкой мышце в ответ на эти импульсы наблюдаются длительные стойкие сокращения мышцы. Эти сокращения по своей длительности и развиваемому напряжению напоминают контрактуру поперечно-полосатой мышцы. Полученную нами такую форму сокращения гладкой мышцы возможно представить как модель длительных стойких спазматических сокращений гладкомышечных образований, наблюдаемых в клинике.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А., Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 62, в. 1—2, 98, 1933.  
Гинецинский А. Г., Военно-медицинский сборник, Изд. АН СССР, 2, 10, 1945.  
Жуков Е. К., Г. А. Комарова, Уч. зап. ЛГУ, № 164, 262, 1954.

Поступило 20 V 1955.

## ON CONTRACTURE CONTRACTILITY IN SMOOTH MUSCLE

By *Kh. S. Khamitov* and *R. S. Orlov*

From the department of physiology, Medical Institute, Kazan

## СЛОЖНОРЕФЛЕКТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА ОВЕЦ В СВЯЗИ С ПИТАНИЕМ

*Д. М. Мамедов*

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

Работами лабораторий академика К. М. Быкова (1947) было выяснено, что кора больших полушарий головного мозга влияет не только на деятельность отдельных органов и их систем, но и на общий обмен веществ. Известно, что каждое очередное кормление животного вызывает 5—6-часовое повышение обмена, обусловленное, по Рубнеру (Rubner, 1902), специфическим динамическим действием пищи. Установлено, что из пищевых веществ белки дают наиболее резкое и длительное повышение обмена. При увеличении биологической ценности принимаемого в пищу белка его специфическое динамическое действие уменьшается. Такое же уменьшение наблюдается при увеличении уровня питания. Однако при увеличении уровня питания основной обмен в противовес специфическому динамическому действию пищи увеличивается, что Рубнером названо «вторичным специфическим динамическим действием», а Ласком (Lusk, 1910) — «избыточным потреблением».

Повышение обмена при акте еды бывает различным в зависимости от состава рациона и вида животных. Сотрудниками академика К. М. Быкова, Л. Е. Кабановой и Р. Д. Рвачевой (1944), Р. П. Ольнянской (1949) и А. Р. Макаровой (1949) были изучены сложнорефлекторные связи между газообменом и желудочным сокоотделением. Разработка вопроса о механизмах изменений обмена при специфическом динамическом действии пищи велась многими сотрудниками К. М. Быкова. Так, Н. С. Савченко (1949) выработал условный рефлекс на специфическое динамическое действие раствора сахара. А. Д. Слоним и А. Р. Макарова (1949) изучили влияние режимов (кратности) питания и качественного различия пищи на уровень «основного» обмена. Ими было показано, что влияние количественного и качественного состава пищи на уровень обмена определяется типом и уровнем питания организма в предшествующий период. В работах А. Р. Макаровой (1953) и Н. А. Архангельской (1953) было показано формирование сложнорефлекторного механизма специфического динамического действия пищи.

При помощи «мнимого кормления» были выявлены и изучены сложнорефлекторные реакции организма, связанные с обменом углеводов (Канфор, 1949; Ольнянская, 1949) и обменом воды (Чукин, 1949), а также изучены возбудимость «питьевого центра» (Журавлев, 1941) и интероцептивные механизмы жажды (Борщевская, 1945). Почти во всех перечисленных работах было показано большое значение натуральных условных рефлексов для регуляции физиологических функций.

Так как одним из главных факторов внешней среды в жизни организма является питание, натуральные условные рефлексы, вырабатывающиеся в процессе питания, приобретают первостепенное значение для изменения физиологических функций.

Необходимо отметить, что большинство исследований, посвященных данной проблеме, было выполнено на собаках и других обычных объектах физиологического исследования. Между тем, было бы целесообразно изу-

чить вопросы сложнорефлекторной регуляции энергетического обмена в связи с питанием и на представителях сельскохозяйственных животных.

### МЕТОДИКА

Опыты проводились на базе Научно-опытной станции Института физиологии АН СССР.

Утром у овец определялся уровень обмена «покоя» способом, описанным ранее (Мамедов, 1957), после чего производилось кормление овец одним из следующих 4 видов корма: сено, трава, отруби и жмых.

Предварительно были определены количества каждого из указанных видов корма, поедаемых овдой в течение 15—30 минут. Было установлено, что за этот срок, при прочих равных условиях, овцы съедали сена — 0.5 кг, травы — 0.5 кг, отрубей — 0.3 кг и жмыха — 0.3 кг. При этом отруби и жмых съедались быстрее (за 15—20 мин.), чем сено и трава (за 25—30 мин.). Перед опытом эти количества кормов взвешивались и хранились в специально предназначенных для этого ящиках одинаковой формы и размера таким образом, чтобы до начала опытного кормления овца, стоящая в станке, не могла их видеть. После определения уровня обмена покоя с овцы снималась дыхательная маска, перед ней ставился один из ящиков и начиналось опытное кормление, которое продолжалось, в зависимости от вида пищи, в течение 15—30 минут. После поедания всего заданного корма ящик убирался, и не позже, чем через 5 мин. после еды, вновь определялся уровень обмена. В дальнейшем определения обмена производились ежедневно в течение 5—8 часов.

В опытах с «подразниванием» сначала определялся обмен покоя (первое определение), затем в течение 15 минут производилось подразнивание овцы кормом, после чего вновь измерялся (вторичное определение) уровень обмена, затем овцу кормили экспонируемым кормом из того же ящика и вновь определяли уровень обмена (третье определение).

Были проведены также опыты по изучению изменений энергетического обмена при мнимом кормлении овец. Особенность в постановке опытов с эзофаготомированными овдами сводилась к тому, что после определения обмена покоя из пищеводной фистулы овцы вынималась пробка, а после мнимого кормления (перед новым определением обмена) пробка снова вставлялась в фистулу.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Перед опытами с подразниванием овец кормами и с мнимым кормлением были изучены изменения в уровне энергетического обмена овец при истинном скармливании им разных кормов. Такие опыты были поставлены на девяти овцах.

После скармливания корма уровень энергетического обмена у овец повышается по сравнению с уровнем обмена покоя. Максимум повышения давало поедание травы или сена (50%). Меньше всего обмен повышался при поедании турнепса (34%). Скармливание травы дало большее повышение обмена, чем поедание отрубей (42%) и жмыха (47%). Вероятно, это связано с тем, что трава для овец является более натуральным кормом. На рис. 1 видно, что сразу после еды обмен повышался, после чего шло постепенное снижение уровня обмена (в отличие от кривых специфического динамического действия пищи у собак, у которых обмен продолжает расти в первые 2—4 часа), и уже к третьему часу он доходил до исходных величин.

В опытах, проводимых Р. П. Ольнянской, после получасовой еды свежескошенной травы газообмен у подопытных овец повышался на 16.7%; в наших опытах он увеличивался на 50%. Причиной этих различий, по-видимому, является то, что наши опыты ставились на более молодых овцах. Второй возможной причиной могло быть различие в пищевой возбудимости животных. Чтобы обеспечить своевременное поедание заданного корма, мы искусственно повышали пищевую возбудимость у подопытных овец.

В наших опытах уровень обмена после кормления в среднем к третьему часу возвращался к исходному.

В следующей серии опытов после 10-минутного подразнивания производилось скармливание корма, а затем определялся обмен. Результаты

этих опытов представлены на рис. 2. Как видно на этом рисунке, величины специфического динамического действия кормов снижаются, если кормле-

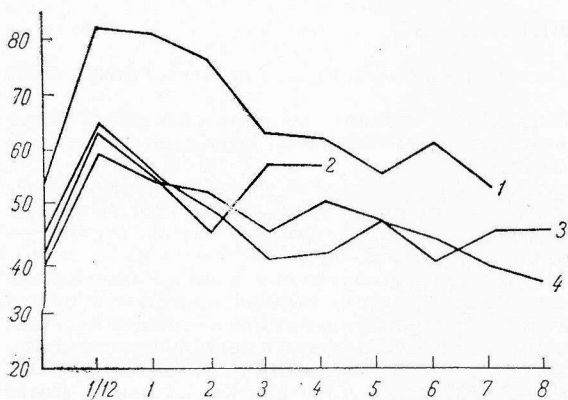


Рис. 1. Уровень обмена после еды у овец. 1 — жмых, 2 — сено, 3 — трава, 4 — отруби. По оси ординат — большие калории на 1 кг живого веса в сутки; по оси абсцисс — время (в час.), истекшее после кормления.

ние овцы производится после предварительного поддразнивания ее в течение 10 мин. тем же самым кормом. Одной из причин подобного снижения может быть то, что пищевое возбуждение, а следовательно, и условнорефлекторное увеличение энергетических затрат организма при несвоевременном подкреплении кормлением, начинает переходить в торможение, что, вероятно, и приводит к угнетению специфического динамического действия корма.

Опыты с поддразниванием и последующим кормлением ставились на двух группах овец, одна из которых выращивалась преимущественно на концентрированных (Красавка и Барон), а другая на грубых кормах (Любопытная и Малыш).

На рис. 3 видно, что у представителей группы, выращенной в основном на концентратах, реакция обмена на их приемы относительно ниже, чем у представителей группы, выращенной в основном на грубых кормах. Отсюда можно заключить, что на интенсивность окислительных процессов при специфическом динамическом действии корма существенное влияние оказывает характер корма, на котором содержалось животное. Овцы, выращенные на грубых кормах, не только охотнее поедали концентраты, но и обнаружили более значительные изменения энергетического обмена после их поедания. С другой стороны, у овец, выращенных главным образом на концентратах, на эти привычные для них виды кормов (отруби и жмых) повышение обмена было выражено слабее, что и проявилось в характерном снижении величины специфического динамического действия.

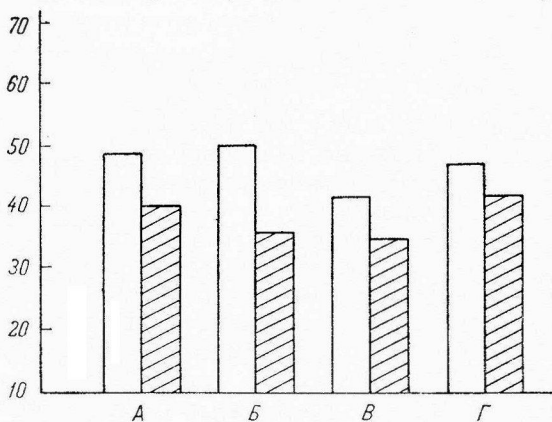


Рис. 2. Снижение специфического динамического действия кормов после поддразнивания.

А — сено, Б — трава, В — отруби, Г — жмых. Белые столбики — специфическое динамическое действие корма без поддразнивания; заштрихованные столбики — специфическое динамическое действие корма после предварительного поддразнивания. По оси ординат — увеличение уровня обмена (в % от обмена в покое) после еды.

Влияние характера предыдущего питания на специфическое динамическое действие корма подтверждается также и результатами следующей

серии наших опытов. При проведении этой серии опытов животные в течение 2 недель находились на сennom, а следующие две недели — на травяном режиме питания. При этом вне опытов других видов кормов овцы не получали, а специфическое динамическое действие сена и травы изучалось как в период сеного, так и на фоне травяного режимов питания.

Результаты этих опытов (рис. 4) показали, что на сennom режиме специфическое динамическое действие сена ниже, чем при травяном питании, и, наоборот, специфическое динамическое действие травы ниже при травяном режиме и выше при сennom. Таким образом, видно, что специфическое динамическое действие того или иного корма зависит от режима питания. Если такое, относительно непродолжительное, пребывание животного на однообразном корме приводит к значительным изменениям реакции организма на специфически-динамическое действие корма, то несомненно, что длительное 5—6-месячное выращивание животного с раннего возраста при определенном режиме питания более резко отражалось на регуляции энергетического обмена. Поэтому овцы, выращенные в основном на концентратах, на дачу последних реагировали слабее, чем овцы, выращенные в основном на грубых кормах.

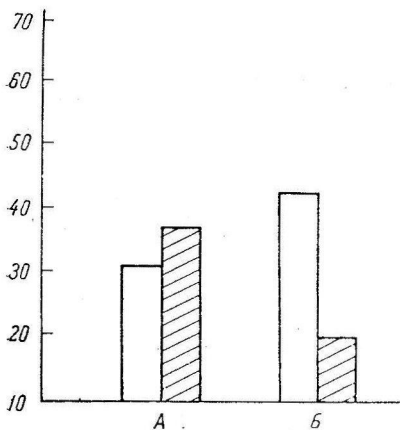


Рис. 4. Влияние характера предыдущего питания на специфическое динамическое действие корма. Белые столбики — увеличение обмена при сennom режиме; заштрихованные столбики — увеличение обмена при травяном режиме. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

новительный период после мнимого кормления короче, чем после истинного поедания корма.

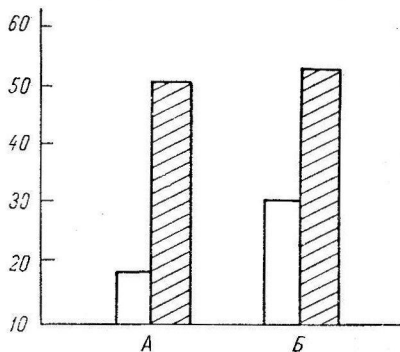


Рис. 3. Снижение реакции обмена у представителей группы, выращенной в основном на концентратах, на прием этого вида кормов. А — отруби, В — жмых. Белые столбики — реакция обмена на прием концентратов у овец «концентратной» группы; заштрихованные столбики — реакция обмена на прием концентратов у животных «сеной» группы. По оси ординат — увеличение уровня обмена (в % от обмена покоя) после еды с предварительным поддразниванием.

Серия опытов с поддразниванием была поставлена на пяти овцах: Красавке, Бароне, Любопытной, Малыше и Секунде. Если сравнить величину реакции обмена в этой серии опытов с результатами опытов с истинным кормлением этих животных теми же кормами, то выявляется определенная закономерность. На рис. 5 представлены средние данные опытов. При поддразнивании овец любым видом корма уровень энергетического обмена у них повышается. Однако это повышение всегда несколько ниже, чем при истинном поедании корма.

Уровень газообмена повышается и после мнимого кормления, но в меньшей степени, чем после истинного. Повышение обмена при мнимом кормлении сеном выше, чем отрубями и жмыхом. Разница в реакции обмена на прием разных кормов при мнимом кормлении выявляется более резко, чем при истинном поедании корма. Восста-

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Повышение обмена при мнимом кормлении несомненно связано с условно-рефлекторным действием вида и запаха пищи, условий подготовки к опыту и т. д., что отчетливо было показано в опытах Р. П. Ольнянской на собаках.

Исследование газообмена при мнимом кормлении, при раздражении кормом и при истинном кормлении показывает, что специфическое динамическое действие разных кормов на овец по сравнению с действием на собак имеет некоторые особенности и что специфическое динамическое действие

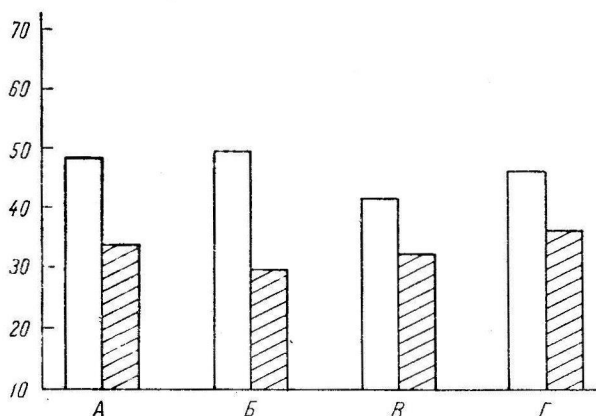


Рис. 5. Увеличение уровня обмена при раздражении и при истинном кормлении.

А — сено, Б — трава, В — отруби, Г — жмых. Затрихованные столбики — после подражания; белые столбики — после истинного кормления. По оси ординат — увеличение уровня обмена (в % от обмена в покое).

эффекта от кормления животных необходимо устранить все моменты связанного с кормлением животных производственного процесса, тормозящие пищевую возбудимость животных и уровень обмена веществ при акте еды. В качестве таких тормозящих моментов может выступать излишняя медлительность в раздаче кормов.

В опытах на эзофаготомированных овцах было обнаружено, что при мнимом кормлении уровень обмена у них повышается так же, как и у собак (в опытах Ольнянской и других авторов). Сравнение сдвига обмена при мнимом и истинном кормлении у овец показывает, что при первом обмен повышается на меньшую величину, чем во втором, и что при поедании сена (которое является более натуральным кормом для овец) повышение обмена значительнее, чем при поедании отрубей. Эта разница между величиной специфического динамического действия разных кормов при мнимом кормлении выявляется резче, чем при естественном поедании корма. Таким образом, результаты наших опытов подтверждают сложнорефлекторный характер специфически-динамического действия пищи.

Результаты исследования показали также, что у овец, выращенных на сеном корме, энергетический обмен при скормливания концентратов изменялся в большей степени, чем у овец, вскормленных при концентратном режиме питания. При раздражении концентратами овец, систематически получавших этот вид корма, обнаруживается менее выраженное повышение обмена, чем у животных, вскармливаемых сеном.

различных видов корма связано с характером и режимом питания.

Анализируя данные наших опытов, проведенных на фоне различных условий кормления животных, следует особо отметить те факты, которые, как нам кажется, могут иметь значение при определении режимов рационального кормления животных. Как было показано выше, при раздражении овец видом и запахом кормов наблюдается снижение величины их специфического динамического действия, что не может не иметь значения для практики кормления животных. Для получения наиболее полного

Полученные в этих опытах данные говорят о том, что формирование и развитие регуляторных условий механизмов, управляющих обменом, находится под влиянием условий вскармливания и содержания животных.

#### ВЫВОДЫ

1. Поедание корма вызывает повышение энергетического обмена у овец при скармливании сена на 14.6 б. к. (больших калорий) (49%), травы — на 21.3 б. к. (50%), отрубей — на 14.8 б. к. (42%), жмыха — на 17.1 б. к. (47%). Повышение уровня энергетического обмена наступает также и при поддразнивании овец различными кормами: сеном — на 10.6 б. к. (34%), травой — на 9.8 б. к. (30%), отрубями — на 11.4 б. к. (33%), жмыхом — на 14.4 б. к. (37%).

При поедании разных кормов после предварительного поддразнивания овец этими кормами энергетический обмен повышается на меньшую величину (сено — 40%, трава — 36%, отруби — 35%, жмых — 42%), чем при поедании этих же кормов, но без предварительного поддразнивания.

2. После поддразнивания концентратами и после поддразнивания с последующим скармливанием этого корма уровень энергетического обмена у овец, длительно получавших концентратный рацион, изменяется в меньшей степени, чем у животных, питающихся сеном.

3. При двухнедельном содержании овец на сенном рационе специфическое динамическое действие сена, скармливаемого после предварительного поддразнивания, ниже на 6.8 б. к. (31%), чем у животных, питавшихся в течение двух недель травой — 13.3 б. к. (37%). После двухнедельного содержания овец на сенном рационе специфическое динамическое действие травы при поедании ее после предварительного поддразнивания выше (43%), чем после двухнедельного содержания овец на травяном рационе (20%).

4. При мнимом кормлении газообмен у овец повышается на меньшую величину: сеном — на 9.3 б. к. (32%), отрубями — на 7.8 б. к. (27%) — чем при естественном кормлении. При мнимом кормлении, так же как и при натуральном, после поддразнивания поедание сена приводит к более значительному повышению обмена (32%), чем поедание концентратов (27%).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Архангельская Н. А., Тез. докл. 16 совещ. по пробл. в. п. д., М.—Л., 1953.  
 Борщевская Е. А. О физиологических механизмах жажды. 1945.  
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. М.—Л., 1947.  
 Журавлев И. Н., Тр. IX совещ. по физиолог. пробл., посвящ. И. П. Павлову, 33, 1941.  
 Кабанова Л. Е., Р. Д. Рвачева, Бюлл. exper. биол. и мед., 18, в. 1—2, 1944.  
 Канфор И. С. Опыт изучения периодических явлений в организме. В сб. под ред. К. М. Быкова, 87; Изд. АМН СССР, 1949.  
 Лавров Б. А. Учебник физиологии питания. М.—Л., 1935.  
 Макарова А. Р. Опыт изучения регуляций физиологических функций, 1, 260, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.  
 Макарова А. Р. О влиянии приемов пищи и режимов питания на газообмен. Дисс. Л., 1953.  
 Мамедов Д. М., Физиолог. журн. СССР, 43, № 1, 1195, 1957.  
 Ольгинская Р. П. Опыт изучения регуляций физиологических функций, 1, 250, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.  
 Савченко Н. С. Опыт изучения регуляций физиологических функций, 1, 247, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.  
 Слоним А. Д., А. Р. Макарова, Тр. Сухумской биол. станции АМН СССР, 1, 22, Изд. АМН СССР, М., 1949.  
 Чукин К. А. Опыт изучения регуляций физиологических функций, 1, 195, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.  
 Lusk G. Ernährung und Stoffwechsel. Wiesbaden, 1910.  
 Rubner N. Die Gesetze des Energieverbrauche bei der Ernährung. Berlin—Wien, 1902.

## ТЕОРИЯ ЗВУКОВОГО МЕТОДА ИССЛЕДОВАНИЯ АРТЕРИАЛЬНОГО ДАВЛЕНИЯ

*Г. И. Косицкий*

Физиологическая лаборатория Научно-исследовательского института туберкулеза,  
Москва

Звуковой метод исследования артериального давления, предложенный в 1905 г. Н. С. Коротковым, получил распространение во всем мире. Однако, несмотря на большое количество исследований, причины возникновения звуков в артерии оставались непонятными. Наибольшее количество работ по теории звукового метода было произведено М. В. Яновским и его сотрудниками. Предложенная им теория «периферического сердца» не смогла все же объяснить все звуковые феномены и, кроме того, сама подверглась серьезной критике.

До сих пор существуют разногласия в вопросе о том, какие моменты звуковых явлений следует принимать за уровень систолического и особенно диастолического давления, почему возникают расхождения при определении артериального давления звуковым и другими способами, почему возникают различные аномалии звуковых явлений (бесконечный тон, аускультаторные провалы, нарушения последовательности звуковых фаз, отсутствие звуков при появлении пульса за манжеткой и т. д.). На все эти важные для практики вопросы нет единого ответа, так как сама природа звуковых явлений остается еще невыясненной.

Подводя итоги работам, посвященным теории звукового метода, Реклингаузен (Recklinhausen, 1940) был вынужден с горечью констатировать, что после всех этих исследований причины возникновения звуков в артерии «стали еще менее понятными, чем до них». «Природа коротковских звуковых явлений еще недостаточна ясна», — читаем мы сегодня в учебниках (Быков, 1954).

Таким образом, один из важнейших методов врачебного исследования не имел теоретического обоснования. Ряд авторов после многолетних попыток выяснить причины звуковых явлений склонны вообще отказаться от звукового метода при исследовании артериального давления (ср. Крылов, 1935; Шварц и Розеншток, 1935; Савицкий, 1936; Куршаков, 1947).

Отсутствие теоретических основ метода вело к тому, что критерии истинности метода искались эмпирически, нередко путем статистической обработки огромного количества результатов исследования.

Мы занялись изучением этого вопроса с 1950 г., разработав метод объективной регистрации звуковых явлений в артерии одновременно с регистрацией ряда других процессов с помощью электронной техники (Косицкий, 1957, 1958а, 1958б). Одновременно на той же пленке регистрировалось до восьми различных процессов: давление в манжетке, звуки в артерии, осцилляции артериальной стенки, прямое давление крови в артерии и венах конечности, прохождение пульсовой волны в артериальной системе, скорость перемещения крови в артерии, характер движения крови через сдавленный участок артерии, электрокардиограмма и т. д.

Объективная регистрация звуков и пульса в артерии проксимальнее и дистальнее манжетки, а также одновременная запись прохождений порций крови и пульсовой волны через сдавленный участок артерии показали,



что артериальные тоны возникают в участке артерии дистальнее манжетки после проникновения под манжетку порции крови и удара ее о массу крови (и артериальные стенки) за манжеткой. Момент появления тонов совпадает с моментом появления пульса в артерии за манжеткой. В тех же случаях, когда звуки в артерии слышны проксимальнее манжетки, они появляются здесь не в момент удара пульсовой волны о стенки артерии, а позднее — в момент возникновения звуков за манжеткой. Звуки проксимальнее манжетки являются при этом значительно более слабыми, нежели звуки дистальнее манжетки, — они проводятся сюда с места своего возникновения. При полном пережатии просвета артерии звуки проксимальнее манжетки не возникают, несмотря на то что удары пульсовых волн о препятствие при этом достигают наибольшей силы.

Полученные факты опровергают теорию «гидравлического удара» Эрлангера (Erlanger a. Hooker, 1916), а также взгляды на механизм звуковых явлений, высказанные в последнее время К. О. Калнберзом (1950).

Последний автор полагал, что звуки возникают дистальнее манжетки вследствие того, что манжетка сдавливает вены конечности, что ведет к созданию застоя в сосудах конечности за манжеткой. Удар проникающей под манжеткой пульсовой волны о препятствие в виде застойной массы крови в концевой системе ведет, по К. О. Калнберзу, к возникновению артериальных тонов. Раскрытие вен при декомпрессии и возобновление оттока крови уничтожает замкнутую концевую систему, что приводит к исчезновению звуков.

Сдавливание конечности манжеткой действительно ведет к прекращению венозного оттока и созданию застоя, на что обращали внимание еще М. В. Яновский и А. И. Игнатовский (1907), Н. А. Куршаков (1913) и другие авторы. При этом давление в венах поднимается до высоких цифр, достигающих уровня артериального давления, и раскрытие вен нередко совпадает с исчезновением звуковых явлений. Повышение застойного давления в сосудах конечности за манжеткой, создавая препятствия для удара порции крови о стенки артерии за манжеткой, может вести к ослаблению (а иногда и полному исчезновению) звуковых явлений, что может создавать затруднения при определении артериального давления, особенно диастолического (Косицкий, 1951). Однако совпадение двух явлений во времени еще не есть доказательство того, что одно из них является причиной другого, тем более что такое совпадение наблюдается не всегда.

Мы отмечали, например, что при быстрой компрессии и декомпрессии давление в венах не успевает подняться до уровня артериального. Венозное давление продолжает расти и после исчезновения всех звуковых явлений. Звуки, таким образом, исчезают, несмотря на то, что венозный застой продолжается и концевая система сохраняется.

С другой стороны, при местном сдавлении артерии целотом отток крови от конечности не нарушается, застой нет, давление в венах остается нормальным или даже пониженным, однако, несмотря на это, звуки в артерии дистальнее целота при компрессии и декомпрессии возникают и сравнительно мало отличаются от звуков, возникающих при сдавлении конечности манжеткой.

Эти факты показывают, что возникновение венозного застоя и создание замкнутой концевой системы сосудов конечности не обязательно для возникновения артериальных тонов.

При объективной записи звуковых явлений выявлено, что существующее представление о звуковых фазах и даже их наименование (фаза I — тоны, фаза II — шумы, фаза III — тоны, фаза IV — конечные тоны) нуждаются в коррективах. При записи артериального тона фазы I, тон представляет собой кратковременное периодическое (гармоническое) колебание, частотой 300—400 гц и высокой амплитудой.

На рис. 1 приведена запись артериального шума фазы II в том же исследовании. Как видно из кривой, шум представляет собой серию аperiodических колебаний различной частоты и амплитуды, причем амплитуда колебаний здесь значительно меньшая, чем при тоне. Аperiodическим колебаниям предшествует гармоническое колебание высокой амплитуды (тон). Звук фазы II в физическом смысле является комплексным (тон + шум), а не чистым шумом. Подобный характер «фазы шумов» отмечался во всех наших случаях при записи звуков у 253 человек.

Таким образом, артериальные тоны во время фазы II не исчезают, шумы лишь присоединяются к тонам. Во время фазы III эти присоединившиеся шумы исчезают и вновь остаются одни начальные тоны.

Приводим полную запись всех звуковых явлений в артерии при декомпрессии (рис. 2). Как видно из записи, начальные артериальные тоны во время фазы II не исчезают. Звуковые явления всегда начинаются тоном и являются или чистым тоном, или комплексным звуком (тон+шум). В тех же случаях, когда шумы вообще отсутствуют и принято считать, что фаза II «выпала», происходит не замена тонов шумами, как принято думать, а исчезновение одного из компонентов этого комплексного звука. В этом случае на всем протяжении декомпрессии слышны одни начальные тоны.

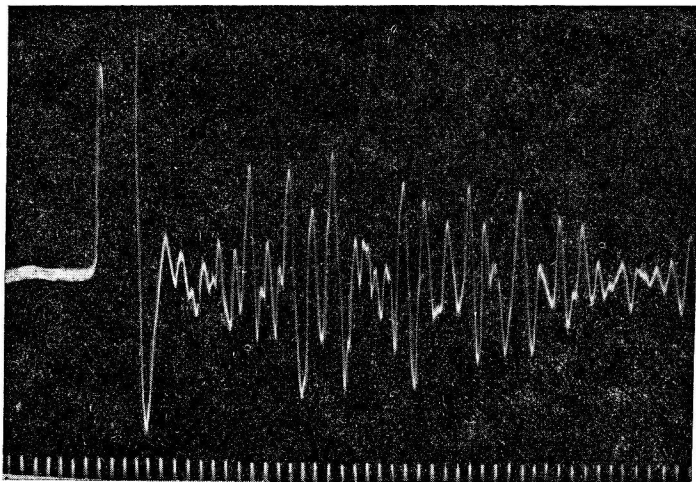


Рис. 1. Запись артериального шума фазы II — при декомпрессии манжетки.

Отметка времени — 1/500 сек.

Причина неправильного представления об акустической сущности фазы II лежит в некотором несовершенстве субъективного метода исследования. Из физиологии слуха известно, что при малой продолжительности звука наше ухо трудно различает его характер. Продолжительность артериального тона равна примерно 0.01 сек. Продолжительность шума в несколько раз превышает продолжительность тона, и такой звук ухо различает значительно лучше, чем тон. Кроме того, обычно отсутствует промежуток между тоном и шумом и оба звука сливаются в один непрерывный звук, в котором короткий тон маскируется продолжительным шумом. Поэтому весь комплексный звук субъективно воспринимается как шум.

Таким образом, непонятное исчезновение тонов во время фазы II [о чем писали М. В. Яновский (1923) и Н. И. Шварц (1924)] является лишь результатом несовершенства субъективного метода исследования.

Объективная регистрация звуков в артерии показывает также, что тон не является укороченным шумом, как полагал Д. О. Крылов (1906). Тон отличается от шума гармоническим (периодическим) характером колебаний. Тот факт, что во время фазы II шумы в артерии могут исчезнуть, а тоны в это же время не исчезают, также свидетельствует о том, что причины возникновения тонов и шумов различны.

Наши исследования с одновременной объективной регистрацией звуков и движения крови через сдавленный участок артерии в опытах на собаках показали, что тон возникает при ударе первой порции крови, про-

ходящей под манжеткой (или через место сдавления) при систоле, о массу крови (и стенки сосуда) ниже места сдавления. Шум же возникает при последующем протекании остальной части этой же порции через место сдавления сосуда, он появляется вследствие вихреобразного (турбулентного) движения крови, возникающего при определенной скорости ее течения в сосуде (Косицкий, 1957).

Основной причиной, ведущей к возникновению звуков, является резкое увеличение линейной скорости движения крови в участке артерии, сдавленном манжеткой, и связанное с этим увеличение кинетической энергии проходящей под манжеткой при систоле порции крови.

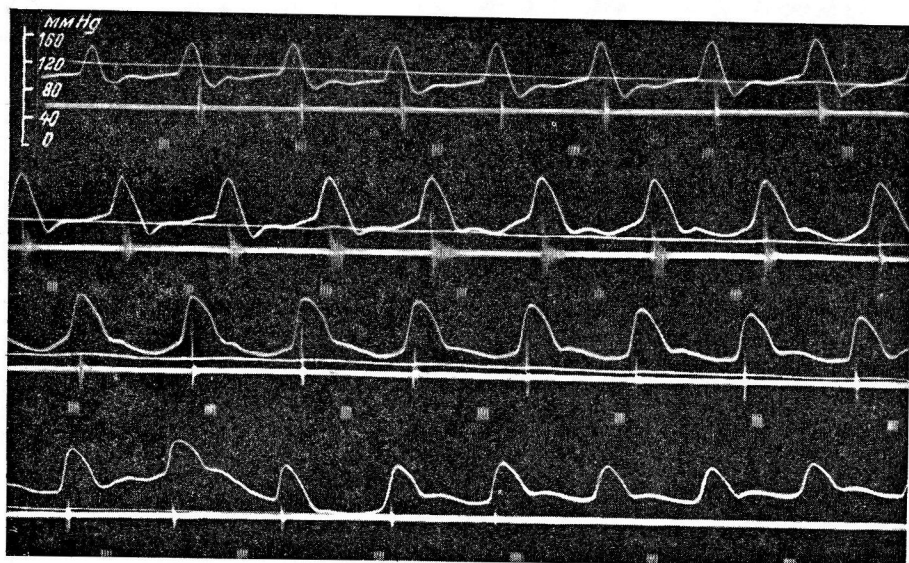


Рис. 2. Характер звуковых явлений при декомпрессии манжетки.

*Сверху вниз:* давление в манжетке, осцилляции манжетки, звуки в артерии, отметка времени (1 сек.). Скорость записи — 27 мм/сек. Градуировка манометра дана в начале первой кривой. Каждая последующая кривая — непосредственное продолжение предыдущей.

Приведем для примера кривую одного из исследований (рис. 3). На кривой записан пульс плечевой артерии с помощью пьезодатчика и электрокардиографа ЭКП-4. Вверху — запись пульса в плечевой артерии без манжетки. Как видно из рисунка, восходящее колено пульсового колебания давления в артериальной системе при сокращении левого желудочка. Нисходящее колено пульсового колебания занимает на кривой около  $1/5$  сек. Такая частота колебаний на слух не воспринимается и ощущения звука нет.

Внизу приведена запись пульсовых колебаний артериальной стенки при постепенном понижении давления в манжетке, наложенной на плечо. Перед записью давление в манжетке было поднято выше систолического. В начале записи пульс за манжеткой отсутствует. Когда первая порция крови проникает за манжетку и ударяет об артериальную стенку, возникает пульс. При этом стремительность пульсового удара резко возрастает по сравнению с артерией, не сдавленной манжеткой. Восходящая часть кривой занимает примерно  $1/200$  долю сек. Амплитуда колебаний более чем в два раза превышает амплитуду колебаний пульса без манжетки. Колебания такой частоты воспринимаются на слух и дают ощущение звука.

При декомпрессии давление в манжетке становится ниже уровня диастолического артериального давления. Кровоток в участке артерии, сдавленной манжеткой, вновь становится непрерывным. Сила и стремительность пульсовых колебаний за манжеткой при этом уменьшаются. Восходящая часть пульсовой волны занимает теперь  $1/20$  сек., все пульсовое колебание протекает еще более медленно и на слух уже не воспринимается.

Мы произвели подобные исследования у 40 человек. Во всех случаях отмечалось резкое нарастание кинетической энергии пульсового удара при прохождении порции крови через участок артерии, сдавленный ман-

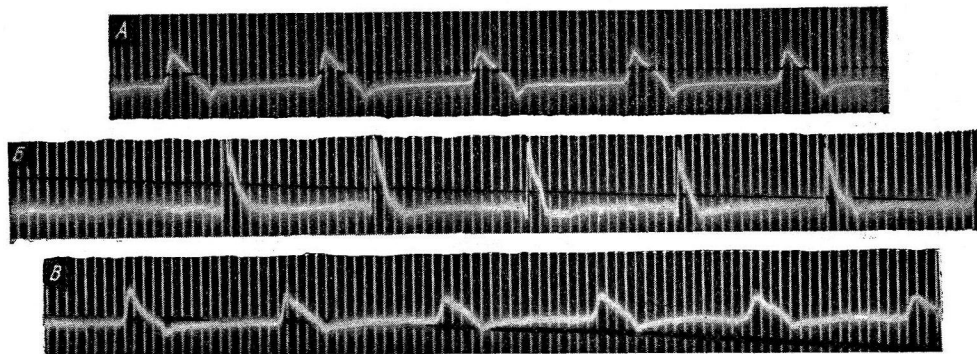


Рис. 3. Изменение характера пульса при сдавливании артерии манжеткой.

Запись пульса в плечевой артерии дистальнее манжетки производилась при помощи пьезодатчика и электрокардиографа. Вертикальные линии — отметка времени ( $1/20$  сек.); темная опускающаяся линия — регистрация давления в манжетке. А — запись пульса в интактной артерии (при давлении в манжетке, равном 0). Б — запись пульса при постепенном понижении давления в манжетке, предварительно поднятого до уровня, превышающего уровень систолического артериального давления. В — непосредственное продолжение Б.

жеткой. Именно эти стремительные удары движущейся крови о массу жидкости и об артериальную стенку за манжеткой являются причиной возникновения тонов, что выявляется при одновременной записи звуковых явлений в артерии и пульса за манжеткой (рис. 4).

Как видно из кривой, при декомпрессии, когда давление в манжетке становится равным 125 мм, первые порции крови проходят за манжетку в дистальный отдел артерии и, ударяя о стенки ее, вызывают появление пульса и тонов. По мере падения давления в манжетке пульсовые колебания артериальной стенки становятся стремительнее и больше, а интенсивность тонов увеличивается. Стремительность пульса за манжеткой сохраняется в течение всего периода звуковых явлений (фазы I, II и III). В момент резкого ослабления звуковых явлений (переход фазы III в IV) пульс за манжеткой изменяется. Он становится менее стремительным и меньшим по высоте. По мере затихания тонов фазы IV пульсовые колебания артериальной стенки становятся все более пологими и растянутыми. В момент, когда давление в манжетке становится меньше диастолического, звуки исчезают, а пульс принимает обычную форму. Амплитуда пульсовых колебаний в момент наибольшей звучности тонов в 4 раза превышает амплитуду пульса в интактной артерии, а скорость пульсового колебания (которая на кривой измеряется длительностью периода между началом и вершиной пульсовой волны) более чем в 10 раз превышает скорость нормального пульсового колебания. Мы произвели 63 подобных исследований с одновременной регистрацией пульса и звуков и получили такие же

результаты. Эти факты свидетельствуют о том, что при сдавлении артерии манжеткой порция крови приобретает скорость (и кинетическую энергию) значительно большую, чем скорость (и кинетическая энергия) в интактной артерии.

Полученные факты показывают, что способ исследования диастолического давления по моменту начала ослабления пульса на сфигмограмме во время постепенного поднятия давления в манжетке, предложенной Джаневеем (Janeway, 1901), Сали (Sahli, 1904), Штрасбургером (Strassburger, 1904) и названный Галлаварденом (Gallavardin, 1921) «инструментальной пальпацией» (описание которого переходит из учебника в учебник), основан на ошибочных представлениях. При сдавлении артерии манжеткой пульс дистальнее манжетки не ослабляется, а усиливается.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Почему же, когда артерия не сдавлена манжеткой и нет препятствий для прохода пульсовой волны, энергия ее обычно недостаточна для возникновения звуков? И почему, как только мы сдавливаем артерию и возникают препятствия для пульсовой волны, она, вместо того чтобы ослабевать, изменяется в обратном направлении? Почему кинетическая энергия порции крови при систоле здесь усиливается во много раз так, что удары ее об артериальную стенку становятся причиной звуков?

Попытки объяснить кажущуюся парадоксальность этих отношений не увенчались успехом. В результате до сих пор не существует теории звукового метода исследования кровяного давления.

На ускорение кровотока обращал внимание еще М. В. Яновский с сотрудниками, считая, что оно зависит от активной перистальтики артерий под манжеткой. Однако эта теория в настоящее время оставлена. Причины резкого ускорения кровотока при сдавлении артерии манжеткой оставались неясными. Больше того, многие авторы и сейчас, говоря об «энергии пульсовой волны», не делают различий между кинетической и потенциальной энергией крови, полагая, что скорость течения крови в артерии пропорциональна величине артериального давления. Средняя скорость движения крови в артериальной системе, т. е. средняя скорость оттока крови из артерий в артериолы

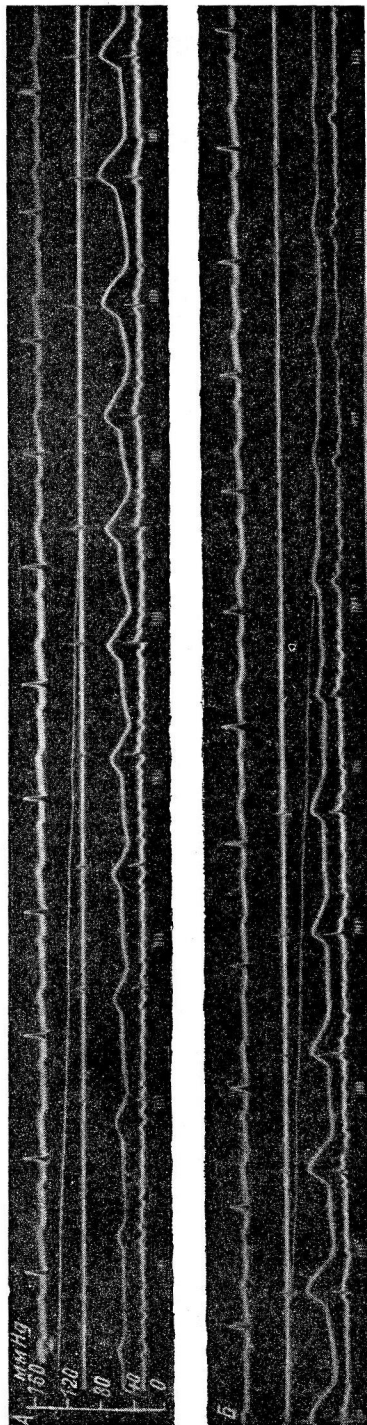


Рис. 4. Изменение характера пульса и звуки в артерии при декомпрессии манжетки. Сверху вниз: электрокардиограмма (2-е отведение), давление в манжетке (тонкая бледная линия), звуки в артерии, осцилляции артериальной стенки, пульс в артерии дистальнее манжетки, отсчетка времени — 1 сек. (расстояние между маленькими зубцами 1/50 сек.). Градуировка манометра дана в начале *верхней* кривой. Б — непосредственное продолжение А.

и вены, при прочих равных условиях действительно пропорциональна величине давления в артерии. Однако эта средняя скорость не имеет прямого отношения к возникновению звуков в артерии.

Звуки обусловлены систолическим ускорением тока крови, т. е. скоростью, которую приобретает кровь в артерии в момент движения пульсовой волны. Это ускорение, как показывают наши исследования, не пропорционально абсолютной величине систолического артериального давления и определяется другими закономерностями. Рассмотрим этот вопрос более подробно.

Ввиду эластичности артериальной стенки сердцу при каждом сокращении не приходится передвигать одновременно всю массу крови в артериях. Систолическая порция крови выбрасывается сердцем только в устье центральных артерий, которые, растягиваясь, вмещают это добавочное количество крови. При этом в течение первых сотых долей секунды давление повышается только в центральных артериях, а в остальной части артериальной системы оно остается в этот момент еще минимальным (диастолическим). Между областями максимального и минимального давления возникает ускорение потока крови, которое распространяется по артерии вместе с распространением зоны повышенного давления и сопровождается растяжением артериальных стенок. Это и есть распространение по артериям пульсовой волны, скорость которой зависит от упругости артерий и достигает нескольких метров в секунду. После прохода вершины пульсовой волны через данный участок артерии ускорение кровотока резко уменьшается, сходит на нет и в крупных артериях может перейти даже в отрицательное (т. е. в обратное — по направлению к сердцу) движение (Mac Donald, 1955). Суммарная средняя скорость движения крови по артерии оказывается значительно меньшей, нежели скорость распространения пульсовой волны. Следует подчеркнуть также, что пророст скорости движения крови в артерии в момент прохождения пульсовой волны не пропорционален величине давления крови в артерии. Зависимость между величиной систолического прироста скорости в артерии и абсолютной величиной давления в артерии является более сложной.

Ускорение движения крови в данном участке артерии в момент прохождения пульсовой волны встречает сопротивление остальной массы крови, заполняющей впереди лежащую часть артерии. Так как кровь (как и всякая жидкость в этих условиях) практически несжимаема, то линейное перемещение крови в данном участке сосуда в момент прохождения пульсовой волны возможно лишь за счет увеличения объема самой артерии (т. е. растяжения артериальной стенки в данном участке). Чем больше растяжима артериальная стенка, тем больший дополнительный объем крови сосуд способен вместить, тем большая масса крови может переместиться по сосуду в момент прохождения пульсовой волны и тем большим (при прочих равных условиях) будет систолическое ускорение кровотока. Наши исследования показывают, что ускорение тока крови в данном участке артерии в момент прохождения пульсовой волны  $U_1$  пропорционально стремительности изгнания крови левым желудочком в артериальную систему, величине пульсового давления и растяжимости артериальной стенки. Эту зависимость можно обозначить математически выражением

$$U_1 = \alpha \frac{P}{T \cdot E}, \quad (1)$$

где  $P$  — величина пульсового давления в артерии,  $E$  — модуль упругости артериальной стенки (обратная величина  $1/E$  отражает степень растяжимости артерии),  $T$  — время изгнания крови левым желудочком в артериальную систему (обратная  $T$  величина  $1/T$  отражает стремительность изгнания крови),  $\alpha$  — коэффициент, зависящий от силы трения крови, вязкости ее, просвета сосуда и других факторов.

В отличие от линейной скорости потока крови скорость пульсовой волны пропорциональна не растяжимости, а упругости артериальной стенки. Чем более упруга артериальная стенка, тем выше волновая и ниже линейная скорости, и, наоборот, чем более растяжима стенка артерии, тем выше линейная скорость и ниже волновая.

Однако артериальная стенка растяжима не беспредельно. С увеличением давления в артерии стенки ее все более растягиваются и возможность к дальнейшему растяжению их уменьшается. Поэтому при прочих равных условиях при более высоком уровне (фоне) давления в артерии растяжимость и связанное с ней систолическое ускорение потока крови уменьшаются (а волновая скорость нарастает).

Сказанное делает понятной одну из причин замедления кровотока и увеличения времени кругооборота у пожилых людей, наступающих при уплотнении (потери эластичности) артериальной стенки, а также при гипертонии. И, наоборот, при некоторых состояниях, сопровождающихся гипотонией, т. е. падением давления и увеличением растяжимости артериальной стенки (т. е. при падении тонуса ее), а также при увеличении стремительности систолы и пульсового давления резко нарастает ускорение кровотока в интактной артерии при систоле, что может сопровождаться появлением тонов в артерии без всякой манжетки («бесконечный тон»).

Однако в обычных условиях систолическое ускорение кровотока недостаточно для того, чтобы вызвать появление звуков в интактной артерии.

При сдавлении артерии манжеткой возникают условия для значительного нарастания скорости порции крови, проходящей при систоле под манжеткой. В сдавленном участке артерии соотношение между скоростью волны и скоростью частичек, как показывают наши исследования, резко изменяется. В том случае, когда давление манжетки превышает диастолическое, артерия во время диастолы практически не содержит крови, она является спавшейся. Если давление в манжетке меньше систолического давления крови, то кровоток здесь возникает отдельными порциями во время систол и является прерывистым. Пульсовая волна ударяет о проксимальный край манжетки, но дальше распространение пульсовой волны прекращается. Под влиянием разности давлений порция крови входит в участок артерии, сдавленный манжеткой, и, раздвигая спавшиеся стенки артерии, движется вперед, заполняя просвет сосуда. В этом участке волна давления не опережает линейного перемещения крови. Передача давления и перемещение крови по времени совпадают, они сливаются в один процесс, так как передача давления может осуществляться здесь только движущейся порцией крови. Скорость этого процесса меньше скорости пульсовой волны, но значительно превосходит величину систолического прироста скорости кровотока (т. е. линейной скорости частичек) в интактной артерии. Величина систолического прироста скорости зависит от относительного прироста объема артерии во время систолы. В интактной артерии этот прирост объема невелик и зависит от модуля упругости артериальной стенки. В сдавленном участке этот относительный прирост объема резко возрастает, так как исходный просвет (и объем) артерии был близок к нулю. Поэтому в сдавленном участке резко увеличивается количество крови, которое может переместиться по сосуду при систоле, и растет линейная скорость ее.

Для примера вспомним, что в случае ранения или перерезки артерии, когда кровь не встречает сопротивления жидкости, заполняющей впереди лежащую часть артерии, скорость ее резко возрастает и кровь бьет из артерии фонтаном. Своеобразный «фонтан» происходит и в сдавленном участке артерии с той разницей, что кровь здесь «вытекает» не в воздушное пространство, а в ранее спавшийся участок сосуда, заполняя его, продолжает «вытекать» в следующий участок и т. д., пока не заполнит всю длину участка, сдавленного манжеткой. Давление воздуха манжетки, которое в данном случае преодолевает кровь, выше давления атмосферного воздуха, и поэтому внутренний «фонтан» не столь стремителен, как при ранении артерии, однако этот внутренний «фонтан» перемещается по всему ходу участка, сдавленного манжеткой. Новый прирост скорости в каждом участке при этом суммируется с предыдущей и дает весьма значительное нарастание конечной скорости и кинетической энергии порции крови.

С большой скоростью порция крови вырывается из-под участка, сдавленного манжеткой и, ударяясь о стенки артерии и массу крови за манжеткой, вызывает появление звуков. Скорость движения порции крови в этом участке зависит от разности между величиной систолического давления крови в артерии и величиной давления воздуха в манжетке и возрастает при декомпрессии.

Как показывают наши исследования, скорость движения порции крови при систоле под манжеткой  $U_2$  определяется выражением:

$$U_2 = \beta \frac{(P_1 - P_2) \cdot L}{\sqrt{P \cdot T \cdot \sqrt{E}}}, \quad (2)$$

где  $\beta$  — коэффициент, зависящий от силы трения крови, вязкости ее, просвета сосудистой стенки, и т. д.,  $P_2$  — давление манжетки,  $P_1$  — систолическое давление крови в артерии,  $L$  — длина сдавленного манжеткой участка артерии,  $E$  — модуль упругости артериальной стенки,  $T$  — продолжительность периода изгнания крови левым желудочком в артериальную систему,  $P$  — пульсовое давление крови.

Вступая в участок артерии под манжеткой, кровь уже обладает определенной скоростью ( $U_1 = \alpha \frac{P}{T \cdot E}$ ), и поэтому окончательная скорость складывается из этих двух скоростей

$$U' = \alpha \frac{P}{T \cdot E} + \beta \frac{(P_1 - P_2) \cdot L}{\sqrt{P \cdot T \cdot \sqrt{E}}}. \quad (3)$$

С этой скоростью порция крови вытекает из-под манжетки в дистальный отдел артерии за манжетку.

В артерии за манжеткой давление крови ( $P_3$ ) обычно устанавливается по принципу сообщающихся сосудов на уровне, одинаковом с давлением в венах конечности за манжеткой, и является, как правило, более низким, нежели уровень давления в артерии до манжетки. Поэтому, вытекая из-под манжетки при давлении ( $P_1$ ) за манжетку, порция крови испытывает дополнительное ускорение, величина которого пропорциональна разности давлений ( $P_1 - P_3$ ) и времени вытекания крови за манжетку. Эта дополнительная скорость может быть выражена уравнением

$$U_2 = \gamma (P_1 - P_3) \cdot t_3, \quad (4)$$

где  $P_3$  — давление крови в артерии за манжеткой,  $P_1$  — систолическое давление крови в артерии,  $t_3$  — время вытекания порции крови за манжетку,  $\gamma$  — коэффициент, зависящий от силы трения крови, вязкости ее, просвета сосуда и т. д.

Общая конечная скорость, с которой порция крови ударяет о стенки артерии за манжеткой, равна сумме этих трех скоростей (линейной скорости крови в артерии до манжетки, скорости движения, которую приобретает кровь под манжеткой, и скорости вытекания крови за манжетку).

$$U = \alpha \frac{P}{T \cdot E} + \beta \frac{(P_1 - P_2) \cdot l}{\sqrt{P} \cdot T \cdot \sqrt{E}} + \gamma (P_1 - P_3) \cdot t_2^1 \quad (5)$$

где коэффициенты  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$  зависят от силы трения, вязкости жидкости, просвета сосуда и других факторов.

Таким образом, кинетическая энергия порции крови, с которой она ударяет о массу крови и стенки артерии за манжеткой (и сила артериальных тонов), при прочих равных условиях пропорциональна стремительности систолы ( $1/T$ ), разности давлений в артерии и в манжетке ( $P_1 - P_2$ ) и обратно пропорциональна упругости артериальной стенки ( $E$ ) и величине давления крови в сосудах конечности за манжеткой ( $P_3$ ).

В начале декомпрессии, когда просвет артерии раскрывается лишь частично, за манжетку проникает лишь небольшое количество крови и энергия ее погашается при первом ударе о стенки артерии за манжеткой. Возникают тоны (фаза I).

Когда давление манжетки от момента начала тонов снижается на 5—15 мм (величину эластического сопротивления артериальной стенки), просвет артерии при систоле раскрывается полностью и масса крови, протекающая под манжеткой, резко возрастает. Энергия ее не погашается при первом ударе. Порция крови продолжает вытекать за манжетку и после первого удара. Это последующее вытекание порции за манжетку (с большой скоростью) ведет к появлению шума. За начальным тоном непосредственно следует шум (фаза II).

При последующей декомпрессии скорость движения порции крови под манжеткой растет, однако масса ее заметно не увеличивается, так как просвет артерии здесь все время раскрывается полностью и дальнейшего нарастания просвета уже не происходит. В результате примерно та же масса крови выбрасывается за манжетку со все возрастающей скоростью. Это приводит к тому, что почти вся порция стремительно выбрасывается за манжетку в первый момент, а время последующего вытекания порции уменьшается. Интенсивность тонов нарастает, а шумы укорачиваются и исчезают совершенно, когда вся порция начинает выбрасываться за манжетку в один момент. Возникают тоны фазы III.

Когда давление в манжетке становится меньше, нежели сумма диастолического давления крови в артерии и эластического сопротивления артериальной стенки, артерия перестает быть полностью сдавленной в диастоле. Возобновляется непрерывность кровотока в артерии и движение пульсовой волны. Снова возникает расхождение между волновой и линейной скоростью. Линейная скорость замедляется, тоны резко ослабевают (или исчезают). Фаза III переходит в IV. Систолическое ускорение крови под манжеткой превышает ускорение в интактной артерии, так как возможность увеличения просвета артерии, частично сдавленной манжеткой, большая, чем у интактной артерии. По мере уменьшения давления в манжетке артерия в диастоле остается все менее суженной и относительное нарастание объема при систоле уменьшается. Это ведет к замедлению кровотока и ослаблению тонов фазы IV. В момент окончания фазы IV, т. е. исчезновения звуковых явлений, давление в манжетке больше не превышает диастолического артериального давления.

Указанные соотношения были выведены нами теоретически из законов движения жидкости в эластических трубках. Они показывают, что в участке артерии, сдавленном манжеткой вследствие резкого увеличения относительного нарастания объема, при движении пульсовой волны появляются условия для значительного нарастания ускорения и кинетической энергии движущейся крови по сравнению с интактной артерией. Основные положения уравнения (5) были подтверждены нами экспериментально с помощью одновременной объективной регистрации ряда процессов в сердечной сосудистой системе.

Понимание природы звуковых явлений позволило ответить на ряд спорных вопросов, выдвигаемых практикой исследования артериального давления человека.

В частности, было показано, что момент появления звуков при декомпрессии манжетки близок к уровню систолического давления крови в артерии, но не всегда совпадает с ним, что зависит от следующих причин. При сдавлении артерии манжеткой возникает некоторое повышение давления перед сдавленным участком при подходе сюда пульсовой волны вследствие явлений гидравлического удара. Кроме того, эластическое сопротивление мягких тканей конечности и самой артериальной стенки

<sup>1</sup> Математический вывод выражений (1), (2), (3), (4), (5) — дан нами в статье, публикуемой в журнале «Биофизика», № 6, 1958.



требует завышения давления воздуха в манжетке. Оба эти фактора ведут к тому, что давление в манжетке для пережатия просвета артерии во время систолы должно превышать величину систолического давления крови в артерии. Они ведут к повышению манжеточного систолического давления. Однако первая порция крови, проникающая под манжетку во время систолы, при движении через участок артерии, сдавленный манжеткой, испытывает значительное сопротивление сил трения, которые возрастают вследствие того, что просвет артерии при этом вначале раскрывается лишь частично. Вследствие этого энергия первой порции крови оказывается недостаточной для преодоления сил трения на всем протяжении сдавленного участка, и для того, чтобы порция крови проникла за манжетку и вызвала появление звуков, необходимо дальнейшее понижение давления в манжетке. Силы трения, таким образом, ведут к снижению манжеточного систолического давления, а гидравлический удар и эластическое сопротивление сосудистой стенки к повышению его. Эти противоположные влияния в известной степени уравновешивают друг друга, и поэтому в обычных условиях звуковое систолическое давление оказывается близким к уровню истинного систолического артериального давления.

Однако при ослаблении энергии сердечной деятельности, например при вялой систоле или при ригидной артериальной стенке, кинетическая энергия порций крови, проникающих под манжеткой, оказывается недостаточной для преодоления сил трения при обычном уровне давления в манжетке. Кровь может проникнуть за манжетку и вызвать звуки лишь при дальнейшей декомпрессии. В этом случае звуковое систолическое давление оказывается значительно более низким, нежели истинное систолическое давление. Осцилляции манжетки (а иногда и пульс за манжеткой) появляются значительно раньше (т. е. при более высоких цифрах давления в манжетке), нежели звуки в артерии. Это расхождение показателей систолического давления по звуковому и пальпаторному методу, являвшееся раньше источником ошибок при определении давления, в действительности может стать ценным диагностическим признаком, указывающим, например, на вялость сердечной деятельности. И, наоборот, при стремительном выбрасывании крови в артериальную систему, достаточном пульсовом объеме (и некотором уменьшении напряжения артериальной стенки), возможно резкое увеличение кинетической энергии крови в артерии, сопровождающееся появлением звуков без всякой манжетки («бесконечный тон»). «Бесконечный тон» считался признаком заболевания или неполноценности сердечно-сосудистой системы. Наши исследования показывают, что это не всегда так.

Момент полного исчезновения звуков при декомпрессии наиболее близок к уровню диастолического давления в артерии (в отличие от высказываний ряда авторов, считавших, что за уровень диастолического давления следует принимать момент перехода фазы III в фазу IV). Однако определение диастолического давления может быть весьма затрудненным из-за артефактов, возникающих вследствие резкого повышения застойного давления крови в сосудах конечности дистальнее манжетки, ведущего к угнетению, а порой и полному исчезновению звуков. Поэтому следует производить изменение давления возможно более быстро и лишь при декомпрессии. Исследовать давление при компрессии не следует, так как при поднятии давления в манжетке кровь из артерии за манжеткой не успевает в должной мере оттекать в венозную систему конечности, и давление в артерии за манжеткой оказывается довольно высоким, что вызывает значительное сопротивление проникающим за манжетку порциям крови и ведет к ослаблению звуков. Разница в показателях давления по звуковому методу при компрессии и декомпрессии зависит от разного уровня давления крови в артерии за манжеткой при компрессии и декомпрессии и разных условий сопротивления проникающим за манжетку порциям крови (см.: Косицкий, 1951).

При исключении артефактов, связанных с застоем крови в сосудах конечности за манжеткой, сила артериальных тонов в известной мере отражает энергию сердечных сокращений. При увеличении систолического объема и увеличении стремительности систолы артериальные тоны усиливаются, при ослаблении энергии сердечных сокращений — ослабевают.

Феномен так называемого «аускультаторного провала» зависит от того, что артериальное давление в некоторых случаях испытывает волнообразные колебания, связанные с изменением тонуса сосудистой стенки (волны 3-го порядка). Указанный феномен («провал») в этом смысле также может явиться дополнительным диагностическим признаком. Понимание природы звуковых явлений дает возможность не только более точно исследовать артериальное давление, но и получить дополнительные диагностические критерии для оценки состояния сердечно-сосудистой системы.

## ВЫВОДЫ

1. При изучении коротковолновых звуковых явлений выявлено, что артериальные тоны представляют собой кратковременные периодические (гармонические) колебания, частотой 300—400 гц и высокой амплитуды.

Шум является серией аperiодических колебаний различной частоты и амплитуды, которые в несколько раз превышают продолжительность тона, но имеют низкую амплитуду. Тоны не являются укороченными шумами. Акустическая природа тонов и шумов различна.

2. Деление коротковских звуков на фазы (фаза тонов I, фаза шумов II, фаза тонов III, фаза конечных тонов IV) не отражает характера звуковых явлений в артерии. Начальные тоны не исчезают во время фазы II, шумы лишь присоединяются к ним. Звуки фазы II в действительности являются комплексными (тон+шум). Комплексный звук субъективно воспринимается как шум из-за явлений маскировки короткого тона продолжительным шумом.

3. Тоны возникают вследствие удара проходящей под манжеткой порции крови о массу крови и стенки артерии за манжеткой. Шумы возникают в массе крови вследствие появления вихреобразного (турбулентного) течения ее. Основной причиной появления тонов и шумов является резкое увеличение скорости движения крови при прохождении ее через участок артерии, сдавленный манжеткой.

4. Появление звуков обусловлено систолическим приростом скорости кровотока в момент прохождения пульсовой волны. Из-за сопротивления жидкости (крови), заполняющей артерию, прирост скорости тока крови в момент прохождения пульсовой волны возможен лишь благодаря увеличению объема артерии вследствие растяжения артериальных стенок. Величина прироста скорости пропорциональна растяжимости артериальной стенки.

5. Напряжение артериальной стенки в участке артерии, сдавленном манжеткой, уменьшается, и относительный прирост объема артерии в момент прохождения пульсовой волны возрастает тем больше, чем меньшим был ее исходный объем, т. е. чем сильнее артерия была сдавлена манжеткой. При этом нарастает также и систолическое ускорение в этом участке.

6. При сдавливании просвета артерии манжеткой в момент подхода пульсовой волны к этому участку возникает разность давлений (разность между систолическим давлением крови и давлением воздуха в манжетке). Скорость движения порции крови через участок, сдавленный манжеткой, зависит от величины этой разности давлений. Данная скорость значительно превышает систолическую скорость в интактной артерии, так как порция крови движется при этом через участок сосуда, практически свободный от крови. Возможность относительного прироста объема артерии здесь значительно увеличена (так как исходный объем был близок к нулю), в момент прохождения порции крови при систоле. Последнее ведет к значительному ускорению кровотока в участке артерии под манжеткой, что сопровождается увеличением кинетической энергии порции крови и возникновением звуков при ударе ее (порции крови) о массу крови (и стенки артерии) за манжеткой.

7. Раскрытие природы коротковских звуковых явлений дает возможность выявить причины расхождения результатов при исследовании давления различными методами, а также причины аномалий звуковых явлений, которые зависят от определенных сдвигов функционального состояния сердечно-сосудистой системы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Быков К. М. (ред.). Учебник физиологии. Медгиз, 1954.  
 Калыберз К. О., Клин мед., 28, 1, 67, 1950.  
 Коротков Н. С., Изв. ВМА, 11, 365, 1905; 12, 254, 1906.  
 Косицкий Г. И., Терапевт. арх., 23, в. 3, 25, 1951; Бюлл. exper. биол. и мед., 43, № 6, 104, 1957; 45, № 2, 26, 1958a; Врач. дело, № 2, 145, 1958b; Сов. мед., 22, № 4, 54, 1958b; Биофизика, 3, № 6, 1958.

- Крылов Д. О., Изв. ВМА, 13, № 2, 3, 4, 114, 221, 319, 1906; Тр. ВМА, 4, 95, Л., 1935.
- Куршаков Н. А., Изв. ВМА, 27, 813, 1913; Тр. 10-го Съезда терапевтов СССР, 1, 1929; Кровообращение нормальное и патологическое. Свердловск, 1947.
- Куршаков Н. А. и Л. П. Прессман. М. В. Яновский (к 100-летию со дня рождения). Медгиз, 1954.
- Савицкий Н. Н., Физиолог. журн. СССР, 20, в. 1, 3, 1936.
- Шварц Н. И. О силе перистальтической артериальной волны в пальцевых артериях. Л., 1924.
- Шварц Н. И. и И. Я. Розеншток, Сов. клиника, 21, 3, 377, 1935.
- Яновский М. В. Курс диагностики внутренних болезней. М., 1923.
- Яновский М. В. и А. И. Игнатовский, Изв. ВМА, 14, № 4, 287, 1907.
- Erlanger J. a. R. Hooker, Am. Journ. Physiol., 40, 82, 1916.
- Gallavardin L. La tension arterielle en clinique. Paris, 1921.
- Janeway Th. C., New York Univ. Bull. Med. Sciences, 1, 105, 1901.
- Mac Donald D. A., Journ. Physiol., 127, 3, 533, 1955.
- Recklinhausen H. Uber Blutdruckmessung und Kreislauf. Dresden, 1940.
- Sahli H., Dtsch. Arch. klin. Med., 81, 493, 1904.
- Strassburger J., Z. klin. Med., 54, 1904.

Поступило 1 VII 1957.

## THEORETICAL FOUNDATION OF THE AUDITORY METHOD OF ARTERIAL BLOOD PRESSURE DETERMINATION

By *G. I. Kositzki*

From the physiological laboratory, Research Institute of Tuberculosis, Moscow

## МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

## НОВАЯ УПРОЩЕННАЯ МЕТОДИКА ГРАФИЧЕСКОЙ РЕГИСТРАЦИИ СЕКРЕЦИИ ЖЕЛУДКА И ДУОДЕНАЛЬНОГО ОТДЕЛЯЕМОГО У ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Ю. Н. Успенский

Физиологическая лаборатория Научно-исследовательского института санитарии и гигиены им. Ф. Ф. Эрисмана, Москва

Графическая регистрация секреции пищеварительных желез имеет несомненное преимущество перед методикой визуального измерения количества секретов градуированными пробирками и цилиндрами.

Преимущество графической регистрации заключается в том, что, во-первых, секретограмма является объективным документом исследования и освобождает экспериментатора от протоколирования опытов и последующего вычерчивания кривых, во-вторых, она может быть использована не только для учета количества отделяемых

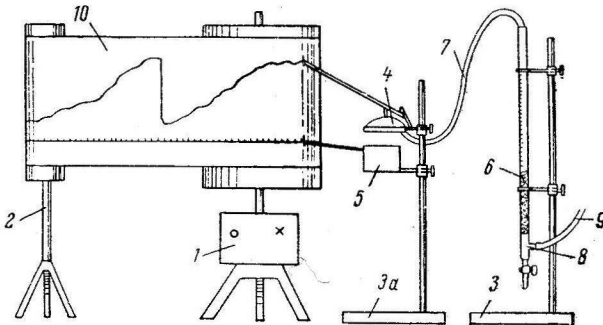


Рис. 1. Установка для графической регистрации желудочной секреции.

Объяснения в тексте.

соков, но и для выяснения характера самого секреторного процесса (величины и скорости соотоделения, периодичности, инертности и пр.). Вследствие этого рисунок секретограммы, специфичный для того или иного раздражителя, отражает функциональное состояние железистого аппарата исследуемого органа, что может служить дополнительным диагностическим показателем при заболеваниях органов пищеварительного тракта.

Не останавливаясь здесь на значении и перспективах использования методики графической регистрации, а также на предложениях других авторов (Хильченко, 1954; Агарков, 1952; Никитин, 1953; Линдаур и Лукач, 1954; Ермаков, 1954; Есипенко, 1956), я позволю себе перейти к описанию нашего способа. В отличие от существующих приборов предлагаемая нами установка не требует специальной аппаратуры и легко может быть смонтирована своими силами. Она дает возможность записывать динамику соотоделения у животных и человека.

Для изготовления установки (рис. 1) требуются: кимограф с удлинителем 1, 2, два штатива 3 и 3а, барабанчик Маррея 4 с писчиком, отметчик времени 5, бюретка на 50—100 мл 6, резиновая трубка для соединения частей 7, тройник с зажимом 8, который надевается на нижний конец бюретки, и тонкий желудочный зонд 9 (при исследовании секреции у человека).

Соединенные резиновой трубкой отдельные части установки (как показано на рисунке) образуют герметически замкнутую систему. Поступающий в бюретку через зонд сок постепенно вытесняет воздух в барабанчик Маррея и приводит в движение писчик, который вычерчивает кривую на медленно вращающемся кимографе.

Для обеспечения пневматической передачи и поступления в бюретку сока необходимо, чтобы вся система была расположена ниже уровня желудка (лучше всего на полу, сбоку от больного), а зонд (перед присоединением к тройнику) заполнен желудочным соком. Заполнение зонда достигается отсасыванием сока из желудка с помощью шприца.

При записи дуоденального отделяемого больной, как обычно, укладывается на правый бок, а система устанавливается на полу перед его постелью.

При фракционном исследовании сок из бюретки периодически выпускается путем снятия на это время зажима с нижнего конца тройника. Воздух из барабанчика Маррея переходит при этом обратно в бюретку, и писчик опускается до исходного уровня. В дальнейшем, по мере вытеснения воздуха из бюретки новой порцией сока,

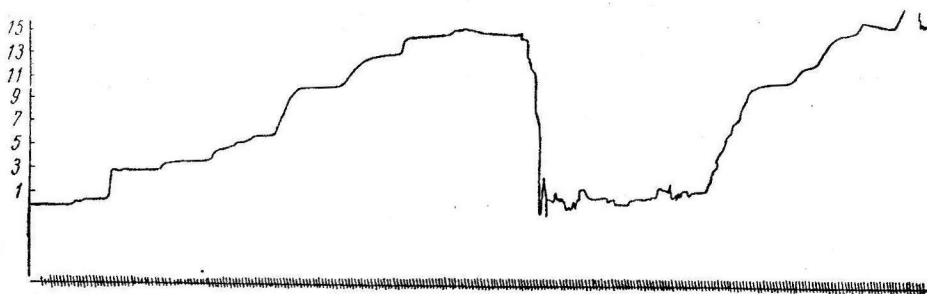


Рис. 2. Желудочная секреторограмма.

По оси ординат — количество сока (в мл); внизу — отметка времени (5 сек).

писчик снова поднимается и вычерчивает соответствующую кривую (рис. 1, 10). Как видно из прилагаемой секреторограммы (рис. 2)<sup>1</sup> кривая секреции обычно имеет ступенчатый вид, что обуславливается, по-видимому, волнообразным характером секреторного процесса.

Частота открытия зажимов и продолжительность записи секреции определяется конкретной задачей исследования и состоянием больного.

По окончании исследования к общему количеству секрета, которое зарегистрировано на ленте кимографа, следует прибавить количество сока, находящееся в желудочном зонде, после чего уже зонд извлекается из желудка.

В опытах на животных принцип работы сохраняется, только вместо желудочного зонда к тройнику присоединяется обычная резиновая трубка с воронкой на конце. Воронка подвешивается непосредственно к фистульному отверстию, из которого сок поступает по резиновой трубке в бюретку.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агарков Ф. Г., Физиолог. журн. СССР, 38, № 4, 515, 1952.  
 Ермаков Н. В., Физиолог. журн. СССР, 40, № 4, 501, 1954.  
 Есипенко В. Е., Физиолог. журн. СССР, 42, № 7, 607, 1956.  
 Ливдаур В. В. и В. А. Лукач, Физиолог. журн. СССР, 40, № 2, 224, 1954.  
 Никитин П. И., Физиолог. журн. СССР, 39, № 4, 205, 1953.  
 Хильченко П. И. В сб.: Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте. Киев, 1954.

Поступило 6 XI 1956.

#### A SIMPLIFIED TECHNIQUE FOR RECORDING GASTRIC SECRETION AND DUODENAL JUICE FLOW IN MAN OR ANIMALS

By Y. N. Uspenski

From the physiological laboratory, F. F. Erissman Institute of Sanitation and Hygiene, Moscow

<sup>1</sup> На прилагаемой секреторограмме зарегистрировано сокоотделение у собаки с павловским желудочком на раздражитель 200 г мяса.

## МЕТОДИКА ВЖИВЛЕНИЯ ЭЛЕКТРОДОВ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ДИАФРАГМЫ

Т. И. Горюнова

Лаборатория сравнительной патологии нервной системы Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР

При исследовании движений диафрагмы методом электромиографии в острых опытах, как правило, пользуются электродами в виде игл, крючков или серфинок, которые вводят в диафрагму либо через вскрытую брюшную полость (Dittler, 1909; Wachelder, 1929; Garcia Ramos, 1956; Meda, Ferroni, 1956), либо путем прокола грудной клетки или брюшной стенки (Горюнова и Морозова, 1957). При необходимости наблюдать животное без наркоза в течение нескольких суток удобнее пользоваться хронически вживленными электродами. Разработанная нами методика подшивания электродов к диафрагме весьма несложна по технике и обеспечивает достаточно надежную регистрацию биотоков.

**Подготовка электродов.**<sup>1</sup> Электродом служит серебряная пластинка толщиной 0.1—0.2 мм, площадь которой зависит от величины диафрагмы (для кроликов и кошек размер 7×6 мм, для собак 10×6 мм). Углы пластинки закругляют и просверливают в них отверстия диаметром в 1 мм. Посредине пластинки припаивают провод так, чтобы его зачищенная часть не выходила за пределы пластинки. Провод нужен многожильный, в хлорвиниловой оплетке, возможно меньшего сечения. Длина провода должна быть не меньше 50—60 см для опытов на кроликах и кошках и около 1 м на собаках.

Затем пластинку слегка выгибают и верхнюю вогнутую часть (с папаянным проводом) 2—3 раза покрывают раствором органического стекла в дихлорэтаноле, тщательно обрабатывая начало оплетки провода. За сутки до операции нижнюю поверхность пластинки очищают и электроды стерилизуют в парах формалина.

**Подшивание электродов.** Брюшную полость вскрывают по белой линии; под диафрагму, с той стороны, где будет подшиваться электрод, подводят салфетку, смоченную физиологическим раствором, отодвигают внутренности к задней и к средней линиям ранорасширителем. Выбирают участок диафрагмы между радиально идущими сосудами, по величине соответствующий подшиваемой пластинке. Затем левой рукой прижимают сверху ребра так, чтобы хорошо был виден нужный участок диафрагмы, и накладывают первый стежок поперек или наискось мышечных пучков (шелк № 2 или № 3, длина нити около 40 см, игла круглая кишечная, тонкая, расстояние между входом и выходом иглы 5—8 мм у собаки и 3—4 у кролика). Нитки выводят на края раны (не перекрещивать!) и накладывают второй стежок на длину пластинки выше или ниже первого стежка и на 5—6 мм правее или левее, так, чтобы пластинка легла наискось и между швами остался неповрежденный проколами продольный пучок мышечной ткани.

Затем концы ниток продевают в отверстия пластинки (провод должен быть наверху) и погружают электрод до соприкосновения с диафрагмой, придерживая пластинку указательным пальцем левой руки, а правой осторожно, чтобы не порвать мышцу, подтягивают нитки (не перепутать пары). Завязывать узлы надо осторожно, следя, чтобы пластинка плотно примкнула к мышце, но слишком затягивать нитки нельзя.

Второй электрод подшивают на расстоянии не менее 1.5—2 см от первого у собаки и 1.0—1.5 см у кролика.

Прикрыв электрод салфеткой или печенью и оставив по одному витку провода у каждого электрода, вынимают салфетку и отпускают внутренности.

**Выведение и фиксация провода.** Если животное будет в опыте 3—5 дней, провода можно вывести в брюшную рану и укрепить в турунде. При более длительных опытах, особенно на собаках, провода лучше выводить на спину. Провода ведут по брюшной стенке до последних ребер, концы их зажимают пезаном. Животное поворачивают на бок, противоположный стороне подшивания. Выбранный участок кожи на спине (между лопатками, ближе к шее) подтягивают возможно ближе к последнему ребру. Надрезают кожу и проводят в разрез длинный пинцет. Доведя его до последнего ребра, прокалывают брюшную стенку. Концами пинцета захватывают провода и вытягивают в кожную рану на спине. Затем зашивают брюшную рану. После этого животное отвязывают, поворачивают спиной вверх, снимают пезан с кожи. Избыток провода укладывают одним-двумя витками под кожей. На кожу накладывают два шва, выше и ниже проводов, концами этих же ниток накрест привязывают каждый провод в отдельности. Концы провода, выведенные наружу, не должны быть длиннее 1—1.5 см.

<sup>1</sup> Электроды были изготовлены в экспериментальных мастерских Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР (заведующий А. И. Бартьгель).

Перед исследованием концы провода зачищают и подпаивают к проводам, идущим к усилителю. Место спая изолируют. Быстрое припаивание под кислотой не вызывает у животных беспокойства и дает наиболее надежный контакт. После исследования провода обрезают по спаям, а в следующем опыте подтягивают провод из запасных витков. Если он идет туго, лучше не снимать шва, а постараться ослабить и подтянуть провод пинцетом. Такой способ выведения проводов удобен при длительности опыта в 1—2 недели. При более длительных наблюдениях можно подпаять выведенные под кожу провода к контактной фистуле, предложенной Н. С. Сукачевым (1956).

Следует отметить, что вживление электродов обеспечивает более естественные условия наблюдения и в острых опытах (нормальная активность диафрагмы восстанавливается через 1—1.5 часа после закрытия брюшной полости швом или зажимами).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Горюнова Т. И. и И. А. Морозова, Бюлл. экспер. биол. и мед., 44, № 9, 36, 1957.  
 Сукачев Н. С., Физиолог. журн. СССР, 42, № 12, 1072, 1956.  
 Dittler R., Arch. f. d. ges. Physiol., 130, H. 8—9, 400, 1909.  
 Garcia Ramos J., Am. Review Tuberc. and Pulm. Dis., 75, 4, 519, 1956.  
 Meda E., A. Ferroni, Boll. Soc. ital. biol. sperim, 32, 6, 500, 1956.  
 Rossier P. H., H. J. Nieporent, H. Pipberger, R. Kälin, Ztschr. f. d. ges. exp. Med., 127, 39, 1956.  
 Wacholder K., Arch. f. d. ges. Physiol., 222, 575, 1929.

Поступило 2 XI 1957.

## TECHNIQUE OF ELECTRODE IMPLANTATION FOR INVESTIGATING THE ELECTRICAL ACTIVITY OF THE DIAPHRAGM

By T. I. Goriunova

From the laboratory of comparative pathology of the nervous system, Institute of Normal and Pathologic Physiology, USSR Academy of Medical Science, Moscow

## ВОЗДУШНЫЙ ПЛЕТИЗМОГРАФ ДЛЯ ЖИВОТНЫХ

Д. А. Ильинский

Научно-исследовательская лаборатория № 1 ВМОЛА им. С. М. Кирова

Применяемая в исследованиях на людях плетизмографическая методика, перенесенная и в эксперименты на животных, не является совершенной. Достоверность полученных с помощью этой методики данных неоднократно и не без основания подвергалась сомнению (Bruns, 1924; Яковлев, 1955; Кондратьев, 1957, и др.). Однако если устранить два момента: сокращения мышц непосредственно в месте приложения плетизмографа и передачу движений с мышц, удаленных от него, — то основания для сомнений исчезают. В предлагаемой модификации плетизмографа указанные недостатки полностью устраняются помещением прибора на лишенной мышц части ушной раковины животного (собаки или кролика), а также фиксацией животных на станке (кролика) или приучением к неподвижному лежанию в положении на боку (собаки).

Специально сконструированный плетизмограф состоит из двух дюралюминиевых пластин (рис. 1). Пластина *Б* с одной стороны снабжена резиновой мембраной (5), герметически соединенной с нею по окружности. Благодаря тому что резина не натянута, между последней и дюралевой пластиной остается замкнутый воздушный промежуток, сообщающийся с регистрирующей частью прибора дюралевой (7) и далее — хлорвиниловой трубками. Для прочного соединения пластин *А* и *Б* служат детали 2, одновременно усиливающие прочность дюралюминиевых пластин (ребра жесткости). Соединение достигается с помощью специальных винтов (3) и нарезных отверстий (4); при этом между пластинами остается промежуток в 5 мм.

Для фиксации пластина *A* покрывается тонким слоем менделеевской замазки и прикладывается к коже внутренней поверхности уха животного, которая у кроликов и большинства собак лишена шерстного покрова и непосредственно сращена с хрящевой основой. Для лучшего контакта резиновой мембраны и кожи уха давление

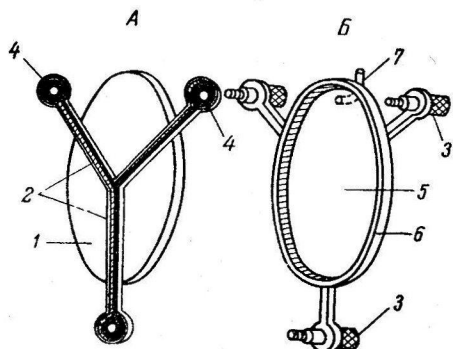


Рис. 1. Внутренняя (*A*) и наружная (*B*) части воздушного плевтизографа для уха собаки.

1 — пластина из дюралюминия; 2 — ребра жесткости; 3 — винты для соединения обеих частей плевтизографа; 4 — нарезные отверстия для винтов; 5 — пластина из тонкой резины; 6 — герметизирующее кольцо из плотной резины; 7 — трубка для соединения с регистрирующей частью прибора.

в плевтизографе должно быть повышено до 3—5 мм рт. ст., т. е. до величины большей, чем может выдержать необходимый для регистрации чувствительный манометр. Обычно применяемый в подобных случаях демпфер несколько снижает чувствительность всей установки. Поэтому мы рекомендуем устройство, схема которого приводится на рис. 2. Описание подобной установки было опубликовано ранее (Ильинский, 1954); здесь мы лишь укажем принцип ее работы. Необходимое давление в плевтизографе создается резиновым баллоном (3). Постоянство давления воздуха обусловлено тем, что величина его поддерживается весом лежащего на баллоне груза. Это давление при открытом кране (5) распределяется равномерно по всей системе и оказывается равным по обе стороны мембраны манометра. Исходное давление в плевтизографе благодаря тщательной герметизации всей системы оказывается компенсированным и при закрытом кране (5), однако даже весьма малые изменения объема уха вызывают повышение или понижение давления воздуха, что регистрируется оптическим манометром в виде изменения

уровня кривой на фотографической записи. Примеры таких записей приводятся на рис. 3. В качестве чувствительного зеркального манометра может быть применена оптическая регистрирующая капсула, описанная в упомянутой выше статье, или манометр, выпущенный Ленинградским институтом точной механики

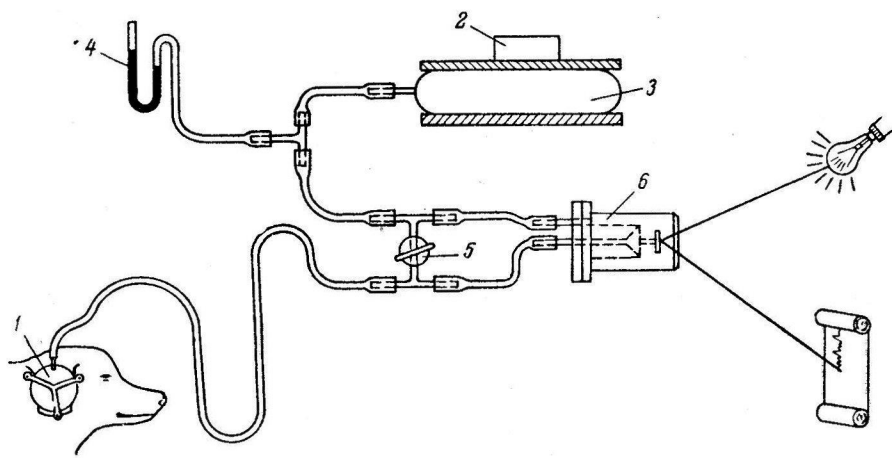


Рис. 2. Схема установки для плевтизографии.

1 — плевтизограф; 2 — груз; 3 — резиновый баллон; 4 — ртутный манометр; 5 — стеклянный кран; 6 — компенсационный манометр.

и оптики для механокардиографа системы Н.Н. Савицкого. В последнем случае манометр должен быть снабжен дополнительным штуцером для соединения воздушного пространства корпуса манометра с системой для поддержания постоянного давления. Риска винта, переключающего манометр в положение «дифференциальной» и «пульсовой» должна находиться посередине между этими положениями. В этом случае манометр работает как «компенсационный».



На рис. 3 приведен образец записи плетизмограмм обеих ушей собаки после частичной денервации одного из них.

Кроме собственно плетизмографии, описанный метод может быть применен и для регистрации изменений объема крупных сосудов (например, сонной артерии), заключенных в кожный лоскут. Как отмечается в работах А. М. Алексанян и Г. Е. Григорян (1952) и др., этот показатель может быть использован для оценки относительной величины кровяного давления. На рис. 3 можно видеть, наряду со снижением уровня плетизмограмм, повышение уровня кривой давления в сонной артерии, наблюдавшееся при орошении слизистой рта 0.25%-м раствором соляной кислоты.

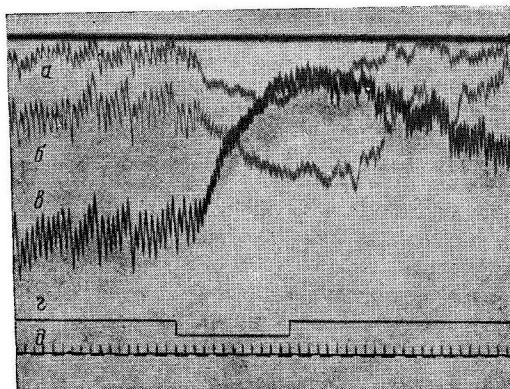


Рис. 3. Сосудодвигательная реакция при орошении слизистой рта собаки 0.25%-м раствором соляной кислоты.

*a* — плетизмограмма частично денервированного уха; *b* — плетизмограмма интактного уха; *v* — относительная величина кровяного давления (объем кожного лоскута с заключенной в нем сонной артерией); *d* — отметка вливания кислоты; *д* — отметка времени (1 сек.).

В заключение следует указать, что описанная методика вполне применима для изучения условных и безусловных сосудистых рефлексов в условиях звуконепроницаемой камеры при нахождении собак в лямках обычного станка, хотя при этом движения собаки могут в некоторой степени сказываться на записи.

#### ЛИТЕРАТУРА

- А л е к с а н я н А. М. и Г. Е. Г р и г о р я н, Изв. АН Арм. ССР, Биол. и сельскохоз. науки, № 10, 71, 1952.  
 И л ь и н с к и й Д. А., Физиолог. журн. СССР, 40, в. 3, 349, 1954.  
 К о н д р а т ь е в Е. Н., Бюлл. экспер. биол. и мед., 43, прилож. к № 1, 54, 1957.  
 Я к о в л е в В. В., Бюлл. экспер. биол. и мед., 40, в. 8, 69, 1955.  
 G r i n s O., München. med. Wochenschr., 43, 1491, 1924.

Поступило 9 XII 1957.

#### A PNEUMATIC PLETHYSMOGRAPH FOR ANIMAL EXPERIMENTATION

By D. A. Ilinski

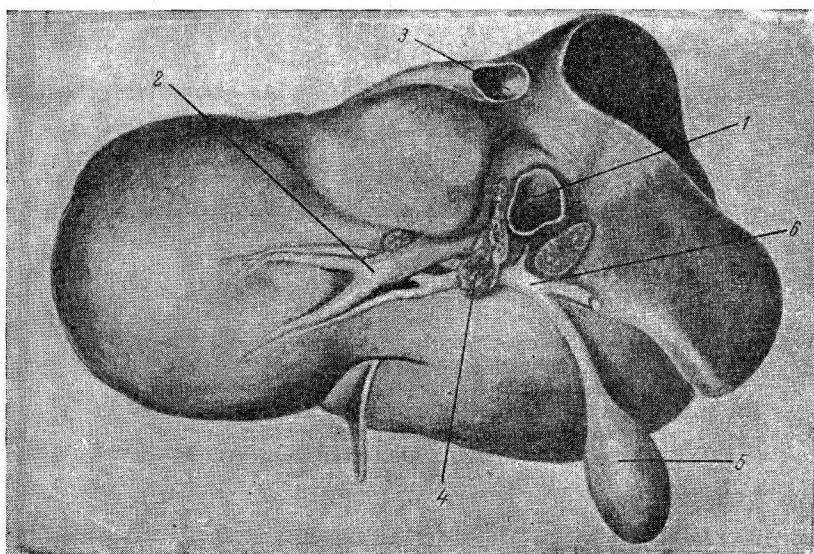
From the research laboratory, S. M. Kirov Military Medical Academy, Leningrad

## АНГИОСТОМИЯ ВОРОТНОЙ ВЕНЫ У ТЕЛЯТ

М. П. Наумов

Лаборатория физиологии и биохимии животных Уральского филиала АН СССР, Свердловск

Ангиостомия как экспериментально-хирургическая методика наложения канюли на глубокие кровеносные сосуды, по Лондону, была разработана применительно к овцам и широко использована для изучения у этих животных углеводного обмена в стенке пищеварительного канала и в печени (Солдатенков, 1946, 1947, 1948, 1951, 1953; В. А. Корякина, 1953, 1955). Были изучены общие закономерности обмена сахара и гликогена в стенке пищеварительного канала и в печени у овец после различных сроков после кормления и при всасывании глюкозы, введенной через рот и внутривенно. Были также установлены начало и конец всасывания из пищеварительного канала и поступления в кровь воротной вены углеводов съеденой овсянки. Обнаруженные особенности в межлужочном обмене углеводов у овец делают необходимым



Печень быка (поверхность, обращенная к внутренностям).

1 — воротная вена, 2 — воротная вена, 3 — задняя полая вена, 4 — лимфатические железы, 5 — желчный пузырь, 6 — проток желчного пузыря.

более глубокое изучение межлужочного обмена у жвачных, особенно у крупного рогатого скота.

Под руководством проф. П. Ф. Солдатенкова нами была разработана методика ангиостомии воротной вены у телят, которая использовалась для изучения межлужочного обмена. Животное подготовлялось в два приема.

Сначала выводилась сонная артерия в кожный лоскут, а затем производили ангиостомию воротной вены. Вторая операция делалась спустя 15 дней после первой. После выздоровления животного кровь для исследования бралась одновременно из сонной артерии и воротной вены.

Своеобразие пищеварительных процессов у крупного рогатого скота требует внимательной диетической подготовки животных к полостной операции. За 3 суток до операции животных прекращали кормить.

Операции производились под общим наркозом. Вводился внутривенно 10%-й раствор хлоралгидрата на физиологическом растворе из расчета 0.25 г на 1 кг веса животного (при температуре 38—40°). Животное фиксировалось в левом спино-боковом положении таким образом, чтобы была свободна правая голодная ямка. Для сохранения такого положения животное оперируется на специальном столе с углублением в середине. Лапаротомия производилась по белой линии живота (от 35 до 40 см), в каудальном направлении от мочевидного хряща. С левой стороны животного два

ассистента руками придвигали к себе (и в каудальном направлении) брюшные органы до обнажения висцеральной поверхности печени и ворота печени.

На рисунке представлено расположение задней полой вены, воротной вены, желчного пузыря с протоком. Обнажается воротная вена. После обнажения воротной вены канюлю вводят в брюшную полость и один конец ее (без ушек) выводится из брюшной полости через прокол стенки живота и кожи в области правой голодной ямки, а другой — с ушками, обмотанными шелковыми нитками № 1, — пришивается к стенке сосуда. Прошивать стенку сосуда нужно очень осторожно, отступя 2 см от места впадения ее в печень. В этом месте сосуд крупный, хорошо доступный. После прошивания сосуда канюля подтягивается к нему и закрепляется узлами. Подтянуть воротную вену пинцетом почти невозможно, так как подвижность печени и сосуда чрезвычайно ограничена. Сальник у телят тоже мало подвижен, тем не менее обертывание канюли сальником, а также закрепление его швами в местах пришивания и выведения канюли из брюшной полости надо производить обязательно. Брюшную полость следует зашивать послойно. На брюшину накладывается непрерывный шов, на мышцы и кожу — прерывистый. Швы снимаются с осторожностью: сначала (на 15-й день) через один шов, а затем (через 20 дней) оставшиеся. После снятия швов животные поступают на опыт.

Используемые нами канюли, сделанные из нержавеющей стали, имеют длину 35 см и внутренний диаметр — 3 мм. Когда животное проснется, ему необходимо дать 1—2 л воды, подогретой до температуры 40°, и хорошего сена или травы. В течение 7—8 дней после операции телят кормят только сеном. До пункции воротной вены открывать канюлю и промывать ее чем-либо не следует, так как в течение этого периода она обычно бывает свободна от экссудата. Возраст оперированных телят был от 3 до 9 месяцев, а живой вес от 71 до 140 кг. Оперированные телята живут долго и могут быть неоднократно использованы в опытах. Например, на телке под кличкой Героиня, оперированной 20 ноября 1955 г., в течение пяти месяцев опыты ставились ежедневно.

В опытах кровь бралась одновременно из сонной артерии и воротной вены всего 8 раз через каждые 30 мин. Если в каждой пробе бралось обычно 10—12 мл крови, то всего в течение опыта из двух сосудов бралось 160—200 мл. Такие кровопускания, по-видимому, не оказывали влияния на состояние животного, так как в течение пяти опытных месяцев телка хорошо росла и развивалась: в среднем давала среднесуточные привесы по 750 г.

У собак и овец пробы крови из сосудов обычно берутся при фиксации животных на столе. У телят мы брали кровь при стоячем положении животного. Во время пункции кровеносных сосудов животные ведут себя спокойно.

#### ЛИТЕРАТУРА

- К о р я к и н а В. А. Всасывание углеводов овсянки у овец по данным, полученным на ангиостомированных животных. Дисс. Свердловск, 1953; Биохимия, 20, в. 3, 377, 1955.
- С о л д а т е н к о в П. Ф., Вестн. животноводства, в. 5, 88, 1946; Физиолог. журн. СССР, 33, № 1, 121, 1947; Обмен сахара и гликогена в стенке пищеварительного тракта и печени по данным на ангиостомированных овцах. Дисс. Гатчина—Свердловск, 1948; Журн. общ. биол., 12, № 5, 346, 1951; Физиолог. журн. СССР, 39, № 1, 97, 1953.

Поступило 1 VIII 1957.

## PORTAL VEIN ANGIOSTOMY IN THE CALF

By *M. P. Naumov*

From the laboratory of animal physiology and biochemistry, USSR Academy of Sciences, Ural Branch, Sverdlovsk

## ИЗ ИСТОРИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

ДМИТРИЙ НИКОЛАЕВИЧ НАСОНОВ

21 декабря 1958 г. исполняется годовщина со дня смерти выдающегося советского цитолога и физиолога члена-корреспондента Академии наук СССР, действительного члена Академии медицинских наук СССР профессора Дмитрия Николаевича Насонова.

Оригинальное направление исследований Д. Н. Насонова удивляет своей цельностью и логической последовательностью; оно объединено общим интересом к изучению основных закономерностей реакции клетки на воздействие среды.



Ранние работы Д. Н. Насонова (1922—1926)<sup>1</sup> были посвящены изучению органоидов клетки в связи с их функцией. В частности, им была доказана связь аппарата Гольджи с секреторными процессами в клетке, а также установлено, что пульсирующая вакуоль простейших является гомологом аппарата Гольджи клеток многоклеточных животных. Эти работы Д. Н. Насонова получили широкую известность и вошли во многие руководства по цитологии и гистологии.

В начале тридцатых годов, изучая функцию аппарата Гольджи с помощью витального окрашивания клеток, Д. Н. Насонов установил, что витальные гранулярные красители, проникающие в клетку и отмишающиеся в ней в виде гранул, располагаются в зоне аппарата Гольджи, т. е. там, где обычно находятся гранулы секрета. При этом цитоплазма и ядро остаются, как правило, совсем не окрашенными или слабо диффузно окрашиваются только цитоплазма. Однако при различного рода неблагоприятных условиях (удушие, повышенная температура, ацидоз, алкалоз и др.) характер витальной окраски

клеток резко изменяется: гранулы красителя уже не обнаруживаются, а цитоплазма и ядро интенсивно окрашиваются диффузно. Различие в характере распределения витальных красителей дало возможность использовать прижизненное окрашивание как показатель функционального состояния клеток.

Был создан большой цикл работ, которые позволили Д. Н. Насонову и В. Я. Александрову создать белковую (денатурационную) теорию повреждения и раздражения (1933—1941 гг.). Было установлено, что при действии на живые клетки самых разнообразных по своей физической и химической природе раздражителей, примененных

<sup>1</sup> Список основных научных трудов Д. Н. Насонова был напечатан в Физиолог. журн. СССР (42, № 1, 126, 1956).

в определенной дозе, наблюдаются следующие изменения: а) образование гранул витальных красителей подавляется; б) цитоплазма и ядро начинают сильно прокрашиваться диффузно как основными, так и кислотными красителями, причем в ряде случаев этот процесс начинается в ядре раньше, чем в цитоплазме; в) уменьшается дисперсность коллоидов цитоплазмы и ядра, приводящая иногда к их желатинизации; г) повышается вязкость протоплазмы; д) повышается концентрация водородных ионов в клетке.

Эти изменения протоплазмы при действии на клетку альтерирующего агента обратимы, если действие внешнего раздражителя не зашло слишком далеко. Указанный комплекс изменений живого вещества при действии альтерирующего агента в обратной фазе был назван Насоновым и Александровым в работах 1934 г. паранекрозом.

В дальнейшем выяснилось, что паранекроз является процессом, развивающимся фазно, подобно парабозу Введенского, и что паранекротические изменения клеток представляют собой субстанциональную основу парабозотического процесса. Было показано, что в основе паранекроза лежат изменения клеточных белков, близкие по своей природе к начальным фазам денатурации нативных протеинов. Работы, посвященные анализу взаимодействия клетки с внешними факторами среды, были обобщены Насоновым и Александровым в монографии «Реакция живого вещества на внешние воздействия. Денатурационная теория повреждения и раздражения» (1940 г.), удостоенной в 1943 г. Сталинской премии.

Первоначально паранекроз, возникающий при действии на клетку различных раздражителей, рассматривался преимущественно как обратимое повреждение и лишь высказывалось предположение, что и в основе физиологического возбуждения лежит тот же комплекс субстанциональных изменений.

Это предположение подтвердилось серией работ, выполненных Д. Н. Насоновым и его сотрудниками уже в послевоенное время. Было убедительно показано, что при нормальном (физиологическом) возбуждении мышечной, нервной, железистой и других тканей наблюдаются паранекротические изменения. Это дало основание Д. Н. Насонову рассматривать паранекроз как реакцию, лежащую в основе как обратимого повреждения, так и нормального возбуждения.

Денатурационная теория повреждения и возбуждения, показывающая ведущую роль белка в жизнедеятельности клетки, является крупнейшим вкладом в развитие биологической науки. На основании этой теории была разработана количественная методика, позволяющая оценивать функциональное состояние клетки по связыванию витальных красителей. Особое значение методика витальной окраски имеет при работе с так называемыми «непроводящими» тканями, определение состояния которых до сих пор представляло большую трудность, или при изучении действия таких доз раздражителя, которые еще не вызывают регистрируемой другими методами ответной реакции ткани.

При помощи этого метода Д. Н. Насонову и его сотрудникам удалось, например, установить субстанциональные изменения в нервной, железистой и мышечной тканях при действии на них слышимых звуков разной силы и частоты (1947—1950 гг.). Метод витальной окраски в настоящее время нашел широкое применение в различных областях биологии и медицины.

Д. Н. Насоновым и его коллективом было уделено большое внимание проблеме механизма действия наркотиков. Было показано, что основным свойством типичных наркотиков является способность этих веществ осуществлять адсорбционную блокаду мицеллярных поверхностей протоплазмы.

Изучение реакции протоплазмы на внешние воздействия показало, что паранекротические изменения сопровождаются изменениями проницаемости клетки различными веществами.

Ряд полученных в этой области фактов не укладывался в господствующую мембранную теорию, согласно классическим представлениям которой характерное для клетки распределение веществ между протоплазмой и средой обуславливается существованием гипотетической полупроницаемой мембраны. Было обнаружено, что животные и растительные безвакуольные клетки не могут быть уподоблены осмометру, как это следует из мембранной теории. Экспериментальные данные позволили Д. Н. Насонову сделать вывод, что увеличение проницаемости клетки зависит не от увеличения пропускной способности мембраны, а от изменения сорбционных свойств протоплазмы. Критика классических представлений мембранной теории о пассивноосмотической сущности явления проницаемости, развернутая Д. Н. Насоновым еще в середине 30-х годов, имела прогрессивное значение и привела в дальнейшем к созданию фазовой (сорбционной) теории проницаемости.

Согласно этой теории, особенности распределения веществ между клеткой и средой объясняются, во-первых, тем, что протоплазма представляет собой коацерватную систему, в которой вода находится в связанной форме и потому обладает иной, нежели свободная вода среды, растворяющей способностью, и, во-вторых, способностью белков протоплазмы адсорбировать и химически связывать растворенные вещества. Эти два фактора обеспечивают асимметрию в распределении электролитов между клеткой

и средой, а также равномерное и достаточное поступление в клетку метаболитов при очень широких колебаниях концентрации их в среде.

Функциональные изменения клеточной проницаемости объясняются сдвигами в сорбционной активности всей протоплазмы и в первую очередь изменениями сорбционных свойств клеточных белков, с которыми тесно связаны сдвиги в биохимической и физиологической активности клетки. В свою очередь, сорбционная активность протоплазмы поддерживается на определенном уровне за счет клеточного метаболизма.

Исследования в области клеточной проницаемости привели Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова (1944—1949 гг.) к пересмотру мембранной теории биоэлектрических явлений и выдвинуто представлений о фазовой природе биоэлектрических потенциалов. Согласно этой точке зрения, при возбуждении и повреждении клеток протоплазма теряет фазовые свойства, происходит распад белково-электролитного комплекса и переход электролитов в свободное состояние, что ведет к возникновению на границе интактной и возбужденной или поврежденной протоплазмы диффузионного и фазового потенциалов.

При изучении реакции протоплазмы на внешние воздействия было показано, что паранекротические изменения характеризуются такими признаками возбуждения, как электронегативность, рефрактерность и т. п. На основании этих данных Д. Н. Насонов пришел к выводу о глубоком родстве местного и распространяющегося возбуждения, что было созвучно представлениям о природе возбуждения, выдвинутым на основе изучения деятельности нервного проводника создателем учения о парабозе Н. Е. Введенским. Д. Н. Насонов неоднократно отмечал, что парабоз и паранекроз характеризуют с разных сторон одно и то же явление — местную реакцию живой системы на внешние воздействия. Ученик и последователь Н. Е. Введенского А. А. Ухтомский уже в первый период работы Д. Н. Насонова по паранекрозу высоко оценил важность этого направления исследований и назвал его «драгоценной новинкой» для учения о парабозе.

Монистическое понимание природы возбуждения легло в основу созданной Д. Н. Насоновым градуальной теории возбуждения, теории, устанавливающей количественные взаимоотношения между величиной раздражения и величиной ответной реакции, с вытекающими из этих взаимоотношений следствиями о закономерности перехода одного вида возбуждения в другой и о характере распространения возбуждения. Градуальная теория была сформулирована Д. Н. Насоновым в 1948 г. К этому времени им и его сотрудниками был получен обширный материал о количественных отношениях между раздражением и тем или иным признаком местной реакции. Было показано, например, что скорость наступления наркоза, величина контрактуры, увеличение сорбции витальных красителей связаны с интенсивностью воздействий (концентрация, температура и т. д.) градуальной зависимостью, выражающейся в большинстве случаев S-образной кривой.

Д. Н. Насонов предположил, что такая же зависимость имеет место и в случае возникновения распространяющегося возбуждения. Известно, что и в настоящее время многие физиологи разграничивают местное и распространяющееся возбуждение, считая первое градуальным, а второе — подчиняющимся закону «все или ничего». Согласно же теории Д. Н. Насонова, электрическая реакция в месте раздражения всегда находится в градуальной зависимости от силы раздражения. Эта зависимость выражается S-образной кривой, если величину электрического раздражения и величину ответной реакции ткани отложить на осях координат в одинаковом масштабе.

Исходя из теории «малых токов» Германа и анализа S-образной кривой, точка перегиба которой лежит на биссектрисе координатного угла, Д. Н. Насонов развил следующие представления о возникновении и распространении возбуждения.

При слабых, допороговых раздражениях возникает ответная реакция, меньше величины раздражения, которая, в свою очередь, вызывает в соседнем участке реакцию еще меньшей величины, т. е. возбуждение распространяется с декрементом и затухает на некотором расстоянии от места раздражения. При надпороговом раздражении возникающий импульс больше, чем стимул, его вызвавший и распространяется он с инкрементом. Если еще усилить раздражение, то ответная реакция опять становится меньше, чем раздражение, и вновь имеет место проведение с декрементом. Благодаря инкрементному распространению при надпороговых раздражениях и декрементному при сверхпороговых, величина проведенного импульса устанавливается на определенном уровне и автоматически поддерживается на нем путем саморегуляции. Таким образом, при градуальности ответа в месте раздражения на некотором расстоянии от него вдоль по волокну распространяется одинаковый, не зависящий от силы раздражающего стимула импульс (что и находит свое отражение в так называемом законе «все или ничего»). Десять лет, прошедшее с того момента, когда впервые была сформулирована градуальная теория, доказали справедливость идей и силу научного предвидения Д. Н. Насонова. Работами Д. Н. Насонова и коллектива его сотрудников при изучении реакции в месте ее возникновения был показан S-образный характер зависимости между силой раздражения и величиной ответной реакции в различных проводящих образованиях (нерв, нервное волокно, мышечное волокно) и были подтверждены вытекающие из этой зависимости следствия: декрементное распро-

странение подпорогового возбуждения, инкрементный «разбег» потенциала действия, превышение максимальной реакцией в месте раздражения величины бегущего импульса и наличие декрементного распространения максимальной местной реакции до уровня отрегулированного импульса.

Было также показано, что при изменении функционального состояния ткани положение и форма S-образной кривой меняются, что сопровождается переходом от одной формы активности проводящей ткани к другой (декрементное проведение, бездекрементное проведение, ритмическая активность).

Градуальная теория хорошо экспериментально обоснована для нервного проводника. Но ее содержание этим не исчерпывается. Теория Д. Н. Насонова может рассматриваться как важнейшая общепатологическая концепция, открывающая широкие перспективы для исследования закономерностей и механизмов реакции живой системы на внешние воздействия.

В последние годы наряду с градуальной теорией возбуждения Д. Н. Насонов и его сотрудники разрабатывали также ряд других проблем общей физиологии.

Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь (1953—1955 гг.) показали, что зависимость между силой раздражающего стимула и его длительностью для самых разнообразных

объектов лучше всего определяется эмпирическим уравнением  $i = \frac{a}{t^n} + b$ . Анализ кривой сила—длительность привел Д. Н. Насонова к выводу, что хронаксия не может правильно характеризовать время, необходимое для возникновения возбуждения в ткани. Вместо хронаксиметрической методики измерения возбудимости им было предложено определение констант, характеризующих возбудимость ткани к действию токов достаточно большой ( $b$ ) и достаточно малой ( $a$ ) длительности.

В ряде работ Д. Н. Насоновым (1956—1957 гг.) было обнаружено, что краткосрочная и долгосрочная константы возбудимости могут изменяться неодинаково или даже прямо противоположно. Так, при охлаждении и нагревании нервов и мышц различных холоднокровных и теплокровных животных имеет место перекрест кривых силы—длительности. Перекрест кривых силы—длительности рассматривался Д. Н. Насоновым как своеобразный механизм терморегуляции, благодаря которому возбудимость тканей холоднокровных животных к стимулам адекватной длительности остается стабильной при переменах температуры окружающей среды.

Итогом напряженных творческих исканий Д. Н. Насонова и его коллектива за последние 15 лет явилась новая монография: «Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение», работу над которой Д. Н. Насонов закончил незадолго до своей смерти и которая вскоре должна выйти в свет.

Даже этот весьма беглый перечень основных этапов творческого пути Д. Н. Насонова характеризует его как ученого широкого кругозора и подлинного новатора в науке. Д. Н. Насонов является создателем крупнейшей в СССР цитологической школы и физиологического направления в советской цитологии.

Творческий путь, пройденный Дмитрием Николаевичем Насоновым, нашел свое отражение в его взглядах на задачи и пути развития цитологии. Цитологию Д. Н. Насонов понимал не как узкую морфологическую дисциплину, а как область знания, комплексно разрабатывающую общие, основные закономерности жизнедеятельности клеток. В связи с этим именно Д. Н. Насонову Президиум Академии наук СССР поручил организовать в Ленинграде Институт цитологии. Институт должен стать ведущим учреждением в этой области. Разработка научного наследия Дмитрия Николаевича Насонова, по праву принадлежащего к лучшим достижениям советской науки, — важнейшее условие успешного решения стоящих перед Институтом задач.

*А. С. Трошин, А. А. Варенинов, С. А. Кроленко  
и Н. Н. Никольский.*

DMITRI NIKOLAEVITCH NASONOV

By *A. S. Troshin, A. A. Vereninov, S. A. Krolenko and N. N. Nikol'ski*

Leningrad

## ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ СТАТЕЙ,

помещенных в т. XLIV «Физиологического журнала СССР  
им. И. М. Сеченова» за 1958 г.

- А в р о р о в В. П. К вопросу о нервной регуляции мозгового кровообращения. № 5, стр. 404.
- А д а м Г. Методика изучения интерцептивных рефлексов при раздражении. № 6, стр. 593.
- А л ь д ж а л о в а Н. А. Фармакологические воздействия на сверхмедленные колебания потенциалов коры головного мозга в сопоставлении с электрограммой. № 9, стр. 793.
- А л е к с е е в а Т. Т. Роль нервных и гуморальных факторов в поддержании пищевой возбудимости у неразлежившихся близнецов. № 4, стр. 295.
- А л е к с е е в а Т. Т., Е. Л. Г о л у б е в а, И. А. З а ч и н я е в а и др. Петр Кузьмич Анохин (к 60-летию со дня рождения). № 4, стр. 273.
- А л и е в А. А. Влияние прозерина на двигательную функцию пищеварительного тракта у овец. № 1, стр. 57.
- А н о х и н П. К., Е. Б. Б а б с к и й, Н. К. В е р е щ а г и н, А. Н. К а б а н о в, Н. В. Т у ч к о в, А. О. Д о л и н. Николай Владимирович Тимофеев (1896—1958). № 9, стр. 904.
- А н т и п о в В. В., см. Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов, С. В. Толова, Л. С. Ульяновский.
- А р о н о в а Г. Н., см. Маршак М. Е. и Г. Н. Аронова.
- А р о н о в а Г. Н. и Т. А. М а е в а. Изменение вечного кровообращения у собак под влиянием болевых и сильных звуковых раздражителей. № 10, стр. 952.
- А р х и п о в Г. Н. Методика наложения хронической фистулы матки лошади. № 1, стр. 71.
- А ф а н а с ь е в а А. В., см. Успенский Ю. Н. и А. В. Афанасьева.
- Б а б а е в а Е. А., см. Золина З. М., С. И. Крапивенцева, Е. А. Бабаева, Е. В. Падоба.
- Б а б к и н П. С. К вопросу становления рефлекторной деятельности в раннем постнатальном онтогенезе человека. № 10, стр. 922.
- Б а б с к и й Е. Б., см. Анохин П. К., Е. Б. Бабский, Н. К. Верещагин, А. Н. Кабанов, Н. В. Тучков и А. О. Долин.
- Б а б у ш к и н В. И., П. К. И с а к о в, В. Б. М а л к и н, В. В. У с а ч е в. Изучение биоэлектрической активности скелетной мускулатуры у человека при действии радиальных ускорений. № 1, стр. 10.
- Б а б у ш к и н В. И., П. К. И с а к о в, В. Б. М а л к и н, В. В. У с а ч е в. Дыхание и газообмен у человека при действии радиальных ускорений. № 4, стр. 342.
- Б а к е е в а Е. Н. и Б. П. У т е х и н. Роль функционального состояния желудочных желез в секреторной деятельности желудка у свиней. № 11, стр. 1077.
- Б а л о н о в Л. Я. и А. Е. Л и ч к о. Об изменении некоторых условных и безусловных рефлексов в процессе развития инсулиновой комы. № 3, стр. 194.
- Б а с а н Л. и И. Л о в д ж и е в. Методика для исследования по радио дыхания во время труда и спортивных упражнений. № 8, стр. 773.
- Б а т р а к Г. Е., В. И. Л и н е н к о и С. И. Х р у с т а л е в. Методика вживления электродов. № 10, стр. 1001.
- Б е б ч у к С. Л. К методике физиологического изучения сокращения матки лошади. № 1, стр. 73.
- Б е л е х о в а М. Г. К вопросу о кровообращении в венозных синусах мозга. № 12, стр. 1111.
- Б е л ь т ю к о в В. И. и М. Р. М о г е н д о в и ч. Рецензия на учебное пособие для государственных университетов и педагогических институтов «К. П. Голышева и С. И. Гальперин. Физиология человека и животных» Изд. «Советская наука». Москва, 1956 г. № 3, стр. 268.
- Б е р и т о в И. С. О роли коры больших полушарий в пространственной ориентации. № 11, стр. 1017.
- Б и а н к и В. Л. Влияние частичной перерезки мозолистого тела (corpus callosum) у собаки на дифференцированные зрительных, звуковых и кожных раздражителей. № 8, стр. 701.
- Б и р ю к о в Д. А. Заметки об основных этапах развития рефлекторной теории



- (к 100-летию со дня рождения Чарльза Шеррингтона). № 1, стр. 77.
- Бирюков Д. А. Состояние физиологических исследований в Финляндии. № 4, стр. 388.
- Бирюков Д. А., Ф. П. Ведяев, Т. М. Загорулько, А. И. Карямян. Крупный вклад в развитие сравнительной физиологии. № 6, стр. 595.
- Бирюков Д. А., Ф. П. Ведяев. 40 лет издания «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова». № 11, стр. 1009.
- Богатырева В. И., см. Вакслейгер Г. А., В. И. Богатырева и В. Н. Наследков.
- Будылин В. Г. и Н. А. Левшунова. Состояние высшей нервной деятельности после экспериментальной травмы седалищного нерва. № 6, стр. 513.
- Бункина Л. С. К физиологии амниотических движений куриного зародыша и методика их регистрации. № 8, стр. 461.
- Бутхузи С. М., см. Нарикашвили С. П. и С. М. Бутхузи.
- Вакслейгер Г. А., В. И. Богатырева и В. Н. Наследков. Влияние кофеина и брома на рефлекторную возбудимость дыхательного центра. № 5, стр. 433.
- Василевская Н. Е. Применение электрофизиологических показателей в изучении интероцептивных условных рефлексов. № 3, стр. 181.
- Васильев А. И. Методика безусловного раздражения неповрежденного мочевого пузыря человека с автоматической регистрацией внутрипузырного объема и давления. № 10, стр. 997.
- Васильева В. Ф. О влиянии денервации на функцию почки. № 3, стр. 236.
- Васильева В. Ф. Влияние адреналина на функцию почек. № 5, стр. 450.
- Ведяев Ф. П., см. Бирюков Д. А., Ф. П. Ведяев, Т. М. Загорулько, А. И. Карямян.
- Ведяев Ф. П., см. Бирюков Д. А. и Ф. П. Ведяев.
- Верещагин Н. К., см. Анохин П. К., Е. Б. Бабский, Н. К. Верещагин, А. Н. Кабанов, Н. В. Тучков и А. О. Долин.
- Верещагин Н. К. и Е. Ф. Ларин. Научная конференция Западно-Сибирского объединения физиологов, биохимиков и фармакологов. № 6, стр. 603.
- Владимирова И. А. К вопросу о периелектротонических и околопарабютических потенциалах в нерве. № 6, стр. 570.
- Влк Я. Я. и В. А. Лукач. Влияние хлорпромазина (аминазина) на деятельность изолированного сердца. № 4, стр. 365.
- Волжина Н. С., см. Клоссовский Б. Н. и Н. С. Волжина.
- Волкова И. Н. О значении ацетилхолина в изменении функционального состояния спинномозговых центров. № 3, стр. 187.
- Воронцов Д. С. О состоянии нерва при его альтерации. № 11, стр. 1026.
- Гавличек В. Электроэнцефалографическая характеристика условно-рефлекторной оборонительной доминанты. № 4, стр. 305.
- Ган П. К вопросу о развитии терморегуляторного полипное у щенков. № 1, стр. 23.
- Гаранина И. П. К вопросу об участии тиамин в реализации действия ацетилхолина на мышцу. № 3, стр. 249.
- Гарбер Е. И. Методика количественной регистрации условных и безусловных двигательных рефлексов. № 4, стр. 383.
- Глебовский В. Д. Данные о рефлексах при растяжении разгибательных мышц и раннем постнатальном онтогенезе. № 4, стр. 334.
- Глезер В. Д., Б. Х. Гуревич и Л. И. Леушина. Об электрических ответах в теменной области собак на световой и звуковой раздражители (хронические опыты). № 9, стр. 820.
- Годин В. П. и С. И. Горшков. Методика определения времени рефлекторных реакций. № 5, стр. 496.
- Голодов И. И. Методика динамической регистрации содержания углекислого газа в альвеолярном воздухе. № 8, стр. 776.
- Голодов И. И. Значение условных дыхательных рефлексов в регуляции дыхания. № 11, стр. 1056.
- Голубева Е. Л., см. Алексеева Т. Т., Е. Л. Голубева, И. А. Зачиняева и др.
- Горшков С. И., см. Годин В. П. и С. И. Горшков.
- Горюнова Т. И. Методика вживления электродов для изучения электрической активности диафрагмы. № 12, стр. 1160.
- Гурвич А. М. Влияние длительности клинической смерти, вызванной обескровливанием, на характер восстановления электрической активности коры мозга у собаки. № 5, стр. 424.
- Гуревич Б. Х., см. Глезер В. Д., Б. Х. Гуревич, и Л. И. Леушина.
- Гусельников В. И. и В. И. Иванова. Электрические реакции мозжечка рыб, черепах и голубей при действии внешних раздражителей. № 2, стр. 118.
- Давыдов А. Ф. К методике изучения двигательной активности сельскохозяйственных животных. № 3, стр. 264.
- Данилов И. В., Н. Н. Кудрявцева, А. И. Науменко. Петр Степанович Кушалов (к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной,

- педагогической и общественной деятельности), № 10, стр. 911.
- Д а н и л о в а Л. К. Нарушение условного пищевого рефлекса на электрический ток после спибок. № 6, стр. 505.
- Д а н с к е р В. Л. Метод прижизненной микроскопии сосудов уха кролика. № 1, стр. 62.
- Д ж а м у с о в а Т. А. Исследование местного стойкого возбуждения мышцы при длительном действии на нее хлористого натрия. № 7, стр. 664.
- Д о б р о н р а в о в С. Н. Прибор для анализа электрокардиограмм и других осциллографических записей. № 2, стр. 173.
- Д о л и н А. Ф., см. П. К. Анохин, Е. Б. Бабский, Н. К. Верещагин, А. Н. Кабанов, Н. В. Тучков и А. Ф. Долин.
- Д у б и к а й т и с Ю. В. и В. В. Усов, Электроды для электрокортикографии в условиях операционной. № 3, стр. 256.
- Ж и р м у н с к и й А. В. К вопросу о парабитической природе реакции скелетных мышц млекопитающих на денервацию. № 6, стр. 577.
- З а г о р у л ь к о Л. Т., Т. М. Загорулько и Н. А. Мушкина. О роли физиологических процессов в сетчатке и в коре головного мозга в формировании следовых ощущений у человека. № 4, стр. 286.
- З а г о р у л ь к о Т. М., см. Загорулько Л. Т., Т. М. Загорулько и Н. А. Мушкина.
- З а г о р у л ь к о Т. М., см. Бирюков Д. А., Ф. П. Ведяев, Т. М. Загорулько, А. И. Карамян.
- З а г о р у л ь к о Т. М. Электрофизиологическое изучение деятельности зрительного анализатора лягушки. № 10, стр. 928.
- З а х а р о в В. А., см. Розенблат В. В. и В. А. Захаров.
- З а ч и н я е в а И. А., см. Алексеева Т. Т., Е. Л. Голубева, И. А. Зачиняева.
- З е в а л ь д Л. О. Влияние длительного введения доз витамина D на условно-рефлекторную деятельность. № 10, стр. 984.
- З е ф и р о в Л. Н. и Г. И. П о л е т а е в. О некоторых механизмах рефлекторной контратуры передней брюшной стенки. № 1, стр. 45.
- З и м к и н а А. М. Ретикулярная формация и ее роль в регуляции функций мозга в норме и патологии. № 4, стр. 369.
- З о л и н а Э. М., С. И. К р а п и в и н ц е в а, Е. А. Б а б а е в а, Е. В. П о д о б а. К физиологическому обоснованию режима работы на конвейере. № 2, стр. 89.
- И в а н о в Ю. Н., см. Сиротинин Н. Н., Н. А. Меркулова, Б. Я. Песков и Ю. Н. Иванов.
- И в а н о в а В. И., см. Гусельников В. И. и В. И. Иванова.
- И в а н о в С. Н. Последствия удаления коры большого мозга у собак с гемисекцией спинного мозга на уровне верхних шейных сегментов. № 2, стр. 110.
- И л ь и н а А. И. и А. В. Т о н к и х. К механизму рефлекторной секреции адреналина. № 4, стр. 327.
- И л ь и н а А. И. и С. И. Т е п л о в. К механизму изменений электрокардиограммы при болевом раздражении. № 8, стр. 720.
- И л ь и н с к и й Д. А. Воздушный плевтизограф для животных. № 12, стр. 1161.
- И л ь и н с к и й Д. А. и В. И. К у з н е ц о в. Методика определения некоторых гемодинамических показателей у собак в хроническом эксперименте. № 6, стр. 586.
- И м е н н о й у к а з а т е л ь а в т о р о в статей, помещенных в т. XLIV «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова» за 1958 г.
- И с а к о в П. К., см. Бабушкин В. И., П. К. Исаков, В. Б. Малкин, В. В. Усацев.
- И т а р у Ш и м а, см. Хидеоми Цуге, Чанг Гуй-юс, Шигели Гайаши и Итару Шима.
- И т и н а Н. А. Физиологическая характеристика мышцы лимфатического сердца головастика. № 2, стр. 134.
- К а б а н о в А. Н., см. Анохин П. К., Е. Б. Бабский, Н. К. Верещагин, А. Н. Кабанов, В. Н. Тучков, А. Ф. Долин.
- К а р а е в А. И., Н. А. М у ш к и н а. Влияние раздражения механорецепторов мочевого пузыря на электрические процессы в скелетных мышцах. № 1, стр. 14.
- К а р а м я н А. И. Влияние симпатиадреналовой системы на рефлекторную деятельность высших отделов центральной нервной системы. № 4, стр. 316.
- К а р а м я н А. И. Проблемы механизмов образования временных связей. (Третьи Гагрские беседы). № 6, стр. 599.
- К а р а м я н А. И., см. Бирюков Д. А., Ф. П. Ведяев, Т. М. Загорулько, А. И. Карамян.
- К а р п е н к о Л. Н., Я. П. С к л я р о в. Роль нервных и гуморальнохимических факторов в восстановлении секреторной функции желудочных желез. № 10, стр. 969.
- К в а с н и ц к и й А. В. и В. А. К о н ю х о в а. Прибор для количественного учета и кимографической регистрации слюноотделения у животных. № 6, стр. 590.
- К в а с о в Д. Г. «Проблемы современной физиологии нервной мышечной системы». Сборник трудов, посвященный И. С. Бериташвили в связи с 70-летием со дня рождения. № 5, стр. 502.

- К в а с о в Д. Г. и А. К. Ф е д о р о в а - Г р о т. Павел Юрьевич Ростовцев и оценка его научной деятельности И. П. Павловым. № 1, стр. 82.
- К ей л и н а Р. Я. и Е. И. К о м а р о в. О рефлекторных механизмах изменения уровня сахара крови при местном облучении тонкого кишечника радиоактивным стронцием. № 2, стр. 148.
- К е с а р е в а Е. П., см. Макаров П. О., Е. П. Кесарева, Л. С. Рахмилевич и И. Г. Трофимов.
- К и б я к о в А. В. и Х. С. Х а м и т о в. К механизму трофического влияния ганглиозного аппарата на постганглионарное звено в иннервации гладкой мышцы. № 8, стр. 747.
- К л о с с о в с к и й Б. Н. и Н. С. В о л ж и н а. Методика удаления всех сосудистых сплетений мозга в эксперименте. № 4, стр. 386.
- К о г а н А. Б. Об электрофизиологических показателях возбуждения и торможения в коре головного мозга. № 9, стр. 810.
- К о г а н А., см. Лагутина Н. Л., А. Коган, Н. Николаева.
- К о з е н к о Т. М. Интероцептивные и экстероцептивные сердечно-сосудистые условные рефлексы, выработанные при звуковом подкреплении. № 5, стр. 417.
- К о ж е в н и к о в В. А. Фотоэлектрический метод выделения слабых электрических ответов мозга (обнаружение, определение средней формы и вариабельности ответов). № 9, стр. 801.
- К о м а р о в Е. И., см. Кейлина Р. Я. и Е. И. Комаров.
- К о м а р о в а Т. Ф. Об изменениях в содержании общего азота слюны у собак разного типа нервной системы. № 5, стр. 445.
- К о н ю х о в а В. А., см. Квасницкий А. В. и В. А. Конохова.
- К о р я к и н М. Ф. О составе позиционных возбуждений в условном оборонительно-двигательном рефлексе собаки. № 5, стр. 393.
- К о с е н к о А. Ф. Влияние раздражения гипоталамуса на двигательную функцию желудка в хроническом эксперименте. № 12, стр. 1101.
- К о с и ц к и й Г. И. Теория звукового метода исследования артериального давления. № 12, стр. 1146.
- К о с т и н а Т. Е. О роли симпатической иннервации в гуморальной фазе секреции поджелудочной железы. № 2, стр. 159.
- К р а п и в и н ц е в а С. И., см. Золина З. М., С. И. Крапивинцева, Е. А. Бабаева, Е. В. Подоба.
- К у д р я в ц е в а Н. Н., см. Данилов И. В., Н. Н. Кудрявцева, А. И. Науменко.
- К у з н е ц Е. И., см. Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов, С. В. Толова, Л. С. Ульянский.
- К у з н е ц о в В. И., см. Ильинский Д. А. и В. И. Кузнецов.
- К у н ц о в а М. Я. Суммационная способность нервных центров, связанных с тоническими и тетаническими приборами скелетных мышц. № 7, стр. 609.
- К у п р и я н о в В. С. О рефлексах с рецепторов системы воротной вены на дыханье. № 11, стр. 1066.
- Л а г у т и н а Н. Л., А. К о г а н, Н. Н и к о л а е в а. Николай Аполлинариевич Рожанский (1884—1957). № 2, стр. 177.
- Л а р и н Е. Ф., см. Верещагин Н. К. и Е. Ф. Ларин.
- Л е б е д е в А. А. Изменение моторной периодической деятельности желудка при раздражении паренхимы почки. № 6, стр. 560.
- Л е б е д е в Н. Н. О роли блуждающих нервов в механизме периодической деятельности желудка. № 11, стр. 1070.
- Л е в ш у н о в а Н. А., см. Будылин В. Г. и Н. А. Левшунова.
- Л е н г л и Л. Л. Гормональный синергизм в реакциях на Stress. № 2, стр. 153.
- Л е у ш и н а Л. И., см. Глезер В. Д., Б. Х. Гуревич и Л. И. Леушина.
- Л и н е н к о В. И., см. Ватрак Г. Е., В. И. Линенко и С. И. Хрусталев.
- Л и х н и ц к а я И. И. Конференция по проблеме компенсаторных приспособлений. № 8, стр. 785.
- Л и ч к о А. Е., см. Балонов Л. Я. и А. Е. Личко.
- Л о в д ж и е в И., см. Басан Л. и И. Ловджиев.
- Л у к а ч В. А., см. Влк Я. Я. и В. А. Лукач.
- Л ю б о в с к а я П. И., см. Четвертак Д. С., П. И. Любовакая и Н. П. Семен.
- М а е в а Т. А., см. Аронова Г. Н. и Т. А. Маева.
- М а к а р о в П. О., Е. П. К е с а р е в а, Л. С. Р а х м и л е в и ч и И. Г. Т р о ф и м о в. Николай Александрович Юденич. № 6, стр. 606.
- М а л к и м а н И. В., В. А. М у з ы к а н т о в, С. И. Ф и л и п п о в и ч. Значение исследований И. П. Разенкова в области физиологии и патологии пищеварения и некоторые результаты их дальнейшего развития. № 11, стр. 1091.
- М а л к и н В. Б., см. Бабушкин В. И., П. К. Исаков, В. Б. Малкин, В. В. Усачев.
- М а м е д о в Д. М. Сложнорефлекторная регуляция энергетического обмена овец в связи с питанием. № 12, стр. 1140.
- М а н у й л о в И. А. Методика перфузии желудочков мозга собаки в условиях хронического опыта. № 5, стр. 497.
- М а р е в с к а я А. П. Об афферентных влияниях с жевательной мускулатуры

- на деятельность слюноотделительного центра. № 3, стр. 212.
- М а р к и н А. Г. О влиянии статических напряжений на эвакуаторную деятельность желудка собак. № 6, стр. 548.
- М а р ш а к М. Е. и Г. Н. А р о н о в а. Методика изучения венозного кровообращения у собак в условиях хронического эксперимента. № 8, стр. 770.
- М е л и я А. С. О взаимном влиянии работы одной руки на работу другой. № 12, стр. 1119.
- М е р к у л о в а Н. А., см. Сироткин Н. Н. и Н. А. Меркулова.
- М и н П е н г Т о к. Следовые изменения возбудимости нервно-мышечного прибора. № 7, стр. 680.
- М и н ц С. М. Влияние вегетативных стимуляторов на тонус глаза. № 10, стр. 938.
- М и ц к и с А. М. Графическое изображение среднего напряжения и числа биоэлектрических волн при анализе электроэнцефалограмм. № 4, стр. 384.
- М о г е н д о в и ч М. Р., см. Бельтюков В. И. и М. Р. Могендович.
- М о з ж у х и н А. С. Влияние последствий удаления поджелудочной железы на ЭДС возбуждения и повреждения скелетной мышцы. № 1, стр. 18.
- М о л ч а н о в а Н. В. Возрастные изменения легочного газообмена у жеребят рысистой породы. № 2, стр. 164.
- М у з ы к а н т о в В. А., см. Малкиман И. В., В. А. Музыкантов, С. И. Филипович.
- М у с а л о в Г. Г. Динамика включения радиоактивного брома и кальция в отделы центральной нервной системы и в органы при травме спинного мозга. № 10, стр. 976.
- М у с а т о в а Л. П. Рефлекторные влияния с рецепторов плевры на артериальное, венозное давление, дыхание и лимфоток. № 12, стр. 1107.
- М у ш к и н а Н. А., см. Загорулько Л. Т., Т. М. Загорулько и Н. А. Мушкина.
- М у ш к и н а Н. А., см. Караев А. И., Н. А. Мушкина.
- Н а р и к а ш в и л и С. П. и С. М. Б у т х у з и. О соотношении между нисходящим и восходящим влияниями сетовидного образования продолговатого мозга. № 9, стр. 848.
- Н а с л е д к о в В. Н., см. В а к с л е й г е р Г. А., В. И. Богатырева и В. Н. Наследков.
- Н а с л е д о в Г. А. и В. Н. Ф и л и п о в а. О нарушении координации двигательных центров человека при иммобилизации конечности. № 6, стр. 526.
- Н а с о н о в Д. Н. и И. П. С у з д а л ь с к а я. Влияние повышения температуры на возбудимость крысы. № 11, стр. 1034.
- Н а у м е н к о А. И., см. Данилов И. В., Н. Н. Кудрявцева, А. И. Науменко.
- Н а у м о в М. П. Ангиостомия воротной вены у телят. № 12, стр. 1164.
- Н и к и т и н В. Н. Николай Федорович Белецкий — один из основоположников отечественной сравнительной физиологии. № 7, стр. 694.
- Н и к о л а е в а Н., см. Лагутина Н. Л., А. Коган, Н. Николаева.
- О р е ш у к Ф. А. Об особенностях спинального шока у амфибий и рептилий. № 7, стр. 628.
- О р л о в В. В. Пневмоэлектрический пальцевый плетизмограф с полупроводниковым тензометром. № 3, стр. 258.
- О р л о в В. В. Периодические волны плетизмограммы в хронических опытах на собаках. № 8, стр. 727.
- О р л о в Р. С. К вопросу о влиянии ацетилхолина на функциональные свойства соматического нерва. № 7, стр. 660.
- О р л о в Р. С., см. Хамитов Х. С. и Р. С. Орлов.
- О с е п я н И. А. Аппарат для дозированного болевого раздражения. № 11, стр. 1086.
- П а в л и к Л. Г. К характеристике условнорефлекторной деятельности овец. № 1, стр. 52.
- П а в л о в Б. В. О работе Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова в 1957 г. № 8, стр. 789.
- П а в л о в Б. В. Стереотаксические аппараты и их применение при экспериментальных повреждениях подкорковых образований (по материалам иностранной литературы). № 9, стр. 897.
- П а л ь г о в а Л. Е. Интероцептивные рефлексы на кровообращение и дыхание в онтогенезе. № 5, стр. 143.
- П а н ч е н к о Л. Ф. Возрастные особенности обновления белков различных отделов центральной нервной системы и печени. № 3, стр. 243.
- П а р о л л а Д. И. Регистрация температуры отдельных точек коры головного мозга у собак. № 3, стр. 261.
- П е й м е р И. А. О локальных биоэлектрических ответах коры мозга человека и их соотношениях с генерализованными реакциями в процессе условнорефлекторной деятельности. № 9, стр. 829.
- П е й м е р И. А. Вторая Всесоюзная конференция по вопросам электрофизиологии центральной нервной системы. № 9, стр. 901.
- П е р с о н Р. С. и Н. А. Р о щ и н а. Электромиографическое исследование координации деятельности мышц-антагонистов при движении пальцев руки человека. № 5, стр. 455.
- П е т р о в с к а я Н. И. Условные пищевые слюнные рефлексы у щенков в норме и при тиаминоавитаминозе. № 3, стр. 202.

- Песков Б. Я., см. Сиротинин Н. Н., Н. А. Меркулова, Б. Я. Песков, Ю. Н. Иванов.
- Подоба Е. В., см. Золина З. М., С. И. Крапивинцева, Е. А. Бабаева, Е. В. Подоба.
- Поletaев Г. И., см. Зефирова Л. Н. и Г. И. Поletaев.
- Полякова Н. Н. Изменение экстероцептивных и интероцептивных условных рефлексов при выключении барьерной функции печени. № 1, стр. 37.
- Пономарев М. Ф. О влиянии кофеина и брома на время латентного и моторного компонентов двигательной реакции человека. № 2, стр. 97.
- Прийма Г. Я. Верхний гортанный нерв и его роль в акте глотания. № 2, стр. 141.
- Прийма Г. Я. О рефлекторных влияниях на сердце и сосуды при глотании у людей различных возрастов. № 10, стр. 946.
- Путинцева Т. Г. О восстанавливающим действием блуждающего нерва. № 5, стр. 438.
- Радинова Е. А. Исследование электрических потенциалов периферического отдела звукового анализатора в хронических условиях, № 9, стр. 839.
- Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов, С. В. Толова, Л. С. Ульянинский, А. И. Смирнов (к 70-летию со дня рождения). № 3, стр. 266.
- Райцес В. С. Влияние раздражения механорецепторов желудка на биоэлектрическую активность коры и подкорковых образований головного мозга в норме и патологии. № 10, стр. 960.
- Рахмилевич Л. С., см. Макаров П. О., Е. П. Кесарева, Л. С. Рахмилевич и Г. И. Трофимов.
- Ревенко В. М. Метод графической записи кровяного давления у собак с помощью видоизмененного артериального осциллографа. № 11, стр. 1082.
- Розенблат В. В. и В. А. Захаров. О бескровном определении скорости кровотока у человека с помощью оксигеметра. № 8, стр. 766.
- Роснер Ю. Материалы к механизму действия тироксина. № 5, стр. 473.
- Рощина Н. А., см. Персон Р. С. и Н. А. Рощина.
- Саканян С. Ш. Аппарат для графической регистрации всасывания и тонуса кишечной петли. № 1, стр. 67.
- Семенов Н. П., см. Четвертак Д. С., П. И. Любковская и Н. П. Семенов.
- Сербиев М. В. Физиологические особенности нисходящих влияний ретикулярной формации ствола мозга. № 4, стр. 281.
- Сергеев К. К. К вопросу о рецепторной функции роговицы. № 2, стр. 105.
- Сергеева К. В. К вопросу о функции пищевого центра. № 6, стр. 534.
- Сергиевский М. В. и Ю. Н. Иванов. Особенности дыхательных реакций при действии углекислого газа у собак с измененной рецепторной системой. № 2, стр. 126.
- Сиротинин Н. Н., Н. А. Меркулова, Б. Я. Песков и Ю. Н. Иванов. Михаил Васильевич Сергиевский. (К 60-летию со дня рождения и 32-летию научно-педагогической деятельности). № 11, стр. 1095.
- Скипин Г. В. Об иннервации мускулатуры пищевода. № 5, стр. 481.
- Скляров Я. П., см. Карпенко Л. Н., Я. П. Скляров.
- Слоним А. Д. Международный симпозиум по физиологии труда в Чехословакии. № 7, стр. 698.
- Слоним А. Д. Международный симпозиум по гипотермии в Югославии. № 8, стр. 783.
- Сологуб М. И. Простой отметчик времени и калибратор напряжения для электронно-лучевого осциллографа. № 2, стр. 175.
- Сорокина З. А. Изменение электрического потенциала нерва при действии различных парабитизирующих веществ. № 7, стр. 653.
- Старцев В. Г. Рефлексы с каротидных клубочков на пищеварительный тракт. № 1, стр. 29.
- Степанкина М. К., К. Т. Ташенов. К вопросу о водном обмене у верблюда. № 10, стр. 991.
- Стефанцев Б. Д. Последствия разрушения области ядра X черепномозгового нерва продолговатого мозга. № 8, стр. 709.
- Стома М. Ф. Функциональное состояние мышц при хроническом изменении их натяжения. № 8, стр. 755.
- Суздальская И. П., см. Насонов Д. Н. и И. П. Суздальская.
- Сукманский О. И. Экскреция радиофосфора околоушной слюнной железой в норме и при нарушении ее иннервации. № 6, стр. 541.
- Тамбовцев А. Н. К оценке деятельности изолированного отрезка кишечника по Тири-Велла. № 3, стр. 231.
- Тамбовцев А. Н. Новые данные о сокращениях кишечника. № 6, стр. 554.
- Ташенов К. Т., см. Степанкина М. К. и К. Т. Ташенов.
- Теплов С. И., см. Ильина А. И. и С. И. Теплов.
- Ткаченко Б. И. К вопросу о функциональном взаимоотношении деятельности сердца и сосудов при стойких изменениях кровяного давления у собак. № 4, стр. 348.
- Ткаченко Н. Н. Влияние гемисекции спинного мозга на сосудодвигательные рефлексы задних конечностей собаки. № 4, стр. 356.

- Толова С. В., см. Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов, С. В. Толова, Л. С. Ульянинский.
- Томинг-Рейнтам Ы. М. Модификация слюнной канюли для крупных животных. № 7, стр. 690.
- Тонких А. В., см. Ильина А. И. и А. В. Тонких.
- Трофимов И. Г., см. Макаров П. О., Е. П. Кесарева, Л. С. Рахмилевич и И. Г. Трофимов.
- Трошин А. С., А. А. Веренинов, С. А. Кроленко и Н. Н. Никольский. Насоню Дмитрий Николаевич. № 12, стр. 1166.
- Турпаев Т. М. Регистрация тонуса бронхиальной мускулатуры. № 7, стр. 684.
- Тучков Н. В., см. Анохин П. К., Е. Б. Бабский, Н. К. Верещагин, А. Н. Кабанов, Н. В. Тучков и А. О. Долин.
- Ульянинский Л. С., см. Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов, С. В. Толова, Л. С. Ульянинский.
- Ургаджян Т. Г. Последствия перерезки у собак передней половины спинного мозга с последующей половинной или полной декортикацией. № 5, стр. 463.
- Усачев В. В., см. Бабушкин В. И., П. К. Исаков, В. Б. Малкин, В. В. Усачев.
- Усов В. В., см. Дубикайтис Ю. В. и В. В. Усов.
- Успенский Ю. Н. Влияние ионизирующего излучения на деятельность кишечных желез. № 3, стр. 225.
- Успенский Ю. Н. Новая упрощенная методика графической регистрации секрети желудка и дуоденального отделяемого у человека и животных. № 12, стр. 1158.
- Успенский Ю. Н. и А. В. Афанасьева. Динамика белкового состава сыворотки крови и пищеварительных соков при экспериментальной лучевой болезни у собак. № 6, стр. 565.
- Утехин Б. П., см. Бакеева Е. Н. и Б. П. Утехин.
- Уткина Р. В. О влиянии чревных нервов на моторную функцию желудка в условиях заднекорешковой денервации. № 8, стр. 736.
- Федорова-Грот А. К., см. Квасов Д. Г. и А. К. Федорова-Грот.
- Филипова В. Н., см. Наследов Г. А. и В. Н. Филипова.
- Филипович С. И., см. Малкиман И. В., В. А. Музыкантов, С. И. Филипович.
- Фирсов Л. А. Изменение электрической активности мозжечка при интерцептивном раздражении желудка и мочевого пузыря. № 1, стр. 3.
- Фирсов Л. А. О высшей нервной деятельности самок собак и низших обезьян при различных состояниях половой системы. № 12, стр. 1126.
- Фомина К. С. Модификация метода агниостомии. № 1, стр. 60.
- Францен Б. С. и А. И. Юсфин. Об изменениях цветоощущения у условных гипосекии. № 6, стр. 519.
- Хамитов Х. С. О физиологической роли химических посредников в рефлекторной регуляции глазных мышц. № 5, стр. 485.
- Хамитов Х. С., см. Кибяков А. В. и Х. С. Хамитов.
- Хамитов Х. С. и Р. С. Орлов. О контрактурных сокращениях гладкой мышцы. № 12, стр. 1137.
- Хананавили М. М. Взаимодействие корковой части зрительного и двигательного анализаторов, после перерыва ассоциационных связей неакортеса. № 10, стр. 915.
- Хаятин В. М. О регистрации тонуса сосудов методом аутоперфузии. № 7, стр. 645.
- Хидеоми Цуге, Чанг Гуй-Юе, Шигели Гайаши и Итару Шима. Об образовании двигательных условных рефлексов на световые раздражители у нормальных и декортицированных крыс. № 7, стр. 633.
- Хрипко А. М. Электрофизиологические исследования торможения кортикальных двигательных реакций. № 9, стр. 866.
- Хрипкова А. Г. Секретия маленьких изолированных желудочков в зависимости от их локализации. № 7, стр. 639.
- Хрусталева С. И., см. Батрак Г. Е., В. И. Линенко и С. И. Хрусталева.
- Цао Сяо-дин. Влияние аминокислот на судорожный припадок у крыс и морских свинок. № 11, 1049.
- Чанг Гуй-Юе, см. Хидеоми Цуге, Чанг Гуй-Юе, Шигели Гайаши и Итару Шима.
- Четвериков Г. Н. Влияние ингибиторов углеводно-фосфорного обмена на тоническую деятельность скелетных мышц. № 7, стр. 674.
- Четвертак Д. С., П. И. Любова и Н. П. Семенов. Опыт анализа механизмов нервной регуляции процесса всасывания. № 8, стр. 741.
- Чистяков И. А. Прибор для определения кровяного давления и глазосердечного рефлекса у собак. № 10, стр. 1003.
- Шамарина Н. М. О перекрестном экстензорном рефлексе задних конечностей у кролика. № 7, стр. 619.
- Шамарина Н. М. О перестройке иннервационных отношений в центральной нервной системе, вызванной пересадкой мышц антагонистов. № 11, стр. 1049.

- Шахнович В. Р. Кинематографическое исследование реакции зрачков на конвергенцию. № 2, стр. 170.
- Шевелева В. С. Соотношение процессов возбуждения и торможения в различных отделах нервной системы при раздражении афферентных нервов и экстеро- и интерорецепторов. № 9, стр. 882.
- Шигели Шайаши, см. Хидеоми Цуге, Чанг Гуй-Юе, Шигели Гайаши и Итару Шима.
- Шопов Ас. В. Межплевральная фиксация легкого при физиологических условиях. № 8, стр. 714.
- Штюрмер Е. Б. Роль процесса усвоения ритма при формировании двигательного стереотипа у человека по данным электрофизиологических исследований. № 9, стр. 859.
- Шустин Н. А. К проблеме изучения функции лобных долей больших полушарий головного мозга. № 11, стр. 1087.
- Юсфин А. И., см. Францен Б. С. и А. И. Юсфин.
- Янковская Ц. Л. Измерение артериального давления у крыс в хроническом опыте. № 7, 686.
- Януш И. М. Влияние невротизирующих воздействий на условные рефлексы у крольчих в период беременности и лактации и на темп роста потомства. № 12, стр. 1131.

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
А. Ф. Косенко. Влияние раздражения гипоталамуса на двигательную функцию желудка в хроническом эксперименте . . . . .	1104
Л. П. Мусатова. Рефлекторные влияния с рецепторов плевры на артериальное, венозное давление, дыхание и лимфоток . . . . .	1107
М. Г. Белехова. К вопросу о кровообращении в венозных синусах мозга	1111
А. С. Мелия. О взаимном влиянии работы одной руки на работу другой . .	1119
Л. А. Фирсов. О высшей нервной деятельности самок собак и низших обезьян при различных состояниях половой системы . . . . .	1126
И. М. Януш. Влияние невротизирующих воздействий на условные рефлексы у крольчих в период беременности и лактации и на темп роста потомства	1131
Х. С. Хамитов, Р. С. Орлов. О контрактурных сокращениях гладкой мускулы . . . . .	1137
Д. М. Мамедов. Сложнорефлекторная регуляция энергетического обмена овец в связи с питанием . . . . .	1140
Г. И. Косицкий. Теория звукового метода исследования артериального давления . . . . .	1146

### *Методика физиологических исследований*

Ю. Н. Успенский. Новая упрощенная методика графической регистрации секреции желудка и дуоденального отделяемого у человека и животных	1158
Т. И. Горюнова. Методика вживления электродов для изучения электрической активности диафрагмы . . . . .	1160
Д. А. Ильинский. Воздушный плевтизограф для животных . . . . .	1161
М. П. Наумов. Ангиостомия воротной вены у телят . . . . .	1164

### *Из истории физиологической науки*

А. С. Трошин, А. А. Веренинов, С. А. Кроленко и Н. Н. Никольский. Дмитрий Николаевич Насонов . . . . .	1166
Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XLIV «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова» за 1958 год . . . . .	1170



## CONTENTS

	Стр.
A. F. Kosenko. Influence of hypothalamus stimulation upon gastric motility under conditions of chronic experimentation . . . . .	1101
L. P. Musatova. Reflex influence from pleural receptors upon arterial blood pressure, respiration and lymph flow . . . . .	1107
M. G. Belekhovala. On the circulation in venous sinuses of the brain . . . . .	1111
A. S. Melia. On the effect of work performed by one arm upon work of the other . . . . .	1119
L. A. Firsov. Higher nervous activity of female dogs and lower primates in various states of gonadal activity . . . . .	1126
I. M. Yanush. Influence of neurosis-inducing situations upon conditioned activity of pregnant and lactating rabbits and upon growth rates of their offspring . . . . .	1131
Kh. S. Khamitov and R. S. Orlov. On contracture contractility in smooth muscle . . . . .	1137
D. M. Mamedov. Variations of energy metabolism in sheep related to food ingestion and to presentation of various kinds of fodder . . . . .	1140
G. I. Kositzki. Theoretical foundation of the auditory method of arterial blood pressure determination . . . . .	1146
<i>Techniques of physiological experimentation</i>	
Y. N. Uspenski. A simplified technique for recording gastric secretion and duodenal juice flow in man or animals . . . . .	1158
T. I. Gorionova. Technique of electrode implantation for investigating the electrical activity of the diaphragm . . . . .	1160
D. A. Ilinski. A pneumatic plethysmograph for animal experimentation . . . . .	1161
M. P. Naumov. Portal vein angiostomy in the calf . . . . .	1164
<i>Historical notes</i>	
A. S. Troshin, A. A. Vereninov, S. A. Krolenko and H. H. Nikolski. Dmitri Nikolaevitch Nasonov . . . . .	1166
Author index of contributions to volume XLIV of the Journal of Physiology of USSR for 1958 . . . . .	1170

И О П Е Ч А Т К И

Номер журнала	Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
№ 8 за 1957 г.	743	6 снизу	By How Zui-lan, Van Chio-lin and Chen Van-may 1950 г. Nutzeit 1926 г.	By C. L. Chou, C. L. Wang and W. M. Chen. 1956 г. Minimalzeit 1956 г.
	736	1 снизу		
	737	12 сверху		
	739	2 снизу		
№ 4 за 1958 г.	344	Табл. 3		
	365	7 сверху (и дальше)		
№ 5 за 1958 г.	396	12 сверху		
	441	13 снизу		
№ 8 за 1958 г.	726	8 снизу		

O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	поглощение O <sub>2</sub> (в см./мин.)	выделение CO <sub>2</sub> (в см./мин.)
		μг	
		1/5 сек.	

, что KI является восстановителем.

O <sub>2</sub>	поглощение O <sub>2</sub> (в см./мин.)	выделение O <sub>2</sub> (в см./мин.)
	μг	
	1/2 сек.	

, что KI является восстановителем деятельности сердца.

sciatic

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

КОНТОРА «АКАДЕМКНИГА»

*Открыта подписка на 1959 год на новые журналы Отделения  
биологических наук АН СССР*

### ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Журнал призван освещать научные проблемы изучения ископаемых животных и растений, эволюции и филогении органического мира, а также историю палеонтологии. Кроме общетеоретических статей, в журнале будут публиковаться обзоры, критические и дискуссионные материалы, посвященные спорным и нерешенным вопросам палеонтологии, рецензии и рефераты наиболее выдающихся советских и иностранных публикаций по палеонтологии.

Подписная цена на год за 4 номера 60 руб.

### ЦИТОЛОГИЯ

В журнале «Цитология» будут освещаться научные вопросы, связанные с изучением растительных и животных клеток и одноклеточных организмов. В нем будут публиковаться оригинальные научные исследования, посвященные микроскопической и субмикроскопической морфологии клетки, а также применению цитологических исследований в области медицины и сельского хозяйства.

Подписная цена на год за 6 номеров 72 руб.

Подписка принимается в городских отделах «Союзпечать», в конторах и отделениях связи, в пунктах подписки и общественными уполномоченными на заводах и фабриках, в научно-исследовательских институтах, учебных заведениях, учреждениях и организациях.

Подписка принимается также отделениями и магазинами «Академкнига» и конторой «Академкнига» по адресу: Москва, К-12, ул. Куйбышева, 8.

«АКАДЕМКНИГА»

9 руб.

## К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

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

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

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

К рукописи должен быть приложен список литературы, который помещается в конце статьи и должен включать только тех авторов, имена которых упоминаются в тексте статьи. В список включаются в алфавитном порядке сначала русские авторы, а затем иностранные. После названия журнала или книги указываются: том, №, страница, год, например: Петрова Н. И., Физиолог. журн. СССР, 19, № 1, 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.

2860