

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XLIV, № 6

И Ю Н Ъ



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)

Секретарь: Ф. П. Ведяев (Ленинград)

НАРУШЕНИЕ УСЛОВНОГО ПИЩЕВОГО РЕФЛЕКСА НА ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ ТОК ПОСЛЕ СШИБОК

Л. К. Данилова

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

Переключение является одним из важнейших принципов работы центральной нервной системы. Отсюда понятен большой интерес исследователей к изучению этой проблемы. Однако вопрос о том, каковы особенности переключения при функциональных нарушениях работы коры головного мозга, освещен недостаточно. В настоящей работе мы поставили себе задачу выяснить особенности переключения безусловного оборонительного рефлекса в условный пищевой после сшибок возбуждательного и тормозного процессов.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на 5 собаках (самцах) по павловской методике пищевых условных рефлексов. В опытах регистрировались дыхание и двигательная реакция. У всех животных был выработан условный пищевой рефлекс на электрический ток пороговой силы в системе условных рефлексов. Ток брался от индукционной катушки, питаемой 4-вольтным аккумулятором. Электроды располагались в области голеностопного сустава левой задней ноги собаки, для чего шерсть на лапе тщательно выстригалась, а кожа смачивалась. Применялась следующая система раздражителей: звонок (57 дБ), свет (90 в, 127 вт), метроном 120 ударов (уд.) в 1 мин. (53 дБ), ток, тон (71 дБ), метроном 60 уд. в 1 мин. (41 дБ) — дифференцировка, звонок.

Применение тока в качестве пищевого условного раздражителя было начато после того, как условные рефлексы на другие раздражители были выработаны и упрочены. Вначале ток действовал в течение 10 сек., из них сек. изолированно и 9 сек. совместно с едой. Постепенно изолированное действие тока доводилось до 20 сек. Выработка условного пищевого рефлекса на ток проходила через стадию оборонительных ответов, стадию двойных реакций (пищевой и оборонительной) и стадию пищевых ответов.

Для нарушения высшей нервной деятельности использовался способ столкновения возбуждательного и тормозного процессов: после действия в течение 20 сек. положительного раздражителя — стука метронома 120 уд. в 1 мин. — включался дифференцировочный раздражитель — метроном 60 уд. в 1 мин. Сшибка проводилась в течение 1, 3 и 6 дней подряд (по одному разу в день).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В начале работы изучалось влияние однократной сшибки на процесс переключения. Сшибка была проведена после того, как условный пищевой рефлекс на ток был достаточно упрочен. Отметим, что все наши животные относились к сильному типу нервной системы, но различались по уравновешенности и подвижности нервных процессов.

Однократная сшибка вызвала восстановление оборонительной реакции при действии тока у 2 собак, причем у одной из них (Наган) пищевая реакция резко затормозилась, а у другой (Люкс) величина секреторного рефлекса осталась без изменений. Оборонительная реакция при действии тока наблюдалась и в последующие дни, но она была значительно интен-

сивнее, чем при первых применениях тока той же силы в начале выработки рефлекса. Условный пищевой рефлекс полностью затормозился. Такая реакция на ток наблюдалась в течение нескольких дней после сшибки. Затем постепенно она ослабевала, заменяясь обычной пищевой реакцией (рис. 1). Нужно отметить, что у обеих собак сшибка отразилась и на величине условных и безусловных рефлексов, вызвав заметное снижение их.

У собаки Ран (возбудимого неуравновешенного типа) сшибка привела к снижению пищевого рефлекса на ток; в последующие дни величина условного рефлекса повысилась, но появилась двигательная реакция при

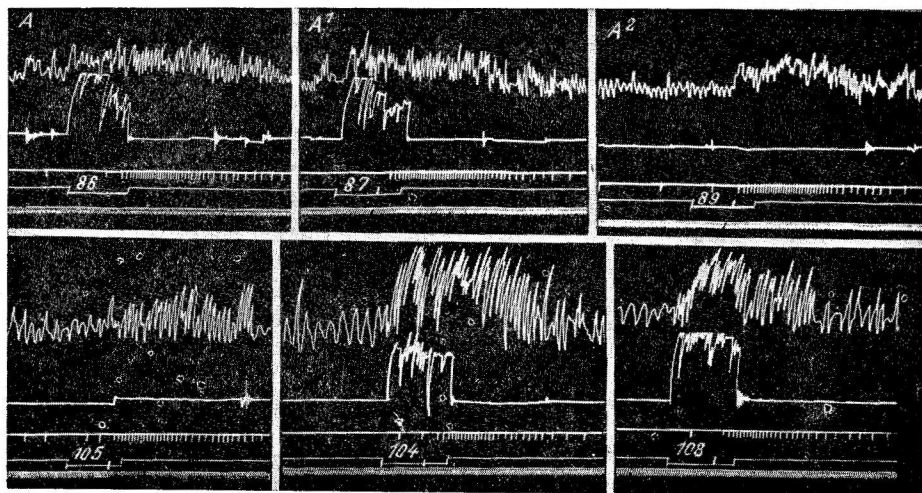


Рис. 1. Влияние однократной сшибки на процесс переключения у собак Наган (A, A^1, A^2) и Люкс (B, B^1, B^2).

A — день сшибки; A^1 — 1-й день после сшибки; A^2 — 3-й день после сшибки; B — до сшибки; B^1 — день сшибки; B^2 — 5-й день после сшибки. *Сверху вниз:* дыхание, движение ноги, секреция слюны (в каплях), отметка условного и (вертикальная черточка) безусловного раздражителей, время (в сек.). Цифрами обозначен порядок сочетаний.

действию тока, которая постепенно стала нарастать; переключение осуществлялось с все большей трудностью. Это, вероятно, и послужило причиной возникших трофических расстройств (язвы на ногах, мокнущая экзема, нарушение пищеварения). Несмотря на лечение и прекращение опытов, состояние животного ухудшилось и привело к гибели его. Укажем, что нервная система данной собаки была ослаблена длительным экспериментальным неврозом.

У собаки Набат (сильного уравновешенного, но несколько инертного типа) столкновение возбуждательного и тормозного процессов повлекло за собой значительное понижение величины пищевого условного и безусловного рефлексов на ток; в следующие после сшибки дни условный рефлекс на ток был обычной величины, однако при действии тока собака топталась, приподнимала ногу.

У собаки Цыган (возбудимого типа) никаких отклонений от нормальной работы ни в день сшибки, ни после нее не наблюдалось.

Таким образом, однократное столкновение возбуждательного и тормозного процессов у одних животных привело к восстановлению и усилению врожденной реакции на болевой раздражитель и к торможению выработанной условной пищевой реакции; у других — оно сопровождалось подавлением пищевой реакции и лишь частичным восстановлением оборонительной реакции в следующие после сшибки дни.

Далее задача была усложнена: сшибки проводились в течение 3 дней подряд (по одному разу в день). Оказалось, что и это испытание неодинаково отразилось на высшей нервной деятельности животных. Так, у Цыгана, легко справившегося с однократной сшибкой, развился длительный невроз. На включение тока собака реагировала общим беспокойством, отказом от еды. Величина слюнного условного рефлекса на ток резко понизилась. Невротическое состояние углубилось, Цыган был очень беспокоен, агрессивен, упорно отказывался от еды, в течение опыта наблюдалась сильная одышка. Для лечения были применены отвары и бромистый натрий в дозах 1.0, 1.5 и 3.0 г. Лечение давало лишь кратковременное улучшение. Как только начинали применять ток, картина невроза повторялась, причем в определенной последовательности: вначале уменьшался условный пищевой рефлекс на оборонительный раздражитель, собака отказывалась от еды при действии тока; затем нарушался рефлекс на тон, также сопровождавшийся отказом от еды; далее уменьшался рефлекс на стук метронома

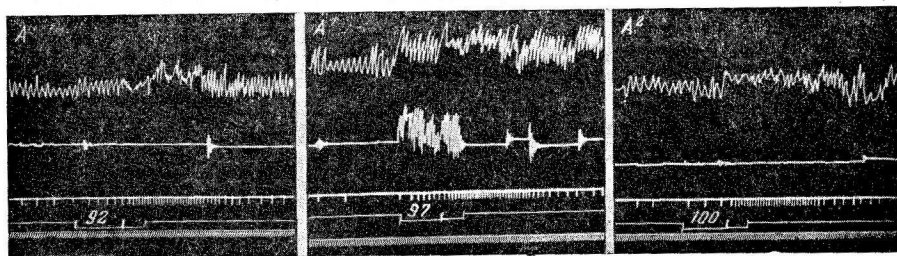


Рис. 2. Влияние трехкратной сшибки на процесс переключения у собаки Набат. А — 1-й день сшибки; А¹ — 4-й день после сшибки; А² — 7-й день после сшибки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

120 уд. в 1 мин. и, наконец, собака отказывалась от еды на все остальные раздражители. Беспокойство усиливалось и дальнейшая работа с собакой становилась невозможной.

Такие явления в развитии невротического синдрома повторялись неоднократно. Мы были вынуждены прекратить применение тока. Однако и после этого высшая нервная деятельность Цыгана в течение длительного времени (свыше года) была нарушена. Особенно были изменены условные рефлексы на метроном и тон.

Более выраженные изменения в работе коры головного мозга после трех сшибок наблюдались и у Набата. Восстановление оборонительной реакции на ток, правда в слабой форме, отмечалось уже во 2-й и 3-й дни испытания, хотя величина пищевого рефлекса на этот раздражитель не уменьшилась. Более того, в 3-й день сшибки она превышала обычную секреторную реакцию на ток. На 4-й и 5-й дни после сшибки на включение тока собака отвечала оборонительной реакцией, которая в последующие дни исчезла, но величина пищевого условного рефлекса на ток понизилась (рис. 2).

У собак Наган и Люкс, в отличие от результатов, полученных после первого испытания, трехкратная сшибка не вызвала восстановления оборонительной реакции, тем не менее в дни сшибки отмечалось уменьшение (в 2 раза) условного пищевого рефлекса на ток, а также значительное снижение условных рефлексов.

В дальнейшем у собак Набат и Люкс проводились сшибки в течение 6 дней подряд. У Люкса в первые три дня испытания сшибка не отразилась на переключении, но уже с 4-го дня величина условного пищевого рефлекса на ток значительно понизилась. После сшибок, со 2-го дня появилась

сильнейшая оборонительная реакция на ток, почти полностью затормозившая пищевую реакцию (рис. 3); на 5-й день она стала ослабевать. Проведенная сшибка не вызвала у Люкса изменений со стороны условных и безусловных рефлексов на другие раздражители, хотя сильная одышка, особенно во время действия условных сигналов, явно свидетельствовала о трудности для него этой задачи.

У Набата в 1-й день столкновения нервных процессов величина условного пищевого рефлекса на электрокожный раздражитель (ток) резко увеличилась; так, до сшибки она составляла 23, 25, 28 дел. шк., в день сшибки — 43 дел. шк. В то же время при включении тока наблюдалась небольшая двигательная реакция. После прекращения сшибок двигатель-

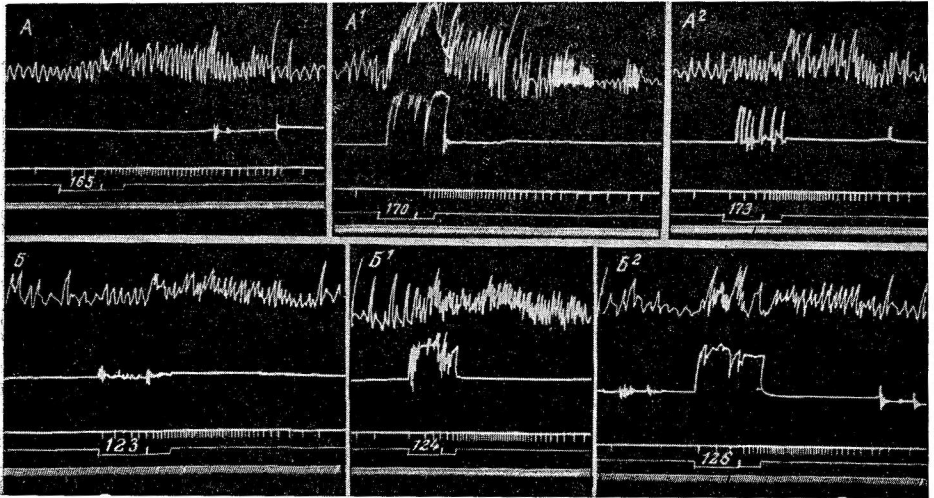


Рис. 3. Влияние шестикратной сшибки на процесс переключения у собак Люкс (A^1 , A^2) и Набат (B^1 , B^2).

A — 3-й день сшибки; A^1 — 3-й день после сшибки; A^2 — 6-й день после сшибки; B — 3-й день после сшибки; B^1 — 4-й день после сшибки; B^2 — 6-й день после сшибки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ная реакция при действии тока усилилась, перейдя в ярко выраженную оборонительную реакцию во 2-й, 4-й, 5-й, 6-й и 7-й дни. Условный же пищевой рефлекс не пострадал (рис. 3).

Через полгода после этого испытания шестидневная сшибка у Набата была повторена, и на этот раз как в дни сшибок, так и в последующие дни переключение оборонительной реакции в пищевую нарушилось: в первый же день столкновения возбуждения с торможением величина условного рефлекса резко понизилась (с 23—27 до 7 дел. шк.), появилось беспокойство при включении тока, которое перешло в оборонительную реакцию, полностью затормозившую пищевую рефлекс. Оборонительная реакция сопровождала пищевую и в первые дни после сшибок (рис. 4).

Со стороны условных рефлексов на другие раздражители отмечались значительные колебания их величины, однако через неделю после сшибок рефлексы стали восстанавливаться.

С целью проследить за влиянием тренировки нервных процессов через 8 месяцев мы снова повторили шестикратную сшибку. Оказалось, что на этот раз сшибка привела к значительному торможению условной пищевой реакции на ток без восстановления оборонительного компонента (рис. 5). Однако на следующий после сшибки день при включении тока собака ответила биэффекторной (пищевой и оборонительной) реакцией. В даль-

Влияние удлинения времени действия дифференцировочного раздражителя на переключение

Кличка собаки	Дата опыта	2 VII	4 VII	5 VII	6 VII	7 VII	8 VII	9 VII	11 VII	12 VII	13 VII	14 VII 1955
Набат	Дни испытания (удлинения дифференцировочного раздражителя)	—	—	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	—	—	—	—
		32	23	23	18	12	14	14	15	20	25	34
		Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Топчет-ся.	Припод-нимает ногу.	Слокоен.
Люкс	Дни испытания (удлинения дифференцировочного раздражителя)	—	—	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	—	—	—
		21 I	23 I	24 I	25 I	26 I	27 I	28 I	30 I	31 I	1 II	2 II 1956
		Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.
Люкс	Условная пищевая (в дел. шк.)	18	15	12	6	8	8	9	2	2	12	18
		Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.
		Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Прижался к стене.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Слокоен.	Смотрит на ногу.	Припод-нимает ногу.	Слокоен.

нейших опытах (с 3-го по 10-й день) оборонительная реакция также имела место, но была выражена слабее.

Таким образом, в наших условиях опыта столкновение возбуждательного и тормозного процессов всякий раз в той или иной степени отражалось

на осуществлении переключения оборонительной реакции в пищевую.

Для выяснения значения силы тормозного процесса в осуществлении переключения мы попытались вызвать перенапряжение торможения. Для этого у собак Набат и Люкс в течение 5—6 опытов подряд время действия дифференцировочного раздражителя было удлинено с 20 сек. до 10 мин. Испытание привело к снижению величины условного рефлекса на ток как у той, так и у другой собаки; в первые дни после удлинения времени действия дифференцировочного агента у собак отмечалось небольшое беспокойство (см. таблицу).

Отметим, что такое испытание не привело к срыву

высшей нервной деятельности, хотя и вызвало кратковременное снижение рефлексов и растормаживание дифференцировки, которая после испытания быстро восстановилась.

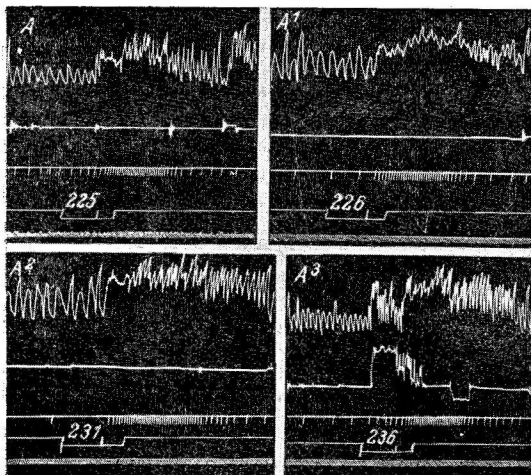


Рис. 4. Влияние шестикратной сшибки на процесс переключения у собаки Набат.

A — до сшибки; *A*¹ — 1-й день сшибки; *A*² — 6-й день сшибки; *A*³ — 6-й день после сшибки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

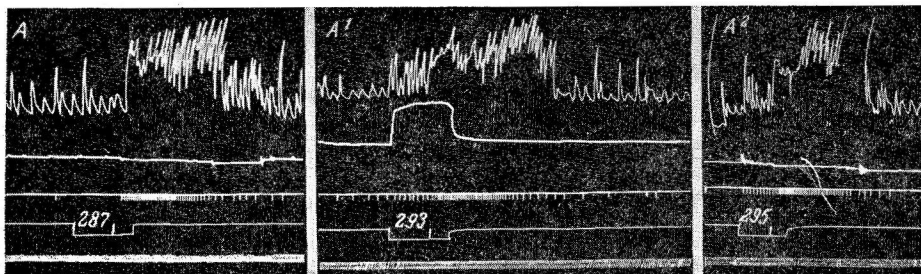


Рис. 5. Нарушение условного пищевого рефлекса на ток у собаки Набат после сшибок.

A — 1-й день сшибки; *A*¹ — 1-й день после сшибки; *A*² — 3-й день после сшибки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основании проведенных опытов было обнаружено, что при нарушении функционального состояния коры головного мозга выработанная условная пищевая реакция на электрооборонительный раздражитель подавляется, вплоть до полного торможения, и восстанавливается врожденная, адекватная раздражителю реакция, т. е. процесс переключения одного вида безусловной деятельности в другой нарушается.

Такое торможение молодых, выработанных связей и возврат к старым формам реагирования отмечались как физиологами, так и клиницистами. В. К. Федоров (1936а) описал случай восстановления оборонительной реакции при даче собаке 3.0 г хлоралгидрата. Н. В. Виноградов (1946) показал торможение пищевого условного рефлекса на ток и восстановление оборонительной реакции под влиянием инъекции бульбокапнина. Подобную же картину наблюдали А. О. Долин (1940), А. И. Счастный (1954) и др.

В основе этого явления, вероятно, лежит взаимоиндукционное влияние центров, о котором говорил И. П. Павлов (1916), а также М. К. Петрова (1940), В. К. Федоров (1936б) и др. Понижение тонуса пищевого центра приводит к восстановлению оборонительной реакции. В нашем случае это торможение было, вероятно, результатом сшибки возбуждательного и тормозного процессов в системе пищевых рефлексов, причем можно думать, что в зависимости от степени торможения этой системы реакция на ток после сшибки была различной и по силе восстановившейся оборонительной реакции, и по степени торможения условной пищевой.

Может возникнуть предположение, что восстановление оборонительной реакции есть результат торможения пищевого центра ориентировочной реакцией, возникающей при проведении сшибки. Такое явление возможно, но оно не объясняет случаев восстановления безусловной реакции на ток, проявляющегося не в дни сшибок, а в последующие за ними опыты.

Кроме того, не следует забывать и еще одного обстоятельства: явление переключения тесно связано с подвижностью нервных процессов. При столкновении же последних нарушается главным образом их подвижность. Поэтому мы и наблюдаем, что процесс переключения после сшибки нарушается еще тогда, когда другие изменения со стороны высшей нервной деятельности отсутствуют.

О значении подвижности в явлении переключения говорят и следующие наши данные. У собак с низкой подвижностью нервных процессов была затруднена не только выработка условного пищевого рефлекса на ток. Сшибка нервных процессов у этих животных давала наиболее выраженное изменение реакции на ток. Эти факты находят подтверждение и в клинике. Так, например, Г. Х. Быховской (1934) описано нарушение подвижности нервных процессов с невозможностью переключения у большого с персеверацией. Невозможность переключения, возврат к старым, более примитивным формам реагирования характерен и для других симптомов шизофрении (итерация, эхолялия, эхопраксия), а также для органических поражений центральной нервной системы с явлениями афазий и для некоторых других нервных и психических расстройств, характеризующихся нарушением подвижности нервных процессов.

Кроме того, подтверждением значения подвижности при переключении оборонительной реакции в пищевую являются наши опыты с удлинением времени действия дифференцировочного раздражителя. Это удлинение не вызвало столь резких нарушений процесса переключения, какие наблюдались после сшибок. Однако полученные данные не снижают значения тормозного процесса для осуществления переключения.

Как видно из вышеизложенного, в результате сшибок у одной собаки развился экспериментальный невроз, продолжавшийся в течение длительного времени. Применением отдыха и брома, а также исключением действия тока, нам удавалось восстановить у животного условные рефлексy. Но как только электрооборонительный раздражитель вводился в систему условных сигналов, у собаки вновь развивалось невротическое состояние. Отсюда можно полагать, что при развитии экспериментального невроза сшибка являлась лишь поводом для него. Дальнейшее же углубление невротического состояния было результатом трудности, а порой и невозможности осуществления переключения после сшибки.

У других животных наблюдались трофические расстройства (выпадение шерсти, мокнущая экзема, трофические язвы), а также значительные изменения со стороны кровяного давления.

ВЫВОДЫ

1. При изменении функционального состояния коры головного мозга после сшибки возбудительного и тормозного процессов переключение оборонительной деятельности в пищевую нарушается.
2. Нарушение переключения выражается или в восстановлении врожденной оборонительной реакции и в одновременном торможении выработанного пищевого рефлекса, или только в торможении условной пищевой реакции без восстановления оборонительного рефлекса.
3. Нарушение процесса переключения наблюдается не только в дни сшибок, но и в последующие дни.
4. Трудность, а порой и невозможность переключения после сшибки является причиной дальнейшего развития невротического состояния.
5. Продление дифференцировки до 10 мин. приводит к торможению пищевой условной реакции на ток.
6. Характер переключения после сшибок определяется типом нервной системы животного, главным образом уравновешенностью и подвижностью нервных процессов.

ЛИТЕРАТУРА

- Быховская Г. Х., сб. «Новое в учении об апраксии, агнозии и афазии», 103, М.—Л., 1934.
- Виноградов Н. В., 11-е совещ. по физиолог. пробл., посвящ. 10-летию со дня кончины И. П. Павлова, Тез. докл., 15, Л., 1946.
- Долин А. О., Тез. докл. 7-го совещ. по пробл. высш. нервн. деят., 26, Л., 1940.
- Павлов И. П. (1916), Полн. собр. соч., 3, кн. 1, 314, М.—Л., 1951.
- Петрова М. К., Тез. докл. 7-го совещ. по пробл. высш. нервн. деят., 48, Л., 1940.
- Федоров В. К., Тр. физиолог. лабор. акад. И. П. Павлова, 6, в. 2, 73, 1936а; Арх. биол. наук, 42, 3, 9, 1936б.
- Счастныи А. И. Избирательная системность в работе больших полушарий собаки. Дисс. Л., 1954.]

DISTURBANCE OF CONDITIONED ALIMENTARY REFLEX TO ELECTRICAL CURRENT FOLLOWING CONFLICTING EXPERIENCE

By *L. K. Danilova*

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

Interference with the transformation of an unconditioned defensive reflex into a conditioned alimentary reflex was studied in animals exposed to conflicts between excitatory and inhibitory processes. The disturbance occurring when the functional condition of the cerebral cortex had been altered by the conflict, was shown to result either in restitution of the defensive response, while the pre-established alimentary reflex was being inhibited, or in inhibition of the conditioned alimentary response, unaccompanied by restoration of the defensive reflex. The interference with transformation of reflexes occurring after a conflicting experience may cause the development of a neurotic disorder.

Поступило 3 I 1957.

СОСТОЯНИЕ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОСЛЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ТРАВМЫ СЕДАЛИЩНОГО НЕРВА

В. Г. Будылин и Н. А. Левшунова

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Ставрополь

В опытах Э. А. Асратяна (1930, 1934, 1935) после перерезки шейных симпатических нервов и удаления верхних шейных симпатических узлов отмечались падение пищевых условных рефлексов, преобладание тормозных процессов и развитие инертности; восстановление высшей нервной деятельности наблюдалось через год. Б. В. Павлов (1946) после удаления брюшных симпатических цепочек и перерезки чревных нервов наблюдал превалирование в коре головного мозга раздражительного процесса и ослабление тормозного. Было установлено значение экстирпации мозжечка и повреждения таламуса и гипоталамуса, а именно: при экстирпации мозжечка (Лившиц, 1945) происходят ослабление тормозного процесса и усиление возбудительного, при повреждении таламуса и гипоталамуса (Дерябин, 1946) — ослабление раздражительного и тормозного процессов, при разрушении передней части гипоталамуса (Васильев, 1941, 1946) — резкое снижение всех выработанных условных рефлексов и невозможность образования новых условных связей, а при повреждении задней части — раздражительный процесс усиливался, все ранее выработанные условные рефлексы повышались и легко образовывались.

По мнению Л. А. Орбели (1945) эти изменения в высшей нервной деятельности свидетельствуют об адаптационно-трофическом влиянии на кору головного мозга. В связи с этим развивающееся в указанных опытах превалирование торможения следует рассматривать не как первичный процесс, а как результат ослабления возбудительного процесса. С нашей же точки зрения, эти факты прежде всего свидетельствуют о том, что первично возникший патологический процесс в виде травмы периферического или центрального отдела вегетативной нервной системы влечет за собой нарушение функциональной деятельности коры больших полушарий головного мозга.

Вопрос о влиянии травм периферической нервной системы на высшую нервную деятельность мало изучен. Исходя из этого, мы поставили перед собой задачу выяснить, в какой мере происходят нарушения высшей нервной деятельности после травмы седалищного нерва и как скоро они исчезают.

МЕТОДИКА

Под морфинно-эфирным наркозом и местной анестезией новокаином в асептических условиях через кожно-мышечную рану у собаки выводился ствол седалищного нерва левой конечности. В толщу нерва вводилась стерильная желчь в количестве, необходимом для образования «ампулы» на месте инъекции. После введения желчи один стволчик нерва перерезался в центре ампулы. Механически и химически поврежденный нерв погружался в свое ложе, а кожно-мышечная рана зашивалась трехслойным швом, который покрывался коллодийной повязкой. Продолжительность операции (с момента фиксации животного на станке) колебалась в пределах 25—30 мин.

Повреждение седалищного нерва наносилось после того, как у собаки был выработан устойчивый, малый или большой, стереотип положительных и отрицательных пищевых условных рефлексов околушной железы и определен исходный фон пульса, дыхания и артериального давления в сонной артерии, выведенной в кожный лоскут. Начиная со следующего дня после травмы, у собаки систематически исследовались условные рефлексы, пульс, дыхание и артериальное давление.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Опыт проводился на 3 собаках весом 12 и 16 кг. У собак Каштан и Белка был выработан малый стереотип условных рефлексов: положительный на звонок № 1 и отрицательный на звонок № 2. У собаки Джульбарс был выработан большой стереотип условных рефлексов: на звонок № 1, звонок № 2, метроном 120, свет электрической лампы (звонок № 2 применялся как отрицательный раздражитель, все остальные как положительные). На основании предварительных опытов собака Каштан была отнесена к сильному уравновешенному типу нервной деятельности, собака Джульбарс — к сильному типу с преобладанием процессов торможения и собака Белка — к сильному типу с преобладанием возбуждательного процесса.

После травмы седалищного нерва все подопытные собаки держали ногу в согнутом положении, не прикасаясь к земле; затем, через 10—15 дней, щадяще наступали на пораженную ногу, в то же время лапа была ослаблена и принимала разгибательное положение. На 12—15-й день после операции у Каштана в области стопы, на тыльной поверхности, а у Джульбарса у пяточного бугра появились отечность, выпадение волос, а через полтора месяца — поверхностная трофическая язва диаметром 1.5 см, с ровными краями. На противоположной, здоровой конечности язвы не было. Подобного рода трофические язвы при повреждении седалищного нерва у собак

Таблица 1

Пищевые слюноотделительные условные рефлексы (в каплях слюны) у собаки Каштан

№ опыта	Дата	Условные раздражители			№ опыта	Дата	Условные раздражители		
		звонок № 1 (положительный)	звонок № 2 (отрицательный)	звонок № 1 (положительный)			звонок № 1 (положительный)	звонок № 2 (отрицательный)	звонок № 1 (положительный)
До травмы седалищного нерва					Спустя 13 дней и более после травмы				
	1955 г.				49	28 IV	7	0	5
28	2 IV	13	0	7	50	29	8	0	5
29	4	6	0	6	51	30	8	0	5
30	5	11	0	8	52	3 V	0	0	0
31	6	7	0	5	53	4	0	0	0
32	7	8	0	5	54	5	9	0	5
33	8	10	0	8	55	6	10	0	8
34	9	12	0	4	56	7	9	0	8
35	11	7	0	5	57	9	0	0	0
36	12	7	0	4					
В первые 12 дней после травмы					Спустя 4½ месяца и более после травмы				
37	14 IV	0	0	0	106	13 IV	0	0	3
38	15	0	0	0	107	14	0	0	0
39	16	0	0	0	108	15	4	1	3
40	18	0	0	0	109	27	0	0	0
41	19	6	0	6	110	28	6	0	5
42	20	0	0	0	111	5 V	0	0	0
43	21	0	0	0	112	6	0	0	0
44	22	0	0	0	113	10	0	0	0
45	23	0	7	0	114	11	5	0	4
46	25	0	0	0					
47	26	0	0	0					

наблюдали А. Д. Сперанский (1935) и мн. др. Трофическая язва у собаки Каштан исчезла через 2 месяца, и нарушенная координация движений ноги с поврежденным нервом восстановилась. Что касается собаки Джульбарс, то у нее трофическая язва не заживала в течение полутора лет.

Исследования условных рефлексов показали следующее. У собаки Каштан положительный условный рефлекс полностью отсутствовал в течение 12 дней после травмы, в то же время на отрицательный раздражитель дважды наблюдалось условное слюноотделение. На 13-й день после операции положительный условный рефлекс появился, но через 3 дня он вновь исчез и в дальнейшем установилась определенная закономерная периодика в условнорефлекторной деятельности: каждые 2—3 дня условный рефлекс на звонок № 1 то появлялся, то исчезал (табл. 1).

У собаки Джульбарс с большим стереотипом условных рефлексов произошли те же изменения: вначале все положительные условные рефлексы исчезли, а затем, через 2 дня, начали восстанавливаться с последующей периодикой появления и исчезновения через каждые 2—3 дня. Кроме того, на слабый раздражитель условный рефлекс восстановился значительно позже, чем на раздражитель средней силы. Наблюдались фазовые явления: парадоксальная фаза, когда на средние и слабые раздражители была бо́льшая реакция, чем на сильный, и ультрапарадоксальная, когда на отрицательный раздражитель наблюдалась положительная реакция, а на сильный положительный сигнал условное слюноотделение отсутствовало (табл. 2).

Изменения условнорефлекторной деятельности у собаки Белка изображены на рисунке.

Вслед за нарушением деятельности коры больших полушарий наступали изменения и в функциональном состоянии вегетативной нервной системы: вес животных падал, развивались трофические язвы на поврежденной ноге, через 2—3 недели артериальное давление уменьшалось на 20—30 мм рт. ст. Кроме того, у собаки Каштан на стороне оперированной конечности наблюдались выраженный конъюнктивит и сужение зрачка; у этой же собаки одновременно были кашель и выделение

Таблица 2

Фазовые явления условнорефлекторной деятельности у собаки Джульбарс

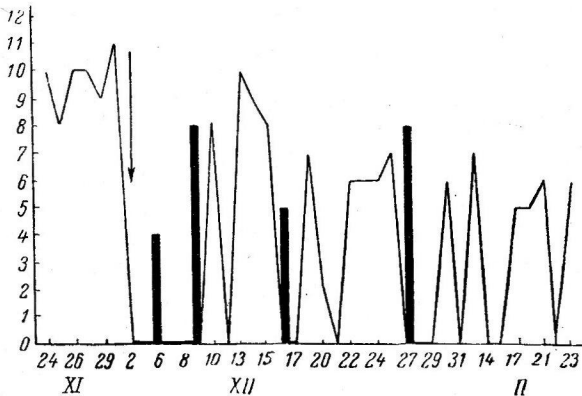
А. Исходный фон условных рефлексов до травмы нерва [за 5 (№№ 37—41) последних опытов с 25 по 30 V 1955]

Стереотип условных раздражителей в каждом опыте	Средняя величина латентного периода за 5 последних опытов (в сек.)	Средняя величина условных рефлексов (в каплях слюны) за последние 5 опытов
Звонок № 1	5.5	7.5
Метроном 120	19	6
Свет	15	5
Звонок № 2 (—)	—	0
Звонок № 1	20	3

Б. Условные рефлексы после травмы (фазовые явления)

Опыт № 76, 1 X 1955		Стереотип условных раздражителей	Опыт № 77, 3 X 1955	
латентный период (в сек.)	величина условного рефлекса (в каплях слюны)		латентный период (в сек.)	величина условного рефлекса (в каплях слюны)
25	3	Звонок № 1	—	0
15	7	Метроном 120	25	7
—	0	Свет	—	0
20	2	Звонок № 2 (—)	—	0
—	0	Звонок № 1	—	0

слизи из ноздри. Э. А. Асратян подобного рода явления наблюдал у животных при перерезке шейного симпатического нерва.



Величина условных рефлексов до и после операции (травма седалищного нерва) у собаки Белка. По оси абсцисс — даты опытов; по оси ординат — количество слюны (в каплях). Стрелка — момент операции. Черные столбики — дифференцированный раздражитель.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По данным А. Д. Сперанского (1935), последствием травм периферических нервов бывают или односторонние дистрофии, или симметричные, с разворачиванием процесса за пределы первично пораженного сегмента. Это разворачивание процесса характеризуется теми гистологическими изменениями, которые наступают в поврежденном нерве и которые в зависимости от силы раздражителя распространяются до межпозвоночных узлов спинномозговых корешков и спинного мозга. Под влиянием химической травмы развиваются неврит, дистрофия, некроз.

Судя по тем изменениям, которые отмечают в корковой деятельности собак, в очаге повреждения, по-видимому, появляются необычные импульсы, сначала порожденные самим раздражителем (желчь), а потом воспалительным процессом нерва. Уже через 24 часа после введения желчи в седалищный нерв временно исчезали положительные условные рефлексy, в малом стереотипе у Каштана они появлялись только через 12 дней, а у Джульбарса несколько раньше. К этому времени закончилось действие желчи, но остался след — неврит, распространяющийся за пределы пораженного сегмента (места инъекции желчи). Импульсы, вызванные невритом, а в последующем радикулитом, создают проекцию патологического очага в коре больших полушарий. Возникший в коре головного мозга очаг патологического возбуждения, представляет собой очаг внешнего торможения с его отрицательной индукцией, который затормаживает положительные условные рефлексy на определенный промежуток времени. Вслед за этим исчезает отрицательная индукция, соотношение процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий выравнивается, выявляются положительные условные рефлексy. Но нет еще полного восстановления условнорефлекторной деятельности: положительные условные рефлексy вновь исчезают на 2—3 дня. Устанавливается периодичность в условнорефлекторной деятельности: каждые 2—3 дня рефлексy то восстанавливаются, то исчезают. Такая периодичность существовала в течение всего периода наблюдения — около 2 лет.

У собак уже исчезли паралитические явления конечности, исчезли дистрофические язвы, но не исчезли нарушения деятельности коры больших полушарий. Можно предположить, что в коре больших полушарий очаг внешнего торможения превратился в доминанту травматического происхождения.

А. А. Ухтомский (1950) указывал, что сама по себе доминанта представляется как временно переживаемая, достаточно инертная констелляция центров с повышенной возбудимостью в разнообразных этажах головного и спинного мозга; инерция доминанты сказывается в том, что, однажды возникнув в организме, она имеет тенденцию устойчиво в нем пребывать и возобновляться.

Наши наблюдения вполне согласуются с выдвинутым А. А. Ухтомским положением о доминанте и вместе с тем позволяют высказать предположение, что закономерная периодичность, обнаруженная нами в условно-рефлекторной деятельности при экспериментальной травме седалищного нерва, объясняется периодичностью смены процессов возбуждения и торможения в самой доминанте. С нашей точки зрения, в этом и заключается сущность тенденции доминанты устойчиво пребывать и возобновляться.

ВЫВОДЫ

1. Под влиянием экспериментальной травмы седалищного нерва у собак нарушается условнорефлекторная деятельность.

2. Положительные пищевые условные рефлексы после травмы затормаживаются на срок от 2 до 12 дней (первый период нарушения корковых процессов). Восстановившаяся условнорефлекторная деятельность в дальнейшем протекает волнообразно — условные рефлексы периодически исчезают (второй период нарушений корковых процессов).

3. Первый период нарушения условнорефлекторной деятельности связан с возникновением очага внешнего торможения, второй период — с превращением этого очага в корковую доминанту травматического происхождения.

4. Помимо корковых процессов, при травме седалищного нерва может нарушаться функциональное состояние вегетативной нервной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А., Арх. биол. наук, 30, в. 2, 245, 1930; ДАН СССР, I, в. 9, 510, 1934; Физиолог. журн. СССР, 18, в. 5, 737, 1935.
 Васильев М. Ф., Тез. докл. 9-го совещ. по физиолог. пробл., посвящ. памяти акад. И. П. Павлова, Изд. АН СССР, 1941; Тез. докл. 11-го совещ. по физиолог. пробл., посвящ. памяти акад. И. П. Павлова, Изд. АН СССР, 1946.
 Дерябин В. С., Физиолог. журн. СССР, 32, № 5, 533, 1946.
 Лившиц Н. Н., цит. по: Л. А. Орбели, 1945.
 Орбели Л. А. Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. Изд. АН СССР, 1945.
 Павлов Б. В., Тез. докл. 11-го совещ. по физиолог. пробл., посвящ. памяти акад. И. П. Павлова, Изд. АН СССР, 1946.
 Сперанский А. Д. Элементы построения теории медицины. М.—Л., 1935.
 Ухтомский А. А., Собр. соч., I, Л., 1950.

HIGHER NERVOUS ACTIVITY AFTER EXPERIMENTAL INJURY TO THE SCIATIC NERVE

By V. G. Budylin and N. A. Levshunova

From the department of physiology, Medical Institute, Stavropol.

The effects of protracted stimulation of the sciatic nerve by means of chemical or mechanical injury upon conditioned alimentary reflexes were studied in three dogs over a period of two years. Traumatization of the

sciatic nerve was followed by inhibition of positive conditioned alimentary responses for 2 to 12 days. On restoration of conditioned reflexes, higher nervous activity was subject to alternating periods of deterioration and improvement. It is concluded, that this pattern of disturbed cortical activity is due to the establishment of a focus of external inhibition in the initial period following injury to the sciatic nerve. During the second period, this focus persists as a traumatically induced dominant center.

Поступило 28 I 1957.

ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ ЦВЕТООЩУЩЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ГИПОКСИИ

Б. С. Францен и А. И. Юсфин

Ленинград

В СССР исследованию влияния гипоксии на различные функции зрения посвящен ряд работ. В частности, влияние кислородного голодания на цветоразличение изучалось Н. А. Вишневым и Б. А. Цырлиным (1935, 1936, 1939), Н. Т. и В. И. Федоровыми (1936), В. В. Стрельцовым (1938, 1940), Б. Н. Ароновой (1939), Н. А. Вишневым и Е. М. Белостоцким (1939), А. М. Александяном (1945), Л. И. Мкртычевой и В. Г. Самсоновой (1948), И. М. Геллер (1950) и другими авторами.

Данные различных исследователей относительно величины и характера изменения цветоразличения в условиях гипоксии разноречивы. Н. А. Вишневым и Б. А. Цырлин (1935, 1936, 1939) в опытах при подъемах в барокамере нашли, что угнетение цветоразличения на высоте 6000 м происходит неодинаково по различным группам репеторов, например, цветоразличение на красный цвет страдает больше, чем на зеленый.

Б. Н. Аронова (1939), исследуя влияние кислородного голодания на цветное зрение, обнаружила снижение цветоразличения для всех цветов-тестов. Однако в противоположность Н. А. Вишневу и Б. А. Цырлину, она установила, что у большинства испытуемых чувствительность понижалась больше к желтому и зеленому и иногда к голубому цвету, нежели к красному.

В. В. Стрельцов (1938, 1940) показал, что на высоте 5000—6000 м длительность последовательных образов, получаемых от красного раздражителя, в большинстве случаев уменьшается, а от зеленого — увеличивается.

По данным Н. А. Вишнева и Е. М. Белостоцкого (1939), при гипоксии в условиях барокамеры цветоразличение к красному цвету падает меньше, чем к зеленому и синему.

Л. И. Мкртычева и В. Г. Самсонова (1948) итоги своих исследований в отношении изменения цветоразличения под влиянием гипоксии формулируют, как понижение чувствительности (повышение порога цветоразличения) для зеленого и синего цветов и повышения ее (уменьшение порога цветоразличения) для красного и желтого.

А. М. Александян (1945), изучая влияние гипоксии на длительность последовательных образов, получаемых от различных цветовых раздражителей, приходит к выводу, что «зеленоощущающий аппарат зрительного прибора наиболее чувствителен к недостатку кислорода».

Заинтересовавшись разноречивыми данными, полученными различными авторами, которые ограничились лишь констатацией фактов, мы сделали попытку проследить за изменениями цветного зрения под влиянием кислородного голодания в условиях подъема в барокамере.

МЕТОДИКА

Наши исследования влияния кислородного голодания на цветное зрение были выполнены на аномалоскопе ГОИ системы Г. Н. Раутиана (1950). Особенностью этого прибора является то, что он характеризует качество функционирования каждой из трех систем цветочувствительных рецепторов (приемников) сетчатки, колбочек в частности.

Принцип исследования на приборе основан на различении по цветности двух видимых в окуляр полуполей. В исходном положении обе половины одинаковы. Порогом чувствительности исследуемого рецептора является момент, когда испытуемый заметит изменение цвета в правом полуполе. Исследовались пороги чувствительности для красного, зеленого и синего цветов. В каждом из трех испытаний устанавливалось наступление порогового цветового различия окулярных полуполей (угловой размер — 6°). Это различие испытуемый замечает потому, что при этом изменяется воздействие

на какую-нибудь одну исследуемую систему колбочек, в то время как воздействие на две остальные остается тем же, что и в начальный момент полного равенства полулопей. Прибор позволял определять не только качественную, но и количественную характеристику цветоразличения по данной группе рецепторов. Пороги чувствительности выражались в относительных единицах по делениям шкалы.

Наряду с этим (в четвертом испытании) прибор характеризует еще типичность или аномальные уклонения спектральной чувствительности приемников, аналогично, например, аномалоскопу Нагеля (оставление рэлеевского равенства).

Опыты проводились в барокамере в одно и то же время суток и ставились следующим образом. Испытуемый предварительно ознакомился с методикой обследования. Затем для каждого испытуемого по несколько раз определялись все три пороговых показателя, т. е. пороги цветоразличения для красноощущающей (n_r), зеленоощущающей (n_g) и синеощущающей (n_b) групп рецепторов «на земле», т. е. при нормальном атмосферном давлении. Чтобы исключить влияние шума, возникающего при «подъемах», мотор барокамеры включался заранее и все исследования, начиная с определения цветоразличения на земле, проводились с работающим мотором. Перед испытанием той или иной цветоощущающей системы испытуемый в течение 2—3 мин. смотрел на белый экран (белую бумагу). Освещение в барокамере оставалось постоянным.

После этого начинался подъем в барокамере и дальнейшие определения показателей велись на последовательно увеличивающихся «высотах» во время небольших (по несколько минут) остановок подъема, которых было достаточно, чтобы получить три отсчета по каждому из испытаний. На «потолке» (5000—7000 м) наблюдения производились как при кислородной недостаточности, так и с подачей кислорода через маску. Определения порогов выполнялись также и при спуске и, наконец, по возвращении к нормальным условиям.

Обработка опытных данных сводилась к расчету величины порогов испытуемого лица по отношению к его же нормальным порогам, полученным на земле в день испытания, по формуле:

$$K = \frac{n_0}{n},$$

где n — порог цветоощущения на высоте; n_0 — порог цветоощущения перед подъемом; K — коэффициент.

На рисунках значение коэффициента отложено по ординатам сверху вниз, что создает картину изменения под влиянием гипоксии остроты цветоразличения для той или другой системы рецепторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего было обследовано 25 человек, с которыми проведено 30 подъемов. Средние данные для 22 подъемов до 5000 м (рис. 1) указывают на снижение (хотя и в разной степени) остроты цветоразличения по всем трем системам рецепторов. Больше всего в наших опытах (в 2 раза) снижалось цветоразличение по третьей группе рецепторов (синеощущающая группа). По первой, красноощущающей группе рецепторов, цветоразличение уменьшалось в 1.7 раза и по второй, зеленоощущающей — только в 1.3 раза.

На рис. 1 видно, что вдыхание кислорода в течение 2—3 мин. почти полностью восстанавливает цветоразличение. Хорошо выступает особенность второй, зеленоощущающей группы рецепторов, а именно, некоторое обострение цветоразличения на малых высотах и сравнительно небольшое снижение на больших высотах, по сравнению с двумя другими группами рецепторов. Результаты 8 подъемов до 6000 и 7000 м оказались аналогичными, но с более резко выраженным угнетением цветоразличения, чем при подъемах до 5000 м.

Обнаруженные изменения цветоразличения характеризуются 4 типами кривых. Для кривых, отнесенных к первому типу (3 случая), специфично то, что на высоте 5000 м по всем трем системам рецепторов цветоразличение изменяется почти в одинаковой мере (примерно в 1.5 раза) по сравнению с землей. В качестве иллюстрации может служить рис. 2. Для кривых второго типа (3 случая) характерно значительное снижение (в 2.3—3 раза) цветоразличения преимущественно в зеленовоспринимающей системе рецепторов, в то время как в красно- и синевоспринимающей системах цветоразличение снижается не более чем в 1.5—1.9 раза (рис. 3). Для кривых

третьего типа (10 случаев) наибольшее снижение (в 2—4 раза) остроты цветоразличения падает на красноощущающую систему рецепторов.

По двум другим системам рецепторов цветоразличение ослабляется в 1.5—2 раза (рис. 4, А). К четвертому типу относятся кривые (7 случаев) с наибольшим снижением (в 1.5—3 раза) цветоразличения в синеощущающей системе рецепторов. По двум остальным системам по-прежнему обнаруживается снижение в 1.5—2 раза (рис. 4, В).

В некоторых случаях наиболее сильное угнетение цветоразличения наблюдается только по какой-либо одной системе рецепторов, но в ряде случаев (5 из 30) оно распространяется в одинаковой мере на две системы рецепторов, что следует рассматривать как более значительное ухудшение цветоразличения.

Анализ экспериментального материала обнаруживает следующую интересную особенность: острота цветоразличения страдала на высоте тем сильнее, чем более высокой она была на земле. Последнее обнаруживалось по каждой системе рецепторов (см. таблицу).

При повторных обследованиях одних и тех же лиц наблюдалась изменчивость остроты цветоразличения по разным системам рецепторов на земле. Соответственно вышесказанному, наиболее сильное угнетение на высоте происходило по той системе рецепторов, которая в этот день оказывалась наиболее чувствительной у данного субъекта (рис. 4).

На малых высотах (2000—3000 м) в большинстве случаев отмечалось обострение цветоразличения по какой-нибудь одной или двум системам рецепторов; чаще всего оно наблюдалось для второй, зеленоощущающей системы рецепторов (16 случаев), реже для третьей, синеощущающей (14 случаев) и еще реже (10 случаев) для первой, красноощущающей. Это обострение, начиная с 3500—4000 м, сменялось обычно угнетением, причем системы рецепторов, испытывающие подобное обострение на малых высотах, как правило, обнаруживали наименьшее угнетение на больших высотах.

У тренированных субъектов и лиц, хорошо переносящих кислородное голодание, в цветоразличении наблюдаются периоды улучшения и без вдыхания кислорода в результате, по-видимому, деятельности адаптационных механизмов; эти периоды сопровождаются улучшением субъективного состояния испытуемых (рис. 4, В). Вдыхание кислорода через маску на высотах возвращает цветоразличение всех трех систем рецепторов к исходному уровню. В меньшей степени восстанавливается острота различения для тех приемников, которые были наиболее угнетены (рис. 1 и 3).

В наших опытах мы ни разу не наблюдали «цветовой слепоты», о которой говорят некоторые авторы.

Помимо определения порогов цветоразличения были проведены испытания на составление рэлеевского равенства. Ни в одном из 5 опытов не было установлено заметных изменений равенства на высоте. Это же констатируют при кратковременной гипоксии и другие авторы.

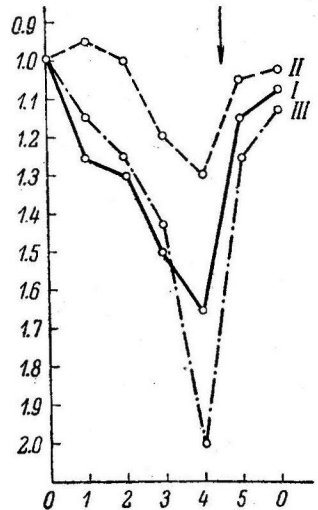


Рис. 1. Изменения цветоразличения при гипоксии. Средние данные.

По оси абсцисс — высота (в тыс. метров); по оси ординат — цветоощущение (величина коэффициента, в относит. ед.). Система рецепторов: I — красноощущающая, II — зеленоощущающая, III — синеощущающая. Стрелка — начало подачи кислорода.

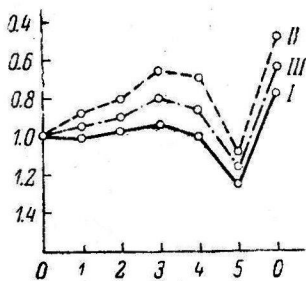


Рис. 2. Равномерное изменение цветоразличения при гипоксии по всем трем группам рецепторов у испытуемого Н. Опыт 12 VI 1953. Обозначения те же, что на рис. 1.

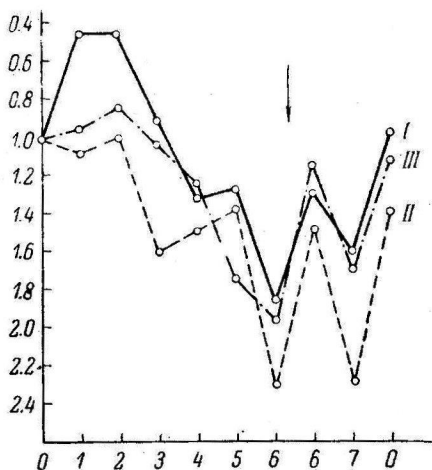


Рис. 3. Угнетение цветоразличения, особенно резкое по зеленовоспринимающей группе рецепторов, у испытуемого К. Опыт 17 V 1953. Обозначения те же, что на рис. 1.

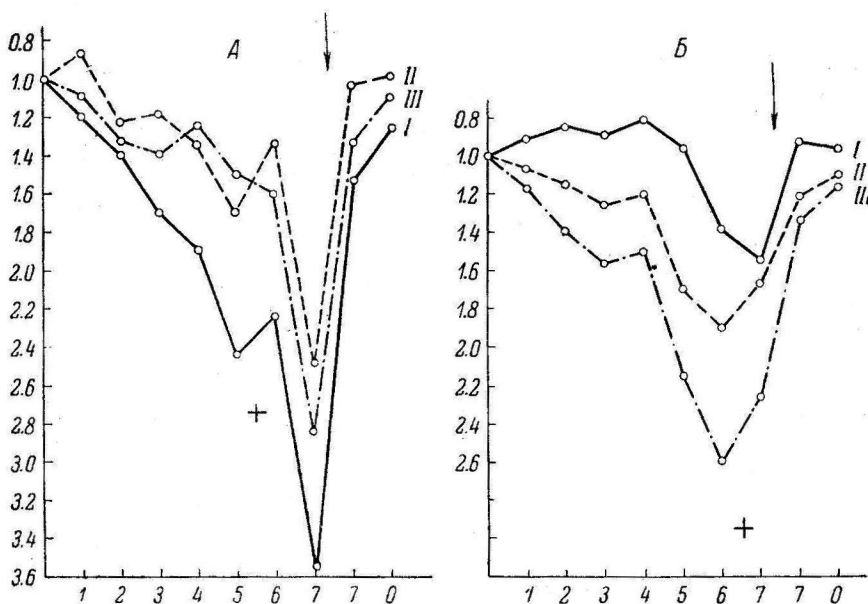


Рис. 4. Угнетение цветоразличения у испытуемого Д. по красновоспринимающей (А, опыт 13 VI 1953) и синевоспринимающей (В, опыт 15 VI 1953) группам рецепторов.

Крестиком отмечено улучшение функционального состояния испытуемого. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Изменение цветоразличения при гипоксии в зависимости от исходного функционального состояния анализатора

Характеристика цветоразличения*	Система рецепторов					
	красноощущающая		зеленоощущающая		синеощущающая	
	земля	5000 м	земля	5000 м	земля	5000 м
Цветоразличение ниже средних норм (порог цветоощущения высокий)	1 **	1.28	1	1.03	1	1.44
Цветоразличение в пределах средних норм (порог цветоощущения нормальный)	1	1.83	1	1.43	1	1.98
Цветоразличение выше средних норм (порог цветоощущения низкий) . .	1	2.33	1	1.96	1	2.12

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Работы И. Р. Петрова (1949, 1952) на анемизированных животных и А. В. Лифшица (1949) и В. Н. Зворыкина (1951) в барокамере, посвященные изучению влияния кислородного голодания на высшую нервную деятельность животных, позволяют сделать вывод, что воздействие кислородного голодания на корковые процессы происходит по схеме, указанной И. П. Павловым (1949, 1951): вначале страдает тормозный процесс, т. е. происходит растормаживание, затем начинает страдать процесс возбуждения, что сопровождается понижением работоспособности корковых клеток, в которых развивается безусловное охранительное торможение. Методом условных рефлексов эти авторы показали, что на малых высотах (2000—3000 м) в коре головного мозга преобладают процессы возбуждения (за счет растормаживания), а на больших высотах (5000—7000 м) начинает развиваться охранительное торможение.

В. В. Стрельцов (1938) считал, что при кислородном голодании в первую очередь поражаются центральные представительства зрительного аппарата и падает чувствительность нервных клеток коры головного мозга.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что под влиянием кислородного голодания происходят изменения в цветоразличении по всем трем группам рецепторов. Изменения цветоразличения наблюдались, как правило, в сторону обострения на малых высотах (2000—3000 м) и в сторону угнетения на больших (5000—7000 м), т. е. зависели от времени воздействия и степени кислородного голодания. Все это позволяет считать, что цветоразличение является функцией коркового конца зрительного анализатора и изменяется в соответствии с функциональным состоянием корковых клеток при различных степенях кислородного голодания.

На высотах 2000—3000 м в связи с преобладанием в корковых клетках процесса возбуждения понижается порог восприятия раздражения и цветоразличение обостряется (однако не во всех случаях и не по всем группам

* Средние нормы были установлены для прибора несколько ранее Г. Н. Раутианом на 900 лицах.

** За единицу принято цветоразличение на земле в день испытания.

рецепторов одинаково). В наших опытах наряду с обострением имелось и угнетение по некоторым группам рецепторов, что, видимо, зависело от исходного функционального состояния коркового конца зрительного анализатора.

Доказательством этому могут служить приведенные данные, полученные на одном и том же испытуемом в разные дни (рис. 4). Если цветоразличение по одной из групп рецепторов у испытуемого Д. (рис. 4, А, I; Б, III) до подъема было обостренным, то на малых высотах оно не улучшалось, но сразу же угнеталось, а на больших высотах страдало сильнее других. Подобная же закономерность в большей или меньшей степени проявлялась и в других опытах (у испытуемого К., см. рис. 3, II).

Различный характер изменений, возникающих на разных высотах в отношении цветоощущения можно понять, исходя из представлений И. П. Павлова о мозаичности процессов возбуждения и торможения в работе коры больших полушарий.

В зависимости от тех или иных условий, в результате «функциональной мозаики», корковые клетки каждого из цветоощущающих рецепторов могут находиться в различном функциональном состоянии. В связи с этим реакция корковых клеток на кислородное голодание не может быть всегда одинаковой. Исходя из вышесказанного, можно полагать, что наблюдавшееся нами обострение цветоразличения на малых высотах происходило по тем группам рецепторов, корковые клетки которых в момент исследования на земле находились в той или иной степени торможения. В этом случае при кислородном голодании первым начинает страдать тормозный процесс, т. е. происходит растормаживание, в силу которого наступает обострение цветоразличения (относительное превалирование процесса возбуждения). В то же время по тем группам рецепторов, функция которых на земле была обострена, уже на малых высотах сразу же наблюдалось угнетение цветоразличения. По-видимому, их корковые клетки в момент исследования на земле находились в возбужденном состоянии, т. е. на верхней границе своей лабильности, и под влиянием кислородного голодания уже на малых высотах в них сразу же начинал страдать процесс возбуждения.

Можно предполагать, что рэлеевское равенство является функцией периферического конца зрительного анализатора, так как в наших опытах с кратковременным воздействием гипоксии мы не получили его заметных отклонений.

Наши данные подтверждают выводы Е. Н. Юстовой (1954), которая показала, что аномальные изменения рэлеевского равенства следует приписывать особенностям пигментации сетчатки. Изменения рэлеевского равенства, которые обнаружили Н. Г. и В. И. Федоровы (1936), являются, по-видимому, результатом многодневного воздействия кислородного голодания; однако возможно, они были вызваны и инсоляцией. При кратковременной же гипоксии страдает корковое представительство зрительного анализатора, в то время как сама сетчатка более устойчива к кислородному голоданию.

Ввиду небольшого количества исследований, проведенных нами по определению изменений в составлении рэлеевского равенства, работа в том направлении должна быть продолжена.

ВЫВОДЫ

1. При гипоксии, соответствующей высотам 3000—3500 м, в зависимости от исходного функционального состояния коркового представительства данной группы рецепторов наблюдается как обострение, так и угнетение цветоразличения.

2. На высотах 3500—7000 м наблюдается только угнетение цветоразличения по всем трем группам рецепторов, что, вероятно, связано с развитием охранительного торможения в коре больших полушарий головного мозга.

3. Вдыхание кислорода (в течение 5—7 мин.) улучшает цветоразличение и возвращает его к исходному уровню, но не в полной мере.

4. По-видимому, реципрокность в изменении порогов первой и второй групп рецепторов отсутствует.

5. Цветоразличение можно считать функцией коры головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- А лек с а н я н А. М., Физиолог. журн. СССР, 31, № 5—6, 260, 1945.
 А р о н о в а Б. Н., Изв. АН СССР, сер. географ., № 4—5, 531, 1939.
 В и ш н е в с к и й Н. А. и Е. М. Б е л о с т о ц к и й. Основы авиационной медицины. М., 1939.
 В и ш н е в с к и й Н. А. и Б. А. Ц ы р л и н, Физиолог. журн. СССР, 18, № 2, 237, 1935; Тр. Первой конфер. по физиолог. оптике, 158, Л., 1936; сб. «Вопросы медицинского обеспечения авиации», 1, М., 1939.
 З в о р ы к и н В. Н. Влияние разряженного воздуха на высшую нервную деятельность. Дисс. Л., 1951.
 Л и ф ш и ц А. В., Физиолог. журн. СССР, 35, № 1, 3, 1949.
 М к р т ы ч е в а Л. И. и В. Г. С а м с о н о в а, Пробл. физиолог. оптики, 6, 120, 1948.
 П а в л о в И. П. Павловские среды, 2 и 3. Изд. АН СССР, 1949; Полн. собр. соч., 2 и 3, Изд. АН СССР, 1951.
 П е т р о в И. Р. Кислородное голодание головного мозга. Медгиз, 1949; О роли нервной системы при кислородном голодании. Медгиз, 1952.
 Р а у т и а н Г. Н., ДАН СССР, 73, № 1, 99, 1950.
 С т р е л ь ц о в В. В., Военно-санит. дело, № 7, 1938; Под знаменем марксизма, № 10, 162, 1940.
 Ф е д о р о в Н. Т. и В. И. Ф е д о р о в а, Тр. Эльбрусской экспедиции АН СССР, 1934—1935 гг., 441, 446, М., 1936.
 Ю с т о в а Е. Н., ДАН СССР, 81, № 6, 1051, 1951.

ALTERATIONS OF COLOUR SENSATION UNDER HYPOXIC CONDITIONS

By *B. S. Frantzen* and *A. I. Yusfin*

Leningrad

The influence of oxygen want upon colour discrimination was studied in a high pressure cabin by means of an anomaloscope designed by G. N. Raution. Hypoxia was found to affect each of the three sets of colour-sensitive receptors (red, green and blue sensitive). As a rule, the acuity of colour discrimination tended to be increased at moderate altitudes (2000 to 3000 m), being depressed at higher altitudes (5000—7000 m). In some sets of receptors, however, depression was sometimes found to occur even at lower altitudes. The higher was discriminative acuity at «sea level» on the day of the experiment, the more was it impaired at «altitude». Reiterated tests performed in the same experimental subjects revealed some variations in discriminative acuity between receptors at sea level. At high altitudes, the greatest loss of acuity was found to involve that set of receptors which had been found to be the most sensitive on that particular day. The effects of oxygen want upon colour discrimination may thus be assumed to depend upon the initial functional condition at the cortical level of the visual analyser.

Поступило 28 I 1957.

О НАРУШЕНИИ КООРДИНАЦИИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ЦЕНТРОВ ЧЕЛОВЕКА ПРИ ИММОБИЛИЗАЦИИ КОНЕЧНОСТИ

Г. А. Наследов и В. Н. Филиппова

Научно-исследовательский институт травматологии и ортопедии, Ленинград

В настоящее время из ряда работ главным образом отечественных физиологов известно, что антагонистические отношения в целостном организме не всегда имеют место. Описанный Ю. М. Уфляндом (1954) и другими исследователями процесс перестройки иннервации мышцы после пересадки ее сухожилия на противоположную сторону сустава говорит о том, что координационные отношения нужно рассматривать как вырабатывающиеся в процессе онтогенетического развития организма.

С этой точки зрения, было естественно предположить, что простая бездеятельность конечности, например иммобилизация ее гипсовой повязкой, вызовет нарушение обычных сопряженных антагонистических взаимоотношений центров мышц-сгибателей и разгибателей.

Для выяснения этого вопроса мы провели исследования на людях, которым на нижнюю конечность была наложена гипсовая повязка по поводу перелома голени.

Гипсовая иммобилизация конечности применяется в клинике чрезвычайно широко и по различным показаниям. Наложение гипсовой повязки наряду с лечебным эффектом может вызывать и некоторые патологические явления, как например фиксационную контрактуру. В настоящее время механизм действия гипсовой повязки рассматривается с позиций рефлекторной теории.

Те изменения в нервных центрах, которые возникают в результате влияния гипсовой повязки и которые в свою очередь вызывают возникновение фиксационной (кинематической) контрактуры, были исследованы в эксперименте на животных (Жуков, Думова и Верещагин, 1952; Жуков, 1955; Тарушкин, 1955, и др.), а также в клинике и в самоэксперименте А. Б. Гандельсманом (1952). Были обнаружены сдвиги возбудимости и функциональной подвижности нервных центров, ведающих движением как зафиксированной, так и других конечностей.

Мы воспользовались регистрацией биотоков мышц как наиболее удобным способом исследования активности двигательных центров. Чтобы определить, не отражаются ли на получаемых результатах изменения функционального состояния самих мышц, мы параллельно производили измерение возбудимости мышц.

МЕТОДИКА

Регистрация биотоков мышц производилась с помощью установки, состоящей из плейфного осциллографа типа МПО-2 и четырехканального усилителя (чувствительность — 2.5 мм/0.5 мв). Обследуемые больные находились в экранированной камере в лежачем положении.

Электроды прикреплялись к коже, над брюшком исследуемой мышцы, лейкопластырем. Способ отведения биполярный; расстояние между электродами — 8 см.

Биоэлектрические потенциалы отводились одновременно от четырех мышц: *m. rectus femoris* и *m. semitendinosus* правой и левой нижних конечностей. Больному, лежащему на спине, под коленный сустав подкладывался небольшой валик, благодаря чему ноги были несколько согнуты в коленях. По команде производилось разгибание каждой ноги в отдельности. При этом рукой экспериментатора оказывалось давление на дистальную часть голени, препятствующее производимому движению. Таким образом, максимально напрягались разгибатели голени. После этого большой переворачивался на живот и производил сгибание каждой ноги в коленном суставе, опять встречая сопротивление движению.

В результате каждый раз регистрировались биотоки одной произвольно напрягаемой мышцы и одновременно трех других мышц. Это давало возможность обнару-

жить изменения электрической активности мышц-антагонистов, происходящие реципрокно при осуществлении акта сгибания или разгибания.

Параллельно с регистрацией биотоков изучалась возбудимость мышц для установления их функционального состояния. Исследование изменения возбудимости мышц производилось путем построения логарифмических кривых напряжения—времени (Насонов и Розенталь, 1953). Используемый нами методический прием определения возбудимости разработан Д. Л. Розенталь и В. Н. Филипповой. Возбудимость *m. rectus femoris* и *m. semitendinosus* правой и левой нижних конечностей определялась в те же сроки, что и регистрация биоэлектрических потенциалов, как во время гипсовой иммобилизации, так и после нее.

Были проведены многократные обследования 5 больных с переломом голени в различные сроки лечения. Неподвижность коленного сустава, вызванная наложением гипсовой повязки, приводила к развитию фиксационных контрактур коленного сустава. Исследования производились спустя сравнительно большой период времени после полученной травмы. Поэтому полученные изменения можно отнести главным образом на счет влияния гипсовой повязки, а не самой травмы, хотя некоторое влияние последней не исключено.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Здоровые люди. Предварительно были дважды обследованы 4 здоровых человека. В результате было установлено, что биоэлектрические потенциалы достигали максимальной амплитуды и частоты на той

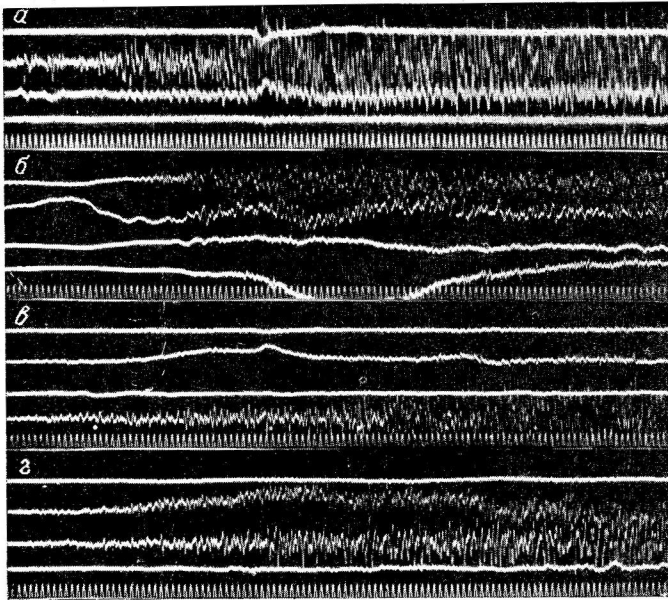


Рис. 1. Биотоки мышц здорового человека.

а — при сгибании правой ноги; *б* — то же левой ноги;
в — при разгибании правой ноги; *г* — то же левой ноги.
 Сверху вниз: электрограммы левого сгибателя, правого сгибателя, левого разгибателя и правого разгибателя, отметка времени $\frac{1}{50}$ сек.

мышце, которую исследуемый произвольно напрягал в момент регистрации. Наряду с этим на других мышцах, не подвергавшихся произвольному сокращению, также можно было наблюдать некоторое усиление электрической активности. Однако амплитуда и частота наблюдаемых при этом потенциалов были меньше, чем при их произвольном сокращении. В большинстве случаев произвольное сокращение каждой из исследуемых мышц оказывалось связанным с непроизвольным сокращением другой, вполне определенной мышцы (рис. 1).

Сочетание деятельности мышц при произвольном и сопутствующем ему непроизвольном сокращении оставалось постоянным у большинства обследованных здоровых людей (см. таблицу).

Непроизвольное напряжение мышц ног при произвольном сокращении одной определенной мышцы

Условия исследования	Произвольно сокращающаяся мышца			
	правый сгибатель	левый сгибатель	правый разгибатель	левый разгибатель
	Мышца, сокращающаяся одновременно непроизвольно			
В норме	Левый разгибатель.	Правый сгибатель.	Правый сгибатель.	Правый сгибатель.
Гипс на левой ноге	Левый разгибатель.	Разные мышцы, 2 или 3 одновременно.	Разные мышцы, чаще все 3 одновременно.	Правый сгибатель.
Гипс на правой ноге	Разные мышцы, чаще все 3 одновременно.	Разные мышцы, чаще 2 или 3 одновременно.	Сокращений нет совсем, или очень слабые всех 3 мышц.	Разные мышцы, 2 или 3 одновременно.
Гипс на правой ноге в течение 20 месяцев (большой С.)	Сокращений нет совсем, или очень слабые всех 3 мышц.	Очень слабо, левый разгибатель.	Нет.	Очень слабо, левый сгибатель.

Анализируя данные рис. 1 и таблицы, можно прийти к заключению, что перекрестная иннервация сгибателей и разгибателей симметричных конечностей имеет место только между правым сгибателем и левым разгибателем. Перекрестная иннервация между левым сгибателем и правым разгибателем в наших условиях исследования не была обнаружена.

Следует также отметить, что правый сгибатель приходит в деятельное состояние во всех случаях при произвольном сокращений как самого сгибателя, так и других мышц. Это позволяет рассматривать нервный центр сгибания правой нижней конечности как доминирующий в деятельности двигательных центров нижних конечностей человека. Предположительно объяснение такой асимметрии в деятельности нервных центров может быть дано на основании общеизвестного представления о функциональной асимметрии правого и левого полушарий головного мозга и связанной с ней асимметрии в деятельности нижележащих отделов центральной нервной системы.

Обследованные больные могут быть разделены на две группы, в зависимости от того, какая нога находилась у них под гипсом.

Больные с гипсовой повязкой на левой ноге. У этой группы больных, так же как и в норме, произвольное сокращение одной из четырех исследуемых мышц сопровождается непроизвольным сокращением какой-либо другой мышцы. Но по сравнению со здоровыми людьми здесь имеются некоторые существенные отличия. Эти отличия носят вполне закономерный характер и за редкими исключениями наблюдаются у всех больных. Для примера приводим электромиограмму больного М. (рис. 2). Результаты исследований всех больных этой группы сведены в таблице. Мы видим, что классическая перекрестная иннервация между правым сгибателем и левым разгибателем, которая отмечена нами

для здоровых людей, здесь полностью сохранилась. Зато в случаях произвольного сокращения левого сгибателя и правого разгибателя уже нет сочетанного произвольного сокращения правого сгибателя. Вместо этого биотоки появляются в разных мышцах, чаще всего одновременно в двух или во всех трех.

Эти изменения, по-видимому, говорят о том, что центр сгибания правой ноги потерял свое доминирующее значение в деятельности двигательных центров нижних конечностей. Вместо произвольного сокращения правого сгибателя теперь сокращаются сразу две-три мышцы. Очевидно,

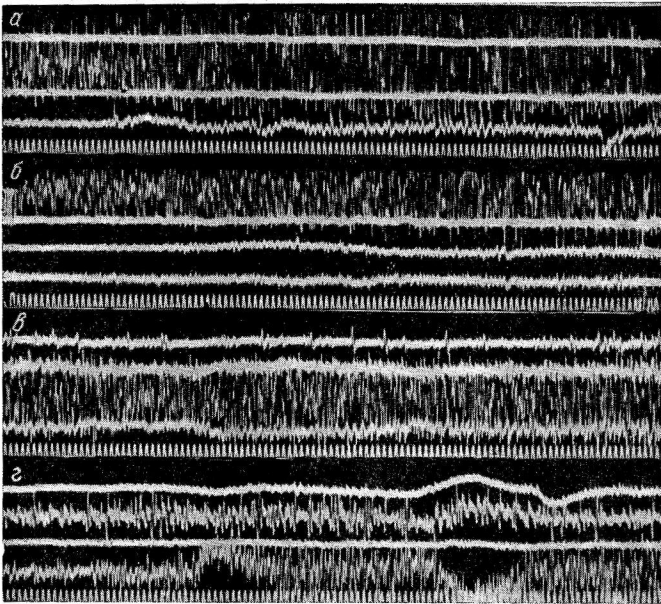


Рис. 2. Биотоки мышц большого М. Гипс на левой ноге в течение $1\frac{1}{2}$ месяцев.

Сверху вниз: электрограммы левого сгибателя, правого сгибателя, правого разгибателя и левого разгибателя, отметка времени $\frac{1}{50}$ сек. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

теперь возбуждение при определенных движениях не направляется к определенным центрам, что необходимо для нормального координированного акта, а разливается широко по различным центрам, затрудняя координацию движений.

Больные с гипсовой повязкой на правой ноге. У этих больных совсем не удастся обнаружить таких соотношений иннервации, какие наблюдались у здоровых людей. По-видимому, повреждение правой ноги и наложение на нее гипса нарушают согласованную деятельность двигательных центров нижних конечностей, в большей степени, чем это имеет место при тех же условиях на левой ноге. Какую бы мышцу ни напрягал произвольно больной, он в то же время произвольно, даже вопреки своему желанию, приводит в движение все остальные мышцы. Если при пребывании в гипсе левой ноги еще оставались в норме взаимоотношения между правым сгибателем и левым разгибателем, то в этом случае происходит распространение возбуждения беспорядочно на центры всех мышц.

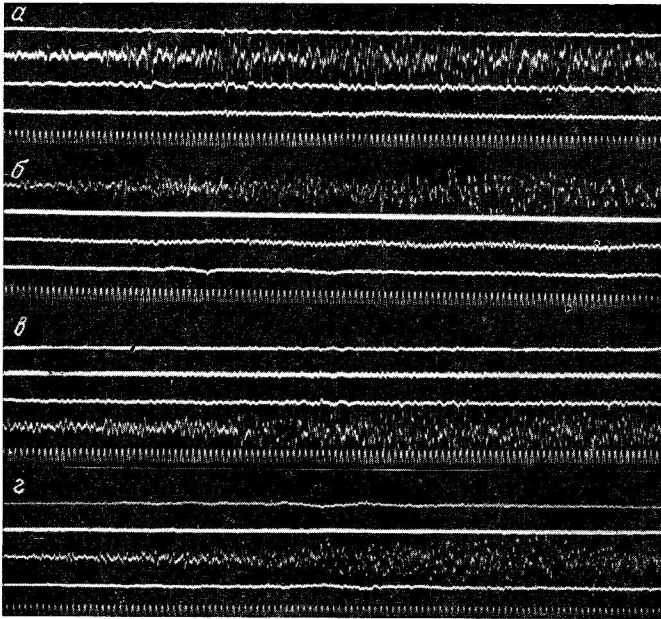


Рис. 3. Биотоки мышц больного Р. Гипс на правой ноге в течение $1\frac{1}{2}$ месяцев.
Обозначения те же, что на рис. 1.

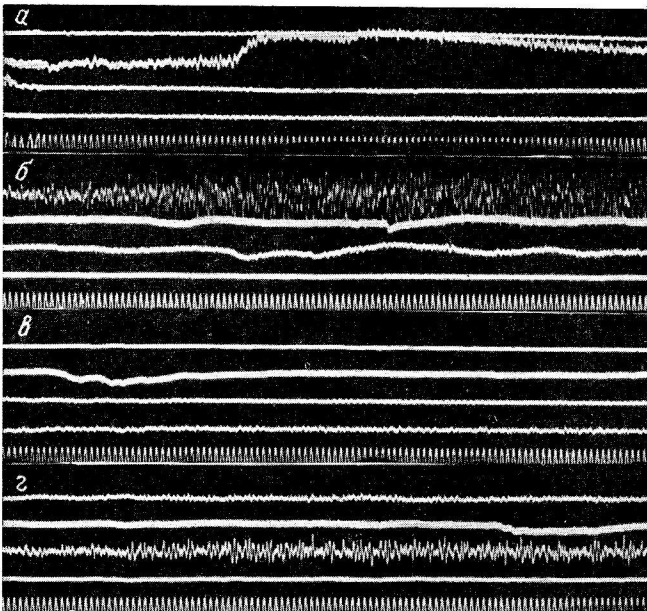


Рис. 4. Биотоки мышц больного С. Гипс на правой ноге в течение 20 месяцев.
Обозначения те же, что на рис. 1.

Результаты обследования этой группы больных также представлены в таблице. Кроме того, в качестве иллюстрации приводим электромиограмму одного из больных (рис. 3).

Безусловно, у различных больных этой группы ответы протекают несколько по-разному, в зависимости от особенностей заболевания и выздоровления каждого из них. Например, больной С. до того, как он был обследован после травмы, носил гипсовую повязку в течение 20 месяцев. За такой длительный срок вместе с изменениями в самой конечности (очень сильная контрактура, заметная атрофия мышц) произошли изменения и в деятельности нервных центров (см. таблицу и рис. 4).

Когда этот больной производит сгибание или разгибание правой ноги, то соответствующая мышца напрягается (хотя биотоки и меньше по амплитуде, чем обычно). Значит, при волевом усилии двигательные центры правой ноги еще могут возбуждаться. Однако на возбуждение двигательных центров другой, неповрежденной ноги они почти не реагируют. По-видимому, здесь выступает известная закономерность: центры, находящиеся в настолько сильном угнетении, что они уже не могут вступить в действие по поводу интраспинальных сигналов и участвовать в согласованной деятельности спинального рефлекторного аппарата, оказываются еще в состоянии адекватно реагировать на корковые импульсы.

Вышеприведенные данные о деятельности нервных центров были получены на

основе анализа электромиограмм. Электромиограмма отражает функциональное состояние двигательного прибора в целом. Ее особенности определяются как функциональным состоянием нервных центров, так и функциональным состоянием исполнительного мышечного аппарата. Для того чтобы иметь возможность судить, в какой степени полученные изменения электрической активности зависят от состояния мышц, необходимо было изучить и функциональное состояние мышц исследуемого двигательного прибора у тех же больных. Функциональное состояние мышц определялось по их возбудимости на основании построения логарифмических кривых напряжения—времени. На рис. 5, а, б приводятся кривые больного Р.

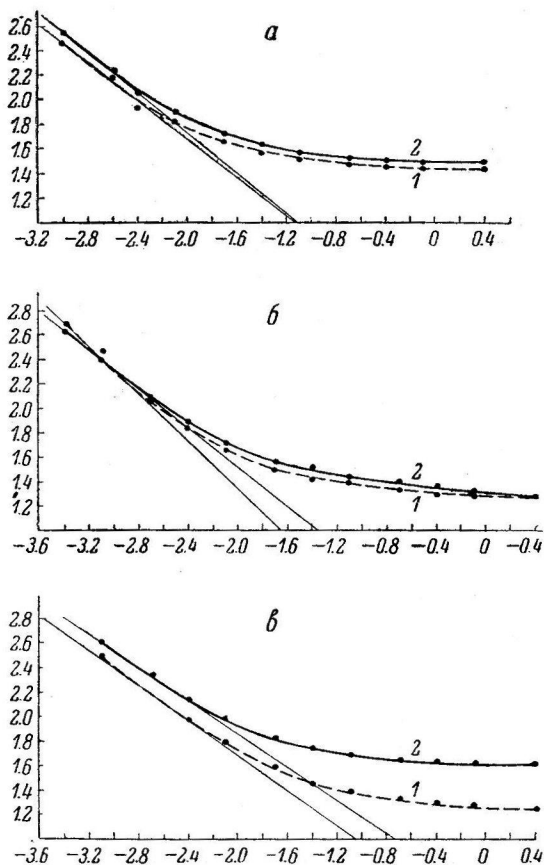


Рис. 5. Логарифмические кривые напряжения—времени. (По Насонову и Розенталь).

а — мышц-разгибателей правой и левой ног больного Р.; б — мышц-сгибателей правой и левой ног больного Р.; в — мышц-разгибателей правой и левой ног больного М. 1 — здоровая нога; 2 — больная нога. По оси абсцисс — логарифм времени; по оси ординат — логарифм напряжения.

Аналогичные кривые были получены и для остальных наших больных¹ как до снятия, так и после снятия гипсовой повязки. Как видно, кривые симметричных мышц почти совпадают. Таким образом, существенных изменений возбудимости мышц под влиянием развивающейся фиксационной контрактуры обнаружить не удается. Это совпадает с данными С. Я. Фридмана (1953), который изучал состояние мышц в изометрических и изотонических условиях и пришел к выводу, что в первом случае (т. е. при фиксации сустава) имеют место лишь очень незначительные изменения возбудимости.

Однако после повторного обследования больных, уже выписавшихся из клиники и находившихся на амбулаторном лечении, у них наблюдалось заметное снижение порога возбудимости мышц нижней конечности, на которую была наложена гипсовая повязка. По-видимому, это снижение обуславливалось более активной мышечной деятельностью, которую больной мог осуществлять, выписавшись из клиники.

Указанные различия возбудимости иллюстрируются рис. 5, в. Отсутствие сколько-нибудь значительных изменений в кривых позволяет заключить, что наблюдаемые изменения в электромиограммах объясняются главным образом изменением состояния нервных центров.

ВЫВОДЫ

1. У здоровых людей обнаруживается определенная функциональная асимметрия во взаимодействии нервных центров нижних конечностей, выражающаяся в том, что при произвольном напряжении правого сгибателя произвольно напрягается левый разгибатель, а при произвольном напряжении левого сгибателя, правого и левого разгибателей, обычно каждый раз произвольно напрягается правый сгибатель. Таким образом, проявляется доминирующая роль центра правого сгибателя во взаимной деятельности двигательных центров нижних конечностей человека.

2. За время иммобилизации нижней конечности гипсовой повязкой у больных происходит нарушение взаимодействия двигательных центров. При этом нарушения оказываются более глубокими при иммобилизации правой нижней конечности, чем при иммобилизации левой нижней конечности.

3. Нарушения взаимодействия центров проявляются в том, что при произвольном напряжении одной мышцы произвольно сокращаются все остальные исследуемые мышцы обеих конечностей. По-видимому, в результате травмы и последующей иммобилизации в двигательном аппарате прежде всего страдает реципрокное торможение и возбуждение широко разливается по нервным центрам, затрудняя правильную координацию двигательных актов. В случае более длительной иммобилизации (до 20 месяцев) биотоки отсутствуют во всех мышцах, кроме произвольно напрягаемой. Это свидетельствует о патологически разлитом торможении в нервных центрах.

4. Ввиду отсутствия у обследованных больных существенных сдвигов в кривой напряжения—времени прямого раздражения мышц обнаруженные в электромиограммах изменения следует отнести за счет процессов, происходящих в нервных центрах.

ЛИТЕРАТУРА

- Г а н д е л ь с м а н А. Б. Двигательная функция и иммобилизация. Физиологическое исследование в ортопедической клинике. Дисс. Л., 1952.
Ж у к о в Е. К., Тез. докл. Научн. сессии Одесск. н.-исслед. психоневролог. инст., Одесса, 1955.

¹ Один больной не исследовался.

- Жуков Е. К., А. М. Думова и С. М. Верещагин, Физиолог. журн. СССР, 38, № 2, 217, 1952.
- Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь, Физиолог. журн. СССР, 39, № 4, 405, 1953.
- Тарушкин О. В. Электрофизиологическое исследование механизмов иммобилизационных мышечных гипертоний и контрактур. Дисс. Л., 1955.
- Уфлянд Ю. М., Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 32, № 164, 208, 1954.
- Фридман С. Я. Состояние мышц и их иннервация при некоторых повреждениях двигательного анализатора. Дисс. Л., 1953.

DISTURBED COORDINATION BETWEEN MOTOR CENTERS IN MAN AS A RESULT OF LIMB IMMOBILIZATION

By *G. A. Nasledov* and *V. N. Filippova*

From the Research Institute of Traumatology and Orthopedics, Leningrad

Action potentials from flexors and extensors of both lower limbs were recorded simultaneously in normal human subjects and in patients with a lower limb immobilized in a plaster cast for fracture of the leg. Voltage—time curves (after Nasonov and Rosenthal) of direct stimulation were also obtained for the same muscles.

In normal subjects, some functional asymmetry in the interplay of nervous centers for the lower limb was revealed by dominance of the center for flexors of the right limb. Immobilization of a lower limb in a plaster cast was found to impair coordination between motor centers, more so on immobilization of the right leg. These disturbances were shown to depend on loss of reciprocal inhibition, excitation spreading wide over nervous centers. After a very long period of immobilization, action potentials were absent in all of the muscles, except those under voluntary strain, showing that pathologic inhibition of their centers had set in. Since no appreciable change had taken place in the voltage—time curve of direct muscle stimulation, the alterations revealed by electromyograms may be attributed to processes involving nervous centers.

Поступило 15 XI 1956.

К ВОПРОСУ О ФУНКЦИИ ПИЩЕВОГО ЦЕНТРА

К. В. Сергеева

Лаборатория физиологии и патологии пищеварения Клиники лечебного питания, Москва

И. П. Павлов писал, что пищевой центр — это отдел нервной системы, регулирующий химическое равновесие тела.

Пищевой центр, подобно дыхательному, поддерживающему уровень кислорода крови, регулирует поступление в организм жидких и твердых веществ. Деятельность пищевого центра, по мнению И. П. Павлова, распространяется на системы организма, обеспечивающие нормальную пищевую реакцию животного. Так, благодаря скелетной мускулатуре животное движется к пищевому объекту; в ответ на принятую пищу железистый аппарат пищеварительного тракта изливает соки, и т. д.

Вся эта сложная деятельность регулируется центральной нервной системой, и среди всех ее отделов кора больших полушарий головного мозга играет решающую роль.

Топография пищевого центра весьма неопределенна, его представительство имеется во всех отделах центральной нервной системы. При удалении коры больших полушарий головного мозга (Гольц, Зеленый, Асратян и др.) животные утрачивают способность отыскивать пищу. Хотя голод приводит таких животных к беспорядочным движениям, но они не направлены на поиски и принятие пищи.

Пищевой центр, как и другие автоматические центры, под влиянием раздражителей может возбуждаться и тормозиться. Различные состояния этого центра воспринимаются человеком как чувство голода, аппетита, насыщения и т. д. Вопрос о том, каким образом и чем возбуждается и тормозится пищевой центр, остается неясным. Большинство исследователей видит причины, меняющие состояние пищевого центра, в химическом составе крови. И. Т. Глебов (1856) рассматривал аппетит как одну из сторон проявления голода. По его мнению, распавшиеся и невосполненные в процессе обмена тканевые субстанции являются причиной ощущения голода. И. П. Павлов так же, как и многие другие исследователи, причислял пищевой центр к ряду автоматических и считал, что он возбуждается «голодной», а тормозится «сытой» кровью.

Таким образом, пищевая реакция животного, в осуществлении которой принимает участие ряд систем организма, представляется чрезвычайно сложной.

В качестве теста деятельности пищевого центра одни авторы использовали двигательную реакцию животного (Плетнев, 1939), другие — секреторную реакцию пищеварительных желез (Баранов, 1952), третьи изучали пищевой центр с точки зрения течения условных и безусловных рефлексов (Майоров, 1936; Костенецкая, 1940; Ярославцева, 1949; Стожаров, 1949, и др.).

В Лаборатории физиологии и патологии пищеварения вопросами физиологии пищевого центра начинала заниматься И. Е. Сперанская; ею были проведены ориентировочные исследования.

К числу наиболее постоянных реакций пищевого центра относятся реакции слюнных и желудочных желез, а также общая двигательная реакция животного при виде пищи.

В задачу нашего исследования входило проследить у животного в связи с приемом пищи сложнорефлекторную реакцию слюнных желез и общую двигательную реакцию при виде, запахе и поедании пищи.

МЕТОДИКА

Исследование проводилось на 6 сложно оперированных собаках, имевших басовскую фистулу, выведенный проток околоушной железы по Глинскому и изолированный малый желудочек по Павлову (вторая операция, последнее время проводившаяся в модификации Болдырева, видоизменена В. Л. Губарем таким образом, что три четверти поверхности изолированного желудочка имеют общую иннервацию с большим желудком).

Слюна собаки собиралась в приклеенную к ее щеке специальную воронку, а капли слюны автоматически регистрировались на ленте кимографа.

Для изучения двигательной пищевой реакции животного помещалось на специальную площадку, укрепленную на пружинах, благодаря чему движения животного передавались регистрирующим приборам.

При изучении работы слюнных и околоушных желез отмечались латентный период и время поедания пищи животным. В полученной слюне и желудочном соке исследовалось содержание общего азота по Кьельдалю; кроме того, определялись кислотность и переваривающая сила сока по Метту.

Опыты ставились через 20 час. после кормления, при полном покое желудочных желез. С целью достижения одинаковой степени растяжения желудка пищей животное ежедневно получало одинаковую по объему и химическому составу пищу (на 1 кг веса животного).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У всех 6 собак предварительно были определены типологические особенности, в результате чего было выяснено, что одна собака (Казбек) принадлежала к сильному безудержному типу, три собаки (Угорь, Буян, Тарзан) относились к сильному уравновешенному типу и остальные две (Мишка и Тузик) характеризовались как слабый тип.

Вначале изучалось состояние пищевого центра у животного натошак, затем после дачи пищи и в процессе пищеварения. Постоянно при дистантном раздражении голодного животного обычной пищей наблюдается выделение слюны и желудочного сока, а также общая двигательная реакция; последняя у наших животных протекала по-разному (рис. 1). У одних собак (Казбек, Буян, Тарзан) отмечалась саливация до 6—8 капель, с коротким (1—3 сек.) латентным периодом и хорошо выраженными движениями; у других (Угорь, Тузик) выделялось 1—2 капли слюны при более длительном (20—30 сек.) латентном периоде, а общая двигательная реакция почти отсутствовала.

Скорость поедания пищи у всех собак протекает различно. Так, собака Казбек стремительно бросается к кормушке и, не отрываясь, не переводя дыхания, с жадностью съедает полностью весь рацион за 1 мин. 20 сек.—1 мин. 30 сек. Секретия слюнных желез у нее начинается через 1 сек. Собаки Угорь, Буян, Тарзан и Мишка спокойно подходят к кормушке и поедают пищу в течение 4—5 мин. Секретия слюнных желез у них начинается через 2—3 сек. Собака Тузик медленно подходит к кормушке, долго ее обнюхивает, смотрит по сторонам и только после этого начинает вяло есть. Акт еды длится 6—8 мин., и часто собака пищу полностью не съедает. Латентный период слюноотделения у нее — 4—6 сек.

Реакции слюнных и желудочных желез протекают по-разному. На дистантное раздражение пищей (в течение 1 мин.) слюнные железы реагируют очень быстро — через 1—5 сек., секретия продолжается 2—3 мин. Реакция же желудочных желез начинается спустя 5—10 мин. и длится 2 часа. У собак с более выраженной реакцией на пищу желудочный сок появляется быстро, через 3—4 мин. (Казбек), и этот рефлекс у них отличается большей стойкостью. У собак со слабой общей пищевой реакцией желудочный сок появляется через 10—15 мин., рефлекс у них не стойкий, быстро угасает.

У собаки Тузик мы попытались искусственно восстановить реакцию желудочных желез на показывание пищи. Для этой цели одновременно

с показыванием пищи животному вкладывали в рот куски мяса. В результате нам удалось временно восстановить рефлекс на желудочные железы. У другой собаки (Угорь) эта реакция отсутствовала, хотя после обычной еды секреция желудочных желез у нее начиналась через 9—10 мин. Попытка образовать условную реакцию на желудочные железы не увенчалась успехом. У собаки Казбек с резко выраженной пищевой реакцией при многократном показывании пищи до кормления пищевая возбуди-

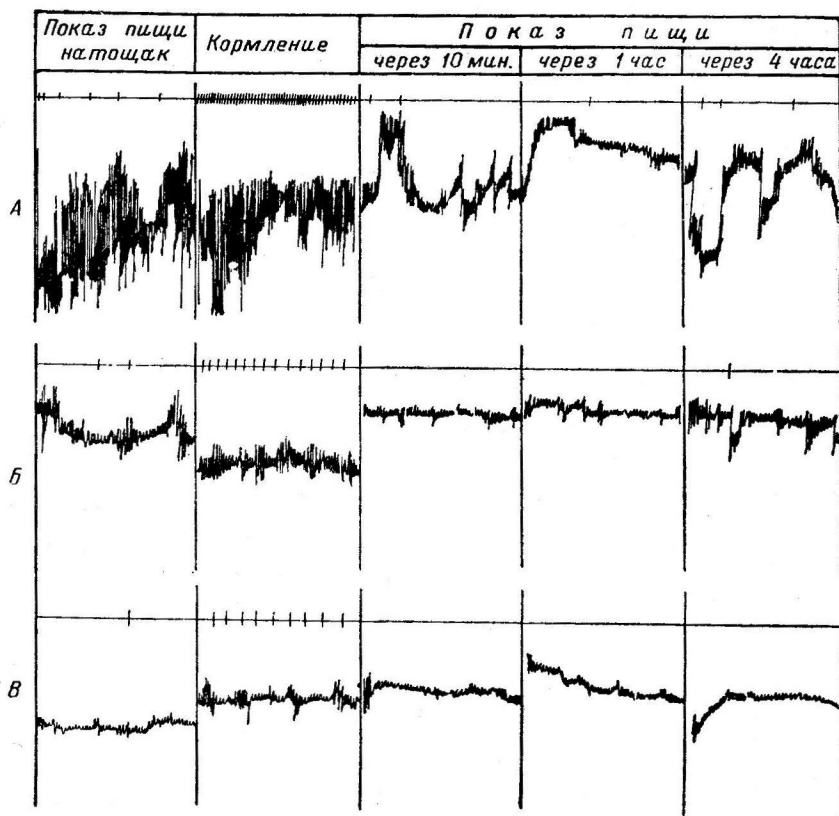


Рис. 1. Слюноотделение и общая двигательная реакция у собак Казбек (А), Угорь (Б) и Тузик (В) при показе пищи и кормлении.

Верхняя кривая — регистрация капель слюны; нижняя кривая — актограмма.

мость не угасала и оставалась высокой. После кормления в течение 2—3 час. у собаки отмечалось некоторое снижение пищевой возбудимости, а затем она снова повышалась (рис. 2).

Из 6 подопытных собак только Казбек имел высокую пищевую возбудимость, у остальных 5 собак пищевая возбудимость после кормления восстанавливалась только через 5—6 час.

Исходя из полученных данных, можно сделать вывод, что реакция животных на дистантное раздражение пищей может служить хорошим показателем состояния пищевого центра. Так Казбек (бурная реакция на пищу) характеризуется высокой возбудимостью пищевого центра, Буян, Угорь, Гарзан и Мишка — умеренной и Тузик — пониженной. При повышенной возбудимости пищевого центра, как правило, помимо высокой секреторной реакции, отмечается повышение общей подвижности животного.

Проведенные химические исследования слюны и желудочного сока показали, что содержание общего азота в слюне, выделившейся на дистантное раздражение пищей, меньше, чем в слюне, полученной в момент акта еды. В желудочном соке, наоборот, содержание общего азота больше при дистантном раздражении, чем в период пищеварения (рис. 3). Таким образом, химические показатели в какой-то мере также могут говорить о деятельности пищевого центра.

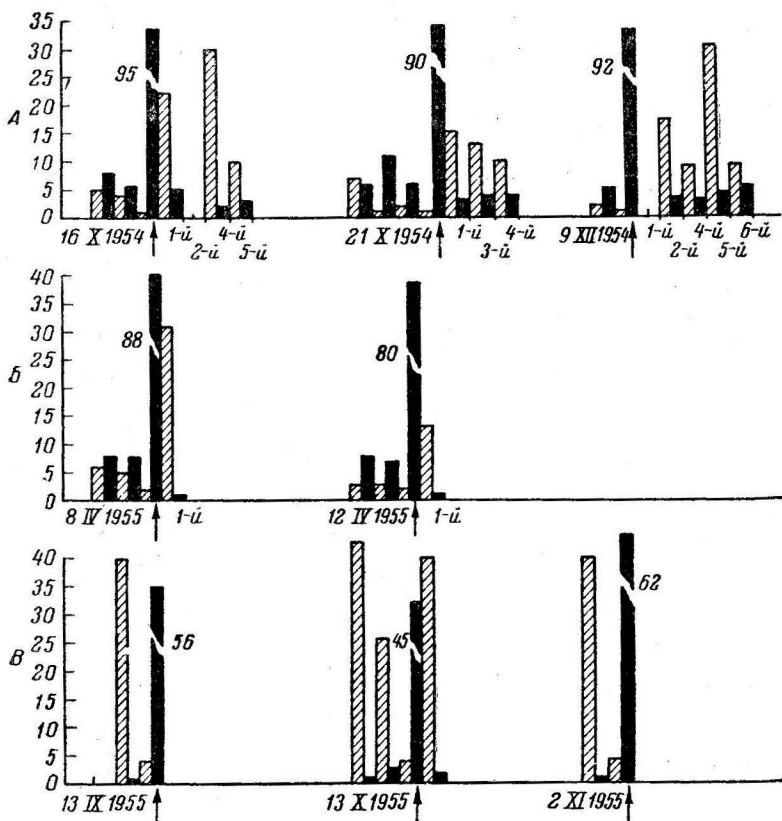


Рис. 2. Изменение секреции слюны и латентного периода слюноотделения у собак Казбек (А), Буян (В), Тузык (В) натошак, в период кормления и после него.

По оси абсцисс — часы и даты опытов; по оси ординат (цифры совпадают) — латентный период (в сек.) и слюноотделение (в каплях). Стрелки — момент кормления. Черные столбики — количество выделившейся слюны; заштрихованные столбики — латентный период.

В дальнейшем мы попытались исследовать состояние пищевого центра при других условиях: растяжением стенок желудка резиновым баллоном, вкладыванием в желудок мяса, введением в кровь глюкозы. В этом направлении имеется указание А. И. Баранова (1952) о том, что изменение пищевого поведения собаки и секреторной деятельности желудка связано с явлением насыщения животного и что само насыщение обуславливается не «сытым» составом крови, а нервными влияниями, исходящими от барорецепторов желудка. Автор вводил в желудок собакам резиновый баллон, который постепенно раздувался воздухом. При этом у животных наблюдалось снижение пищевой возбудимости. При извлечении баллона из желудка возбудимость вновь повышалась.

Мы также изучали влияние растяжения желудка на состояние пищевого центра. Опыты проведены на собаке Казбек. Растяжение осуществлялось тонкостенным резиновым баллоном и вкладыванием в желудок 200—300 г мяса. Баллон раздувался воздухом (450 мл). Оказалось, что в этих условиях возбудимость центра не изменялась.

С. Е. Северин (1927) сравнивал некоторые компоненты крови (рН, хлориды, кальций, сахар), взятой у голодного и сытого животных. По его данным, кровь сытого животного имела более щелочную реакцию, коли-

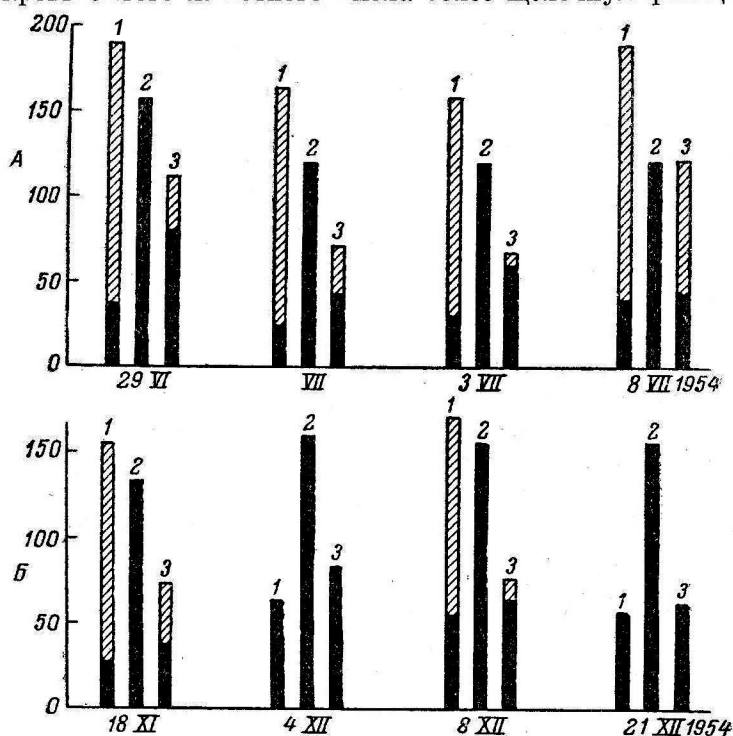


Рис. 3. Содержание азота в слюне и желудочном соке паташак (1), в период кормления (2) и после него (3) у собак Казбек (А) и Тузык (В).

По оси абсцисс — даты опытов; по оси ординат — содержание азота (в мг%). Черные столбики — содержание азота в слюне заштрихованные столбики — то же в желудочном соке.

чество хлоридов и кальция в ней не изменено, содержание сахара увеличено.

Исходя из этого, мы попытались искусственно повысить содержание глюкозы в крови и в этих условиях проверить возбудимость пищевого центра. С этой целью собакам Угорь, Тузык и Казбек внутривенно вводилось 50 мл 40%-го раствора глюкозы. Исследования показали, что возбудимость пищевого центра у них не изменялась после этого на протяжении 2 час., а у Казбека и Угря отмечалось даже некоторое повышение общей возбудимости в виде усиления двигательной реакции. Секретция же слюны оставалась на уровне секреции голодных животных.

Изучением участия в пищевой реакции животных высших отделов центральной нервной системы в свое время занимался И. С. Цитович (1911). Он показал, что реакция слюнных и желудочных желез на вид и запах пищи приобретена в течение индивидуальной жизни. Основываясь на этом положении, мы попытались угасить пищевой натуральный рефлекс путем

искусственного кормления животного через канюлю. С этой целью пищевой рацион собаке Казбек в течение 2½ месяцев вводился в желудок, скрыто от нее, из специального мешка, прикрепленного к канюле. Было обнаружено постепенное уменьшение двигательной реакции и исчезновение реакции слюнных желез на показывание животному пищи. Пищевая реакция у Казбека быстро восстанавливалась при возобновлении натурального кормления (рис. 4).

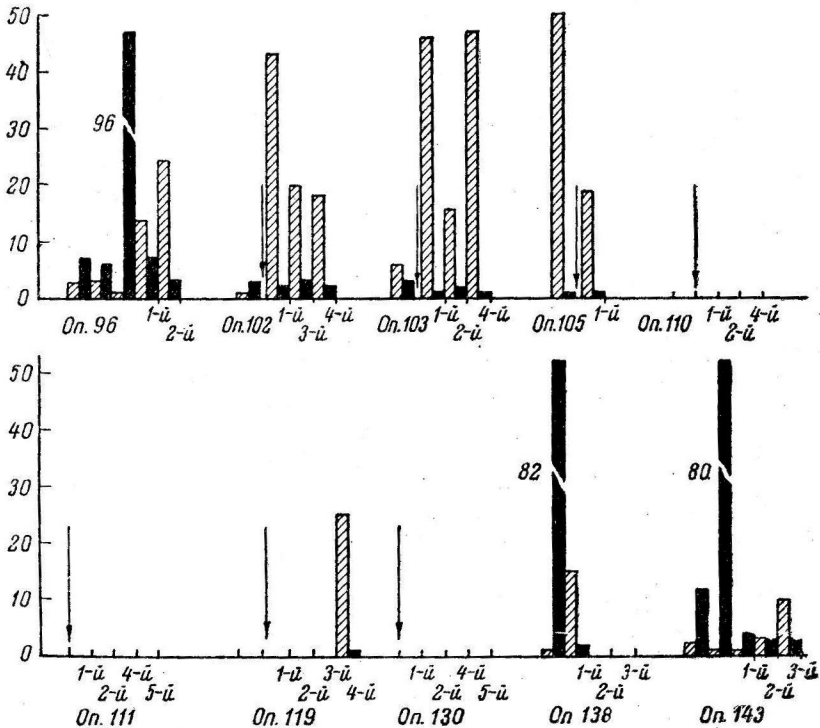


Рис. 4. Угашение пищевого натурального рефлекса у собаки Казбек. По оси абсцисс — номера опытов. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

Проверить угашение натурального пищевого рефлекса на других собаках не представлялось возможным, так как пищевая возбудимость у них была пониженной.

У всех подопытных собак, как уже указано, были определены типологические особенности, но говорить о какой-либо связи между последними и возбудимостью пищевого центра пока еще трудно.

В итоге проведенных исследований мы приходим к заключению, что избранный нами комплекс тестов позволяет в какой-то мере судить о состоянии возбудимости пищевого центра.

ВЫВОДЫ

1. Состояние возбудимости пищевого центра является весьма сложным рефлекторным актом, который зависит от самых разнообразных причин.
2. Реакция животного на дистантное раздражение пищей может служить показателем возбудимости пищевого центра.
3. Двигательная пищевая реакция, наблюдаемая в момент показывания и поедания пищи, связана с секреторной реакцией слюнных и желудочных желез. Обе эти реакции протекают параллельно.

4. Вкладывание мяса и раздувание баллона в желудке собаки с целью создания ложного чувства насыщения путем воздействия на барорецепторы желудка не приводят к снижению пищевой возбудимости.

5. Введение в кровь раствора глюкозы не вызывает снижения пищевой возбудимости.

6. Угашение пищевого натурального рефлекса путем искусственного кормления через канюлю приводит к уменьшению двигательной реакции и к исчезновению реакции слюнных желез на дистантное раздражение.

7. Содержание общего азота в слюне при дистантном раздражении пищей меньше, чем в слюне, выделившейся в момент еды. В желудочном соке соотношения обратные: больше азота при дистантном раздражении.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов А. И., Бюлл. exper. биолог. и мед., 33, № 12, 423, 1951; 34, № 1, 25, 1952.
- Глебов И. Т. Физиология аппетита или голода. М., 1856.
- Костенецкая Н. А., Бюлл. exper. биолог. и мед., 10, № 1—2, 90, 1940.
- Майоров Ф. П., Арх. биолог. наук, 42, 1—2, 99, 1936.
- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности. 93, М., 1951.
- Плетнев А. В., Бюлл. exper. биолог. и мед., 3, № 3—4, 232, 1939.
- Северин С. Е., Тр. Физиолог. лаборатории Инст. по изуч. професс. болезней им. В. А. Обуха, 121, М., 1927.
- Стожаров Б. И., Тр. Физиолог. лаборатории им. И. П. Павлова, 15, 30, Л.—М., 1949.
- Цитович И. С. Происхождение и образование натуральных условных рефлексов. СПб., 1911.
- Ярославцева О. В., Тр. Физиолог. лаборатории им. И. П. Павлова, 15, 23, Л.—М., 1949.

DATA ON FUNCTIONING OF THE ALIMENTARY CENTER

By *K. V. Sergeeva*

From the laboratory of physiology and pathology of digestion, Clinical Hospital for Dietary Treatment, Moscow

Excitability of the alimentary center of dogs was not found to be altered when meat had been introduced into the stomach, or when the latter had been distended by a balloon. No alterations of the center's excitability were noted following intravenous administration of 40 per cent glucose solution.

When a dog had been fed artificially (by introducing food through a Basov canule) for two months total extinction of conditioned alimentary responses was noted. They were restituted, however, soon after natural feeding had been resumed.

Поступило 2 I 1957

ЭКСКРЕЦИЯ РАДИОФОСФОРА ОКОЛОУШНОЙ СЛЮННОЙ ЖЕЛЕЗОЙ В НОРМЕ И ПРИ НАРУШЕНИИ ЕЕ ИННЕРВАЦИИ

О. И. Сукманский

Кафедра патологической физиологии Медицинского института им. Н. И. Пирогова, Одесса

При помощи радиоактивных индикаторов было установлено, что слюна является одним из источников снабжения зуба минеральными веществами. Опытами ряда авторов (Wassermann, Blayney, Croetzingher a. Dewitt, 1941; Sognaes a. Volker, 1941) было показано, что слюна играет особенно важную роль для поступления минеральных веществ в эмаль. В то же время известно, что именно с поражения эмали начинается такой распространенный патологический процесс, как кариес. С этой точки зрения, делается понятной связь между кариесом зубов и нарушениями секреции слюны.

Некоторую ясность в этот вопрос может внести изучение поступления минеральных веществ в слюну. В СССР метод меченых атомов для изучения секреторной функции пищеварительных желез впервые был применен в 1941 г. Д. Э. Гродзенским, К. С. Замычкиной и Л. И. Ильиной. Первые указания на выделение радиофосфора со слюной при введении его в организм мы встретили в работе Эрфа, Туттла и Лоуренса (Erf, Tuttle a. Lawrence, 1941), которые наблюдали этот процесс у больных, леченных этим препаратом. Согнес и Волькер, изучавшие распределение радиофосфора в зубах, исследовали содержание P^{32} также в ткани подчелюстной железы собаки и в слюне, полученной при раздражении барабанной струны. Барнум и Армстронг (Barnum a. Armstrong, 1942) изучали выведение радиофосфора слюнной железой у женщины, леченной этим изотопом по поводу злокачественного новообразования. По их данным, удельная активность слюны через 3 часа после введения фосфата в организм была в два с лишним раза меньше удельной активности плазмы крови. Уоррен (Warren, 1943) исследовал лейкоэмических больных, леченных радиофосфором. В приводимом им случае через 1.5 часа после введения P^{32} активность 1 мл слюны была примерно равна активности 1 мл крови. Уиллис (Wills, 1940, 1943) изучал выделение радиоактивных ионов Cl, F, Na, K и P в слюну подчелюстной железы кошек при раздражении барабанной струны. Радиоактивные вещества обнаруживались в слюне уже через 1 мин. после введения их в бедренную вену. Содержание радиохлора и радиофтора в слюне (сроки в пределах 1 часа после введения) было значительно ниже, чем в крови.

Систематическое исследование выведения радиофосфора слюнной железой впервые предприняли Е. В. Бурлакова, И. В. Малкима и др. (1953). Авторы изучали выделение P^{32} в слюну околоушной и подчелюстной желез на собаках, имевших хронические фистулы. Изотоп вводился внутривенно. Одновременно со взятием проб слюны брались пробы крови. Активность крови обычно на протяжении всего опыта значительно превышала активность слюны.

Выделение радиофосфора и радиокальция в слюне околоушной железы изучалось также в лаборатории проф. Н. А. Федорова, Л. Н. Дагаевой и Н. В. Лисенко. Н. В. Лисенко (1953) исследовала выделение P^{32} в слюне околоушной железы 2 собак с хроническими фистулами. Процент включения радиофосфора в слюну во всех пробах был значительно ниже содержания P^{32} в плазме крови. Однако в нескольких пробах удельная радиоактивность слюны достигала и даже превышала таковую плазмы крови.

Известно, что нервнотрофический компонент играет важную роль в патогенезе таких распространенных заболеваний, как кариес и альвеолярная пиоррея. Исходя из этого, мы предприняли исследование фосфорного обмена в твердых тканях зуба при перерезке тройничного нерва у кроликов. Полученные при помощи радиоактивной индикации данные показали, что нарушение чувствительной иннервации сопровождается существенными изменениями их минерального обмена.

В настоящей работе представлены данные, касающиеся выделения радиофосфора со слюной как в нормальных условиях, так и при нарушении иннервации желез.

МЕТОДИКА

При подготовке животных к опытам им накладывались хронические фистулы протоков обеих околоушных желез по способу Глинского. Всего было обследовано 9 собак; у 7 из них функционировали фистулы обоих стеновых протоков, у 2, вследствие осложнений, осталось лишь по одной функционирующей фистуле. Радиоактивный фосфор вводился подкожно в виде двузамещенного фосфорнокислого натрия в дозе, равной 22.5 микроюри (50 млн распадов в 1 мин.) на 1 кг веса животного, в определенном количестве неактивного носителя (1—2 мг на 1 кг веса животного). Секрция слюны у животных вызывалась дачей сухарей. Пробы слюны брались через 1, 3, 5, 10, 20, 30, 40, 60 и 90 мин., затем через 2, 3, 5, 8, 12 и 24 часа после введения изотопа, а позднее ежедневно до полного исчезновения в слюне радиофосфора. Одновременно с пробами слюны у животных бралась также кровь, из которой получали сыворотку. Содержание P^{32} в слюне, крови и сыворотке определялось при помощи установки «Б» со счетной трубкой АС-2, помещенной в свинцовый домик. Активность проб пересчитывалась на 1 г веса. Кроме того, вычислялся процент включения радиофосфора (активность исследуемого материала, выраженная в процентах от дозы P^{32} , введенной животному на 1 г веса; последняя определялась по стандарту, приготовленному из вводимого раствора). Вычисление процента включения позволяет сравнивать результаты подсчета в одном и том же опыте с результатами в разных опытах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

О появлении P^{32} в крови и в слюне и о дальнейшем изменении количества этого индикатора можно судить на основании данных табл. 1. Другой типичный опыт графически представлен на рис. 1.

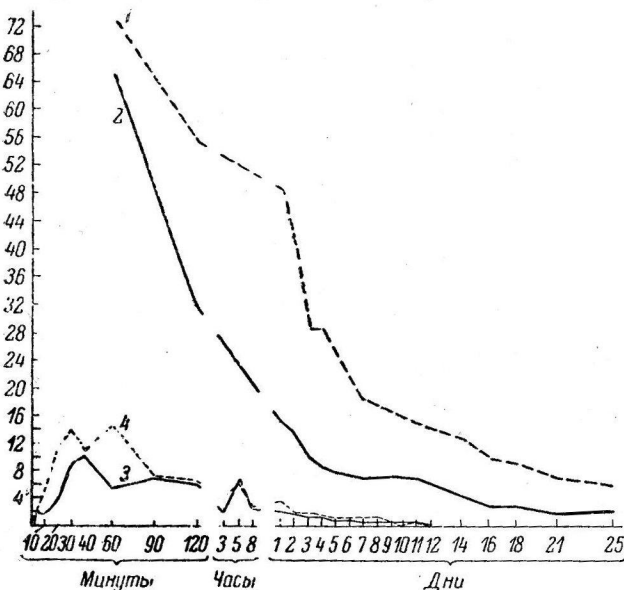


Рис. 1. Содержание P^{32} в слюне, крови и сыворотке крови (в % включения) до перерезки нерва у собаки Бобик.

1 — кровь; 2 — сыворотка крови; 3 — слюна левой железы; 4 — слюна правой железы. По оси абсцисс — время взятия проб после введения изотопа; по оси ординат — % включения P^{32} .

Как видно из этих данных, радиофосфор появляется в слюне обычно через 3—5 мин. после подкожного введения изотопа. Затем количество его

Т а б л и ц а 1

Содержание P^{32} (в % включения) в слюне, крови и сыворотке крови в норме и после перерезки левого ваго-симпатического ствола у собаки Пегий

Проба взята после введения изотопа через:	До перерезки нерва						После перерезки нерва активность слюны слева (в % от активности слюны справа)	
	слюна		кровь	сыворотка крови	активность слюны (в % от активности сыворотки крови)			
	слева	справа			слева	справа		
1 мин.	0.0	0.0	—	—	—	—	—	
3 »	0.42	0.0	—	—	—	—	43	
5 »	0.76	0.12	—	—	—	637	150	
10 »	2.6	1.4	—	—	—	181	83	
20 »	2.5	2.0	—	—	—	129	160	
30 »	3.3	2.5	—	—	—	129	150	
40 »	7.4	2.7	—	—	—	279	95	
60 »	7.3	5.4	69.5	74.6	9.8	7.2	135	155
80 »	8.2	5.5	—	—	—	—	151	—
90 »	—	—	—	—	—	—	—	75
100 »	8.2	4.3	—	—	—	—	190	—
2 часа	7.6	3.7	46.8	32.6	23.3	11.4	205	228
3 »	9.1	3.3	—	—	—	—	275	126
5 час.	3.8	4.4	—	—	—	—	87	112
8 »	4.0	1.7	—	—	—	—	235	99
12 »	2.0	2.0	—	—	—	—	98	156
24 часа	1.6	1.4	29.0	12.7	12.9	11.4	111	100
2 дня	0.84	0.80	21.2	12.0	7.0	6.6	104	115
3 »	0.77	0.44	15.4	10.7	7.1	4.1	174	93
4 »	0.33	0.27	14.1	5.8	5.6	4.7	118	91
5 дней	0.46	0.43	12.1	7.6	6.2	5.7	108	125
6 »	0.64	0.74	—	—	—	—	89	57
7 »	0.36	0.30	11.1	6.4	5.8	4.9	119	127
8 »	0.14	0.32	—	—	—	—	44	84
9 »	0.32	0.82	7.4	4.2	7.2	18.9	39	44
10 »	0.62	0.0	—	—	—	—	—	81
11 »	0.43	0.33	5.9	3.2	13.3	10.0	131	498
12 »	0.12	0.0	—	—	—	—	—	114
13 »	0.82	0.14	6.1	3.7	21.4	3.6	590	—
15 »	0.0	0.0	5.1	3.1	—	—	—	—
16 »	0.0	0.0	—	—	—	—	—	—
18 »	0.0	0.0	5.0	2.8	—	—	—	—
20 »	0.0	0.0	4.6	1.9	—	—	—	—

быстро нарастает и достигает своего максимума в сроки от 30 мин. до 3 час. (чаще всего около 1 часа). В наших опытах максимальный процент включения радиофосфора в слюну был не ниже 5.5 и не выше 25, колеблясь чаще всего в пределах 10—20.

По достижении максимума содержание P^{32} в слюне начинает постепенно уменьшаться. В отдельных случаях значительное падение активности слюны происходит уже через несколько часов после введения изотопа. Чаще же количество изотопа в слюне в течение первых суток держится на сравнительно высоких цифрах. Однако и в этих случаях наибольшее падение активности слюны происходит на протяжении первых 2—3 дней. В дальнейшем количество P^{32} в слюне держится на низком уровне (обычно процент включения около единицы или немного ниже) в течение 7—

10 дней. Исчезновение радиофосфора из слюны чаще всего происходит через 10—15 дней после введения изотопа.

В норме наблюдаются значительные колебания содержания P^{32} в слюне. Так, после уменьшения активности слюны через несколько часов или дней можно опять получить высокие цифры содержания в ней изотопа. Более того, при взятии двух проб одна за другой активность второй пробы не всегда равна активности первой, а более или менее ее в $1\frac{1}{2}$ —2 раза. Поскольку в крови нет соответствующих колебаний, то совершенно очевидно, что в данном случае имеют место изменения секреторной деятельности слюнных желез.

Большой интерес представляет сравнение содержания радиофосфора в слюне с содержанием его в это же время в крови и в сыворотке. Мы отказались от получения крови из ушной вены и пунктировали бедренную артерию. Правда, этот метод не позволяет получать кровь достаточно часто, но он дает возможность добывать нужное количество сыворотки, исследование которой в данном случае особенно важно.

Содержание P^{32} в крови и в сыворотке через 1 час было максимальным и затем постепенно падало. При этом кривая не обнаруживала таких временных подъемов, как это наблюдается при исследовании слюны. Активность слюны во все сроки после инъекции изотопа ниже активности сыворотки и цельной крови. В нашем исследовании только в одном случае активность слюны достигла 61,5% по отношению к сыворотке крови (собака Рябчик, срок — 2 часа). Во всех остальных опытах эта величина не превышала 20—30%, а в большинстве проб слюны содержание радиофосфора составляло 5—20% от его содержания в сыворотке. То же имело место и у собаки Пегий (табл. 1). По табл. 1 и рис. 1 видно, что P^{32} остается в крови и сыворотке еще долго после исчезновения его в слюне. Это же наблюдалось и во всех остальных опытах.

Из литературы известно, что «пик активности» крови при подкожном введении радиоактивного фосфата натрия наступает обычно уже через 10—30 мин., а максимальное содержание P^{32} в сыворотке наступает еще раньше. Пик активности слюны в наших опытах обычно наступал через час или позже.

Содержание радиофосфора в слюне, секретлируемой парными железами, может быть весьма различным при отсутствии каких-либо патологических изменений со стороны желез или полости рта. Так, у собаки Пегий (табл. 1) активность слюны левой железы в большинстве проб была выше, чем правой, в среднем на 81%. Активность слюны левой железы была также более высокой у собак Марс и Бобик. Произведя на собаке Марс повторное исследование экскреции P^{32} в слюну после вторичного введения изотопа, мы убедились, что это явление закономерно.

Известно, что в регуляции слюноотделения важная роль принадлежит вегетативной нервной системе. Именно поэтому мы предприняли опыты, в которых производилась перерезка вагосимпатического ствола на шее. Разумеется, мы отдавали себе отчет в значительности травмы, наносимой организму, и поэтому в опыт брали только тех собак, которые хорошо и без последствий переносили эту операцию.

Как отмечено выше, экскреция радиофосфора парными железами в норме идет по-разному. Поэтому мы избрали следующую схему опытов. Сначала производилось систематическое исследование динамики экскреции у нормальных животных с двусторонними фистулами слюнных желез. Затем через 3—4 месяца перерезался ваго-симпатический ствол на шее. Через 3—5 дней после операции животному вновь вводился меченый фосфат и производилось систематическое исследование экскреции со взятием проб в те же сроки, что и до перерезки нерва. Перерыв в 3 месяца был необходим потому, что обычно P^{32} исчезал из крови примерно через 2 месяца после первого введения изотопа.

Всего по такой схеме было исследовано 5 собак. Результаты опытов на собаках Пегий и Марс сведены в табл. 1 и 2. Опыт на собаке Бобик иллюстрируется рис. 1 и 2.

Таблица 2

Содержание P^{32} (в % включения) в слюне, крови и сыворотке крови в норме после перерезки левого вагосимпатического ствола у собаки Марс

Проба взята после введения изотопа через:	После перерезки нерва					До перерезки нерва активность слюны слева (в % от активности слюны справа)
	слюна		кровь	сыворотка крови	активность слюны слева (в % от активности слюны справа)	
	слева	справа				
1 мин.	0.0	0.0	—	—	—	—
3 »	3.8	0.71	—	—	544	—
5 »	0.68	2.5	—	—	27	96
10 »	3.1	2.0	—	—	156	51
20 »	4.6	2.9	—	—	161	127
30 »	6.1	9.8	—	—	62	109
40 »	9.1	9.3	—	—	97	212
60 »	20.8	18.0	60.3	58.6	116	103
90 »	15.2	11.0	—	—	138	—
2 часа	14.0	18.3	55.4	30.7	76	265
3 »	16.6	17.0	—	—	98	—
5 час.	14.6	8.0	—	—	166	105
7 »	—	—	—	—	—	294
8 »	8.7	10.8	—	—	80	—
10 »	—	—	—	—	—	188
24 часа	4.0	5.1	48.1	23.0	78	126
2 дня	4.8	4.8	41.9	23.3	100	204
3 »	2.8	6.3	36.0	19.1	44	173
4 »	4.8	3.2	32.8	15.4	149	247
5 дней	2.6	5.1	26.5	14.8	51	66
6 »	2.4	3.6	—	—	65	117
7 »	2.4	5.8	27.0	12.6	40	113
8 »	0.0	3.0	—	—	—	133
9 »	1.3	1.2	21.1	10.0	108	108
10 »	1.3	1.7	—	—	78	133
11 »	0.0	0.84	12.8	5.9	—	184
12 »	0.18	0.0	—	—	—	—
13 »	0.0	0.0	—	—	—	—

Из рис. 2 видно, что после перерезки ваго-симпатического ствола сохранились в основном те же закономерности выведения радиофосфора в слюне, что и в норме. Соотношение активности слюны с активностью крови и сыворотки также изменились мало. Для оценки влияния перерезки нерва следует сравнивать соотношение активности слюны слева и справа до и после перерезки нерва. Такие данные, полученные на собаке Марс, приведены в табл. 2. До перерезки нерва радиофосфора почти во всех пробах слюны левой железы содержалось больше, чем правой железы. После перерезки левого шейного ваго-симпатического ствола более чем в половине проб активность слюны слева была ниже, чем справа.

В опытах на собаке Бобик до операции почти во всех пробах активность слюны была выше справа (рис. 1), а после перерезки правого ваго-симпати-

ческого нерва содержание P^{32} в слюне ипселатеральной железы стало не только ниже, чем в норме; но в большинстве проб (в 15 из 26) ниже, чем слева.

В опыте на собаке Пегий (табл. 1) также имело место понижение активности слюны на стороне перерезки нерва. Здесь до операции активность слюны левой железы составляла в среднем 181% по сравнению со слюной контрлатеральной стороны, а после операции — только 126%. Понижение содержания изотопа в слюне на стороне операции по сравнению с содержанием на противоположной стороне было обнаружено и в остальных опытах.

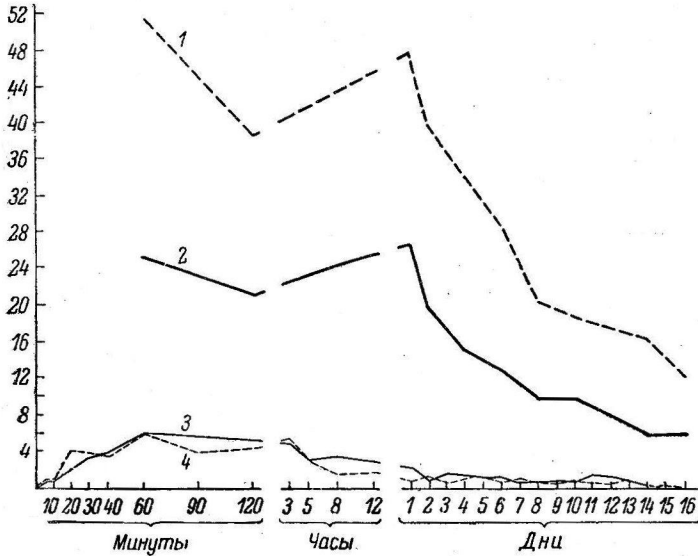


Рис. 2. Содержание P^{32} в слюне, крови и сыворотке крови (в % включения) после перерезки правого ваго-симпатического ствола на шее у собаки Бобик.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Это понижение было большим в том случае, если нерв перерезался на стороне железы, продуцирующей слюну с более высоким содержанием P^{32} . Если же нерв перерезался на стороне железы, дающей менее активную слюну, то падение содержания радиофосфора в слюне на стороне операции было менее выраженным.

ВЫВОДЫ

1. При подкожном введении радиоактивного фосфора в виде Na_2HPO_4 он появляется в слюне через 3—5 мин. после инъекции.
2. Активность слюны быстро нарастает и достигает максимума через 1 час или несколько позже. При этом максимальный процент включения P^{32} в слюну колеблется в пределах 5,5—25.
3. Активность слюны снижается вначале очень быстро, а затем медленно. Радиофосфор исчезает из слюны через 10—15 дней после его введения.
4. Наблюдается существенная разница в скорости выведения радиофосфора парными железами в норме. Содержание P^{32} в слюне также резко колеблется в пробах, взятых одна за другой.
5. Содержание радиофосфора в крови и в сыворотке крови является наибольшим в пробе, взятой через 1 час после введения изотопа, и затем закономерно падает, причем активность крови через 1 час и позже после инъекции изотопа всегда превышает активность сыворотки.

6. Активность слюны всегда значительно ниже активности крови и сыворотки; концентрация P^{32} в слюне составляет обычно от 4 до 30% по сравнению с концентрацией его в сыворотке. Радиофосфор обычно еще долго обнаруживается в крови, после того как он уже отсутствует в слюне.

7. Перерезка ваго-симпатического ствола на шее у собак, не меняя общей картины экскреции радиофосфора со слюной, вместе с тем приводит к понижению выделения P^{32} в слюну на стороне перерезки нерва. Это понижение более выражено в том случае, если нерв перерезался на стороне железы, продуцировавшей до операции слюну с более высоким содержанием изотопа по сравнению с контрлатеральной железой.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурлакова Е. В., И. В. Малкиман, В. М. Рубель, С. И. Филлипович, М. П. Апанасюк, Г. В. Чернышова. В кн.: Труды по применению радиоактивных изотопов в медицине. 218, М., 1953.
- Лисенко Н. В. Закономерности обмена фосфора в зубных тканях по данным эксперимента и клиники. Дисс. М., 1953.
- Varum C. P. a. W. D. Armstrong, Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 49, № 1, 40, 1942.
- Erf L. A., L. W. Tuttle a. J. H. Lawrence, Ann. Intern. Med., 15, № 3, 487, 1941.
- Sognnaes R. F. a. J. F. Volker, Amer. Journ. Physiol., 133, № 1, 112, 1941.
- Warren S., Cancer Research, 3, № 12, 872, 1943.
- Wassermann F., J. R. Blaney, G. Groetzingler a. T. G. Dewitt, Journ. Dental Research, 20, № 5, 389, 1941.
- Wills J. H., Journ. Dental Research, 19, № 6, 585, 1940; 22, № 1, 27, 1943.

EXCRETION OF RADIOPHOSPHORUS BY THE PAROTID SALIVARY GLAND WITH NORMAL AND WITH IMPAIRED NERVE SUPPLY

By *O. I. Sukmanski*

From the department of pathologic physiology, N. I. Pirogoff Medical Institute, Odessa

Elimination of radiophosphorus (P^{32}) by the saliva was investigated in 9 dogs with chronic parotid duct fistulae following subcutaneous administration of labelled phosphate. Salivary secretion was stimulated by dry toast. Samples of saliva and of blood were taken for assay simultaneously at 1, 3, 5, 10, 20, 30, 40, 60 and 90 minutes; 2, 3, 5, 8, 12 and 24 hours, and at daily intervals thereafter.

The appearance of P^{32} in saliva was noted 3 to 5 minutes after administration of the isotope. Activity of saliva was then seen to rise gradually, reaching a maximum in one hour or somewhat later. Afterwards, activity of the saliva decreased for 2—3 days, then it remained at a low level for 8—10 more days. After 10—15 days, no radiophosphorus could be detected in the saliva.

Radioactivity of saliva was always much lower than that of blood or serum. The contents of P^{32} in saliva was 4 to 30 per cent of that in blood serum. When elimination of radiophosphorus by salivary glands had ceased, it could still be found in blood and serum for 2 more weeks, or longer.

Although unilateral section of the cervical vago-sympathetic trunk in these dogs did not affect the general pattern of radiophosphorus elimination by saliva, excretion of P^{32} by the parotid gland on the side of nerve section was found to be lowered, as compared to the contralateral gland.

О ВЛИЯНИИ СТАТИЧЕСКИХ НАПРЯЖЕНИЙ НА ЭВАКУАТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖЕЛУДКА СОБАК

А. Г. Маркин

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Пермь

Согласно литературным данным, статистические напряжения скелетных мышц тормозят голодные сокращения желудка (Скачедуб, 1953; Дедловская, 1953; Помельцов, 1955), а эвакуаторную его функцию стимулируют (Дедловская, 1953).

Однако при изучении влияния мышечных напряжений на голодные сокращения авторы применяли длительные нагрузки (20—60 мин.), а при изучении влияния на эвакуаторную функцию — кратковременные, 5-минутные нагрузки, чередующиеся с 3—5-минутными интервалами отдыха. Вследствие этого разноречивые данные немногих авторов, изучавших влияние мышечных напряжений на моторику желудка, не вскрыли закономерности в изменениях ее под влиянием статической нагрузки. Можно было предполагать, что, если статические напряжения скелетных мышц являются длительными (20—60 мин.), они оказывают тормозящее влияние также и на эвакуаторную функцию желудка. Вероятно, различный характер изменений моторики зависит от характера статических напряжений: в одном случае (при длительных нагрузках) в двигательный анализатор направляется непрерывный и массивный поток импульсов, в другом случае (кратковременные нагрузки) поток импульсов имеет прерывистый характер.

Проверке предположения зависимости характера изменений моторики от характера статических напряжений и посвящена данная работа.

МЕТОДИКА

В хронических опытах на собаках с фистулой желудка по Басову изучалось влияние длительных (40—60 мин.) статических напряжений скелетных мышц на эвакуаторную деятельность желудка. Собаки находились на определенном пищевом режиме: кормление производилось один раз в сутки в одно и то же время (после опыта) стандартной по количеству и качеству пищи. опыты проводились в различное время года, поэтому учитывалась разница температур в виварии и экспериментальной комнате, где ставился опыт. Если эта разница превышала 2—3°, то опыт не проводился. Перед опытом желудок промывался теплой водой. Затем собакам скармливалась стандартная порция молочно-крахмального киселя следующего состава: 250 г воды, 50 г молока и 5 г картофельного крахмала.

Эвакуаторная функция желудка определялась путем измерения объема оставшейся в желудке пищи через 20-минутные интервалы. Для этого содержимое желудка выпускалось через резиновую трубку в мерный цилиндр, измерялось и вновь вливалось в желудок. Эта процедура занимала не более 45—50 сек. Определялось также время полной эвакуации, т. е. когда в желудке оставалось не более 50 мл содержимого, чтобы точнее определить время полной эвакуации, иногда в конце опыта производились 1—2 измерения через 2—5-минутные интервалы. Опытам с нагрузкой предшествовали 3—6 контрольных опытов по определению исходной картины эвакуации. В дальнейшем опыты по изучению влияния статического напряжения чередовались с контрольными.

В качестве статической нагрузки использовался двухкарманный мешок с песком, весом от 2 до 10 кг, помещаемый собаке на спину в области плечевого или тазового пояса. Груз накладывался сразу после кормления на 40—60 мин., затем снимался на 4—5 мин. (отдых) и вновь накладывался до конца эвакуации.

На 4 собаках проведено 200 опытов — 3 серии. В первой серии изучалось влияние легкого статического напряжения мускулатуры, возникающего при нагрузке в 2 кг, во второй — влияние груза средней тяжести (5—6 кг), в третьей — влияние тяжелой нагрузки (10 кг; опыты на 2 собаках).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно литературным данным, интенсивная мышечная работа оказывает на желудочное пищеварение (Бурлаков, 1888а, б; Реформатский, 1889) и на функции центральной нервной системы (Александров, 1929; Абуладзе, 1927; Макарова, 1933; Могендович, 1956) влияние, противоположное тому, которое обусловлено легкой работой. Поэтому мы рассчитывали получить неоднотипную реакцию со стороны эвакуаторной деятельности желудка в ответ на статическое напряжение большой и малой интенсивности. Но результаты оказались иными: любая из применявшихся нами непрерывных длительных статических нагрузок давала одинаковый по характеру эффект — усиление эвакуаторной функции желудка. Степень последнего зависела от величины нагрузки: легкая нагрузка увеличивала эвакуацию в среднем на 5%, нагрузка средней интенсивности — на 20%, тяжелая нагрузка — на 27% (рис. 1, А).

Между увеличением нагрузки и усилением эвакуаторной функции желудка нет пропорциональной зависимости: даже при увеличении нагрузки в 3—5 раз эвакуация повышается только на 15—20%.

Анализ данных экспериментов показал, что статическое напряжение вызывает фазовые изменения эвакуаторной деятельности желудка: сначала угнетение, затем усиление и, наконец, вторичное угнетение. Такую смену фаз мы наблюдали при нагрузке в 10 кг на протяжении 40—50 мин., при нагрузке в 2 кг — в течение 80 мин. Длительность этих фаз неодинакова: первая — самая короткая, вторая — продолжительная, третья же длится до тех пор, пока действует нагрузка. Возникновение третьей фазы не объясняется уменьшением содержимого желудка вследствие более интенсивной эвакуации во вторую фазу, что нами проверено в специальных опытах. По нашим данным, длительность первых двух фаз зависит от величины нагрузки; при малых нагрузках они более продолжительны, чем при больших. Так, например, при нагрузке в 2 кг первая фаза у всех наших собак обнаруживалась в первые 20-минутные интервалы. Но уже при нагрузке в 5—6 кг она выявлялась только у одной из четырех собак (Найда). Нагрузка же в 10 кг никогда не давала пониженной эвакуации в первые 20-минутные интервалы. При нагрузках в 5—6 и 10 кг повторяются две последние фазы изменения эвакуации, наблюдающиеся при нагрузке в 2 кг. Но в первые 20 мин. вместо понижения эвакуации происходит ее увеличение (табл. 1 и 2, рис. 2).

Однако детальное изучение динамики изменений эвакуации, произведенное с помощью графической регистрации ее, показало, что при нагрузке в 5—10 кг эти изменения начинаются также с фазы угнетения, но эта фаза кратковременна и заканчивается в течение первых 3—5 мин. (рис. 3). Затем в последующие 15—17 мин. эвакуаторная функция нарастает, превышая исходную. В итоге за первые 20 мин. имеет место усиление эвакуации. Таким образом, длительное и непрерывное статическое

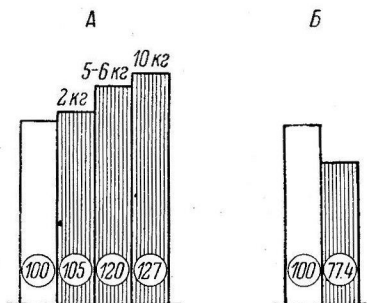


Рис. 1. Изменение объема эвакуированной пищи при статических нагрузках (в % от объема, эвакуированного за то же время в контрольных опытах).

А — в опытах с непрерывной нагрузкой; Б — в опытах с прерывистой нагрузкой. Белые столбики — в контрольных опытах; заштрихованные столбики — в опытах с нагрузкой. Цифры над столбиками — величина нагрузки; цифры в кружках — объем пищи.

напряжение любой интенсивности вызывает одни и те же последовательные фазовые изменения в эвакуаторной активности желудка.

Таблица 1

Время полной эвакуации и изменение характера эвакуации (в см³) в 20-минутные интервалы под влиянием статической нагрузки в 2 кг у собаки Найда

№ опыта	Время полной эвакуации (в мин.)		Порядок 20-минутных интервалов									
			1-й		2-й		3-й		4-й		5-й	
	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение
1	92	80—	74	60—	80	96+	40	90+	46	4—	10	—
2	108	100—	70	50—	70	98+	30	92+	64	10—	16	—
3	98	90—	88	52—	50	84+	26	84+	80	26—	6	4—
4	108	100—	76	60—	62	96+	32	90+	62	0—	16	4—
5	90	100+	90	74—	74	104+	26	70+	50	0—	10	2—
6	90	100+	98	80—	80	102+	28	60+	40	0—	4	8+
7	110	100—	60	64+	50	82+	20	90+	98	12—	22	2—
8	90	80—	84	58—	76	88+	30	90+	46	10—	14	4—
9	104	100—	74	50—	52	82+	26	116+	64	0—	34	2—
10	110	100—	76	52—	56	88+	22	100+	70	2—	20	8—
Среднее . .	100	95—	79	60—	65	92+	28	88+	62	6.4—	15	3.4

Примечание. В этой и следующей таблицах знак — означает угнетение (или укорочение времени) эвакуации, знак + усиление (или удлинение времени) ее.

Таблица 2

Время полной эвакуации и изменение характера эвакуации (в см³) в 20-минутные интервалы под влиянием статической нагрузки в 5–6 кг собаки Малышка

№ опыта	Время полной эвакуации (в мин.)		Порядок 20-минутных интервалов										
			1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й
	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	контроль	статическое напряжение	
1	100	93—	80	70—	66	44—	38	60+	60	70+	6	6	—
2	120	80—	20	82+	58	98+	20	40+	40	28—	110	—	2
3	100	85—	80	108+	50	86+	58	46—	58	10—	4	—	—
4	85	80—	76	110+	74	100+	50	30—	48	10—	2	—	—
5	110	105—	20	58+	20	72+	56	76+	20	40+	130	4—	4
6	80	80—	100	100	44	80+	66	60—	40	10—	—	—	—
7	95	90—	94	86—	52	54+	54	80+	40	28—	10	2—	—
8	100	80—	70	94+	52	70+	50	70+	54	16—	24	—	—
9	98	85—	64	86+	48	54+	46	60	80	50—	12	—	—
10	100	90—	67	84+	56	64+	52	70+	60	28—	16	2—	—
Среднее . .	99	86.8—	67	88+	52	72+	49	59+	50	29—	31.4	1.4	—

Для изучения влияния прерывистой статической нагрузки на эвакуаторную функцию желудка было проведено 20 опытов на 2 собаках. Оказалось, что прерывистое статическое напряжение скелетной мускулатуры средней и высокой интенсивности (грузы 5—6 и 10 кг) с 2—3-минутными интервалами работы и 3—5-минутными интервалами отдыха приводит к значительному снижению эвакуации (рис. 1, Б).

В литературе имеются сведения, что динамическая мышечная работа действует угнетающе на функции желудка, в частности на моторную и эвакуаторную (Вагнер, 1888; Прикладовицкий и Апполонов, 1929; Прикладовицкий и Рапопорт, 1932; Сапрохин, 1935; Воробьев, Загороднева и др., 1955; Помельцов, 1955, и др.).

Такое же влияние на эвакуацию пищи из желудка оказывает, по нашим данным, прерывистое статическое напряжение мышц, если продолжительность периода работы при ритмической нагрузке меньше 5 мин.

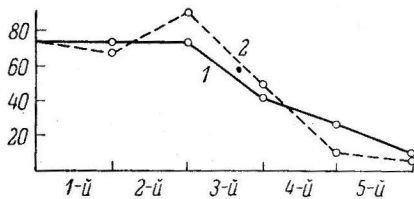


Рис. 2. Динамика эвакуации желудочного содержимого по средним данным всех опытов при нагрузке в 2 кг.

1 — в контрольных опытах; 2 — в опытах с нагрузкой. По оси абсцисс — порядок 20-минутных интервалов; по оси ординат — объем пищи (в см³).

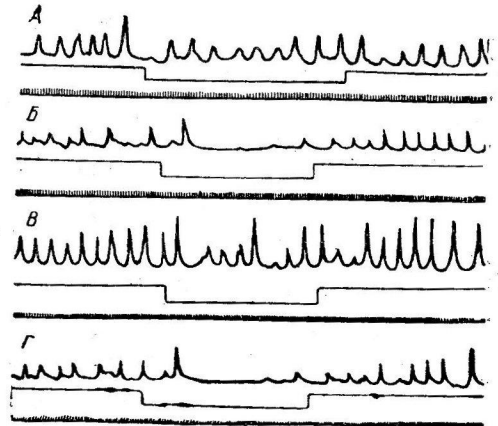


Рис. 3. Динамика изменения эвакуации пищи из желудка в начале действия статической нагрузки.

А — груз в 5 кг действует 3 мин.; Б — груз в 4 кг действует 2 мин.; В, Г — груз в 6 кг действует 2 мин. Сверху вниз: кривая эвакуации; отметка статической нагрузки, отметка времени 2 сек.

Таким образом, между этими двумя видами мышечной деятельности обнаруживается сходство в отношении влияния на функцию желудка.

При ином ритме статического напряжения — с 5-минутными интервалами деятельности и 3-минутными интервалами отдыха — имеет место не угнетение, а некоторая стимуляция эвакуаторной функции желудка. По нашим данным, это усиление незначительно и наступает (при средних нагрузках) не всегда.

Наши исследования показали, что не всякое статическое напряжение скелетных мышц дает стимулирующий эффект: длительные статические напряжения стимулируют, а прерывистые напряжения могут или стимулировать, или тормозить эвакуаторную функцию желудка в зависимости от ритма и продолжительности интервала работы.

В опытах с графической регистрацией мы в большинстве случаев наблюдали угнетение эвакуации в момент снятия статической нагрузки, если оно производилось во вторую фазу (усиление эвакуации). Часто угнетение наблюдалось и тогда, когда снятие нагрузки сочеталось с началом восстановления эвакуации, наступающим вслед за ее угнетением при наложении нагрузки. Поскольку угнетение эвакуации обнаруживается не только в ответ на статическое напряжение, но и при его прекращении и наступает через несколько секунд, трудно предположить, чтобы влияние с мышц на желудок осуществлялось только благодаря гуморальным ме-

ханизм регуляции. Следовательно, мы имеем основание считать, что влияние статического напряжения скелетных мышц на моторику желудка осуществляется и рефлекторно — в порядке моторно-висцерального рефлекса (Бельтюков и Могендович, 1947).

ВЫВОДЫ

1. Непрерывные и длительные (40—60 мин.) статические напряжения скелетных мышц (удерживание груза от 2 до 10 кг) приводят к увеличению эвакуации молочно-крахмального киселя из желудка в кишечник.

2. Непрерывные и длительные статические напряжения мышц малой интенсивности (груз 2 кг) вызывают меньшую стимуляцию эвакуаторной деятельности желудка, а статические напряжения большой интенсивности (груз 10 кг) — большую стимуляцию.

3. Длительные статические напряжения мышц любой интенсивности вызывают фазовые изменения эвакуации молочно-крахмального киселя из желудка в кишечник у собак: сначала понижение, затем повышение и, наконец, вторичное понижение эвакуации.

4. Прерывистые статические напряжения мышц определенного ритма (чередование 2—3-минутной работы с 3—5-минутным отдыхом) угнетают эвакуаторную деятельность желудка, т. е. приближаются по характеру влияния на эвакуацию к динамической работе. Более длительные, 5-минутные, статические напряжения, чередующиеся с 3—5-минутными интервалами отдыха, стимулируют моторную активность желудка, приближаясь по характеру влияния на моторику к непрерывным статическим напряжениям.

5. Различный характер влияния статических напряжений в зависимости от их длительности следует учитывать в физиологии питания и лечебной физкультуре при заболеваниях пищеварительного тракта.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С., Русск. физиолог. журн., 10, № 1, 169, 1927.
 Александров И. С., Русск. физиолог. журн., 12, № 6, 1929.
 Бельтюков В. И. и М. Р. Могендович, Тез. докл. 7-го Всесоюзн. съезда физиолог., биохим. и фармаколог., 256, М., 1947.
 Бурлаков В. М., Врач, № 3, 42, 1888а; № 4, 66, 1888б.
 Вагнер К. Э. Материалы к клиническому изучению колебаний в свойствах желудочного сока (влияние покоя, движения, физической работы и сна). СПб., 1888.
 Воробьев А. М., А. Г. Загороднева, Т. И. Зайцева, Е. Г. Моргуни и Т. П. Станец, Тез. докл. 8-го Всесоюзн. съезда физиолог., биохим. и фармаколог., 143, Киев, 1955.
 Дедловская В. И. Влияние статических напряжений на секреторную и моторную функцию желудка. Дисс. Свердловск, 1953.
 Макарова Е. А., Физиолог. журн. СССР, 16, № 3, 414, 1933.
 Могендович М. Р., сб. «Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем», 177, Тбилиси, 1956.
 Прикладовицкий С. И. и А. Апполонов, Арх. мед. наук, 2, в. 1, 9, 1929.
 Прикладовицкий С. И. и М. Рапопорт, Военно-мед. журн., 2, в. 5—6, 426, 1932.
 Помельцов А. Н., Тез. докл. Конфер. молодых ученых АМН СССР, М., 1955.
 Реформатский П. Д. К вопросу о влиянии мышечной работы на усвоение жиров пищи у здоровых людей. СПб., 1889.
 Сапрохин М. И., Физиолог. журн. СССР, 18, № 6, 955, 1935.
 Скачедуб Г. Е. Материалы к физиологии внутренних анализаторов. (О сравнительной возбудимости рецепторов и о проприоцептивных влияниях на деятельность коры и внутренних органов). Дисс. Молотов, 1953.

INFLUENCE OF STATIC EFFORT UPON EMPTYING ACTIVITY
OF THE STOMACH IN DOGSBy *A. G. Markin*

From the department of physiology, Medical Institute, Perm

Gastric emptying was studied during continuous (40—60 minutes) and intermittent (2—3 minutes) static efforts, alternating with 5 minute intervals of rest. Assessment of emptying function was based upon determinations of the volume of residual gastric contents (at 20 minutes intervals) and upon a record of passage of food from stomach into bowel.

During protracted periods of continuous static effort, gastric emptying has been shown to assume an altered three-phase pattern: an initial delay (lasting 3 to 5 minutes) followed by a longer period of hastened activity and then by a secondary slowing down of activity, persisting until the effort was discontinued. The total result of an observation period (lasting 60 to 80 minutes) amounted to a decrease in gastric emptying time. Intermittent skeletal muscle efforts (lasting 2 to 3 minutes), resulted in delayed emptying, no phases of altered activity being discernible. Judged by their influence upon gastric activity, such static efforts may be likened to dynamic work.

Поступило 15 X 1956.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СОКРАЩЕНИЯХ КИШЕЧНИКА

А. Н. Тамбовцев

Кафедра физиологии Ветеринарного института, Омск

Вопрос о сокращениях кишечника до настоящего времени окончательно еще не изучен. Кроме трех довольно самостоятельных видов движений кишечника: маятникообразного, перистальтического и ритмической сегментации, в литературе можно встретить массу других терминов кишечных сокращений с противоречивым их толкованием у разных авторов. Как известно, под маятникообразным видом движения кишечника подразумевается продольное сокращение кишечной стенки (Болдырев, 1904; Павлов, 1911; Nukuhara, 1936). Однако в последних руководствах и учебниках по физиологии этот вид движения связывается с поперечным сокращением циркулярного мышечного слоя, в частности с ритмической сегментацией. Элленбергер (Ellenberger, 1910) в противоположность другим авторам делит перистальтические сокращения кишечника на быстрые и медленные. Кроме того, он выделяет еще так называемые червеобразные движения кишечника. Некоторые авторы (Меркулов и Сперанская, 1945) указывают, что циркулярный слой сокращается часто, ритмично, а продольный более редко; другие (Magnus, 1908) считают, что сокращения мышечных слоев происходят в одинаковом ритме.

МЕТОДИКА

Для изучения механизма сокращений кишечника нами были проведены как острые, так и хронические опыты на собаках и крупном рогатом скоте, а также рентгенологические исследования на людях.

Для регистрации в остром опыте сокращений мышечных слоев кишечника мы использовали принцип методики, предложенной Е. Н. Сперанской (1945), однако для регистрации сокращений продольного мышечного слоя мы воспользовались продольной фиксацией к кишке сердечных рычажков Энгельмана.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Циркулярный слой, состоящий из мышечных сегментов, сокращается в определенном порядке. На рис. 1, А представлена графическая регистрация сокращений трех мышечных сегментов при быстро вращающемся барабане кимографа.

Схема методики регистрации сокращений мышечных слоев кишечной стенки в остром опыте на собаках показана в левом верхнем углу (рис. 1—3). Стрелкой указывается каудальное направление. Отметка времени в минутах дана внизу. Ориентируясь по миллиметровой сетке, можно проследить строгую последовательность в сокращениях сегментов. Вначале сокращается краниально лежащий сегмент (C_1), затем последовательно каудально лежащие. Таким образом, ритмическое сокращение циркулярного мышечного слоя выступает в виде волн последовательного сокращения мышечных сегментов. Эти волны могут протекать с различной силой (амплитудой) и различной протяженностью по кишечной стенке. На рис. 1, Б видно, что после введения в полость кишки с краниальной стороны регистрируемого участка 3 мл 0.5%-го раствора NaOH возникла чрезмерно сильная волна в виде обычного последовательного сокращения сегментов. Наблюдая за

возникновением и распространением подобной волны можно прийти к заключению, что это одна из волн ритмического сокращения гладкой мускулатуры кишечника. Данная волна снаружи выступает в виде спастического (спазматического) сокращения. Сокращение идет настолько сильно, что просвет кишки полностью перекрывается и отмечается даже анемия сокращающегося участка. Было установлено, что спастические волны, возникая на всем протяжении тонкого кишечника, распространяются до отдела толстого кишечника с возможным переходом на него.

В опытах на переживающих отрезках кишечника, а также в многочисленных острых опытах, в сокращениях продольного мышечного слоя, так же как и у циркулярного слоя, выступала строгая ритмичность. Эта ритмичность в нормальных условиях сохранялась независимо от длины взятого для регистрации участка кишки (отрезки брались длиной в 2—10 и более мышечных сегментов).

Было показано, что вначале сокращается верхний краниально лежащий мышечный сегмент. К нему как к своеобразной точке фиксации, вследствие сокращений продольных мышечных волокон, подтягивается нижний каудально лежащий мышечный сегмент циркулярного слоя. К этому подтянутому и сокращенному сегменту продольные мышечные волокна подтягивают следующий сегмент. Таким образом, благодаря сокращениям продольного мышечного слоя идет по-сегментное подтягивание нижележащих, последовательно сокращающихся мышечных сегментов.

На рис. 2 показана регистрация сокращений кишечника в продольном направлении. Чтобы избежать натяжения кишечной стенки, мы применили систему двух взаимоуравновешивающихся рычажков. Фиксированный участок благодаря тому, что он был взят «на растяжку», мог свободно перемещаться в сторону сокращения продольного мышечного слоя. На кривой отмечается ритмическое продольное сокращение, которое протекало в краниальном направлении, вызывая ритмическое подтягивание каудально лежащих участков. Это наблюдается и при снижении температуры питательного раствора с 39 до 25°, когда происходит заметное сокращение каудально лежащего участка в краниальном направлении (L_1).

Регистрируя одновременно сокращения обоих мышечных слоев при прохождении по кишечнику типичной спастической волны, можно отметить тот же механизм сокращений мышечных слоев (рис. 3). Вначале сокращается циркулярный мышечный сегмент (C), а затем сокращения кишечной стенки возникают в продольном направлении (L).

В результате наших исследований выяснилось, что тот или иной характер сокращения кишечной стенки охватывает оба мышечных слоя в равной

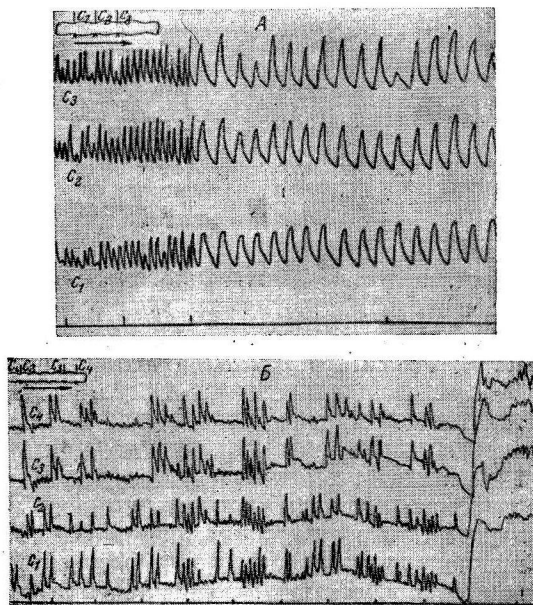


Рис. 1. Последовательные сокращения мышечных сегментов циркулярного слоя (А) и пример различной амплитуды и протяженности волн ритмических сокращений (В). Крестик обозначает момент введения вещества.

Остальные объяснения в тексте.

степени. При одновременной графической регистрации сокращений кишечной стенки в продольном и поперечном направлениях мы производили раздражение периферических концов как блуждающего, так и симпатического нерва. Оказалось, что эффект от раздражения того или иного нерва сказывался на обоих мышечных слоях.

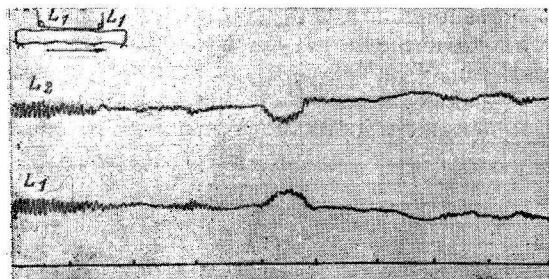


Рис. 2. Сокращения кишечной стенки в продольном направлении.
Объяснения в тексте.

чески, а также рентгенологически на собаках и людях. Несмотря на то, что рентгенологически можно наблюдать только за положением контрастной массы, но не за сокращением мышечных слоев кишечника (Штерн, 1939), все же этот метод очень ценен.

При введении через фистулу в двенадцатиперстную кишку собаки контрастной массы рентгенологически можно было зарегистрировать быстрое передвижение массы на протяжении 1—2 кишечных петель.

При рентгеноскопии кишечника у людей также отмечалось передвижение контрастной массы в виде быстрой волны, пробегавшей по двенадцатиперстной кишке и верхней части тощей кишки. Как подтвердили опыты с графической регистрацией сокращений кишечника у крупного рогатого скота при одновременном учете поступающего содержимого из фистулы, это быстрое передвижение содержимого, являющееся столь закономерным для верхних отделов кишечника, осуществляется отдельными усиленными волнами при ритмическом сокращении мускулатуры кишечника.

Быстрое передвижение контрастной массы по двенадцатиперстной кишке и началу тощей мы наблюдали не только при условии перехода массы из желудка в кишечник, но и при нахождении этой массы в полости кишечника. Рентгеноскопически в этом случае вначале отмечались слабые, т. е. малой амплитуды и незначительной протяженности, волновые движения. Воздействуя на контрастную массу в малой степени, они почти не передвигают ее. Масса в ритм с сокращениями подается несколько вперед и откатывается назад. Во время этих колебательных, или, как их называют большинство рентгенологов, маятникообразных, движений происходит перемешивание содержимого. Скопившаяся и сформировавшаяся порция массы вызывает усиление сокращения мышечных слоев, которое в виде

В опытах с одновременной регистрацией сокращений мышечных слоев кишечной стенки подтвердилась ведущая роль циркулярных мышечных сегментов.

Наличие ритмического сокращения как основного вида сокращения кишечника нами было подтверждено путем эндоскопии через широкую кишечную фистулу, в хроническом опыте на крупном рогатом скоте графически

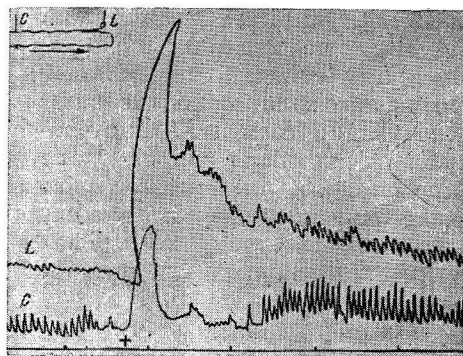


Рис. 3. Волна спастического сокращения. Крестик обозначает момент возникновения сокращения.

Остальные объяснения в тексте.

отдельной, относительно усиленной волны сокращения и вызывает быстрое передвижение содержимого на некотором протяжении кишечника.

Таким образом, так называемые скорые перистальтические движения кишечника, о которых упоминает Элленбергер, есть не что иное, как отдельные волны ритмического сокращения кишечной стенки распространяющиеся на некотором протяжении верхнего участка тонкого кишечника.

В сокращениях кишечника имеют большое значение и изменения мышечного тонуса. Нами была обнаружена прямая зависимость увеличения мышечного тонуса отдельных сокращающихся участков от усиления



Рис. 4. Рентгеновские снимки передвижения контрастной массы, введенной через фистулу в тонкую кишку собаки. Снимок *Б* получен через 12—13 сек. после снимка *А*.

Объяснения в тексте.

ритмических волн сокращения. Наблюдения показывают, что вводимая через фистулу в сравнительно большом количестве контрастная масса вызывает тоническое изменение кишечной стенки. Такое изменение тонуса связано с тем, что вводимая контрастная масса вызывает не только механическое, но термическое и химическое раздражения. Начальная часть контрастной массы в данном случае продвигалась в каудальном направлении не столько ритмическими волнами сокращения (которые из-за плотности массы мало заметны на снимках), а в основном за счет постепенно распространяющегося увеличения мышечного тонуса. Рентгеноскопически наблюдается, как после каждой волны сокращения идет дальнейшее увеличение мышечного тонуса и дальнейшее его распространение по ходу волн сокращения в каудальном направлении. Захватывая последовательно (в виде своеобразной волны) нижележащие сегменты, увеличивающийся мышечный тонус выжимает контрастную массу. Как это видно из рис. 4, за 12—13 сек., протекших между снимками, начальная часть массы благодаря этой медленной тонической волне продвинулась на некотором протяжении кишечника (ориентироваться на снимках следует по позвонкам).

Подобное медленное распространение увеличивающегося мышечного тонуса, связанного с ритмическим сокращением, Элленбергер назвал медленным перистальтическим движением. Протяженность волн сокращения, как и длина их может быть самой различной. Нужно сказать, что длинные волны сокращений в нижних отделах тонкого кишечника, когда при их

прохождении одновременно сокращается до 10—12 и более мышечных сегментов, как раз и обуславливают ритмическую сегментацию содержимого, как это было установлено еще Кэнноном в 1902 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сокращения циркулярного и продольного мышечных слоев кишечника находятся в тесной взаимосвязи. Процесс сокращения охватывает в одинаковой мере оба мышечных слоя. Циркулярный мышечный слой является ведущим, определяющим характер сокращения кишечника.

Сокращения кишечника (перистальтика) характеризуются единым видом сокращений мышечных слоев кишечной стенки. Этим единым и основным видом сокращений кишечника являются ритмические (в виде отдельных волн) сокращения циркулярного и продольного мышечных слоев кишечной стенки. При этом имеет значение и изменение мышечного тонуса как всего кишечника, так и отдельных сокращающихся его участков.

Механизм сокращения кишечной стенки представляется таким образом: по мере распространения перистальтической волны по кишечнику происходит последовательное сокращение циркулярных мышечных сегментов в том же направлении и последовательное подтягивание их навстречу волне сокращения благодаря сокращениям продольных мышечных волокон.

Основной вид сокращений кишечника (ритмический), выступающий в виде отдельных волн сокращения, в зависимости от силы (амплитуды сокращений, мышечного тонуса) и протяженности по кишечной стенке может служить как для перемешивания, так и для передвижения содержимого.

Правильнее говорить о сокращениях кишечника, а не о его движениях вследствие этих сокращений.

ЛИТЕРАТУРА

- Б о л д ы р е в В. Н. Периодическая работа пищеварительного аппарата при пустом желудке. Дисс. СПб., 1904.
- М е р к у л о в Л. Г. и Е. Н. С п е р а н с к а я, Физиол. журн. СССР, 31, 1—2, 74, 1945.
- П а в л о в И. П. (1911), Полн. собр. соч., 5, Изд. АН СССР, 1952.
- С п е р а н с к а я Е. Н., Бюлл. exper. биол. и мед., 19, в. 4—5, 77, 1945.
- Ш т е р н Б. М. Рентгенологические наблюдения над морфологией и функцией тонкого кишечника. Л., 1939.
- E l l e n b e r g e r W. Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere. Berlin, 1910.
- Н и к и т а г а Т., Pflüg. Arch., 237, Н. 5, 619, 1936.
- M a g n u s R., Ergebn. Physiol., 7, 5, 27, 1908.

NEW DATA ON INTESTINAL CONTRACTIONS

By *A. N. Tambovtzev*

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

Contractions of circular and longitudinal muscle coats of the intestine are closely related. Both layers are involved in the process of contraction to an equal extent.

Rhythmically undulating contractions involving both muscular coats of the bowel wall provide the principal form of intestinal contractility. Variations of intestinal tonus, occurring along all its length, as well as at

sites of contraction, also play an important part. The following sequence of events may be considered to represent the mechanism of bowel wall contraction: progression of the wave of contraction involves muscle segments contracting successively in a forward direction, as well as reverse movements performed by longitudinal muscle fibres, each segment being pulled up against the encoming contraction.

Intestinal activity should be considered in terms of contractions, rather than of movements produced by the contractions.

Поступило 11 X 1956.

ИЗМЕНЕНИЕ МОТОРНОЙ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖЕЛУДКА ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ПАРЕНХИМЫ ПОЧКИ

А. А. Лебедев

Кафедра фармакологии Медицинского института, Иваново

В отечественной и зарубежной литературе имеются работы, свидетельствующие о возможности рефлекторных влияний с почки, мочеточника и лоханки на кровяное давление, дыхание и другие функции организма. Особенно хорошо освещен вопрос о рефлекторных влияниях при сильных (болевых) раздражениях мочеточника, лоханки, преренальной брюшины (Симановский, 1881; Kast u. Meltzer, 1907). Однако вопрос о возможности рефлекторных влияний с почки был решен лишь в последнее время.

Следует отметить исследования В. В. Закусова (1939), который нашел, что чувствительность интероцепторов почки очень низка. Он не получил изменения кровяного давления ни при перфузии почки растворами, содержащими яды, ни при сильных термических и механических раздражениях почки.

Решение вопроса о возможности рефлекторных влияний с интероцепторов почки было найдено в опытах В. Н. Черниговского (1943), а также О. С. Меркуловой (1948) и И. П. Никитиной (1949), которые при помощи методики перфузии почки, сохранившей с организмом нервную связь, получили изменение кровяного давления при пропускании через ее сосуды слабых растворов ацетилхолина, адреналина мочевины и др.

Исходя из приведенных выше данных, нельзя, по-видимому, отождествлять интероцепторы почки с интероцепторами лоханки и мочеточника. Рефлекторные влияния с почки проявляются, вероятно, только при определенных условиях.

Если в литературе имеются указания на возможность рефлекторных влияний с почки на кровяное давление и дыхание, то вопрос о возможности рефлекторных воздействий на деятельность желудочно-кишечного тракта почти не освещен.

В доступной нам литературе удалось найти лишь статью Тиксье и Клавеля (Tixier a. Clavel, 1932), указывающую на возможность рефлекторных влияний с лоханки, мочеточника, преренальной брюшины на моторику желудочно-кишечного тракта. Авторы вводили морским свинкам в условиях острого опыта в околопочечную клетчатку горячий физиологический раствор и через несколько минут наблюдали сегментацию кишечника (на вскрытии). В другой серии острых опытов эти исследователи изучали влияние раздражения чувствительных нервов почки, а также раздражения лоханки и мочеточника на моторику желудка и кишечника. Ими были отмечены изменения моторики желудка при указанных раздражениях. В опытах Тиксье и Клавеля доказана возможность влияния сильных (болевых) раздражений лоханки, мочеточника, преренальной брюшины на моторику желудка и кишечника, но не решен вопрос о влияниях с паренхимы почки. Этот вопрос имеет немаловажное значение. Клиника дает довольно обширный материал о нарушениях функций желудка при заболеваниях почек. Существует даже понятие о рено-гастральном синдроме. Изменения функций желудка при почечнокаменной болезни наблюдали Н. Н. Еланский (1939) и А. З. Гзиршвили (1949). Нарушение экскреторной и секреторной функций желудка при недостаточности почек изучали М. П. Кончаловский и соавт. (1935), И. Б. Шулуток (1939) и М. Г. Соловей (1940).

В связи с малой освещенностью в литературе вопроса о рефлекторных влияниях с почки на деятельность желудка представлялось важным выяснить возможность этих влияний в условиях эксперимента и сделать попытку разобраться в их механизме.

МЕТОДИКА

Исследование проводилось в условиях хронических опытов на 4 собаках. У двух из них (Цыганка и Черная) были выведены под кожу спины обе интактные почки; животные имели фистулы желудка. Две другие собаки (Пальма и Борзый) имели ауто-трансплантированные на область шеи правые почки. Мочеточник пересаженной почки

выводился на кожу груди, устье мочеточника левой почки — на кожу живота. Обе собаки с пересаженными почками также имели фистулы желудка.

Раздражение паренхимы пересаженной и интактной почек производилось при помощи изолированных игольчатых электродов. Тщательно выбритая кожа над пересаженной или интактной почкой дезинфицировалась настойкой йода. Игольчатыми электродами прокалывалась кожа в области обоих полюсов почки. Затем электроды вводились в этих местах в паренхиму почки на глубину около 1—1.5 см.

Игольчатые электроды соединялись с вторичной катушкой санного аппарата при помощи проводников. Раздражение почки производилось индукционным током (р. к. — 11 см) при напряжении в первичной цепи 4 в и частоте 60 перерывов в 1 мин. Продолжительность раздражения равнялась 1 мин. Во время раздражения собака стояла совсем спокойно. После раздражения электроды удалялись и места проколов кожи дезинфицировались. Необходимо отметить, что раздражение кожи исключалось изоляцией электродов. Никакого болевого эффекта не отмечалось. В последующие дни после раздражения животное оставалось здоровым. Исследованием пульса и температуры установлено, что эти показатели не отклоняются от нормы после раздражения почки.

Периодическая (голодная) деятельность желудка у собак исследовалась общепринятым способом. В желудок собаки через фистулу вводился баллон, который системой трубок соединялся с мареевской капсулой; колебания капсулы записывались на ленте кимографа. Если желудок в начале опыта был свободным от пищевых масс и реакция желудочного содержимого была щелочной, то на ленте кимографа регистрировалась обычная периодическая деятельность желудка.

Проведено две серии опытов. В первой серии изучалось влияние раздражения паренхимы интактной почки на периодическую деятельность желудка (у собак Черная и Цыганка), во второй — влияние на нее раздражения паренхимы пересаженной почки (у собак Пальма и Борзый).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

После изучения периодической моторной деятельности желудка, которая протекала у подопытных собак так же, как это было описано В. Н. Болдыревым (1904), мы приступили к опытам по изучению влияния на эту деятельность раздражения паренхимы интактной почки. Приведем наиболее типичные опыты на собаке Цыганка.

В опыте 28 XI 1953 (рис. 1) раздражалась паренхима левой почки. Раздражение, нанесенное в начале второго периода сокращений, существенно не повлияло на их характер, не изменились характер и продолжительность последующих периодических сокращений, но продолжительность паузы стала варьировать. До раздражения пауза между первым и вторым периодами сокращений равнялась 105 мин., после раздражения — 89 мин. Если сравнить продолжительность общего периода до раздражения и после него, то обнаружится заметная разница: время от конца первого периода сокращений до конца второго периода составило 123 мин., время от конца второго периода до конца третьего составило 115 мин. Таким образом, в день раздражения паренхимы почки происходит укорочение периода покоя желудка.

Полное нарушение периодической деятельности желудка наблюдалось на 2-й день после раздражения (опыт 29 XI 1953). Как сначала при щелоч-

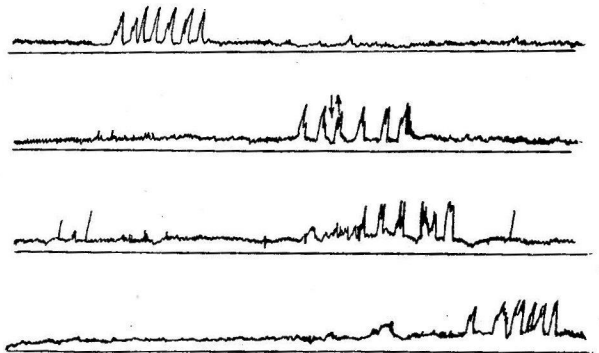


Рис. 1. Влияние раздражения паренхимы левой интактной почки на моторику желудка у собаки Цыганка.

Каждая следующая кривая является продолжением предыдущей. Стрелки обозначают начало и конец раздражения.

ной, так затем и при кислой реакции желудочного содержимого наблюдались непрерывные сокращения (рис. 2). На 3-й и 4-й день после раздражения также отмечалось нарушение периодической деятельности желудка (опыты 30 XI и 1 XII 1953). Интересно, что на 3-й день вначале наблюдались небольшие группы сокращений, разделенные паузами, но к концу опыта

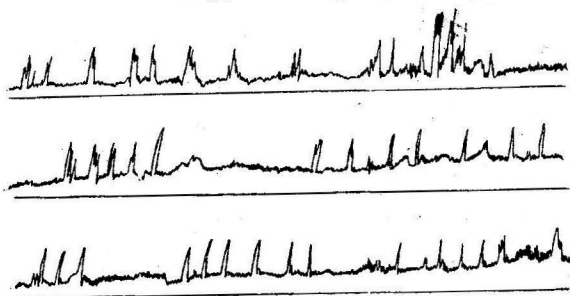


Рис. 2. Моторика желудка на 2-й день после раздражения левой интактной почки у собаки Цыганка.

Обозначения те же, что на рис. 1.

сокращения стали непрерывными. На 4-й день началось восстановление периодической деятельности желудка, но оно еще не было полным, так как продолжительность периодов сокращений была довольно велика (51 мин.) и продолжительность пауз также не была равна продолжительности в контрольных опытах (рис. 3). Наконец на 5-й и 7-й день после раздражения (опыты 2 и 4 XII 1953) моторная периодическая деятельность желудка постепенно возвратилась к исходному состоянию (рис. 4). На 5-й день продолжительность периода сокращений была еще несколько больше, чем в контрольных опытах, но на 7-й день она мало чем отличалась от таковой в контрольных опытах.

Таким образом, после раздражения паренхимы интактной почки происходит изменение периодической деятельности желудка, последняя через 5—7 дней возвращается к норме. Подобные результаты получены и на второй собаке (Черная).

Рассмотренные изменения периодической деятельности желудка не являются следствием раздражения кожи ветвящимся током. Специально поставленные контрольные опыты показали, что раздражение кожи слабым током вызывает непосредственно после раздражения не укорочение, а удлинение периода покоя. В последующие дни существенных изменений не наблюдалось.

Интересно было выяснить механизм влияний с паренхимы почки на периодическую деятельность желудка: являются ли эти влияния нервно-рефлекторными или гуморальными. С этой целью были поставлены опыты на собаках с аутотрансплантированными в область шеи правыми почками. Ниже приводятся результаты опытов с раздражением пересаженной почки у собаки Борзый. Пересадка у этой собаки была произведена за 1 месяц до начала постановки опытов, что позволяет быть уверенным в полной денервации пересаженной почки.

В опыте 25 XII 1953 обычным способом было произведено раздражение пересаженной почки. Периодическая деятельность желудка после раздражения существенно не изменилась. На следующий день после раз-

драждения стали непрерывными. На 4-й день началось восстановление периодической деятельности желудка, но оно еще не было полным, так как продолжительность периодов сокращений была довольно велика (51 мин.) и продолжительность пауз также не была равна продолжительности в контрольных опытах (рис. 3). Наконец на 5-й и 7-й день после раздражения (опыты 2 и 4 XII 1953) моторная периодическая деятельность

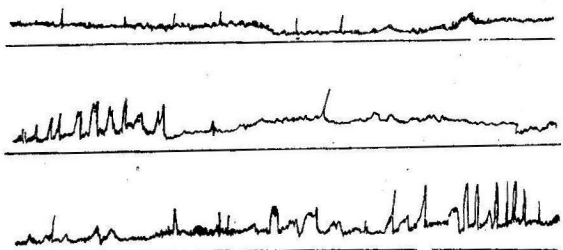


Рис. 3. Моторика желудка на 4-й день после раздражения паренхимы левой интактной почки у собаки Цыганка.

Обозначения те же, что на рис. 1.

дражения (опыт 26 XII 1953) периодическая деятельность желудка также существенно не нарушилась. Нарушение ее началось лишь на 3-й день после раздражения (опыт 27 XII 1953), когда наблюдались очень длительные периоды сокращений, происходившие при кислой реакции желудочного сока. В течение 4-го и 5-го дней после раздражения также отмечалось нарушение периодической деятельности, заключавшееся в основном в появлении длительных непрерывных сокращений. На 8-й день периодическая деятельность восстановилась до исходного состояния (опыт 1 I 1954).

Таким образом, раздражение пересаженной почки может вызывать изменение периодической деятельности желудка, но это изменение в данном случае наступает значительно позже, чем при раздражении intactной почки.

Сравнивая вышеприведенные опыты с контрольными, можно предположить, что в первые 1—2 дня после раздражения intactной почки влияние на периодическую деятельность желудка осуществляется в основном нервно-рефлекторным путем. Если раздражению подвергается пересаженная почка, лишенная связей с центральной нервной системой, то в первые 1—2 дня после раздражения изменения периодической деятельности желудка не происходит. Можно полагать, что нарушение периодической деятельности желудка, которое наблюдается в более отдаленные сроки при раздражении как пересаженной, так и intactной почки, может вызываться и гуморальным путем.

Интересно было выяснить, осуществляются ли эти влияния при участии нервной системы. Для этого подопытной собаке Пальма после раздражения пересаженной почки, когда происходило нарушение периодической деятельности желудка, был введен подкожно сернокислый атропин в дозе 0.001 мг на 1 кг веса собаки. По данным С. В. Аничкова (1925), атропин в таких дозах не парализует мейснеровского и ауэрбаховского сплетений желудка, а только блокирует эфферентные нервы парасимпатической системы, в частности вагуса. У собаки Пальма введенный атропин вызвал прекращение непрерывных сокращений. По-видимому, гуморальные влияния с пересаженной почки на периодическую деятельность желудка осуществляются при участии нервной системы, в частности ее парасимпатического отдела. Можно предполагать, что эти влияния являются гуморально-нервными, но дополнительных данных, подтверждающих это предположение, мы не имеем.

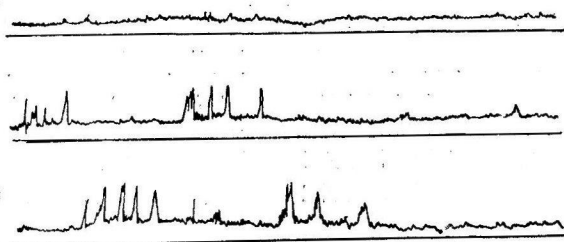


Рис. 4. Моторика желудка на 7-й день после раздражения левой intactной почки у собаки Цыганка.

Обозначения те же, что на рис. 1.

ВЫВОДЫ

1. Раздражение паренхимы intactной почки вызывает изменение моторной периодической деятельности желудка как в день раздражения, так и в последующие дни. Непосредственно после раздражения наблюдается укорочение периода покоя. В последующие дни отмечается нарушение периодической деятельности желудка, заключающееся в исчезновении обычных периодов покоя и в появлении групповых или непрерывных сокращений.

2. Раздражение паренхимы пересаженной почки способно вызывать изменение периодической деятельности желудка. Это изменение наступает позднее, чем при раздражении паренхимы интактной почки.

ЛИТЕРАТУРА

- Аничков С. В., Русск. физиолог. журн., 8, в. 1, 67, 1925.
 Гзиршвили А. З., Тр. Инст. exper. и клин. хирург. и гематолог., 2, 241, Тбилиси, 1949.
 Еланский Н. Н., Новый хирург. архив, 43, 31, 1939.
 Закусов В. В., Фармаколог. и токсиколог., 2, 20, 1939.
 Кончаловский М. П. и др., Сов. врач. газета, 1241, 1935.
 Меркулова О. С., Изв. АН СССР, сер. биолог., № 4, 493, 1948.
 Никитина И. П., Бюлл. exper. биолог. и мед., 27, 329, 1949.
 Симановский Н. Ц. К вопросу о влиянии раздражений чувствительных нервов на отравление и питание сердца. СПб., 1881.
 Соловей М. Г. Желудок и почки. М.—Л., 1940.
 Черниговский В. Н. Аfferентные системы внутренних органов. Киров, 1943.
 Шулуток И. Б. Экскреторная и секреторная деятельность желудка при почечной недостаточности. Дисс. Л., 1939.
 Kast L. u. S. Meltzer, Berl. klin. Wschr., 19, 600, 1907.
 Tixier L. a. Ch. Clavel, Surgery, gynecol. a. Obstetrics, 54, 505, 1932.

ALTERATION OF PERIODIC MOTOR ACTIVITY OF THE STOMACH FOLLOWING STIMULATION OF RENAL PARENCHYMA

By *A. A. Lebedev*

From the department of pharmacology, Medical Institute, Ivanovo

Stimulation of the parenchyma of an intact kidney brings about alterations in periodic gastric motility, both on the day of stimulation and on subsequent days. The period of rest (pause) is shortened immediately following stimulation. The disturbances noted on subsequent days include the omission of usual pauses, and the appearance of series, or of incessant contractions. Stimulation of the parenchyma of a transplanted kidney is also capable of modifying periodic gastric activity. Alterations set in later, however, than when the parenchyma of an intact kidney is stimulated. A neuro-humoral mechanism is evidently concerned with the change induced in the pattern of periodic gastric activity by stimulation of an intact kidney.

Поступило 26 IV 1956.

ДИНАМИКА БЕЛКОВОГО СОСТАВА СЫВОРОТКИ КРОВИ И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ СОКОВ ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЛУЧЕВОЙ БОЛЕЗНИ У СОБАК

Ю. Н. Успенский и А. В. Афанасьева

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Астрахань

В 1946 г. И. П. Разенков впервые сформулировал концепцию об участии органов пищеварительного тракта в межклеточном обмене белков, жиров и углеводов. С целью подтверждения этой концепции в лабораториях, руководимых И. П. Разенковым, было проведено большое количество исследований на здоровых людях и больных с различными заболеваниями (сепсис, остеомиелит, ожоги, отморожения и др.), сопровождающихся нарушением функций органов пищеварительного тракта. В результате всех этих исследований было установлено, что с пищеварительными соками в полость желудочно-кишечного тракта выделяется значительное количество белка, главным образом его альбуминовой и глобулиновой фракций.

В основе этого процесса, по мнению И. П. Разенкова, лежит не только секреторный процесс железистых клеток пищеварительных желез, но также процессы выделения и трансудации белков из крови через стенки сосудов в полость желудочно-кишечного тракта. Для переработки поступающих в желудочно-кишечный тракт альбуминов и глобулинов до стадии легко усвояемых аминокислот необходима нормальная секреторная функция пищеварительных органов с выделением соков, обладающих высокой ферментативной активностью.

Понижение ферментативной активности или отсутствие некоторых компонентов пищеварительных соков нарушает нормальную переработку и усвояемость белка, и он выводится из организма в почти неизменном виде.

Изучая динамику изменений белка и содержания белковых фракций при септической интоксикации, ожогах и ряде других заболеваний, а также при переливании крови, Ю. Н. Успенский (1946, 1947) и В. М. Рубель (1947) обнаружили наряду с понижением функции пищеварительных органов гипопроотеинемия и обильное количество белковых продуктов в желудочном соке.

Одним из наиболее важных симптомов лучевой болезни являются резкое нарушение функций органов пищеварительного тракта и нарушение белкового обмена в сторону его понижения. В связи с этим нами была поставлена задача проследить динамику белка и белковых фракций сыворотки крови и пищеварительных соков с одновременным выявлением функций слюнных, желудочных и кишечных желез.

При изучении литературы по этому вопросу мы не встретили данных о динамике изменений белкового состава пищеварительных соков при лучевой болезни, данные же о белковом составе сыворотки крови очень противоречивы (Побединский, 1954; Куршаков, 1954; Краевский, 1955; Гемпельман и соавт., 1954, и др.).

МЕТОДИКА

Работа проводилась на 7 собаках. Облучение собак производилось рентгеновскими лучами в дозе 600—660 г. Условия облучения были следующими: фильтр 0.45 Cu + 1 Al с тубусом (2 собаки) и без тубуса (5 собак). Кожно-фокусное расстояние — 30 см. Длительность облучения — 30 мин. Облучение централизовано на область живота (20—22 г/мин.). Напряжение тока 160 в, сила — 4 ма.

До облучения, в период развития лучевой болезни и в период реконвалесценции у выживших собак исследовалось содержание белка и белковых фракций в сыворотке крови, в слюне, в желудочном и кишечных соках. Для получения слюны, желудочного сока и кишечного сока были использованы собаки с фистулой протока околоушной железы по Глинскому, с фистулой желудка по Басову, с изолированным павловским желудочком и с изолированной кишечной петлей по Тирю. Кровь у собак бралась из краевой вены уха. Слюну получали на двукратное раздражение полости рта сухарным порошком; желудочный сок собирался натошак, на хлеб и на алкоголь; кишечный сок собирался на механическое раздражение — дренаж. Для получения желудочного сока на алкоголь собакам вводился 10%-й раствор алкоголя (100 мл).

Белки определялись рефрактометрически, белковые фракции нефелометрически.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

У всех 7 собак, начиная с 1—3-го дня после облучения, количество белка в сыворотке крови понижалось с дальнейшим, иногда волнообразным, повышением. Однако, несмотря на некоторое последующее повышение количества белка, уровень его в сыворотке крови в большинстве случаев оставался ниже уровня до облучения. Только в двух случаях из семи уровень белка сыворотки крови несколько превышал в отдельные дни уровень белка до облучения.

У 5 собак из 7 альбумино-глобулиновый (А/Г) индекс после облучения повышался за счет увеличения альбуминов и уменьшения глобулинов. В одном случае (собака Смирный) А/Г-индекс изменялся не закономерно, в другом (собака Цыган) — понижался при уменьшении количества альбуминов.

В противоположность изменениям белкового состава сыворотки крови в слюне после облучения отмечались нарастание содержания белка с достижением наибольших цифр на 9—17-й день после облучения и последующее снижение до цифр ниже первоначальных (табл. 1).

Таблица 1
Влияние облучения рентгеновскими лучами на содержание белка (в %) в слюне у собак

День облучения	Бельчик	Желтый	Дурман
Норма	0.6	0.41	0.64
1-й	0.58	0.58	—
2-й	—	—	0.52
3-й	—	—	—
4-й	—	0.70	0.52
6-й	—	0.70	—
7-й	—	0.99	—
9-й	1.18	1.10	—
10-й	—	—	0.58
11-й	—	0.70	—
12-й	—	—	0.58
13-й	—	0.53	—
14-й	—	0.46	—
15-й	0.88	—	0.75
16-й	0.29	—	—
17-й	—	0.46	0.94
23-й	—	—	0.81
32-й	—	—	0.46

Исследуя полученный натошак желудочный сок у собак с павловским желудочком (собаки Смирный и Цыган), мы нашли, что в первые 4—5 дней после облучения содержание белка в нем снижалось, затем в разгар болезни повышалось почти в 1½—2 раза и потом снова несколько снижалось.

В желудочном соке, полученном натошак у собак с фистулой по Басову, количество белка после облучения изменялось волнообразно. Также волнообразно изменялось оно и в желудочном соке, полученном на алкоголь. В соке, выделившемся на хлеб, количество белка после облучения в первые дни болезни снижалось, а затем нарастало. А/Г-индекс после облучения для желудочного сока во всех случаях был выше, чем до облучения. Повышение индекса шло в большинстве случаев за счет нарастания альбуминов при одновременном снижении или незначительном повышении глобулинов.

Исследование белкового состава кишечного сока, полученного на механическое раздражение (резиновый дренаж), показало, что в норме содержание белка в соке колебалось в пределах 1.11—1.28%. На 2-й день после облучения содержание белка в нем резко снизилось — до 0.46%, а в последующие дни стало постепенно увеличиваться, достигнув максимальной цифры (2.2%) на 11-й день после облучения. За таким значительным повышением уровня белка в кишечном соке последовало вторичное его значительное снижение (до 0.93%) и новое повышение (до 1.05%).

А/Г-индекс для кишечного сока в первые дни болезни повысился до 3.92 за счет увеличения альбуминов и некоторого уменьшения глобулинов. В последующие дни произошло снижение А/Г-индекса до 1.51 за счет уменьшения количества альбуминов, а затем новое повышение его до 2.74—2.94 при нарастании количества альбуминов.

Таким образом, при лучевой болезни у собак наряду с развитием гипопроteinемии в пищеварительных соках (слюна, желудочный и кишечный соки) количество белка значительно повышается. Исходя из концепции И. П. Разенкова, можно полагать, что гипопроteinемия связана, помимо других причин, с нарушением функций органов пищеварительного тракта, в частности с понижением их переваривающей, а отсюда всасывательной, способности. Изучение деятельности слюнных, желудочных и кишечных желез показало значительное торможение их секреции в начале болезни и спонтанную секрецию на 2-й и 3-й неделе болезни. При этом ферментативная активность желудочного и кишечного соков была низкой, а в ряде опытов переваривающая сила желудочного сока равнялась нулю.

Следует указать также, что низкая переваривающая сила пищеварительных соков обуславливается, по-видимому, не отсутствием в соках активаторов ферментов, в частности соляной кислоты в желудочном соке, а отсутствием самих ферментов или ничтожно малым их количеством.

Это связано, по-видимому, с резким угнетением деятельности главных клеток желудочных желез, которое предшествует угнетению обкладочных клеток. Во всех наших опытах понижение ферментативной активности желудочного сока наступало раньше исчезновения свободной соляной кислоты. Даже переваривание белковых палочек Метта обуславливалось не слабой активностью пепсина, а его отсутствием или крайне малым количеством, так как при определении всегда добавлялась 0.5%-я HCl.

В целях борьбы с гипопроteinемией при лучевой болезни мы решили испробовать гемотрансфузию.

В литературе имеются указания о благоприятном воздействии на больных лучевой болезнью переливания крови как фактора, предупреждающего падение белка в сыворотке крови и развитие гипопроteinемии (Гемпельман и соавт., 1954; Куршаков, 1954; Побединский, 1954; Краевский, 1955, и др.).

Для большей эффективности, учитывая наш прошлый опыт, мы решили произвести переливание малых доз «сытой» крови, т. е. богатой белком и продуктами его распада, и проверить, как это отразится на белковом

составе сыворотки крови и пищеварительных соков у собак. С этой целью на фоне начинающегося выздоровления на 26-й и 32-й день болезни трем собакам было перелито по 150 мл «сытой» крови, взятой от собаки-донора в разгар пищеварения (через 40 мин. после еды 200 г копченой колбасы). Кроме того, двум из трех собак-реципиентов в течение 4 дней до переливания крови давали по 1 столовой ложке аптечного желудочного сока и 0.3 г панкреатина. Исследуя после гемотрансфузии сыворотку крови, слюну, желудочный и кишечный соки у этих собак, мы установили следующее. У собаки Цыган, получившей желудочный сок и панкреатин непосредственно перед трансфузией, количество белка сыворотки крови после переливания резко снизилось (табл. 2) и лишь на 6-й день после переливания превысило норму. Вначале в крови уменьшилось количество глобулинов с повышением А/Г-индекса, а затем уменьшилось количество альбуминов при некотором увеличении глобулинов и уменьшении А/Г-индекса. Возрастание содержания белка произошло за счет увеличения альбуминов с уменьшением глобулинов при повышении А/Г-индекса.

Таблица 2

Влияние переливания «сытой» крови на фоне лучевой болезни на содержание белка и его фракций (в %) в сыворотке крови у собак

День после переливания крови	Цыган				Дурман				Рыжий			
	белки	альбу-мины	глобу-лины	А/Г-ин-декс	белки	альбу-мины	глобу-лины	А/Г-ин-декс	белки	альбу-мины	глобу-лины	А/Г-ин-декс
Норма . . .	6.0	4.0	2.0	2.0	6.18	4.19	1.99	2.1	5.83	4.2	1.63	2.6
1-й	5.30	3.98	1.32	3.0	6.76	4.76	2.0	2.38	6.30	4.73	1.60	2.97
2-й	5.25	3.36	1.89	1.78	6.3	4.48	1.82	2.46	5.55	3.9	1.65	2.36
3-й	6.36	4.79	1.57	3.05	5.71	3.84	1.87	2.05	5.55	4.28	1.27	3.36

У собак, получавших желудочный сок и панкреатин в течение 4 дней до переливания крови, количество белка в сыворотке крови на следующий день после переливания возросло, а затем снизилось ниже уровня до гемотрансфузии. Понижение и повышение количества белка происходили как за счет альбуминов, так и за счет глобулинов. В слюне после переливания произошло уменьшение количества белка с 0.46 до 0.40 и 0.34%. Переливание сытой крови собаке с изолированным желудочком по Павлову (Цыган), получившей в день переливания крови желудочный сок и панкреатин, привело на 2-й день после гемотрансфузии к повышению количества белка в желудочном соке, полученном как натошак (с 0.59 до 0.75%), так и на алкоголь (с 0.45 до 1.16%). Повышение содержания белка произошло за счет уменьшения альбуминов и нарастания глобулинов, со снижением А/Г-индекса ниже единицы.

Дача собакам за несколько дней до опыта желудочного сока и панкреатина заметно увеличила содержание белка в желудочном (с 0.34 до 1.68% в соке натошак и с 1.10 до 1.89% в соке на алкоголь) и кишечном (с 1.05 до 1.39%) соке.

У собаки Рыжий с фистулой Басова, получившей предварительно желудочный сок и панкреатин, после переливания сытой крови количество белка в желудочном соке, взятом натошак и на алкоголь, снизилось уже на 2-й день. Если в соке, взятом натошак, до переливания крови содержалось белка 1.63%, а в соке, полученном на алкоголь, — 1.89%, то на

2-й день после переливания в соке натошак белка стало 0.63%, а в соке на алкоголь — 0.46%. В последующие два дня содержание белка в соке, полученном натошак и на алкоголь, стало постепенно нарастать и на 3-й день превысило уровень до переливания (2.15%).

А/Г-индекс для сока на алкоголь не изменился, а для сока, взятого натошак, на следующий день после переливания стал менее единицы. На 2—3-й день в соке натошак наряду с увеличением белка отмечалось возрастание А/Г-индекса за счет увеличения количества альбуминов.

В кишечном соке (собака Дурман) на следующий день после переливания сытой крови содержание белка резко повысилось (с 1.10 до 1.89%) при оставшемся неизменным А/Г-индексом. В последующие два дня количество белка в соке снизилось до 1.16%.

Таким образом, из вышеизложенного следует, что переливание богатой белком «сытой» крови обуславливает повышение белка в органах пищеварительного тракта. Однако экскреция белка в полость пищеварительного тракта и степень его дальнейшей переработки, всасывания и усвояемости находятся в прямой зависимости от функционального состояния самих пищеварительных органов, деятельность которых при лучевой болезни значительно нарушена. Предварительное введение в пищеварительный канал недостающих компонентов пищеварительных соков способствует быстрой и лучшей переработке белковых продуктов и их усвояемости.

Отсюда гемотрансфузия, в частности переливание «сытой» крови в сочетании с дачей пищеварительных препаратов и ферментов, может быть использована как мероприятие по борьбе с гипопроотеинемией и как средство, улучшающее функцию пищеварительных органов и общее состояние больных лучевой болезнью.

ЛИТЕРАТУРА

- Гемпельман Л., Г. Лиско, Д. Гофман. Острый лучевой синдром. Л.—М., 1954.
- Краевский Н. А., Сов. медицина, № 10, 3, 1955.
- Куршаков Н. А. Биологическое действие излучения и клиника лучевой болезни. М., 1954.
- Побединский М. Н. Лучевые осложнения при рентгенорадиотерапии. Л.—М., 1954.
- Разенков И. П., Тез. докл. Конфер., посвящ. 40-летию со дня смерти И. П. Павлова, М., 1946.
- Рубель В. М., Рефер. н.-исслед. работ (Мед.-биолог. науки), 45, 50, Изд. АМН СССР, 1947.
- Успенский Ю. Н. Дисс. 1946, Рефер. н.-исслед. работ (Мед.-биолог. науки), 49, Изд. АМН СССР, 1947; Мед. радиолог., № 1, 66, 1956.

VARIATIONS OF BLOOD SERUM PROTEINS AND OF DIGESTIVE JUICES IN DOGS DURING EXPERIMENTAL RADIATION DISEASE

By Y. N. Uspenski and A. V. Afanasieva

From the department of physiology, Medical Institute, Astrakhan

Поступило 18 IV 1956.

К ВОПРОСУ О ПЕРИЭЛЕКТРОТОНИЧЕСКИХ И ОКОЛОПАРАБИОТИЧЕСКИХ ПОТЕНЦИАЛАХ В НЕРВЕ

И. А. Владимирова

Институт физиологии животных Государственного университета, Киев

Многие исследователи изучали физический электротон на нерве (Еббеке, 1933, и др.) и установили зависимость как величины электротонических потенциалов, так и распределение их вдоль по нерву, но никто не отмечал наличия вдали от поляризующих электродов потенциала, противоположного тому, который развивается вблизи поляризующего электрода. А между тем в связи с установлением Н. Е. Введенским периелектротонических изменений возбудимости нерва можно ожидать, что должны быть и периелектротонические изменения потенциалов вдали от поляризующих электродов, так как в настоящее время считается общепризнанным, что возбудимость является функцией электрического потенциала протоплазматической мембраны нервных волокон. Правда, С. И. Фудель-Осипова (1949) обнаружила факты, которые указывают, что периелектротон является результатом плохой электрической изоляции препарата, позволяющей поляризующему току ветвиться по нерву и создавать в нем вторичные полюса, и что, следовательно, периелектротон есть артефакт, как это в 1900 г. показал и сам Н. Е. Введенский. Но тем не менее было интересно и важно посмотреть, изменяются ли потенциалы нерва вдали от поляризующих электродов и именно там, где следует ожидать периелектротонических изменений возбудимости.

МЕТОДИКА

Нервно-мышечный препарат лягушки тщательно изолировался в маленькой влажной камере. Электроды для измерения потенциалов нерва укреплялись на боковых стенках камеры. Один, неподвижный, прикладывался к нерву недалеко от мышцы, другой мог передвигаться по боковой стенке камеры параллельно нерву и на значительном протяжении скользить по нему.

Поляризующие электроды укреплялись в стеклянной крышке влажной камеры и прикасались к нерву в проксимальной его части. Расстояние между электродами было около сантиметра. Поляризующий ток ответвлялся от однострунного реохорда (потенциометра), в цепь которого включался один аккумулятор напряжением 1.25 в. Потенциалы нерва измерялись методом компенсации при помощи зеркального гальванометра с точностью до 0.1 мв. Электроды были неполяризующиеся, глиняные.

При исследовании околопарабиотических потенциалов проксимальный участок погружался на 1—1.5 см в ванночку с испытуемым раствором. Были приняты меры против растекания раствора по нерву и против всплывания нерва на поверхность раствора. К нерву прикладывались 3 неполяризующиеся электрода. Два из них для измерения околопарабиотических потенциалов располагались так же, как и для измерения электротонических потенциалов, третий соединялся с исследуемым раствором и служил для измерения потенциала парабиотического участка.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изменения электротонических потенциалов. Электротонические потенциалы нерва измерялись по отношению к потенциалу неподвижного электрода, расположенному на нерве недалеко от

мышцы и примерно на расстоянии 4—5 см от дистального поляризующего электрода. Подвижный же отводящий электрод перемещался по нерву на протяжении 3—4 см от дистального поляризующего. Ни в одном из 45 опытов не приходилось наблюдать, чтобы за границей электротона возникал потенциал противоположного знака.

На рис. 1 представлено распространение электротонических потенциалов в нерве при различных направлениях поляризующего тока. Видно, что электротонический потенциал в каждой точке тем больше и тем дальше распространяется от электрода, чем сильнее поляризующий ток. До замыкания поляризующего тока нерв на всем протяжении был изопотенциален. Так при поляризации током в 150 мв электротонические изменения потенциала распространились на 13.5 мм от поляризующего электрода; при 300 мв — на 17.5 мм; при 450 мв — на 22 мм. Но за границей электротонических потенциалов не наблюдалось потенциалов противоположного знака, как этого следовало бы ожидать на основании идеи о периелектротоне, хотя обследование потенциалов было произведено при каждой силе поляризующего тока на протяжении 35 мм от дистального поляризующего электрода. Обращает на себя внимание, что тотчас после выключения сильного поляризующего тока вблизи дистального поляризующего электрода наблюдался потенциал противоположного знака, т. е. положительный. Этот потенциал был мал, круто уменьшался при удалении от поляризующего электрода и на расстоянии 6 мм уже не наблюдался. Очевидно, это изменение электротонического потенциала после выключения поляризующего тока соответствует известным извращениям возбудимости после выключения поляризующего тока. После выключения тока около катода происходит понижение возбудимости, что и сопровождается появлением здесь на некоторое время положительного потенциала.

Мы исследовали электротонические потенциалы нерва на большом его протяжении при различных силах поляризующего тока — слабых и сильных — и ни в одном случае не могли обнаружить, чтобы на стороне катода поляризующего тока на нерве за пределами катэлектротона появлялся где-либо положительный потенциал.

На стороне анода поляризующего тока электротонические потенциалы на нерве распространяются таким же образом, как и на стороне катода, но только имеют противоположный знак (рис. 2). До поляризации все точки нерва были изопотенциальны. И здесь электротонический потенциал тем сильнее и тем дальше распространяется от поляризующего электрода, чем сильнее поляризующий ток. Никаких признаков периелектротонических потенциалов вдали от поляризующего электрода не оказалось.

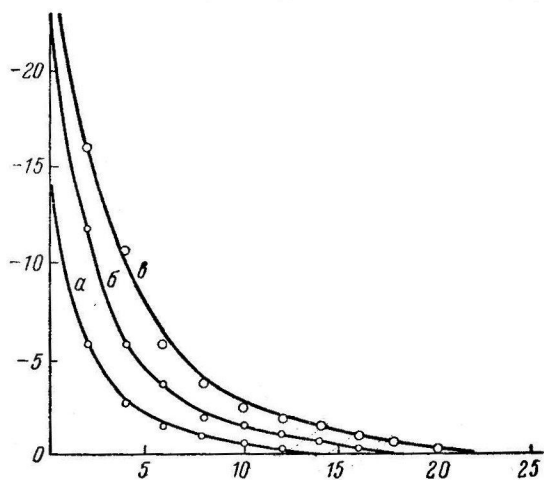


Рис. 1. Электротонический потенциал на разном расстоянии от поляризующего электрода при нисходящем поляризующем токе.

а — при напряжении 150 мв; б — 300 мв; в — 450 мв. По оси абсцисс — расстояние точки нерва от поляризующего электрода (в мм); по оси ординат — величина электрического потенциала (в мв).

Как уже сказано, С. И. Фудель-Осипова (а позднее А. Грададюк, 1956) показала, что периелектротоническое изменение возбудимости есть следствие артефакта. Естественно было посмотреть, как же обстоит дело с электротоническими потенциалами, когда умышленно создаются условия для ветвления поляризующего тока и когда, следовательно, возникает периелектротон. Для этого мы накладывали смоченную рингеровским раствором нитку на препарат так, что один ее конец лежал на нерве над проксимальным поляризующим электродом, а другой конец прикладывался к нерву между мышцей и дистальным поляризующим электродом. В этом случае поляризующий ток, если он входил в нерв через проксимальный электрод, около этого электрода разветвлялся на две ветви:

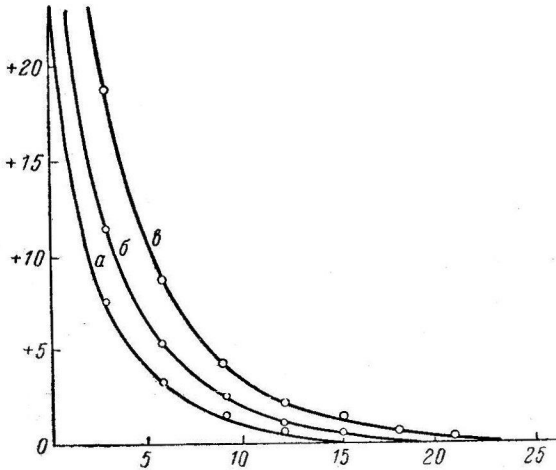


Рис. 2. Электротонический потенциал на разном расстоянии от поляризующего электрода, при восходящем поляризующем токе.

а — при напряжении 188 мВ; *б* — 376 мВ; *в* — 550 мВ. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

одна шла по нерву к дистальному электроду и там выходила из нерва, а другая шла по нитке, входила в нерв там, где к нему приложен второй конец нитки, и далее по нерву шла к дистальному электроду. При таких условиях и Фудель-Осипова и Грададюк в той части нерва, где к нему прикладывался второй конец нитки, наблюдали периелектротонические изменения возбудимости. При нисходящем направлении поляризующего тока около дистального конца нитки имело место понижение возбудимости, так как там в нерв входит ветвь поляризующего тока. При обратном направлении поляризующего тока около дистального конца нитки отмечалось повышение возбудимости. В наших опытах при этих условиях мы наблюдали на нерве около дистального конца нитки электротонические потенциалы, по знаку противоположные тем, которые были около дистального поляризующего электрода. При поляризующем токе наблюдались положительные электротонические потенциалы, которые распределялись в нерве около нитки так же, как они распределяются и около поляризующего электрода, но только здесь они оказывались гораздо слабее. При восходящем поляризующем токе около дистального конца нитки в нерве появляются отрицательные электротонические потенциалы (рис. 3).

Применялся нисходящий поляризующий ток напряжением 100 мВ. Увлажненная нитка прикладывалась одним концом к нерву над проксимальным поляризующим электродом, а другим концом к нерву на 25 мм ниже дистального поляризующего электрода. Кривая *б* иллюстрирует величины электротонических потенциалов в соответствующих точках нерва после замыкания поляризующего тока, когда нитка еще не была приложена. Кривая *в* выражает электротонические потенциалы при том же поляризующем токе после того, когда была приложена нитка к нерву указанным выше образом. Без поляризации все точки нерва имели нулевой потенциал по отношению к дистальному отводящему электроду. Здесь мы видим, что после наложения нитки на расстояние 19.0 мм от дистального поляризующего электрода появился потенциал, противоположный тому, какой мы имеем вблизи поляризующего электрода, т. е. положительный. По мере удаления от дистального электрода этот положительный потенциал

возрастает в той точке нерва, где приложена нитка, достигает максимальной величины, далее вновь уменьшается и на расстоянии 31.5 мм не обнаруживается.

Совершенно ясно, что около дистального конца нитки имеются анаэлектротонические изменения соответственно вхождению здесь в нерв ветви поляризующего тока. Именно поэтому здесь наблюдаются изменения возбудимости, а вместе с тем и изменения потенциалов. Но если только устранить условия для ветвления поляризующего тока, так тотчас исчезают и изменения возбудимости и изменения потенциалов. Все это еще раз говорит в пользу того, что Н. Е. Введенский был совершенно прав, рассматривая данное явление как артефакт.

Изменения околопарабиотических потенциалов. Околопарабиотические изменения возбудимости нерва были

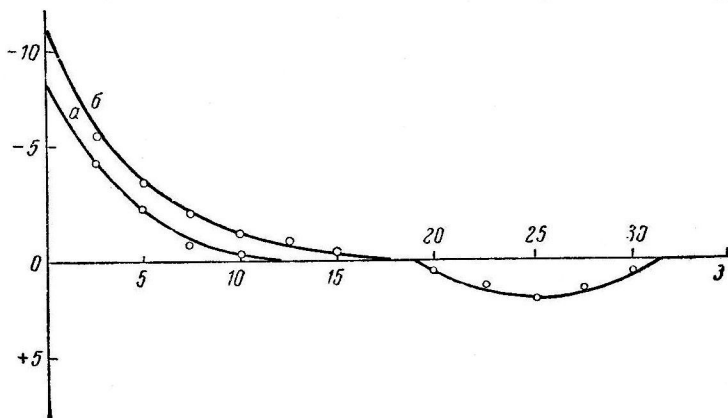


Рис. 3. Изменения электротонических потенциалов при умышленно создаваемых условиях для ветвления поляризующего тока. Объяснения в тексте; остальные обозначения те же, что на рис. 1.

описаны Н. Е. Введенским (1903). Они состоят в том, что возбудимость смежных с парабиотическим участком частей нерва повышается по мере углубления парабиоза и понижения возбудимости самого парабиотического участка. Такого рода изменения возбудимости наблюдали И. М. Сеченов, Б. Ф. Вериге и Н. А. Юденич в нерве около поперечного его разреза. Авторы, признающие феномен периелектротона (Ветюков, 1930; Резвяков, 1937; Макаров, 1944, и др.), сравнивают их с последним.

Околопарабиотические изменения возбудимости (повышение ее) можно объяснить тем, что, когда в парабиотическом участке развивается отрицательный потенциал, возникают токи между соседними с этим участком частями нерва и самим участком: от смежных частей нерва, которые имеют положительный потенциал, потекут токи к парабиотическому участку (который стал электроотрицательным) через оболочки нерва, межволокнистые пространства и покрывающую нерв влагу, и эти токи будут вызывать катэлектротоническое состояние в смежных частях и повышать их возбудимость (Квасов, 1945). Следовательно, околопарабиотические изменения возбудимости в таком случае представляют собой не периелектротон, а типичный электротон, именно — катэлектротон. И если это так, то нужно ожидать, что околопарабиотическое повышение возбудимости будет происходить не около всякого парабиотического участка, а только около такого, в котором развивается отрицательный потенциал.

Известно немало таких веществ, которые вызывают парабиотическое состояние (потеря возбудимости, непроводимость) нерва, но не изменяют

его потенциала. Сюда относятся прежде всего наркотики, при действии которых проводимость нерва исчезает раньше, чем в нем разовьется отрицательный потенциал (Volkel, 1921). Затем идут хлориды щелочно-земельных металлов (Ca, Ba, Mg), при парабиотическом действии которых на нерв не происходит явственных и определенных изменений электрического потенциала. Само собой разумеется, что если околопарабиотические изменения возбудимости являются по своему механизму электротоническими, как это указано выше, то в этих случаях не наблюдается околопарабиотического повышения возбудимости и околопарабиотических изменений потенциалов.

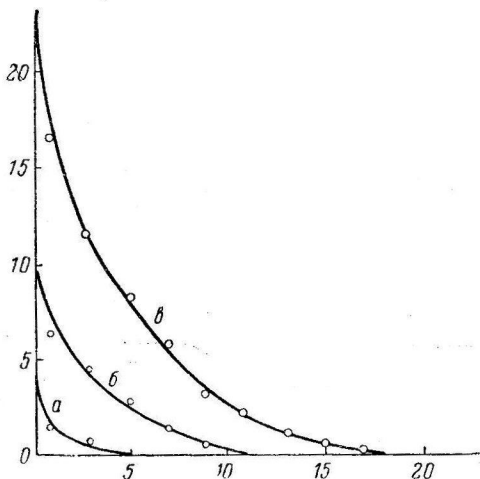


Рис. 4. Изменения потенциала в парабиотизируемом участке и смежных частях нерва. *a* — электротонические потенциалы через 5 мин. от момента погружения нерва в раствор KCl; *б* — то же, через 35 мин.; *в* — то же, через 2 часа 40 мин. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

После того как исчезает проводимость, хлористый калий продолжает увеличивать отрицательный потенциал как парабиотического участка, так и смежных с ним участков.

Рис. 4 демонстрирует изменения потенциала в парабиотизируемом участке и смежных частях нерва. Через 5 мин. от момента погружения нерва в раствор хлористого калия отрицательный потенциал достиг 4.0 мВ и в смежных участках распространился на 5 мм (кривая *a*). Через 15 мин. проводимость исчезла, через 35 мин. потенциал увеличился до 10 мВ (кривая *б*), хлористый калий продолжал действовать 2 часа 40 мин.; к этому времени потенциал парабиотического участка увеличился до 22 мВ, а в смежном участке нерва околопарабиотические отрицательные потенциалы распространились на 18 мм (кривая *в*). Никаких изменений потенциалов нерва далее 18 мм от парабиотического участка не обнаружено. Ясно, что те изменения потенциалов, которые происходят в участке нерва, подвергаемом действию хлористого калия, а также в смежных частях нерва, совсем не похожи на периелектротонические изменения и являются типичными катэлектротоническими.

При действии хлористого кальция в альтерируемом участке нерва либо вовсе не наблюдается изменения потенциала, либо развивается очень слабый положительный потенциал. Соответственно этому не происходит изменения потенциалов и в смежных частях нерва, несмотря

Мы ограничились лишь исследованием околопарабиотических потенциалов нерва. Нами было испытано в этом отношении действие хлористого калия (0.89%-й раствор) и хлористого кальция (1.3%-й раствор). Очень скоро в участке нерва, погруженном в раствор хлористого калия, развивается отрицательный потенциал, который затем постепенно возрастает. Вместе с тем появляются отрицательные потенциалы и в смежных частях нерва, которые оказываются наибольшими в ближайших частях его и довольно резко уменьшаются по мере удаления от парабиотического участка. Эти околопарабиотические потенциалы распространяются тем дальше по нерву, чем больший потенциал развивается в парабиотическом участке. Проводимость последнего исчезает при сравни-

на то, что нерв оставался в растворе несколько часов после того, как проводимость уже исчезла (см. протокол опыта 23 II 1956).

Изменения потенциалов (в мв), вызываемые хлористым кальцием. (Протокол опыта 23 II 1956)

Время	В месте альтиерации	Расстояние (в мм) от места альтиерации															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
12 ч. 10 м.	—	Участок нерва погружен в изотонический раствор CaCl ₂															
13 ч. 05 м.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13 ч. 35 м.	—	Проводимость исчезла															
14 ч. 45 м.	+ 0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 ч. 00 м.	+ 0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 ч. 00 м.	+ 1.4	+ 0.4	+ 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

В этом опыте хлористый кальций вызвал слабый положительный потенциал в альтиерируемом участке уже после того, как проводимость его исчезла. Через полтора часа после исчезновения проводимости потенциал достиг лишь 1.4 мв. Вместе с тем появился очень слабый положительный потенциал и в ближайшем (1 мм) смежном участке, что может быть вызвано продиффундировавшим туда хлористым кальцием или электротоническим действием потенциала альтиерируемого участка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Были исследованы электротонические изменения потенциала и околопарабиотические изменения потенциала при действии на нерв хлористого калия и хлористого кальция. Оказалось, что за границей электротона не наблюдался потенциал противоположного знака, что соответствовало бы периелектротону; «периелектротонические» изменения потенциала отмечались только в том случае, когда умышленно создавались условия для ветвления поляризующего тока.

При действии на нерв хлористого калия в альтиерируемом участке развивался отрицательный потенциал. В смежных частях нерва появлялись отрицательные потенциалы, которые оказывались наибольшими в ближайших частях нерва и довольно резко уменьшались по мере удаления от альтиерируемого участка. При действии на нерв хлористого кальция в альтиерируемом участке либо вовсе не наблюдалось изменений потенциала, либо развивался очень слабый положительный. В смежных участках нерва потенциал не изменялся.

Околопарабиотические изменения потенциала обуславливаются электротоническим действием потенциала альтиерируемого участка.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. (1903), Собр. соч., 3, 225, Л., 1952; 4, 74, 1953.
 Ветюков И. А., Тр. Петергофск. ест.-науч. инст., № 7, 117, 1930.
 Квасов Д. Г., Бюлл. экспер. биол. и мед., № 4, 8, 1945.
 Макаров П. О., Уч. зап. Ленингр. гос. унив., № 77, 22, 1944.
 Резвяков Н. П., Физиол. журн. СССР, 22, 3, 766, 1937.
 Трададюк А., Физиол. журн., 11, № 1, 1956.
 Фудель-Осинова С. И., Тр. Н.-исслед. института физиол. при КГУ, № 5, 63, 1949.

Юденич Н. А., Журн. exper. биол. и мед., 191, 200, 1921; № 8, 49, 1926; № 24, 542, 1928.

Ebbeske, Ergebn. Physiol., 35, 756, 1933.

Volkel H., Pflüg. Arch., 191, 200, 1921.

CONTRIBUTION TO THE PROBLEM OF PERI-ELECTROTONIC AND PERI-PARABIOTIC NERVE POTENTIALS

By *I. A. Vladimirova*

From the Institute of Animal Physiology, University of Kiev

Variations of electrotonic potential and of periparabiotic potential were studied upon nerve exposed to the effects of potassium chloride and of calcium chloride.

Beyond limits of electrotonus, there were no opposite charge potentials, attributable to perielectrotonus (figs. 1 and 2). Peri-electrotonic potential variations were only observed when conditions had deliberately been created for branching of the polarizing current (fig. 3). When the nerve had been exposed to KCl, a negative potential appeared at the site of alteration. Over adjacent parts of the nerve negative potentials were also found to appear. They were highest in the proximity, declining rather fast with distance from the portion subjected to alteration (fig. 4).

In a portion of the nerve, where alteration was induced by CaCl₂, potential variations were either absent, or very low positive. No variation of potential took place in adjacent parts.

Peri-parabiotic potential variations were found to be due to the electrotonic effect of the potential at the site of nerve alteration.

Поступило 26 II 1957.

К ВОПРОСУ О ПАРАБИОТИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ РЕАКЦИИ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ДЕНЕРВАЦИЮ

А. В. Жирмунский

Институт цитологии АН СССР, Ленинград

Проблема денервации скелетных мышц млекопитающих, которой посвящена настоящая работа, имеет существенное значение для решения ряда теоретических вопросов, связанных с характеристикой нервной деятельности, а также с изучением изменений, возникающих после перерезки нерва в денервированных мышцах и других частях организма. Проблема денервации имеет и большое практическое значение, так как в клинике весьма часто встречаются случаи повреждения периферических нервов. Денервация мышц была предметом многочисленных исследований клиницистов, морфологов и физиологов. Несмотря на это, физиологические механизмы и сущность изменений, происходящих в денервированных мышцах, до сих пор изучены далеко не достаточно.

Еще в прошлом веке клиницисты обозначили симптомокомплекс сдвигов, имеющих место в денервированной мышце, как «реакцию перерождения» (Erb, 1882). При этом предполагалось, что сдвигам возбудимости и сократимости мышц после денервации соответствуют определенные гистологические изменения в этих мышцах. Но оказалось, что это не так и что признаки «реакции перерождения» лишь феноменологически регистрируют некоторые функциональные изменения, происходящие в денервированных мышцах.

В школе Введенского—Ухтомского было выдвинуто предположение о парабактериальном характере реакции мышц на денервацию (Виноградов, 1927; Голиков, 1950; Васильев, 1953). Для подтверждения этого предположения В. М. Василевским (1944, 1947, 1950), Ю. М. Уфляндом с сотр. (1944) и некоторыми другими исследователями были представлены экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что по ряду показателей изменения в мышцах на средних и поздних сроках денервации отвечают сдвигам этих показателей в конечной фазе парабактериального процесса.

Однако по современным представлениям парабактериальный процесс является фазным процессом (Голиков, 1950; Васильев, 1953, и др.). Поэтому для доказательства парабактериальной природы реакции мышц на денервацию существенное значение имеет установление фазности изменений и в этой реакции, на что до сих пор не обращалось внимания.

В связи с изложенным представляло интерес исследовать изменение сорбционных способностей денервированных мышц в различные сроки после перерезки нерва, что и является основной частью настоящего сообщения. Вместе с тем были поставлены опыты по изучению сдвигов некоторых функциональных показателей в сроки, когда реакция мышц на денервацию уже достаточно развилась, но фиброзно-жировое перерождение еще не наступило. Часть этих опытов также излагается в настоящей работе.

Субстанциональные изменения в денервированных мышцах. Исследование сорбционных свойств денервированных мышц проводилось с помощью методики прижизненной окраски, позволяющей давать количественную оценку субстанциональным изменениям, которые, по данным Д. Н. Насонова и его сотрудников (Насонов

и Александров, 1940; Ушаков, 1954; Насонов, 1958), являются отражением функциональных сдвигов в ткани.

Опыты ставились на белых крысах, у которых предварительно под эфирным наркозом вырезался участок седалищного нерва в области головки бедра. Через различные сроки после денервации крысы декапсировались и для исследования брались мышцы трехглавого сгибателя голени — камбаловидная и подошвенная. В качестве контроля использовались соответствующие мышцы от неоперированных животных, так как неденервированные контрлатеральные мышцы оперированного животного также подвергаются изменениям, что было установлено по ряду функциональных показателей (Жирмунский, 1954).

Перерезка седалищного нерва дает полную денервацию камбаловидной и подошвенной мышц, что было выяснено морфологическими наблюдениями, сделанными на крысах со сроком денервации в 350 дней. Эти наблюдения показали, что в обеих мышцах в конечном счете наступает полное фиброзно-жировое перерождение.

Камбаловидные и подошвенные мышцы окрашивались в течение 30 мин. 0.02%-м нейтральным красным, разведенным на рингеровском растворе. После окраски из мышц с помощью подкисленного спирта извлекался краситель, и вытяжки колориметрировались. Данные колориметрирования относились к единице веса. Полученные относительные числа содержания красителя служили показателем сорбционного уровня мышцы; они подвергались статической обработке и выражались в процентах.

Результаты опытов с камбаловидными мышцами представлены в табл. 1 и на рис. 1.

Таблица 1

Окраска камбаловидных мышц крысы нейтральным красным

Срок денервации	Количество опытов	Сорбционный уровень мышц	
		в отно- сит. ед.	в %
6 час.	6	1342	84
12 »	6	1331	83
24 часа	10	1242	78
2 суток	7	625	39
4 »	6	1323	83
8 »	6	1062	67
12 »	7	2079	131
16 »	8	1436	90
22 »	12	2215	139
30 »	7	3216	202
45 »	9	4669	300
Контрольные мышцы . .	26	1592	100

Таблица 2

Окраска камбаловидных мышц крысы феноловым красным

Срок денервации (в сутках)	Продолжитель- ность окраски (в мин.)	Количество опытов	Сорбцион- ный уро- вень мышц	
			в отно- сит. ед.	в %
Контроль- ные мыш- цы . . .				
	30	20	240	100
	21	10	441	184
	21	5	374	133 *
22 »	31	4	451	188
30 »	63	4	486	202

На рис. 1 прямая линия, параллельная оси абсцисс, характеризует исходный сорбционный уровень, т. е. сродство к красителю контрольных мышц от неоперированных животных. Полученные данные свидетельствуют, что связывание мышцами нейтрального красного после денервации изменяется в общем двухфазно: в первые дни наблюдается значительное понижение сорбционной способности, причем к исходу 2-го дня связывание нейтрального красного денервированными мышцами на 61% меньше, чем контрольными; затем сродство мышц к красителю прогрес-

* В этой серии опытов за 100% принят сорбционный уровень контрлатеральных мышц.

сивно возрастает и к 30 дням превышает исходный уровень на 102%. Аналогичные данные были получены также на подошвенных мышцах.

Микроскопическое исследование денервированных и контрольных мышц сразу после их окрашивания показало, что окраска имеет диффузный характер. Это дает основание считать, что повышение сродства к нейтральному красному связано с изменениями сорбционных свойств мышечной ткани, а не является результатом усиления гранулообразования. Дополнительные опыты с кислотным красителем (феноловый красный), поставленные на мышцах со сроками денервации 21—63 дня (табл. 2), подтвердили данные, полученные с нейтральным красным, и тем самым показали, что увеличение сорбции красителей не связано с возможными сдвигами рН среды.

Паранекротические изменения в денервированных мышцах свидетельствуют о развитии в этих мышцах местного, стойкого возбуждения. Особый интерес, на мой взгляд, представляет двухфазность сорбционных изменений, которая при сопоставлении с двухфазностью паранекротических изменений (Романов, 1948, 1953; Ушаков, 1951, 1954; Зараковский и Левин, 1953; Головина, 1955) дает новое доказательство развития в мышцах после их денервации парабактерического процесса.

Функциональные изменения в денервированных мышцах.

Наряду с изучением динамики субстанциональных изменений исследовались сдвиги некоторых функциональных показателей к 20—25-му дню после перерезки нерва, когда реакция мышц на денервацию уже достаточно развилась.

В литературе имеется большое число работ, в которых различными методами изучалась возбудимость денервированных мышц. Однако в старых работах определялись гальваническая и фарадическая возбудимость, т. е. возбудимость к постоянному и индукционному току, без их точной временной характеристики. В работах последних лет авторы обычно описывают изменения реобазы и хронаксии, а иногда даже только хронаксии. Вместе с тем, как это показали Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь (1953), реобаза и хронаксия, а тем более одна хронаксия, не могут служить достаточной характеристикой возбудимости. Более полную характеристику возбудимости дает кривая напряжения—времени или три постоянные, определяющие ее ход: a — возбудимость к коротким ударам тока при конкретной заранее выбранной длительности раздражения, b — долгосрочная возбудимость, или реобаза, и n — постоянная, определяющая наклон левой части кривой напряжения—времени при логарифмическом ее изображении.

Исходя из изложенного в моих опытах определялась вся кривая напряжения—времени, а также высчитывались постоянные a , b , n и хронаксия (Chr). Для измерения возбудимости была использована конден-

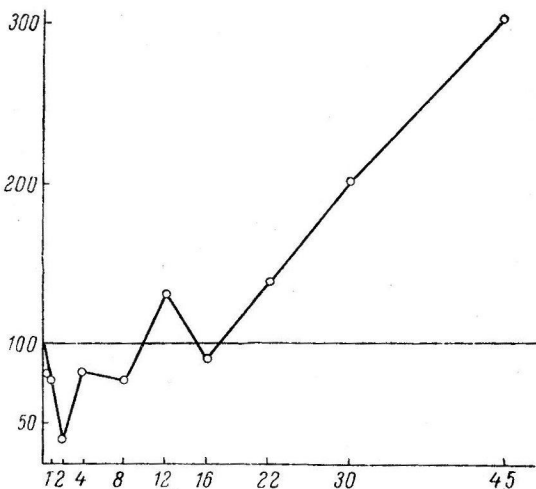


Рис. 1. Изменение сродства к нейтральному красному денервированных камбаловидных мышц крысы.

По оси абсцисс — срок денервации (в сутках); по оси ординат — сорбционный уровень (в %).
Остальные объяснения в тексте.

Таблица 3

Изменение постоянных кривой напряжения—времени и хронаксии изолированных мышц крысы через 22 дня после денервации

Мышцы	n	a	b	T	Chr
		ВОЛЬТЫ		МСЕК.	
Контрольные	0.90	60	0.58	0.00057	0.25
Денервированные	0.86	174	0.64	0.00195	0.62

саторная установка, описание которой приводится в работе Д. Н. Насонова и Д. Л. Розенталь. Опыты ставились на изолированных камбаловидных мышцах крыс, которые раздражались серебряными электродами биполярно.

Результаты опытов показали, что кривые напряжения—времени денервированных мышц сдвигаются по сравнению с кривыми контрольных

мышц вправо и вверх (табл. 3, рис. 2). Наклон кривых (n) остается без изменения. Порог краткосрочной возбудимости (a) повышается значительно резче, чем порог долгосрочной (b). К 22-му дню после перерезки нерва a почти в 3 раза больше исходной величины, а b понижается незначительно. Следствием этого является значительное увеличение хронаксии (более чем в 2 раза), что совпадает с многочисленными литературными данными (Adrian, 1917; Bourguignon, 1923; Марков, 1935; Уфлянд, 1945; Ильина, 1946; Василевский, 1950; Галицкая, 1953, и др.).

Таким образом, наиболее сильно изменяется краткосрочная возбудимость. Так как каждая точка кривой характеризуется как определен-

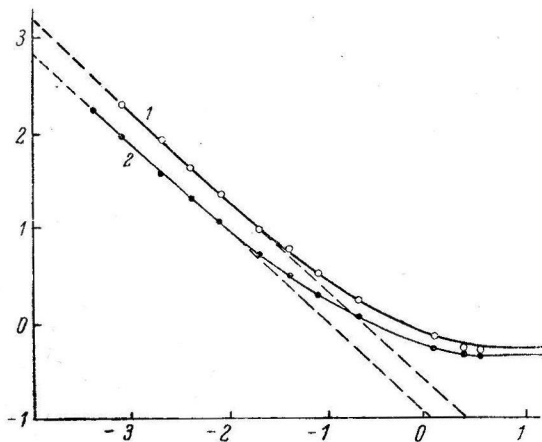


Рис. 2. Кривые напряжения—времени камбаловидных мышц крысы.

1 — крыса денервирована за 24 дня до измерения ($n = 0.93$, $b = 0.5$ в, $a = 160$ в, $T = 0.0017$ мсек., $Chr = 0.48$ мсек.); 2 — контрольная крыса ($n = 0.92$, $b = 0.45$ в, $a = 76$ в, $T = 0.0009$ мсек., $Chr = 0.19$ мсек.).

ным напряжением тока, так и соответствующим временем его действия, то постоянную a можно выразить тем временем, в течение которого выбранное напряжение (100 в) вызывает в ткани ответную реакцию. В таком виде мы получим вполне определенную характеристику времени реагирования, которую Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь назвали «временем реакции» (T). В денервированных мышцах время реакции, представляющее собой величину, обратную краткосрочной возбудимости, резко увеличивается, что указывает на понижение лабильности мышц после денервации.¹

¹ Под лабильностью Н. Е. Введенский (1892) понимал «большую или меньшую скорость элементарных реакций, сопровождающих функциональную активность». Таким образом, любой временный показатель, характеризующий скорость реагирования ткани, позволяет судить о ее лабильности.

О понижении лабильности денервированных мышц говорят также опыты, в которых в условиях миографической регистрации изучались одиночное и ритмическое сокращения изолированных подошвенных мышц крысы. К 20—25-му дню денервации длительность одиночного сокращения увеличивалась в 3—4 раза, в основном за счет удлинения нисходящей части кривой сокращения (рис. 3). К тому же времени при ритмическом раздражении мышц индукционным током разной частоты пороги оптимума и пессимума частоты (Аршавский, 1938) заметно понижались (рис. 4). При этом в нескольких опытах с денервированными мышцами была отмечена трансформация ритма раздражения, которая никогда не наблюдалась в неденервированных мышцах.

Полученные результаты, так же как и многочисленные литературные данные (Василевский, 1944, 1947, 1950; Grodins, Osborne, Johnson, Arana a. Ivu, 1944; Анохин, Славуцкий и Майорчик, 1945; Даниэльсон, 1952, и др.) об изменениях различных временных показателей на более поздних стадиях реакции денервации (а именно: увеличение скрытого периода и длительности одиночного сокращения, удлинение рефракторной фазы, понижение порогов оптимума и пессимума частоты и оптимального ритма

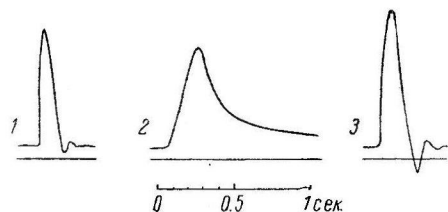


Рис. 3. Одиночное сокращение подошвенных мышц крысы.

1 — контрольная мышца от неоперированного животного; 2 — денервированная мышца; 3 — контрлатеральная мышца. Условия регистрации во всех случаях одинаковые; р. к. 6 см.

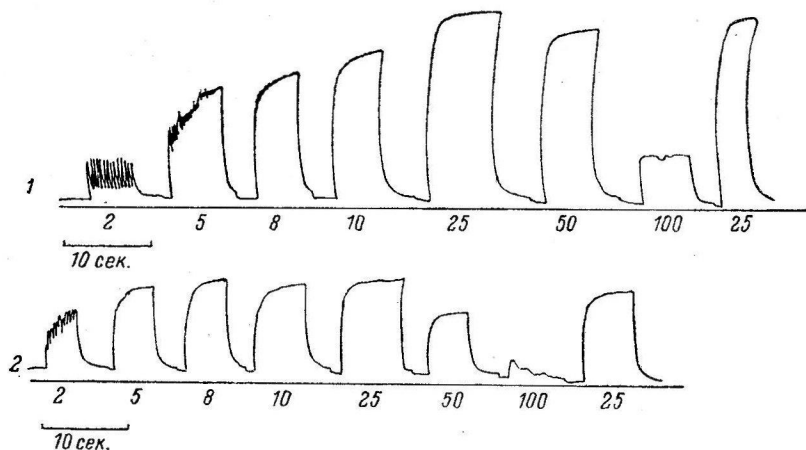


Рис. 4. Формирование тетануса в подошвенных мышцах крысы при изменении частоты раздражения.

1 — контрольная мышца от неоперированного животного (порог оптимума частоты раздражения 10—25 гц, порог пессимума 25—50 гц); 2 — денервированная мышца (порог оптимума 8—10 гц, порог пессимума 8—10 гц). Цифры — частоты (в гц). Р. к. 10 сек.

раздражения и др.) говорят о понижении лабильности денервированных мышц.

Что касается долгосрочной возбудимости денервированных мышц, то многие клиницисты описывают трехфазное ее изменение, установленное в условиях длительного исследования на одном и том же пациенте.

Наряду с изучением кривой напряжения—времени и сократимости были исследованы и изменения потенциалов поврежде-

и я в денервированных мышцах. Вопрос этот, насколько мне известно, ранее не изучался.

Для опытов была использована обычная компенсационная установка с каломелевыми электродами. Один электрод прикладывался к брюшку мышцы, другой — к поперечному срезу.

Опытами установлено, что потенциалы повреждения денервированных мышц значительно ниже, чем неденервированных. Уже на 2-й день после перерезки нерва потенциалы повреждения денервированных портняжных мышц понижаются на 19%, а к 24-му дню — на 41%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные экспериментальные данные о функциональных и субстанциональных изменениях, имеющих место в денервированных мышцах, говорят о развитии в этих мышцах парабиотического процесса. Особенно отчетливо это видно на более поздних этапах денервации, когда для всех показателей отмечаются изменения, аналогичные изменениям в конечной фазе парабиоза.

Так, в денервированных мышцах происходит снижение лабильности, на что указывают сдвиги различных временных показателей. Признаками развития парабиоза являются также понижение краткосрочной и долгосрочной возбудимости, извращение реакции денервированных мышц на действие полюсов постоянного тока (Бреннер, 1862; Тихомирова, 1949) и др. Одновременно происходящие уменьшение потенциалов повреждения и понижение сродства мышц к прижизненным красителям свидетельствуют о единстве субстанциональных и функциональных сдвигов, являющихся различными проявлениями парабиотического процесса — общей реакции живых образований на внешние воздействия. Потеря функции приводит вместе с тем и к морфологическим изменениям: фиброзно-жировому перерождению денервированных мышц.

Как отмечено выше, для доказательства парабиотического характера реакции мышцы на денервацию существенное значение имеет установление изменений, соответствующих различным фазам парабиотического процесса. Однако изучение начальных этапов парабиотического процесса в денервированных мышцах сильно затруднено тем обстоятельством, что процесс дегенерации протекает с различной скоростью в разных мышечных волокнах и поэтому в одно и то же время одни части мышцы могут находиться в состоянии контрактуры, тогда как в других наблюдается фибрилляция (Tower, 1939).

Несмотря на это, среди функциональных изменений, описанных в литературе для денервированных мышц, имеются такие, которые также выражают фазный характер реакции мышц на денервацию, соответствующий фазности парабиотического процесса. Сюда относятся:

1. Повышение чувствительности денервированных мышц к действию некоторых раздражителей (Langley, 1916, 1917; Гинецинский, 1947; Кеннон и Розенблют, 1951), аналогично происходящему при развитии парабиоза (Васильев, 1937, 1957; Васильев и Лапицкий, 1944; Александров и Леушина, 1954).

2. Явление фибрилляции (Schiff, 1851a, б; Рогович, 1885; Langley, 1917; Hines a. Knowlton, 1933, и др.), которое, по всей видимости, должно быть расценено как выражение фазы ритмической активности парабиотического процесса.

3. Трехфазное изменение гальванической возбудимости, т. е. реобазы, обнаруженное клиницистами еще в прошлом веке (Erb, 1868; Ziemssen u. Weiss, 1868).

4. Двухфазное изменение константы аккомодации (Василевский, 1944; Васильев и Латманнизова, 1947).

Учитывая все эти данные, можно сделать вывод, что, несмотря на недостаточную изученность начальных этапов денервации и на осложнения, связанные с особенностями развития парабиоза в денервированных мышцах, есть все основания говорить о фазном характере изменений в мышцах после денервации, соответствующем фазности парабиотического процесса.

О причинах изменений, возникающих в мышцах после денервации, был высказан ряд предположений. Многие авторы полагают, что основной причиной реакции мышц на денервацию являются ее функциональная бездеятельность и прекращение поступления импульсов возбуждения из центров. Другая точка зрения отводит главную роль прекращению трофических влияний центральной нервной системы. Наконец третья группа исследователей считает, что атрофия денервированных мышц возникает вследствие истощения мышц при их длительной активности (фибрилляции).

Нет сомнения, что три перечисленных фактора оказывают определенное влияние на развитие парабиотического процесса в денервированной мышце. Однако ведущей причиной, по моему мнению, является отсутствие притока раздражающих импульсов и функциональная бездеятельность денервированной мышцы.

Еще И. М. Сеченов (1861) рассматривал действие раздражителей как условие существования живых образований. Опыты ряда авторов (Недригайлова, 1948; Гандельсман, 1952; Верещагин, Жуков и Лебедева, 1954) показывают, что длительная иммобилизация конечности приводит к возникновению атрофических изменений в мышцах и развитию в них контрактур. Ведущая роль прекращения раздражающей импульсации подтверждается также работами, в которых было установлено, что наиболее существенные функциональные и биохимические сдвиги, близкие сдвигам при перерезке нерва, происходят за счет выключения двигательной иннервации (Кунстман и Шендеров, 1932; Галицкая, 1953; Купенко и Нечаева, 1953). Наконец было показано, что при систематическом раздражении денервированных мышц можно получить замедление процесса дегенерации (Fischer, 1939; Kosman, Osborne a. Iyu, 1946; Зубенко и Рева, 1947; Wakim Khalil, Krusen a. Frank, 1955, и др.). Все эти данные позволяют считать недораздражение главной причиной, обуславливающей развитие в денервированных мышцах парабитического процесса. Выключение трофических влияний нервной системы, воздействие фибрилляции, нарушение нормального кровообращения, механические повреждения и другие факторы, по-видимому, могут лишь оказывать то или иное влияние на развитие парабитического процесса, возникшего в результате недораздражения.

В свете изложенного изучение реакции мышц на денервацию приобретает еще новый интерес, так как денервированная мышца может служить примером развития парабитоза от недораздражения и функциональной бездеятельности, а этот вопрос, как известно, еще очень мало разработан.¹

ВЫВОДЫ

1. Субстанциональные и функциональные изменения в мышцах после денервации говорят о том, что в основе реакции мышц на денервацию лежит развитие парабитического процесса.

2. Реакция мышц на денервацию имеет фазный характер, соответствующий фазности парабитического процесса. Сорбционные свойства мышц после денервации изменяются двухфазно (сначала понижение, а затем повышение способности связывать прижизненные красители). Функциональные сдвиги также имеют фазный характер (трехфазное изменение долгосрочной возбудимости, явление фибрилляции, которое может рассматриваться как выражение фазы ритмической активности парабитоза, и др.).

3. Основной причиной, вызывающей парабитический процесс в денервированных мышцах, является недораздражение как результат отсутствия импульсов, поступающих в норму из центральной нервной системы, и функциональной бездеятельности денервированных мышц.

4. Проблема денервации имеет существенное значение как для медицинской практики, так и для решения некоторых теоретических вопросов. В частности, изучение реакции мышц на денервацию показывает, что парабитический процесс может возникать не только при перераздражении субстрата, но и от его недораздражения. Поэтому характеристика состояния парабитоза как результата перераздражения субстрата является неполной.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров С. Н. и Л. И. Леушина, ДАН СССР, 98, № 4, 677, 1954.
 Анохин П. К., Я. Л. Славудский и В. Е. Майорчик, Вопр. нейрохирург., № 1, 54, 1945.
 Аршавский И. А., Физиолог. журн. СССР, 25, № 3, 199, 1938.
 (Бреннер) Brenner, St.-Petersb. med. Ztschr., 3, 257, 1862.

¹ Некоторые физиологи полагают, что в данном случае правильнее говорить не о «недораздражении», а о «раздражении особого рода». Разумеется, всякое отклонение от нормальных условий существования является раздражителем, но для того чтобы оттенить качество раздражителя, мне представляется полезным употребление термина «недораздражение» в противоположность «перераздражению», под которым понимается обычно действие раздражителя большой силы.

- Василевский В. М., Бюлл. exper. биол. и мед., 18, № 4—5, 22, 1944; Тр. Челябинск. мед. инст., сб. 1, 127, 1947; сб. 2, 5, 1950.
- Васильев Л. Л., Тр. Ленингр. инст. по изуч. мозга им. Бехтерева, № 7, 87, 1937; Значение физиологического учения Н. Е. Введенского для невропатологии. Л., 1953; Тез. докл. Научн. конфер., посвящ. пробл. парабิโอза Н. Е. Введенского, 19, Л., 1957.
- Васильев Л. Л. и Д. А. Лапчикий, Уч. зап. ЛГУ, № 77, 114, 1944.
- Васильев Л. Л. и Л. В. Латманисова, Научн. бюлл. ЛГУ, № 18, 18, 1947.
- Введенский Н. Е. (1894), Полн. собр. соч., 3, 84, Л., 1952.
- Верещагин С. М., Е. К. Жуков и Е. М. Лебедева, Тез. докл. Научн. сессии ЛГУ 1953—1954 г., секция биол. наук, 88, Л., 1954.
- Виноградов М. И., сб. «Учение о парабิโอзе», 137, М., 1927.
- Галицкая Н. А., Физиолог. журн. СССР, 39, № 6, 710, 1953.
- Гандельсман А. Б. Двигательная функция и иммобилизация. Автореф. дисс. Л., 1952.
- Гинецинский А. Г., Физиолог. журн. СССР, 33, № 4, 413, 1947.
- Голиков Н. В. Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Л., 1950.
- Головина Н. В., ДАН СССР, 105, № 6, 1378, 1955.
- Даниэльсон А. К., Вопр. exper. биол. и мед., в. 2, 33, 1952.
- Жирмунский А. В. Субстанциональные и функциональные изменения при денервации скелетной мускулатуры млекопитающих. Автореф. дисс. Л., 1954.
- Зарковский Г. М. и С. В. Левин, Физиолог. журн. СССР, 39, № 1, 81, 1953.
- Зубенко П. М. и А. Д. Рева, Бюлл. exper. биол. и мед., 23, № 6, 416, 1947.
- Ильина Л. И., Бюлл. exper. биол. и мед., 21, № 3, 25, 1946.
- Кеннон В. и А. Розенблют. Повышение чувствительности денервированных структур. М., 1951.
- Кунстман К. И. и Л. А. Шендеров, Физиолог. журн. СССР, 15, № 1, 56, 1932.
- Кущенко Н. А. и Г. А. Нечаева, Физиолог. журн. СССР, 39, № 6, 719, 1953.
- Марков Д. А. Клиническая хронаксиметрия. Минск, 1935.
- Насонов Д. Н. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М.—Л., 1958.
- Насонов Д. Н. и В. Я. Александров. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.—Л., 1940.
- Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь, Физиолог. журн. СССР, 39, № 4, 405, 1953.
- Недригайлова О. В., Уч. зап. Укр. инст. ортопед. и травматол. им. проф. Ситенко, Харьков, 53, 1948.
- (Рогович Н.) Rogowicz N., Pflüg. Arch., 36, 1, 1885.
- Романов С. Н., ДАН СССР, 61, № 5, 909, 1948; 89, № 4, 753, 1953.
- Сеченов И. М. (1861), в кн.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, в. 2, 142, Медгиз, 1952.
- Тихомирова Н. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 28, № 12, 394, 1949.
- Уфлянд Ю. М. Современные методы электродиагностики при огнестрельных ранениях нервной системы. М., 1945.
- Уфлянд Ю. М., Б. С. Айзенберг, Л. А. Подсосов и Р. А. Форштадт, Бюлл. exper. биол. и мед., 17, № 1—2, 48, 1944.
- Ушakov Б. П., Научн. бюлл. ЛГУ, № 29, 34, 1951; Усп. совр. биол., 38, № 3 (6), 294, 1954.
- Adrian E. D., Arch. Radiol. Electrother., 21, 379, 1917.
- Bouguignon G. La chronaxie chez l'homme. Paris, 1923.
- Erb W., Deutsch. Arch. klin. Med., 4, 535, 1868; Handbuch der Elektrotherapie. Leipzig, 1882.
- Fischer E., Amer. Journ. Physiol., 127, 605, 1939.
- Grodins F. S., S. L. Osborne, F. R. Johnson, S. Arana. A. C. Ivy, Amer. Journ. Physiol., 142, 222, 1944.
- Hines H. M. a. G. C. Knowlton, Amer. Journ. Physiol., 104, 379, 1933.
- Kosman A. J., S. L. Osborne a. A. C. Ivy, Amer. Journ. Physiol., 145, 447, 1946.
- Langley I. N., Journ. Physiol., 50, 335, 1916; 51, 377, 1917.
- Schiff M., Arch. Physiol. Heilk., 10, 579, 1851a; 10, 665, 1851b.
- Tower S. S., Physiol. Rev., 19, 1, 1939.
- Wakim Khalil G., Krusen a. H. Frank, Arch. Physiol., Med. a. Rehabilit., 36, № 6, 330, 1955.
- Ziemssen H. u. Weiss, Deutsch. Arch. klin. Med., 4, 579, 1868.

ON THE PARABACTERIAL NATURE OF THE REACTIONS INDUCED
IN MAMMALIAN SKELETAL MUSCLE BY DENERVATIONBy *A. V. Zhirmunski*

From the USSR Academy of Sciences Institute of Cytology, Leningrad

Alterations affecting both substance and function of muscle as a result of denervation being equivalent, the development of parabiosis is considered to be the process underlying reactions of denervated muscle.

Denervation of muscle gives rise to a reaction pattern conforming to the parabolic process. Sorptive properties undergo bi-phasic alteration in a denervated muscle (initial decrease, followed by increased affinity for vital stains). Functional changes also go through a sequence of phases (tri-phase variation of protracted excitability, the phenomenon of fibrillation, which may be regarded as a display of the phase of rhythmical parabolic activity, etc.).

It is suggested, that the primary cause, upon which the onset of the parabolic process in denervated muscle depends, is deficient stimulation. Deficiency of stimulation is attributed to failure of impulsation from the central nervous system, which reaches the muscle under normal conditions, and to functional inactivity of denervated muscle.

Denervations is a problem of considerable importance for the practice of medicine, as well as for theoretical investigation. Thus, the study of denervated muscle has shown, that not only excess of substrate stimulation, but deficient stimulation as well, may give rise to a parabolic process. Consideration of supramaximal substrate stimulation does not provide a comprehensive characteristic for the causation of the state of parabiosis.

Поступило 5 VII 1957.

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ГЕМОДИНАМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У СОБАК В ХРОНИЧЕСКОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ

Д. А. Ильинский и В. И. Кузнецов

Ленинград

Определение артериального кровяного давления, систолического и минутного объема. Недавно изданная монография Н. Н. Савицкого (1956) содержит обзор методов исследования и функциональной оценки системы кровообращения. В ней дано как теоретическое обоснование предложенной автором модификации осциллометрического метода исследования гемодинамики у человека, так и описание практического применения ее при помощи оригинального прибора, названного им механокардиографом. Этот метод уже получил большое распространение в клинических условиях. Однако этим не исчерпываются открываемые им возможности.

Пользуясь механокардиографом Савицкого в хроническом эксперименте на животных, можно определять артериальное давление, скорость распространения пульсовой волны, а также систолический и минутный объем крови. Описанию некоторых особенностей, связанных с применением указанного метода в опытах на собаках, посвящено данное сообщение. Разработка этого варианта методики проводилась нами при консультации Н. Н. Савицкого.

Для исследования отбирались собаки, у которых дыхательная аритмия сердечных сокращений была не слишком резко выражена, а частота пульса была не менее 70 ударов в минуту.

В течение 2—3 недель до начала опытов собаки приучаются спокойно лежать на столе на левом боку. Для записи артериального кровяного давления на тщательно

выбрите правое бедро надевается специально сделанная по форме бедра собаки манжета (рис. 1, А) шириной 12 см. Манжета закрепляется так, чтобы она не сдавливала артерию и чтобы пульс на артерии тыла стопы хорошо прощупывался. Правая задняя конечность собаки помещается на ватной подушке так, чтобы бедренная артерия находилась примерно на уровне сердца. На артерию тыла стопы накладывается резиновый датчик (рис. 1, Б) с эластической прокладкой (губка), который при помощи резиновой трубки соединяется с пульсовым манометром механокардиографа. В манжету на бедре, соединенную трубкой с дифференциальным манометром и манометром давления механокардиографа, во время записи кровяного давления подается воздух из бачка со сжатым воздухом. Повышение давления в манжете производится равномерно и с такой скоростью, чтобы за время между двумя пульсовыми толчками давление повышалось примерно на 5 мм рт. ст. На осциллограмме по деформации нижнего отрезка кривой (Савицкий, 1956, стр. 152—172) определяются величины минимального (Мн), среднего динамического (Ср), бокового систолического (Бс) и конечного систолического давления (Кс), а по разности между Кс и Бс величина гемодинамического удара, или ударного

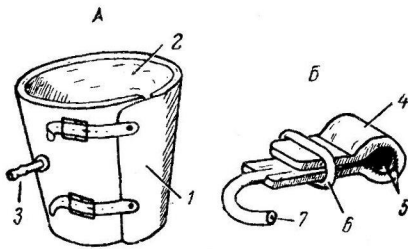


Рис. 1. Устройство манжеты для записи кровяного давления (А) и пульсового датчика (Б).

1 — оболочка из кожи; 2 — резиновая манжета; 3 — трубка для соединения с дифференциальным манометром; 4 — оболочка из гибкой латуни; 5 — резиновая манжета с упругой губкой внутри; 6 — резиновое кольцо; 7 — соединительная резиновая трубка.

давления. На оригинальной осциллограмме (рис. 2) эти показатели составляют: M_n — 58 мм рт. ст., C_p — 100 мм рт. ст., B_c — 130 мм рт. ст., K_c — 160 мм рт. ст.

Определение скорости распространения пульсовой волны производится: а) по сосудам преимущественно эластического типа (аорта, подвздошная артерия), б) по сосудам преимущественно мышечного типа (от бедренной артерии до артерии тыла стопы).

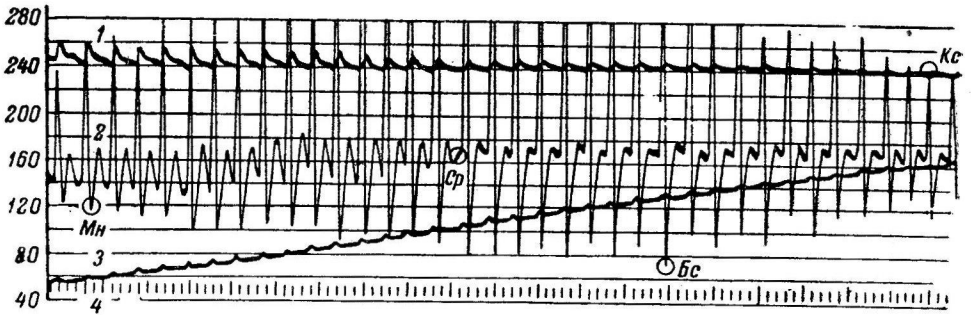


Рис. 2. Осциллограмма.

1 — пульс артерии тыла стопы; 2 — дифференциальная кривая; 3 — кривая давления в манжете; 4 — отметка времени (0.2 сек.). Цифры слева — величина давления (в мм рт. ст.). Остальные обозначения в тексте.

Для этой цели датчики устанавливаются на сонной артерии, выведенной в кожный лоскут, на бедренной артерии и на артерии тыла стопы. Расстояние, проходимое пульсовой волной, тщательно измеряется сантиметровой лентой при спокойном положении животного. У ряда животных эти расстояния нами измерялись во время патологоанатомического вскрытия. Как показали исследования на трупах, прижизненный метод измерения дает вполне удовлетворительные результаты.¹ Чтобы определить скорость распространения пульсовой волны, необходимо путь, пройденный пульсовой волной, разделить на время запаздывания пульса на периферии; последнее определяется по расстоянию между началом подъема пульсовых кривых, обозначенных на рис. 3 стрелками с соответствующими номерами. При большой скорости движения фотобумаги в отметчике времени, регистрирующем 0.02 сек., это определение не представляет затруднений. Во избежание ошибок в подсчете берется среднее значение времени запаздывания (между 12—15 парами пульсовых волн). На кривых пульса (рис. 3) легко рассчитать время изгнания крови желудочком сердца и время полной инволюции сердца.

Систолический минутный объем сердца определяется по методу Бремзера и Ранке (Broomser u. Ranke, 1933) с изменениями, введенными Н. Н. Савицким (описание см.: Ивановский, 1935).

Определение скорости распространения пульсовой волны по мезентериальной артерии. Для характеристики тонуса артериальных сосудов кишечника можно воспользоваться определением скорости пульсовой волны. Для этого необходимо выведение в кожный лоскут, кроме сонной артерии, также и ветви верхней мезентериальной артерии.

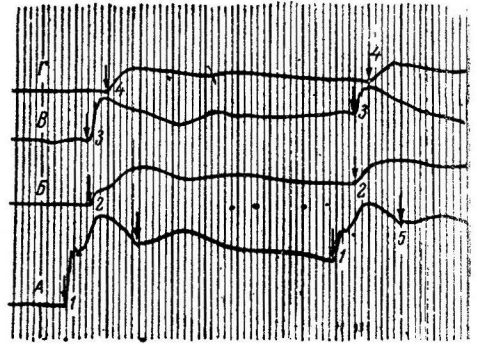


Рис. 3. Запись пульса на сонной артерии (А), мезентериальной артерии (В), бедренной артерии (В) и артерии тыла стопы (Г).

Время запаздывания пульсовой волны: 1—3 по аорте—подвздошной артерии, 3—4 по артериям конечности, 1—2 по грудной части аорты и мезентериальной артерии; 1—5 время изгнания крови; 1—1 время полной инволюции сердца. Отметка времени (вертикальные линии) — 0.02 и 0.1 сек.

¹ Для определения истинного расстояния, по которому распространяется пульсовая волна по сосудам эластического типа, необходимо измерить расстояние между датчиком на сонной артерии и вырезкой грудины, а затем, удвоив его, вычестить из общей длины между точками приложения датчиков на сонной и бедренной артериях.

Техника операции сходна с наложением фистулы тонкого кишечника. В настоящее время имеются руководства с детальным описанием операций по способам Тирри—Велла и Бабкина (Сперанская, 1953). Это позволяет нам остановиться лишь на особенностях предлагаемой операции (рис. 4).

Разрез брюшной стенки, длиной 6 см ($A-B$), проводится по белой линии живота, на расстоянии 5 см от мечевидного отростка. По зонду вскрывается брюшина. Отыскивается место перехода тонкой кишки в толстую. На расстоянии 25—30 см от него выбирается участок подвздошной кишки длиной 10—12 см. В этой части тонкого кишечника брыжейка имеет наибольшую длину. Благодаря этому удается избежать натяжения сосудов, подходящих к изолируемому участку кишки, и не нарушить кровообращения в ней. Далее, так же как и при указанных выше операциях, накладываются две пары кисетных швов, между которыми разрезают кишку. Все четыре образовавшихся конца кишки инвагинируют, накладывая дополнительные кисетные швы. Ножницами возможно дальше рассекают брыжейку, после чего изолированный участок кишки и брыжейку закрывают марлей, смоченной теплым физиологическим раствором. На два оставшихся конца кишки по общим правилам накладывают энтеро-энтеростомы и погружают их в брюшную полость. Брюшину и мышцы послойно зашивают. В каудальной части разреза оставляется промежуток около 1 см для сосудов брыжейки выведенного под кожу отрезка кишки. Эти сосуды должны выходить из брюшной полости на расстоянии 4—5 см от орального края разреза. Такую же длину (или, лучше, на 0.5 см меньшую) должен иметь второй кожный разрез ($B-G$), проходящий на рас-

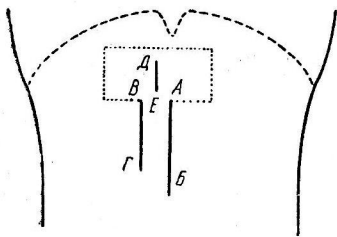


Рис. 4. Схема кожных разрезов при операции выведения ветви верхней мезентериальной артерии в кожный лоскут.

Объяснение в тексте.

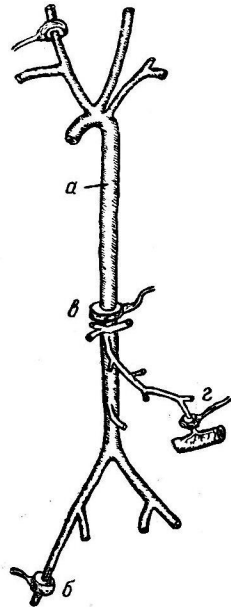


Рис. 5. Схема расположения пульсовых датчиков на артериальных сосудах.

Объяснение в тексте.

стоянии 3—3.5 см от первого и параллельного ему. Образовавшийся кожный лоскут и прямоугольный участок кожи размером 4×10 см (отмеченный на схеме пунктиром) отсепааровывают от подлежащих тканей.

На отсепаарованном участке кожи проводится третий разрез ($D-E$) в направлении, соответствующем средней линии образовавшегося в результате предыдущих разрезов кожного лоскута. Длина этого разреза — 2—2.5 см, а расстояние между его каудальным концом и началом предыдущих двух разрезов — 1 см. После сокращения кожи на месте последнего разреза образуется овальное окно, которое может быть несколько расширено в стороны. В него снаружи вводится пэан, которым захватывают стенку кишки на середине ее длины со стороны, противоположной месту вхождения сосудов. Изолированный участок кишки размещают под кожей; с помощью того же пэана удерживают его в этом положении, вытягивая часть кишечной стенки приблизительно на 3 см выше уровня края кожной раны. Шестью серозно-мышечными швами фиксируют кишку в коже, после чего зажим снимается. Вслед за этим накладываются швы на кожный лоскут с заключенными в нем брыжеечными сосудами и на кожу брюшной стенки (для уменьшения натяжения краев раны полезно отсепааровать кожу в стороны на 4—5 см). После этого скальпелем рассекают стенку кишки в направлении последнего кожного разреза. Края выворачивают слизистой оболочкой наружу и несколькими швами фиксируют к коже.

Кровотечение из рассеченной стенки кишки легко останавливается сдавлением на несколько минут кожного лоскута с заключенными в нем сосудами.

Кроме описанного варианта операции, может быть применен другой, с частичным погружением изолированного участка кишки в брюшную полость (аналогично способу

Бабкина). Однако, мы предпочитаем помещение кишки под кожу, так как оно позволяет получить большую длину кожно-сосудистого лоскута (до 5 см).

К опытам следует приступать после полного выздоровления собак. На кожно-сосудистый лоскут накладывается датчик (рис. 1, В), соединенный трубкой с пульсовым манометром. Остальные датчики накладываются как описано выше.

Таким образом, на записи одновременно регистрируется пульсация сонной и бедренной артерий, тыльной артерии стопы и мезентериальной артерии (рис. 3).

Непосредственно в опыте при том расположении датчиков, которое показано на схеме (рис. 5),¹ определяются время запаздывания пульсовой волны по грудной и брюшной аортам ($T_{аб}$) и время запаздывания пульсовой волны по грудной аорте и брыжеечной артерии ($T_{аэ}$). Время запаздывания по брыжеечной артерии ($T_{ээ}$) может быть определено путем расчета: $T_{ээ} = T_{аэ} - T_{ас}$.

В контрольных острых опытах, в которых накладывался дополнительный датчик в месте отхождения верхней мезентериальной артерии от аорты, оказалось, что $T_{аэ} = T_{аб}$. Это соотношение² сохранялось и при изменении времени запаздывания по всей аорте

(при введении адреналина). Поэтому можно считать, что $T_{аэ} = \frac{T_{аб}}{2}$, откуда время запаздывания по мезентериальной артерии $T_{ээ} = T_{аэ} - \frac{T_{аб}}{2}$.

Длина верхней мезентериальной артерии от аорты до ветвей 4-го порядка, где накладывается пульсовой датчик, точно определяется на вскрытии животного. Для собак весом 15—17 кг она в среднем составляет 19 см. Эту длину можно принять для подсчета относительной величины скорости распространения пульсовой волны по

мезентериальной артерии для собак указанного веса. Тогда $C_{мезент.} = \frac{T_{аэ} - \frac{T_{аб}}{2}}{19}$.

Пользуясь механокардиографом, экспериментатор может совершенно объективно, документируя фотозаписями, изучать изменение гемодинамических показателей при различных патологических процессах, при испытании фармакологических препаратов и т. п.

ЛИТЕРАТУРА

- Савицкий Н. Н. Некоторые методы исследования и функциональной оценки системы кровообращения. Л., 1956.
 Сперанская Е. Н. Методики операций на собаках и проведения хронических опытов в физиологии. М.—Л., 1953.
 Broemser P. и O. F. Ranke, Ztschr. Kreislauff., 91, 207, 1933.

DETERMINATION OF SOME HAEMODYNAMIC INDICES IN DOGS UNDER CONDITIONS OF CHRONIC EXPERIMENTATION

By D. A. Ilinski and V. I. Kuznetsov

Leningrad

Поступило 27 V 1957.

¹ Обоснование расположения точки *a* на расстоянии от дуги аорты, равном длине сонной артерии до пульсового датчика, приведено Н. Н. Савицким (1956, стр. 73).

² По литературным данным имеется некоторое различие скорости распространения пульсовой волны в грудной и брюшной частях аорты. Однако разница в длине участков аорты дистальнее и проксимальнее отхождения верхней мезентериальной артерии, по-видимому, нивелирует разницу в скорости пульсовой волны, отчего время запаздывания в обеих частях аорты оказывается практически равным.

ПРИБОР ДЛЯ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА И КИМОГРАФИЧЕСКОЙ РЕГИСТРАЦИИ СЛЮНООТДЕЛЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ

А. В. Квасницкий и В. А. Конюхова

Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных Государственной сельскохозяйственной опытной станции, Полтава

Совершенно очевидна потребность в создании такого прибора, который позволил бы регистрировать количество слюны и процесс слюноотделения в виде кимографической записи у животных, свободно двигающихся в клетках, без фиксации их в станке.

Наш прибор основан на принципе воздушно-водной системы с большим отрицательным давлением. Он обладает большой чувствительностью, точностью и вместе с этим является довольно простым и вполне доступным для изготовления в любой лаборатории.

Прибор позволяет вести тройной контроль за слюноотделением: учитывается общее количество выделившейся слюны, количество выделившейся слюны по объему вытесненного воздуха, а также ведется подсчет капель, отмечающихся на ленте кимографа.

Прибор (рис. 1) состоит из фистульной воронки (1), воспринимающей слюну, стеклянного плоского флакона (2) для собирания слюны, помещенного в матерчатый шейник, с помощью которого флакон фиксируется на шее животного, мерной бюретки (3), банки с электролитом (4) и штатива для укрепления бюретки.

Фистульная воронка соединяется резиновой капельной трубкой с флаконом для сбора слюны, который герметически закрывается резиновой пробкой. Через пробку флакона проходят две трубки (А и В); одна трубка (А) доходит до дна флакона и упирается в угол; она предназначена для стока слюны и для отсасывания ее из флакона (с помощью шприца) после опыта. Вторая трубка (В) служит для соединения флакона с мерной бюреткой.

Бюретка герметически закрыта резиновой пробкой, в которую вставлены две изогнутые под углом трубки — В и Г. Трубка В с помощью тройника соединяется с трубкой В, отходящей от флакона. На третий конец тройника надета трубка с краном Ф, кончающаяся резиновой грушей Д, с помощью которой насасывается электролит в бюретку.

Для наполнения бюретки электролитом из банки 4 необходимо закрыть краны М и У и открыть краны Ф и Х. С помощью резиновой груши в бюретку

засасывают электролит через трубку Г, нижний конец которой погружен в электролит. Наполнив бюретку, оба крана (Ф и Х) снова закрывают.

Для кимографической регистрации слюны на нижнем конце бюретки прикреплены электроды в виде двух медных пластинок Е, которые замыкаются каплей электролита, падающей из кончика бюретки. В качестве электролита применяется насыщенный раствор хлористого калия. От медных пластинок отходят провода Ж к электроотметчику каплей слюны (рис. 1 и 2).

После того как весь прибор собран, к щеке животного в месте выхода слюнного протока приклеивается резиновая (а не стеклянная или металлическая) воронка. Ее эластичный резиновый диск и замазка, состоящая из 85% смолы и 15% канифоли, обеспечивают надежное соединение воронки с кожей щеки на длительное время. Флакон для собирания слюны должен находиться ниже воронки; это обеспечивает хорошее стекание слюны. Резиновая трубка от воронки к флакону должна быть не длинной, но позволяющей животному свободно поворачивать, опускать и поднимать голову. Лучшей для этих целей является нипельная трубка.

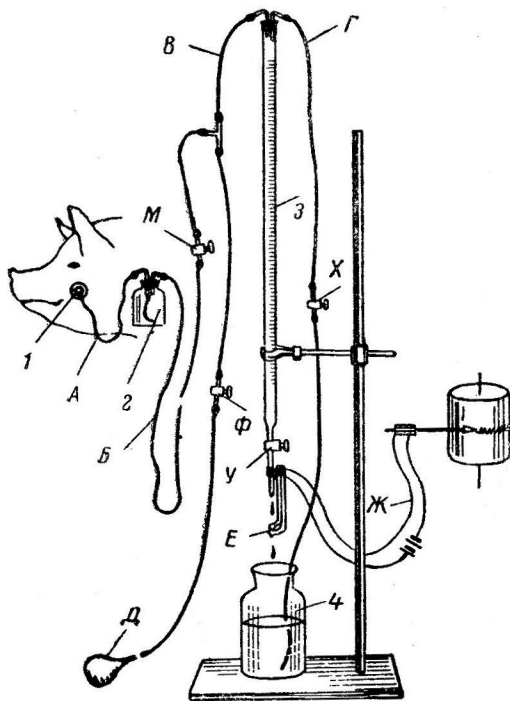


Рис. 1. Схема прибора для регистрации выделения слюны.

Описание в тексте.

После приклеивания воронки и заполнения бюретки электролитом открывают краны *М* и *У*. Часть жидкости из бюретки выливается, и в системе возникает довольно значительное отрицательное давление. Уровень жидкости в бюретке быстро устанавливается и остается постоянным до выделения первой капли слюны.

Действие прибора происходит таким образом. Как только из протока появится первая капля слюны, она своим объемом вытеснит соответствующее количество воздуха, который в свою очередь вытесняет из бюретки такое же количество электролита. Вытекающие капли электролита падают на медные пластинки электродов, прикрепленные

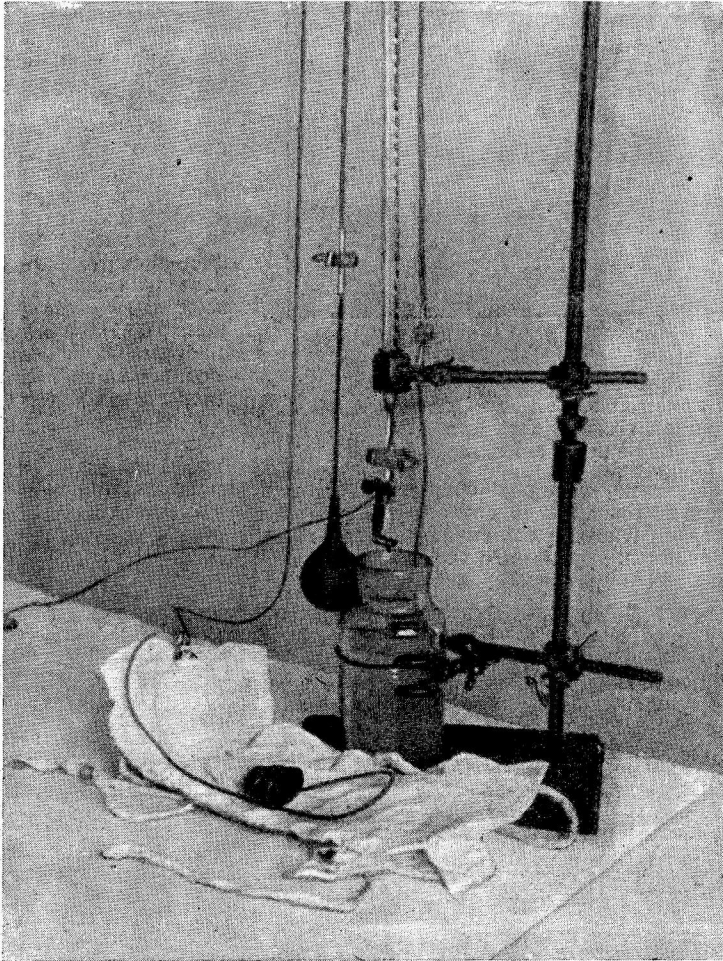


Рис. 2. Деталь устройства электродов для замыкания тока каплей электролита.

Описание в тексте.

к концу бюретки, и в момент прохождения между пластинками замыкают цепь, чем приводят в действие электроотметчик. На ленте кимографа появляется черточка, соответствующая одной капле слюны.

Прибор, действующий, как уже отмечено, благодаря значительному (250—300 мм столба электролита) отрицательному давлению, имеет несомненные преимущества перед аналогичным прибором Ганике—Купалова, а именно: фистульная воронка значительно крепче держится на щеке животного, так как большое отрицательное давление в системе способствует более плотному ее присасыванию. Нарушение герметичности прибора сразу обнаруживается тем, что при малейшем прохождении воздуха электролит из бюретки быстро вытекает.

Значительное преимущество прибора заключается также в том, что он рассчитан на большой объем слюны; иногда ее выделяется (при нескольких подкреплениях рефлекса пищи) до 20—30 мл. Прибор Ганике—Купалова для таких условий совершенно не подходит, так как объем его узкой градуированной трубки очень мал.

Наконец еще одно важное преимущество сконструированного нами прибора состоит в возможности совмещать в одном опыте по изучению условных рефлексов две методики — секреторную и двигательную-пищевую. Для этого нужно только удлинить трубку, соединяющую флакон для слюны, с бюреткой и укрепить ее на спине животного так, чтобы оно могло свободно ходить по клетке для изучения условных рефлексов по двигательной-пищевой методике (рис. 3). Чтобы обеспечить безотказное действие прибора, следует употреблять хлорвиниловую трубку и от места крепления ее на спине животного пустить вверх к потолку и через блок к бюретке.

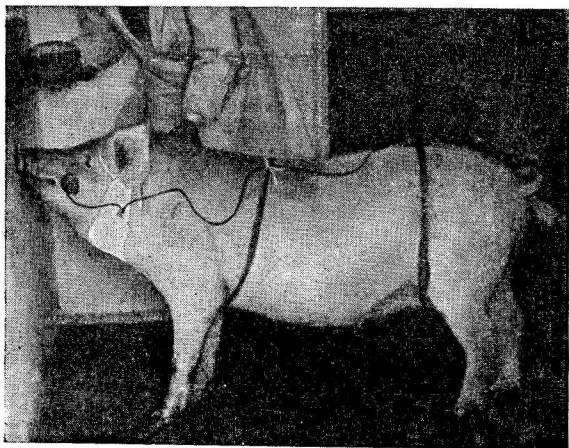


Рис. 3. Животное, подготовленное к опытам. На щеке приклеена резиновая фистульная воронка, в ошейнике помещен баллон для слюны (видно его горлышко), на спине фиксирована трубка, идущая к бюретке.

Слюноотделительные реакции животного, так и двигательные реакции животного регистрируются на ленте кимографа путем воздушной передачи благодаря наличию под подвижным полом клетки резиновых баллонов, соединенных трубками с мареевскими капсулами.

При такой организации опыта на одной ленте кимографа можно записывать как двигательные реакции животного регистрируются на ленте кимографа путем воздушной передачи благодаря наличию под подвижным полом клетки резиновых баллонов, соединенных трубками с мареевскими капсулами.

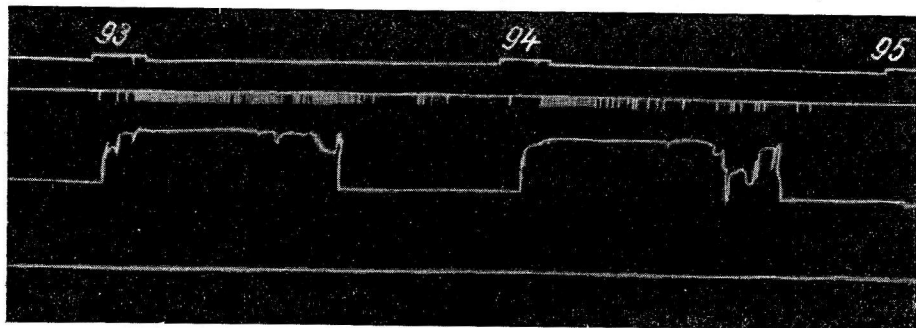


Рис. 4. Образец кимографической регистрации слюносекреторной и двигательной-пищевой реакции свиньи.

Сверху вниз: действие условного и безусловного (черточка вниз) раздражителей, выделение слюны, двигательная реакция, отметка времени — 2 сек. Цифры — новые номера сочетаний.

APPARATUS FOR QUANTITATIVE ASSAY AND KYMOGRAPHIC RECORD OF SALIVATION IN ANIMALS

By A. V. Kvasnitski and V. A. Koniukhova

From the laboratory of physiology of farm animals, Agricultural Experimental Station, Poltava

Поступило 20 III 1957.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ИНТЕРОЦЕПТИВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ЛОХАНКИ ПОЧКИ

Г. Адам

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

Изучение условных рефлексов при раздражении внутренних органов и безусловных интероцептивных влияний на высшую нервную деятельность, проводимое теперь во многих лабораториях, естественно потребовало расширения старых и изыскания новых методических приемов. За последние годы в лаборатории проф. Э. Ш. Айрапетьянца при исследовании роли переднего отдела коры больших полушарий головного мозга в осуществлении интероцептивной сигнализации применяют ряд новых методик. Сюда относится способ раздражения рецепторов лоханки почки (без нанесения повреждения почечному аппарату) при изучении безусловных и условных реакций.

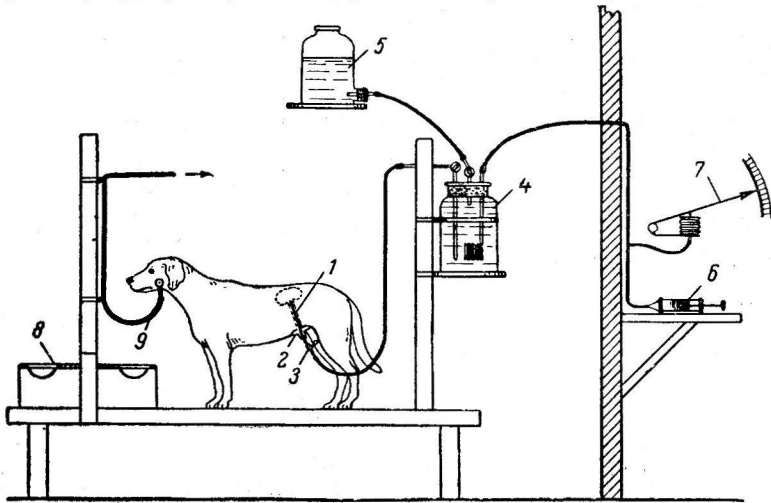


Рис. 1. Схема опыта с интероцептивным условным рефлексом на раздражение лоханки почки.

Объяснение в тексте.

Устройство установки для раздражения лоханки изображено на рис. 1. Оно состоит из тонкого мочеточничкового градуированного катетера (четвертый размер), шелкового или пластмассового (1), воронки (2) с двумя отверстиями, зажима (3) типа серфина, герметично закрытой банки (4), наполненной раствором 2%-й борной кислоты (в этой банке три отверстия и вставлена гофрированная резиновая гармошка), верхней банки (5), наполненной таким же раствором, шприца (6) на 20 мл, соединенного с гармошкой в банке, и манометра (7). С помощью последнего измеряется давление в системе; катетер и шприц соединены с соответствующими стеклянными трубками банки (4) вакуумными резиновыми трубками.

Ход работы. В начале каждого опыта через фистулу мочеточника¹ осторожными движениями вводится катетер. Местонахождение катетера в лоханке проверяется у каждой собаки в начале исследований рентгеноскопически, а впоследствии при помощи градуировки катетера. До введения катетера отверстие фистулы и кожа вокруг нее протираются спиртом.

При введении катетера соблюдается строгая асептика: катетеры после стерилизации (кипячением) помещаются при помощи стерильных пинцетов в специальные стерильные футляры, изготовленные из тонкого полотна, позволяющие экспериментатору манипулировать с катетерами без специальной обработки рук. После введения катетера в лоханку свободный внешний конец его пропускается через трубку стеклянной воронки (рис. 2, б), на которой надета резиновая трубочка. Воронка фиксируется к коже собаки менделеевской замазкой, а катетер в воронке закрепляется маленьким зажимом (рис. 1, 3, рис. 2, в). Конец катетера потом соединяется с резиновой трубкой,

¹ Наложение фистулы мочеточника в наших опытах производилось по способу, описанному В. Л. Балакшиной и М. А. Обуховой (Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова АН СССР, 3, 1954).

ведущей к банке (4). Гофрированная гармошка в банке (4), шприц (6) и трубка, соединяющая их, заполнены водой.

Раздражение лоханки почки производится с пульта управления путем ритмического нажатия шприцем, который вытесняет стерильный раствор из банки (4) в катетер.

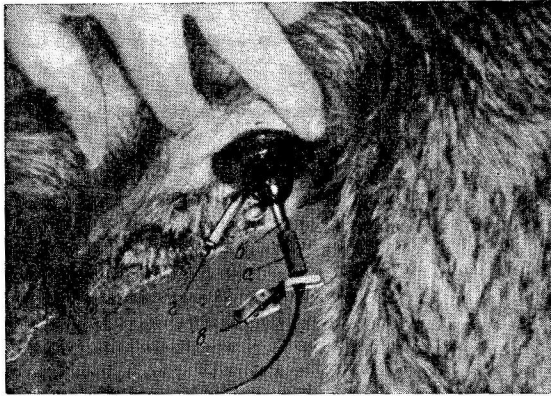


Рис. 2. Положение воронки и зажима, фиксирующее катетер в мочеточнике.

Объяснение в тексте.

сразу же вытекает наружу вместе с мочой через второе отверстие стеклянной воронки (рис. 2, в). Пищевое безусловное подкрепление давалось после 20-секундного изолированного действия раздражения лоханки. Показатель условной и безусловной реакций — слюноотделение — регистрировался общепринятой системой Ганике—Купалова.

Дифференцировочное торможение вырабатывалось раздражением участка мочеточника на 5 см ниже места положительного раздражения при таком же ритме и давлении жидкости. Катетер для этой цели вытягивался на 5 см из мочеточника после снятия зажима (в) (рис. 3) на время манипуляции.

Изложенная методика позволила изучить разнообразные стороны нервной регуляции мочеотделения, в том числе и вопросы парной (совместной) работы обоих полушарий в отношении функции почек.

TECHNIQUE FOR INVESTIGATING INTEROCEPTIVE REFLEXES EVOKED BY STIMULATION OF RENAL PELVIS

By G. Adam

From the laboratory of conditioned interoceptive reflexes, I. P. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

Поступило 21 I 1957.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

КРУПНЫЙ ВКЛАД В РАЗВИТИЕ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

(О II томе руководства Х. С. Коштоянца «Основы сравнительной физиологии. Сравнительная физиология нервной системы». Изд. АН СССР, М., 1957, 635 стр.)

Д. А. Бирюков, Ф. П. Ведлев, Т. М. Загорюлько, А. И. Карамян
Ленинград

Трудами отечественных ученых внесен огромный вклад в развитие различных областей физиологической науки и создана новая ее отрасль — эволюционная физиология. В связи с этим отродно отметить выход в свет II тома руководства Х. С. Коштоянца «Основы сравнительной физиологии», где обобщены и подытожены основные результаты разработки проблем сравнительной физиологии нервной системы.

В книге разбираются общие вопросы возникновения и развития функций нервной системы. Автор рассматривает проблему с диалектико-материалистических позиций, справедливо указывая на исключительно важную роль идей классиков материалистической философии и отечественного естествознания (Ф. Энгельс, В. И. Ленин, Ч. Дарвин, И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Л. А. Орбели, А. А. Ухтомский) в развитии эволюционной физиологии.

В главе I убедительно и последовательно вскрываются основные свойства живой тканевой структуры — раздражимость и сократимость, схема их дальнейшего преобразования в процессы, лежащие в основе деятельности нервной системы. Нельзя не отметить четкости, с которой приводятся общие черты и различия процессов, лежащих в основе отражательной деятельности безнервных организмов и организмов с наличием нервной системы. На основании обобщения имеющихся в литературе данных делается важное заключение о том, что основные процессы, которые характеризуют функции нервной системы — суммация подпороговых раздражений, превращение местных процессов в распространяющиеся, состояние невозбудимости после приступа возбуждения, формирование в ответ на раздражение тока действия, развились в животном мире еще до дифференциации нервной системы.

Развитие функций нервной системы, как показывает автор, связано с эволюцией процесса торможения и с его ролью в обеспечении условнорефлекторных связей. В главе даны основные сведения об эволюции замыкательной функции. Суммационный рефлекс, лежащий в основе всех временных связей на определенном этапе филогенеза, может явиться решающим механизмом приспособления животного к среде.

Во II главе обобщены данные о фило- и онтогенетических изменениях основных параметров функционального состояния нервной ткани. Материал этой главы является первой систематической сводкой и обобщением в сравнительно-физиологическом аспекте данных о динамике изменений возбудимости, лабильности, хронаксии, о парабриозе, об условиях превращения местного возбуждения в распространяющийся процесс, о скорости проведения возбуждения. Правильно указано, что «сравнительно-физиологические исследования подготовили базу для одного из важнейших обобщений в области физиологии, обосновывающего роль фактора времени в явлениях возбуждения» (стр. 36).

Анализируя имеющийся в литературе материал, а также полученный в лаборатории автора, можно прийти к выводу о том, что в процессе онто- и филогенеза происходит укорочение хронаксий и возрастание лабильности нервных образований.

Исключительно содержательной является глава III, посвященная изложению данных об истоках нервно-мышечной системы — вопросу о протоплазматическом и амебодном движении. Подробно и преемственно представлены переходы от протоплазматического течения через амебодное движение к движению при помощи ресничек и,

наконец, к мышечному сокращению. На основе новейших литературных данных с привлечением результатов собственных экспериментальных исследований написан раздел, касающийся физиологии простейших.

Наибольшее внимание в книге уделяется тем вопросам, которые слабо освещены в отечественной литературе, как например вопросы физиологии нервной системы беспозвоночных, рассмотрение которых, ввиду отсутствия единого плана строения беспозвоночных, представляет большие трудности.

Главы IV—X посвящены изложению сравнительных данных о строении и физиологии нервной системы губок, кишечнополостных, низших и кольчатых червей, моллюсков, членистоногих, иглокожих, а глава XI — вопросам физиологии нервной системы так называемых промежуточных или переходных форм.

При рассмотрении всех этих вопросов автор исходит из положения И. П. Павлова о ведущем значении развития воспринимающей части нервной системы в эволюции, а также из указания крупнейших отечественных морфологов В. Н. Беклемешева и А. А. Заварзина о том, что процесс цефализации или концентрации нервных элементов на переднем конце тела теснейшим образом связан с наличием на этом конце важнейших рецепторов — статодиста и глаз. Последовательно разбирая вопросы о скоплениях ганглиев в головном конце тела и о постепенном усложнении элементов нервной системы в ряду беспозвоночных, автор всюду подчеркивает зависимость степени развития определенных участков мозга от развития периферических воспринимающих приборов, т. е. в конечном счете от условий существования организмов. На примере анелид, членистоногих и других групп беспозвоночных убедительно показано, что современные данные сравнительной физиологии приобретают определенное значение лишь в сопоставлении с данными сравнительной морфологии и экологии животных. Широко представлены в книге вопросы эволюции нейро-гуморальных отношений.

По ходу изложения материала приведено много интересных данных (полученных автором и его сотрудниками), которые в ряде случаев являются экспериментальной проверкой тех или иных выводов, считавшихся установленными в руководствах и сводках по сравнительной физиологии (например, исследование о природе биоэлектрической активности ганглиев куколок насекомых и др.). В связи с этим важно отметить, что в книге правильно, с позиций рефлекторной теории, разрешается вопрос о становлении и развитии так называемой «спонтанной» ритмической деятельности и дается справедливая критика представлений отдельных авторов о том, что «спонтанная» ритмика животных носит врожденный, независимый от воздействий внешней среды характер. Х. С. Коштоянц приводит экспериментальные доказательства, говорящие против такой точки зрения и позволяющие высказать предположения, что «спонтанные» периодические сокращения являются следствием циклических изменений процессов обмена веществ.

Онтогенетический материал, а также изложенные сравнительные данные дают основание автору прийти к выводу, что ритмическая биоэлектрическая активность ганглиев ц. н. с. беспозвоночных является (как и у всех других животных) результатом взаимодействия специфических особенностей обмена веществ и структуры ганглиев, взаимодействия ганглиев между собой и в особенности рефлекторных воздействий на ганглии, возникающих под влиянием тех или иных внешних или внутренних раздражителей.

Большое значение книги Х. С. Коштоянца выявляется и при ознакомлении с разделом, посвященным эволюции ц. н. с. Однако вопросы сравнительной и онтогенетической физиологии высших отделов ц. н. с. позвоночных, по которым благодаря интенсивной экспериментальной разработке наших ученых имеется большая литература (в виде сводок и монографий), освещены в книге менее детально. Вместе с тем известно, что в существующих руководствах (Капперс, Будденброк, Сепп и др.) авторы ограничивались лишь изложением вопросов сравнительной морфологии ц. н. с. и отрывочными сведениями по физиологии отдельных частей нервной системы. Будучи одним из создателей сравнительной физиологии в ее широком, общебиологическом понимании, Коштоянц в своей книге дал обзор основной литературы по филогенетической и возрастной физиологии, связывая проблемы развития ц. н. с., с одной стороны, со сравнительной морфологией и, с другой, с экологическими факторами, определяющими характер эволюционного формирования той или иной морфофизиологической системы.

Излагая имеющийся материал по особенностям строения и функции ц. н. с. ланцетника, автор справедливо отмечает, что литературные данные, относящиеся к прошлому столетию, нельзя считать достаточными для характеристики нервной деятельности ланцетника. Между тем именно этот вопрос, по автору, является весьма важным для прослеживания формирования нервных функций у животных, стоящих на более высоких уровнях развития. Как он полагает, примитивная организация строения и функций ц. н. с. ланцетника позволяет изучить нервные процессы в самых первоначальных стадиях их возникновения и развития у позвоночных.

В следующих главах книги приводятся сравнительно-физиологические данные по формированию функций спинного мозга, среднего мозга, мозжечка, промежуточного и переднего мозга. Автору удалось из огромного количества зачастую противоречивых результатов исследований произвести тщательный отбор работ, раскрывающих

общую картину морфофизиологической эволюции ц. н. с. Х. С. Коштыянец обращает специальное внимание на недостаточность сравнительно-физиологических исследований тех или иных отделов ц. н. с.

Остановившись на наиболее важных чертах сравнительной морфологии и физиологии спинного мозга, автор отмечает, что в ряду лаплетник—круглоротые—селяхия—амфибии—рептилии—млекопитающие—человек осуществляется сложный процесс дифференцировки структуры и формирования функций спинного мозга. На основании сравнительно-физиологических исследований автор раскрывает все усложняющуюся в процессе развития картину формирования рефлекторной деятельности спинного мозга. При этом приводятся убедительные факты и суждения о постепенном видоизменении рефлекторной деятельности спинного мозга.

Тщательно систематизированные факты подтверждают правильность взглядов И. М. Сеченова, Л. А. Орбели и А. А. Ухтомского об эволюции координационных механизмов спинного мозга, о постепенном усложнении не только его проводящей функции, но и собственной, спинальной рефлекторной деятельности.

В этом же общетеоретическом аспекте изложен процесс эволюции продолговатого и среднего мозга. В книге приведены данные, указывающие на постепенное возрастание роли продолговатого мозга в осуществлении более сложных форм координационных актов, данные о зависимости функционального состояния различных отделов ц. н. с. от деятельности бульбарных центров, об эволюции дыхательной системы, красного ядра и т. д.

Привлекает особое внимание указание Коштыянца о необходимости проведения сравнительно-физиологических исследований по выяснению эволюционных особенностей ретикулярной формации. Постановка вопроса в этой плоскости на современном этапе развития нейрофизиологии является весьма актуальной, и, вероятно, многие вопросы физиологии ретикулярной формации могут быть разрешены главным образом методами эволюционной физиологии.

Довольно обширный сравнительно-физиологический материал представлен в книге Х. С. Коштыянца по физиологии мозжечка. На основании обобщения результатов этих исследований Х. С. Коштыянец определяет общую линию эволюции мозжечка — формирование неоперебеллярно-кортикальных, оливо-церебеллярных связей, возникновение и развитие системы кортико-ядерных связей в самом мозжечке. Следует отметить, что результаты проведенных в течение последних лет морфологических и электрофизиологических исследований подтверждают обобщения автора в отношении межцентральных связей мозжечка.

Экспериментальные исследования по сравнительной физиологии промежуточного мозга, как отмечает Х. С. Коштыянец, совершенно недостаточны. Имеются лишь отдельные работы по разным видам позвоночных. Однако и из этих данных, при сопоставлении с морфологической эволюцией промежуточного мозга, автор делает правильные выводы в отношении эволюции головного мозга в целом и определяет на основании их некоторые перспективы дальнейшей разработки этой проблемы.

Значительное место в книге занимает обсуждение вопросов эволюции полушарий переднего мозга. Отметив сложный путь морфофизиологических преобразований, автор дает общий обзор литературы, начиная со второй половины прошлого столетия до наших дней. Характерная черта этого обзора заключается в том, что в нем всесторонне изложены основные достижения отечественных и зарубежных исследователей, показана исключительная роль учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности для создания истинной эволюционной физиологии. В этой связи Х. С. Коштыянец приводит высказанное Л. А. Орбели еще в 1923 г. положение о том, что изучение условных рефлексов открывает нам путь исследования функциональной эволюции нервной системы и что готовые координационные отношения складывались в течение тысячелетий по тем же основным законам, по которым образуются новые условные координационные отношения в течение индивидуальной жизни.

В книге Х. С. Коштыянца показано, что проводимые в различных направлениях сравнительно-физиологические и онтогенетические исследования по выяснению формирования безусловной и условно-рефлекторной деятельности внесли значительный вклад в изучение возникновения, развития и становления высших нервных функций.

Все вышеизложенное позволяет считать, что труд Х. С. Коштыянца является большим событием в развитии наиболее типичной традиции отечественной биологической науки — исторического, эволюционного метода изучения явлений. Обобщая богатый фактический материал, добытый отечественными и зарубежными исследователями, автор осуществил большую и важную для советской науки синтетическую работу по вскрытию закономерностей исторического развития функций нервной системы в единстве и взаимных связях с условиями жизни организмов. Большой заслугой автора является также и то, что по ходу изложения имеющихся данных он формулирует задачи дальнейшего изучения наиболее актуальных для сравнительной физиологии вопросов, что, безусловно, будет способствовать дальнейшей разработке проблем эволюции функций нервной системы.

Помимо большого теоретического значения, рассматриваемое руководство должно содействовать разработке на научной основе вопросов практики. В частности, автор

показывает, что изучение особенностей физиологии и биохимии нервной деятельности членистоногих (гл. IX) теснейшим образом связано с решением практических вопросов борьбы с вредителями и т. д.

Книга прекрасно иллюстрирована, содержит 153 рисунка и 52 таблицы. В конце каждой главы приводится обширная библиография работ как отечественных, так и зарубежных авторов. При этом Х. С. Коштоянц, являясь блестящим знатоком истории отечественной науки, почти по всем разделам сравнительной физиологии нервной системы излагает результаты некоторых забытых работ отечественных ученых. Книга, таким образом, является одновременно и справочником по истории сравнительной физиологии.

В заключение мы позволим себе высказать ряд замечаний.

Так, например, автор не уделил достаточного внимания изложению взглядов Л. А. Орбели об основных методах и принципах изучения эволюции функций, отражающих новый этап в развитии эволюционной физиологии.

Раздел по сравнительной физиологии условных рефлексов и временных связей, к сожалению, представлен наименее полно по сравнению с другими. Автор и сам отмечает это во введении. Недостаточность этого раздела зависит отчасти от отсутствия сравнительных исследований, проведенных на систематически, преемственно подобранных объектах. Связано это и с тем, что наряду с выделением раздела по сравнительной физиологии условнорефлекторной деятельности автор разобрал немалое количество отдельных сведений, касаясь физиологии червей, брюхоногих и головоногих моллюсков, членистоногих, насекомых и др. Если бы все эти факты были сопоставлены и по возможности систематизированы, весь раздел об условных рефлексах выглядел бы намного содержательней.

Нельзя не выразить сожаления по поводу того, что, несмотря на наличие значительного фактического материала, Х. С. Коштоянц не уделил достаточного внимания эволюции условного торможения как самостоятельной проблеме сравнительной физиологии нервной системы. Это может быть отнесено и к проблеме эволюции безусловного торможения, где требовались бы подробная систематизация имеющихся фактов и уточнение терминологии. Нам кажется, что автор, как и многие другие, придает понятию «торможение» слишком универсальный смысл. В качестве примера можно привести описание известных опытов И. П. Павлова с беззубкой. Хотя сам И. П. Павлов говорил о детонизирующем, понижающем тонус влиянии, однако Х. С. Коштоянц заменяет этот термин словом «тормозящий» (стр. 260).

То же следует указать относительно терминов «условный рефлекс» и «временная связь». Мы не раз уже обращали внимание на необходимость конкретного, а не универсального применения термина «условный рефлекс». Нельзя сказать, что автор, пользуясь обоими терминами, применяет их всегда с определенным принципиальным обоснованием, быть может он даже и отождествляет их иногда. Вместе с тем при описании опытов на дафниях вполне правильно говорится о том, что наблюдавшиеся реакции протекали «по типу временных связей» (стр. 372). Из этого можно заключить, что автор склонен разделить нашу точку зрения о необходимости систематизации и классификации разных типов временных связей и реакций, подобных им.

Беден раздел, посвященный сравнительной физиологии базальных узлов полушарий головного мозга.

Выход в свет книги Х. С. Коштоянца — несомненно крупный вклад в развитие сравнительной физиологии. Можно быть уверенным, что она явится настоящей книгой для специалистов — физиологов и биологов, занимающихся разработкой проблем сравнительной физиологии не только в Советском Союзе, но и за рубежом.

A SUBSTANTIAL CONTRIBUTION TO THE DEVELOPMENT OF COMPARATIVE PHYSIOLOGY

By *D. A. Biriukov, F. P. Vediaev, T. M. Zagorulko, A. I. Karamian*

Leningrad

НАУЧНЫЕ СЪЕЗДЫ И КОНФЕРЕНЦИИ

ПРОБЛЕМЫ МЕХАНИЗМОВ ОБРАЗОВАНИЯ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ

(ТРЕТЬИ ГАГРСКИЕ БЕСЕДЫ)

А. И. Карамян

Физиологический институт Академии наук Грузинской ССР по инициативе акад. И. С. Беритова проводил 10—25 января 1958 г. очередную сессию Гагрских бесед. В работе сессии приняли участие представители всех физиологических направлений и школ, приехавшие из разных городов страны. Было прочитано 16 докладов, каждый из которых подвергся всестороннему обсуждению в 115 выступлениях участников бесед.

Наиболее важная особенность прошедшей сессии, по единодушному признанию ее участников, заключалась в том, что впервые проблема временных связей рассматривалась в разных аспектах и с точки зрения различных физиологических направлений. Не имея возможности изложить содержание каждого доклада и выступления, остановлюсь лишь на стержневых вопросах учения о временных связях.

Морфофизиологические основания механизма временных связей

Как известно, с самого начала зарождения учения о высшей нервной деятельности в центре внимания как И. П. Павлова, так и его последователей был вопрос о структурных основаниях образования временных связей.

Этому вопросу на сессии был посвящен доклад И. С. Беритова «О морфологических и физиологических основаниях механизма временных связей», с большим вниманием заслушанный участниками бесед. Осветив современные достижения морфологии (Поляков, Чанг, Бродал, Лоренто де Но и др.), докладчик остановился на вопросе о структурных особенностях архитектоники коры головного мозга, обеспечивающих образование временных связей в различных анализаторах, между различными очагами условного и безусловного возбуждения. На основании фактов об экологических и филогенетических особенностях развития различных анализаторов, особенностях их межнейронных связей И. П. Беритов выдвинул положение о том, что одной из главных систем, воспринимающих экстероцептивные и интероцептивные раздражители, является звездчатая система нейронов III и IV слоев коры головного мозга. Основываясь на электрофизиологических исследованиях, выполненных его сотрудниками (Ройбак) и в других лабораториях (Амасиан, Бремер), И. С. Беритов конкретизировал схему замыкания временных связей, которая в общей форме была начерчена И. П. Павловым и его учениками. Не отрицая возможности непосредственного замыкания временных связей между проекционными афферентными и эфферентными системами, И. С. Беритов, однако, считает, что более типичной является нервная связь, образующаяся через комплекс нейронов воспринимающей афферентной системы. Так, например, при выработке оборонительных условных рефлексов в образовании временных связей участвуют: а) комплекс звездчатых нейронов, воспринимающих звуковые раздражения; б) комплекс звездчатых клеток, воспринимающих повреждающие кожные раздражения; в) комплекс корковых клеток, воспринимающих проприоцептивные импульсы от движения раздражаемой конечности. Вся эта сложная система, для которой характерны поступательные и обратные связи, как бы подготавливает и обеспечивает окончательный условнорефлекторный эффект через проекционные пирамиды.

Выдвинутая концепция о простых и более сложных формах замыкания временных связей вносит значительный вклад в дальнейшее развитие учения о в. н. д. Эта концепция позволяет отказаться от чисто вербальных рассуждений в отношении понимания структурных особенностей замыкания временных связей.

Установленные И. П. Павловым основные закономерности корковой деятельности получили новое, весьма убедительное обоснование в докладах П. С. Купалова, А. Г. Воронина, Е. Н. Соколова, Г. В. Скипина, М. А. Панкратова.

П. С. Купалов в докладе «Некоторые данные по проблеме образования временных связей», разбирая конкретные факты локального раздражения различных участков языка и количественные и качественные особенности вызываемого при этом безусловного и условного слюноотделения, вскрыл условия, которые лежат в основе формирования условного рефлекса, показал определенную картину суммации нервного возбуждения, его иррадиации и последующей концентрации.

Особый интерес вызвал взгляд П. С. Купалова об условнорефлекторном регулировании тонуса коры головного мозга. Докладчик обобщил результаты многолетних исследований своих сотрудников, убеждающие в том, что каждый условный раздражитель имеет двойное действие: с одной стороны, он может вызывать ту или иную эффекторную реакцию, с другой — в определенных условиях, создавая определенный уровень функционального состояния, он может оказать регулирующее влияние на корковую деятельность. Этот тип нервных актов докладчик выделил как особую форму условнорефлекторной деятельности, назвав ее укороченными условными рефлексам, замыкающимися, по-видимому, в подкорковой системе, в том числе и через сетевидное образование.

Многие из выступавших подчеркнули чрезвычайную важность концепции П. С. Купалова. Развиваемый П. С. Купаловым взгляд может найти обоснование с точки зрения теории адапционно-трофической роли симпатической нервной системы, регулирующее значение которой в отношении функций ц. н. с., а также рецепторов были показаны в исследованиях Л. А. Орбели и его школы.

В докладе Л. Г. Воронина и Е. Н. Соколова излагались факты по изучению механизмов протекания ориентировочного рефлекса и его взаимоотношений с условным рефлексом. Регистрируя одновременно альфа-ритм и роландический ритм, кожногальваническую реакцию, биотоки мышц предплечья, движения глаз и дыхательные движения при световых, звуковых, тактильных и проприоцептивных раздражениях, авторы установили, что при повторных применениях раздражителей круг реакций суживается, постепенно ограничиваясь областью раздражаемого анализатора. Исчезновение отдельных компонентов ориентировочного рефлекса Л. Г. Воронин рассматривает как проявление угасательного торможения со свойственной ему возможностью растормаживания.

Изучение характера взаимоотношений различных компонентов условных и безусловных ориентировочных реакций позволило докладчику допустить, что ориентировочный рефлекс не входит в состав условнорефлекторной дуги, а имеет самостоятельный сложный рефлекторный путь, теснейшим образом связанный как с подкорковой системой, так и с корой головного мозга.

Вопрос локализации функций торможения в коре был предметом специальных исследований М. А. Панкратова. Исходя из факта возможности угашения некоторых компонентов сложного, так называемого полиэффекторного, двигательного рефлекса при сохранности других его компонентов, докладчик считает, что торможение развивается в эффекторном двигательном пункте коры головного мозга. Однако по поводу такой трактовки был сделан ряд возражений.

В своем докладе Г. В. Скипин на основании изложенных им новых фактов высказал предположение о том, что благодаря образованию обратных связей от центра пищевого и оборонительного безусловных рефлексов к центрам кинестетического анализатора создаются условия для возникновения в клетках последнего состояния повышенной возбудимости по типу латентного возбуждения или же доминантного очага.

В центре внимания сессии был также вопрос о роли подкорковой системы в образовании временных связей. П. С. Купалов, останавливаясь на опытах М. М. Хананашвили с разобщением различных зон коры головного мозга (вплоть до подкорковых образований) или же множественным крестообразным сечением коркового конца зрительного анализатора, в результате которых не были выявлены какие-либо отчетливые изменения в условнорефлекторной деятельности, высказал мнение о возможности корково-подкорковых замыканий временных связей.

Н. Н. Дзидзишвили, изложив в своем докладе факты выработки условных рефлексов у бескорковых щенков, подчеркнул необходимость признания возможности образования временных связей без участия неокортекса. Им были приведены также данные, говорящие о том, что разобщение различных областей коры головного мозга и экстирпация двигательных корковых областей не сказываются на образовании условных рефлексов.

Излагая данные, указывающие на отсутствие даже в условиях стрихнинного отравления иррадиации возбуждения (по проявлению электрических ответов) из одной проекционной зоны коры головного мозга в другую при раздельном раздражении этих зон, Н. Н. Дзидзишвили отрицает достоверность закона иррадиации нервного возбуждения в коре. Многие выступавшие (Купалов, Беритов, Воронин) считают, что это утверждение необоснованно и противоречит экспериментально обоснованному как классическим методом условных рефлексов, так и электрофизиологически (Ливанов,

Коган и др.) учению И. П. Павлова о первоначальной генерации и последующей концентрации основных нервных процессов при образовании временных связей.

Вопросу соотношений периферических и центральных концов зрительного и слухового анализаторов, коры головного мозга и подкорковой системы были посвящены доклады Г. В. Гершуни, П. О. Макарова, Ф. Н. Серкова и И. Г. Паламарчука.

Электрофизиологическое обоснование механизма временных связей

Когда электрофизиологический метод завоевал признание как эффективный метод исследования нервной деятельности и в особенности деятельности высших отделов ц. н. с., возник неизбежный вопрос, какие отношения должны быть между ним и методом условных рефлексов, который на протяжении свыше 50 лет был единственным объективным методом изучения поведения животных.

В докладах вопрос о взаимоотношениях между изменениями ЭЭГ и условными рефлексами был поставлен в плоскости выяснения уровня и характера замыкания временных связей, взаимоотношений различных очагов возбуждения при формировании условнорефлекторной реакции, и, наконец, отражения на ЭЭГ основных нервных процессов и понимания этих процессов с точки зрения классической павловской физиологии.

Решению этих вопросов были посвящены доклады М. Н. Ливанова, А. Б. Когана, А. И. Ройтбака и В. С. Рушинова.

Очень оживленную дискуссию вызвал доклад М. Н. Ливанова. В 15 выступлениях участников бесед обсуждались основные положения этого доклада, имеющие ведущее значение для понимания механизмов замыкания временных связей. Обобщая результаты своих долготлетних исследований по изучению в. н. д. с помощью электроэнцефалографической методики, в том числе результаты исследований, проведенных в течение последних двух лет с помощью электроэнцефалоскопа, докладчик подчеркнул, что существует два рода изменений, возникающих по мере выработки оборонительного условного рефлекса: диффузные изменения, охватывающие обширные области коры головного мозга, и очаговые, краткосрочные нервные процессы. К первым относятся постепенное нарастание, по мере формирования условного рефлекса, силы, длительности и распространенности биоэлектрических эффектов, повышение возбудимости и лабильности в соответствующих анализаторах и резкое повышение способности нервных элементов коры головного мозга к синхронной деятельности. Локальные биоэлектрические процессы при выработке условных рефлексов проявляются в ограниченных участках коры головного мозга в виде одиночных острых волн большой амплитуды, причем возникновение их обычно предшествует образованию условных реакций; сначала эти волны возникают в зрительной и фронтальной областях коры, затем к этим двум очагам прибавляется третий — в области представительства противоположной конечности. Важно подчеркнуть, что по мере закрепления условных рефлексов эти очаги высокой возбудимости связываются дорожкой негативности. Подробно разбирая эти формы проявления электрических явлений в коре головного мозга, докладчик, однако, дал объективную оценку возможности точной характеристики основных нервных процессов на основании современных электрофизиологических данных. Остановившись на нашедшем широком признании в современной электрофизиологической литературе понятию «синхронизация», докладчик отметил, что существующие толкования указанного понятия с точки зрения процессов возбуждения или торможения не объясняют всех имеющихся фактов. Данные, полученные в лаборатории автора, показывают, что явление синхронизации, ярко выраженное на стадии генерализации условных рефлексов, постепенно ослабевает, а затем исчезает в период концентрации условного рефлекса. Усиление синхронной деятельности нервных клеток обнаруживается также при угашении выработанного рефлекса. Приведенные факты, таким образом, свидетельствуют о том, что связать синхронизацию с возбуждательным или же тормозным процессами не представляется возможным, так как указанное явление может развиваться при иррадиации и того, и другого процесса.

Вопрос электрофизиологического отражения нервных процессов при образовании временных связей был поставлен также в докладе А. Б. Когана. А. Б. Коган привел факты, показывающие, что по мере того, как звуковой раздражитель приобретает сигнальное значение, наблюдается резкое уменьшение амплитуды первичных ответов в проекционных зонах слухового анализатора. Докладчик и его сотрудники показали, что в процессе образования положительных пищевых условных рефлексов первичный ответ, отводимый микроэлектродами, расположенными в глубоких слоях (IV и глубже), подвергается значительному изменению, в то время как при отведении поверхностными микроэлектродами ответы остаются без особых изменений. При выработке же отрицательных условных рефлексов меняются соотношения активности. По вопросу о физиологической природе временных связей были представлены результаты прямых измерений порогов возбудимости различных проекционных полей, показавшие, что выработка условного рефлекса сопровождается стойким снижением порога прямого раздражения нервных элементов, участвующих в образовании временной связи.

А. И. Ройтбак привел интересные данные об условиях образования временных связей. Искусственно создавая очаги повышенной возбудимости в коре головного мозга, путем ее тетанического раздражения, и исследуя физиологические свойства этих очагов, докладчик обнаружил, что возникающий в этих условиях очаг высокой возбудимости с его выраженными следовыми эффектами характеризуется свойствами доминантного очага.

Следующая группа фактов, изложенная в докладе А. И. Ройтбака, относится к изучению биоэлектрических явлений, возникающих в коре головного мозга при сочетании безусловного и индифферентного раздражителей. Докладчик показал, что обычные электрические эффекты, регистрируемые в коре при применении экстероцептивных раздражителей, полностью подавляются, если последним предшествуют безусловные пищевые или электрокожные раздражения. Анализ полученных фактов привел автора к выводу, что в основе этой депрессии лежит блокирование афферентных импульсов вследствие возбуждения сетевидной формации стволовых частей мозга. Все эти факты, как было подчеркнуто на сессии, представляют огромный интерес для правильного решения одного из основных вопросов современной нейрофизиологии — роли сетевидной формации в поведении животных и психической деятельности человека. Они свидетельствуют о том, что в активации основных нервных процессов, даже если она осуществляется через ретикулярную формацию, активное участие принимают моторная зона коры головного мозга и передняя доля мозжечка.¹

Особый интерес вызвал доклад Я. Буреша и О. Бурешевой (Чехословацкая Академия наук). Буреш со своими сотрудниками в течение последних лет проводил систематические исследования по выяснению взаимоотношений между биоэлектрическими явлениями в коре головного мозга и процессами высшей нервной деятельности. Для осуществления этой задачи в качестве показателей использовались феномен Леао — распространяющейся депрессии — и метод образования пищевых и оборонительных условных рефлексов. Докладчик сообщил, что при воздействии на кору головного мозга химическими раздражителями параллельно с возникновением распространяющейся депрессии наблюдается снижение условнорефлекторной деятельности. После прекращения раздражения коры головного мозга условные рефлексы восстанавливаются гораздо позднее, чем электрические реакции. Буреш подробно изложил перспективы и преимущества предлагаемой им методики временного выключения отдельных областей коры головного мозга. Следует думать, что предложенная им методика обратимой частичной декорткации воздействием на кору химическими раздражителями в сочетании с электроэнцефалографией (использованием феномена распространяющейся депрессии) и методом образования временных связей привлечет внимание исследователей физиологии ц. н. с.

О прообразах временных связей в низших отделах ц. н. с.

Условное разделение нервной системы на высшие и низшие отделы, отражающее ее эволюцию, неправильно было оценено некоторыми не только зарубежными, но и отечественными нейрофизиологами. Одни из них, догматизируя отдельные положения И. П. Павлова, не считаясь с его учением в целом, пошли по пути отрыва закономерностей корковой деятельности от общих закономерностей нервной системы, другие, наоборот, преувеличивая роль низших отделов ц. н. с. в поведении животных, недооценили роль коры головного мозга. Следует отметить, что эти тенденции ни в какой степени не отражают содержания учения И. П. Павлова и взглядов его последователей, которые постоянно подчеркивали и подчеркивают преемственную связь между функциями высших и низших отделов ц. н. с., рассматривая явление протонервизации путей, суммационный рефлекс, явления индукции и иррадиации как общие свойства нервной деятельности, лежащие в основе качественно новой деятельности — образования условных рефлексов. Ряд докладов на сессии был посвящен этому важнейшему вопросу. В частности, П. Г. Костюк изложил новый фактический материал об общих свойствах синаптической передачи, свойствах, которые могут быть основой для понимания исторической связи между процессами нервной деятельности спинного мозга и коры головного мозга. Докладчик показал, что при кратковременной тетанизации афферентных волокон в моносинаптической рефлекторной дуге развивается какое-то особое состояние, при котором прохождение последующих импульсов облегчается. Характерной особенностью этого усиления (посттетаническая потенция Екклса и др.) является то, что, возникшая постепенно, в дальнейшем оно может удерживаться в рефлекторной дуге десятками секунд.

Доклад Н. В. Голикова «Роль следовых процессов и процессов усвоения ритма в образовании временных связей» также был посвящен вопросу предистории корковых закономерностей. После краткого обзора следовых явлений, протекающих в низ-

¹ К сожалению, исследователи, придающие сетевидной формации большое значение в поведении животных и сознания человека, не считаются с этими существенными фактами, полученными весьма авторитетными электрофизиологами (Мэгун, Морруци и др.).

ших отделах ц. н. с., докладчик остановился на фактах, полученных в его лаборатории, показывающих, что способность к следовой репродукции усвоенного ритма в центрах спинного мозга выражена меньше, чем в центрах продолговатого мозга, в коре же головного мозга эта способность может иметь место в течение всего периода сохранения временной связи. Исходя из этих фактов, Н. В. Голиков подчеркивает значение следовых процессов и усвоения ритмов в возникновении сложных системных реакций в виде временных связей.

В. С. Русинов, излагая данные о соотношении двух ритмически работающих центров (глотательного и дыхательного), а также об электрических явлениях в коре головного мозга при образовании временных связей на непосредственное раздражение рецепторов глотания, привел в своем докладе четкие факты, показывающие роль доминантных очагов в процессе формирования временных связей. На основании своих электрофизиологических исследований докладчик высказал точку зрения, что кора головного мозга принимает активное участие в регуляции межцентральных взаимоотношений.

Одним из основных вопросов, обсуждавшихся почти во всех докладах, был вопрос об уровне замыкания временных связей, о роли подкорковой системы, в том числе и ретикулярной формации, в образовании и протекании условных рефлексов. Материалы сессии, а также эволюционно-физиологические исследования, проведенные в течение последних лет во многих лабораториях Советского Союза, позволяют рассматривать эту проблему в трех плоскостях: а) временные связи, в частности сложные формы временных связей, могут замыкаться между очагами афферентных проекционных систем в коре головного мозга; б) временные связи могут замыкаться между афферентными проекционными системами коры головного мозга и эфферентными системами подкорковых нервных образований; в) элементарные формы временных связей могут возникать между афферентными и эфферентными системами в подкорковых образованиях.

Нам кажется, что такая постановка вопроса, отражающая выступления большинства участников сессии, ликвидировала бы старый спорный вопрос о том, возможно ли и в какой степени замыкание временных связей в низших отделах ц. н. с. Вместе с тем такое представление способствовало бы пониманию процесса эволюции замыкательных систем, т. е. постепенного, по мере исторического развития животных, сосредоточивания замыкания временных связей в коре головного мозга.

Нельзя сомневаться в том, что при использовании неограниченных возможностей метода условных рефлексов в сочетании с электрофизиологическими и морфологическими исследованиями мы в ближайшие годы приблизимся к правильному решению дискуссионных вопросов о роли различных отделов ц. н. с. в физиологии в. н. д., в частности к конкретному экспериментальному выяснению роли подкорковой системы в механизмах условнорефлекторной деятельности.

PROBLEMS CONCERNED WITH FROMATION OF CONNECTIONS (THIRD SYMPOSIUM AT GAGRY)

By *A. I. Karamian*

Leningrad

НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ЗАПАДНО-СИБИРСКОГО ОБЪЕДИНЕНИЯ ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

Н. К. Верещагин и Е. Ф. Ларин

Свердловск, Томск

В конце 1957 г. в Томске проходила конференция Западно-Сибирского объединения физиологов, биохимиков и фармакологов, посвященная 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции. По составу участников конференция была всесибирской.

На 2 пленарных и 16 секционных заседаниях было заслушано 109 докладов: по физиологии — 36, по фармакологии — 34, по биохимии — 39.

В значительной части докладов, сделанных на заседаниях Физиологической секции, сообщалось о результатах исследований в области физиологии нервной системы, пищеварения, крови, кровообращения и дыхания.

В. А. Пегель (Томск) и его сотрудники Л. Т. Трофимов, Н. С. Тяпки и другие посвятили доклады вопросам о соотношении функций внутренних органов у животных. Сохранение постоянства соотношений функций рассматривается ими как критерий целостности организма. Изучая соотношение между моторной и секреторной активностью пищеварительного тракта, между ритмами сердцебиения и дыхания, между образованием в клетках и удалением почками и легкими продуктов обмена на фоне изменения температуры тела или введения в организм различных фармакологических веществ, авторы установили у холоднокровных животных наличие постоянства соотношения функций при значительных колебаниях температуры внешней среды. Дискоординация функций указывает на наступление в организме патологического состояния.

У теплокровных животных высоко развитый механизм терморегуляции почти исключает возможность сохранения постоянства соотношения функций за пределами оптимальной температуры. Изучение температуры и биотоков почек, печени и селезенки после частичного и полного удаления больших полушарий головного мозга у кроликов и собак позволило установить ряд общих и специфических черт в реакции организма на действие различных факторов и наличие в организме тесной связи между состоянием коры больших полушарий головного мозга и изменением соотношения функций.

Г. Н. Сорохтин, О. П. Минут-Сорохтина и Ю. Б. Темпер (Хабаровск) посвятили свой доклад вопросу об анэлектротонической природе спинального шока. Их сообщение явилось подтверждением и развитием ранее высказанной точки зрения, согласно которой причина развития спинального шока лежит в отключении спинного мозга от супраспинальных импульсов. Осциллографическая регистрация рефлекторных импульсов перед хордотомией во время и после нее показала, что появление и глубина спинального шока не зависят от величины и длительности импульсации, вызванной хордотомией.

И. Д. Боенко (Чита) доложил о некоторых общих чертах механорецепции внутренних органов и скелетной мускулатуры.

П. С. Бабкин (Красноярск) представил данные о динамике врожденных рефлексов в постнатальном периоде онтогенеза человека.

Ю. Б. Темпер (Хабаровск) сообщил о действии прозерина на дыхательный центр. По его данным, в стадии полного прозеринового торможения имеется возможность восстанавливать дыхательные движения с помощью анода постоянного тока.

В. Н. Власова (Красноярск) сообщила о методике изучения динамики сосудистых рефлексов у собак в онтогенезе.

Л. К. Великанова (Новосибирск) представила факты, говорящие о том, что осморцепторы являются весьма распространенным в теле видом интерорецепторов.

Л. Н. Могилев и П. С. Грибаускас (Иркутск) поделились данными о взаимоотношениях между внешними и внутренними раздражителями в процессе выработки кинестетического навыка.

Е. Ф. Ларин, В. Д. Суходоло, В. О. Локотко и другие посвятили свои доклады вопросу о функциональных связях органов пищеварения с различными системами организма. В дополнение к ранее установленным фактам ими были представлены данные, свидетельствующие о значении афферентной стимуляции с рецепторов плевры и гормона парацитовидных желез в регуляции функций желчеобразования и желчевыделения. Эти данные указывают на неодинаковую рефлекторную возбудимость мускулатуры стенок желчного пузыря и сфинктерного аппарата дистальной части общего желчного протока.

Ряд работ по пищеварению был доложен сотрудниками кафедры физиологии, руководимой Д. Я. Криницыным (Омск). А. А. Сиrotинин (Омск) показал, что процесс пищеварения у жвачных животных, а следовательно, и усвоение питательных веществ, рост и повышение молочной продуктивности, зависят во многом от течения жвачного периода. А. Н. Тамбовцев (Омск) изучал сократительную деятельность циркулярных и продольных мышечных слоев кишечника. Отмечая взаимобусловленность функций обоих слоев, он приходит к выводу, что циркулярный мышечный слой является ведущим. Распространенные термины «маятниковобразные» и «червеобразные» движения кишечника, с его точки зрения, не являются оправданными.

Д. С. Фатеев (Томск) сообщил о действии различных доз новокаина на желудочную секрецию при внутрибронхиальном введении его в организм.

Доклады В. Л. Ярославцева (Иркутск) и Л. Н. Ивановой (Томск) были посвящены изучению действия курортных факторов на организм.

И. А. Терсков и И. И. Гительзон (Красноярск) доложили о некоторых закономерностях кислотного гемолиза, установленных при помощи разработанной ими методики непрерывной регистрации кинетики процесса гемолиза на основе фотоэлектрического определения числа распавшихся эритроцитов.

Н. А. Толокова (Благовещенск) сообщила об отрицательном влиянии некоторых факторов (в частности болевого раздражения) на развитие коллатерального кровообращения, а В. В. Кравцов (Благовещенск) доложил о влиянии болевого

раздражения на морфологический состав (усиление эритро- и лейкопоэза) и некоторые химические и физико-химические свойства крови.

В докладе Е. И. С и м х о в и ч (Омск) были освещены особенности течения гипотермии в зависимости от кровопотерь.

Л. Г. Т р о ф и м о в и В. А. Р е м о р о в (Томск) доложили об изменении биоэлектрических потенциалов почек и печени при механической желтухе, уремии, сулемовом нефрозе и очаговом нефрите. О биоэлектрической активности кишечника, наблюдаемой во время процесса всасывания, сообщил П. В. П о л е т а е в (Барнаул).

В докладе С. М. К с е н ц (Томск) были приведены новые материалы к биографии И. П. Павлова, В. Ю. Чаговца, Б. Ф. Вериги, А. А. Кулябко, И. П. Разенкова и других.

На Физиологической секции наряду с физиологами выступали клиницисты.

На заседаниях Фармакологической секции большая часть сообщений была посвящена изысканию и исследованию новых лекарственных растений сибирской флоры. Доклады, отражающие работу коллективов омских и томских фармакологов, сделали Н. П. Г о в о р о в (Омск) и Е. М. Д у м е н о в а (Томск).

К. А. М е щ е р с к а я с сотрудниками (Благовещенск) представила данные о лечебном действии морской капусты.

К сожалению, на конференции было мало докладов по изысканию и изучению лекарственных средств синтетического происхождения.

По биохимии с обобщающим докладом выступил П. А. Ш е р ш н е в (Иркутск). Он познакомил конференцию с закономерностями распределения радиоактивных изотопов фосфора и серы в органах лабораторных животных и с ролью в этом нервной системы.

Размер статьи не позволяет упомянуть о многих других докладах.

На конференции также обсуждались доклады научно-методического характера и ряд организационных вопросов; был отмечен ряд недочетов в работе научных работников Сибири.

Работа конференции проходила при высокой активности ее участников. Отдельные доклады подверглись серьезной товарищеской критике.

Важной особенностью проведенной конференции является то, что на ней были представлены работы коллективов кафедр сибирских вузов, имеющих определенное направление, целеустремленно разрабатывающих отдельные проблемы.

Положительным фактом нужно считать выступления с докладами молодых научных работников и студентов.

Конференция сыграла большую роль в объединении сил сибирских физиологов, биохимиков и фармакологов.

Поступило 25 II 1958.

НЕКРОЛОГ

НИКОЛАЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ЮДЕНИЧ

(1900—1958)

12 февраля 1958 г. в расцвете сил скончался заведующий Кафедрой физиологии Смоленского медицинского института профессор Николай Александрович Юденич.

Н. А. родился в 1900 г. на Смоленщине, в селе Шестаково. В 1925 г. он окончил Медицинский факультет Смоленского университета. Научную деятельность Н. А. начал еще студентом на Кафедре физиологии под руководством Д. С. Воронцова. На этой кафедре он прошел путь от

препаратора и ассистента до профессора. В 1941 г. Н. А. защитил докторскую диссертацию.

В 1941—1944 гг., находясь в эвакуации, Н. А. работал в Сталинабаде и Махачкале. С 1944 г. он снова в Смоленске, в Медицинском институте, где вновь развернул интенсивную научную и педагогическую работу.

Перу Н. А. принадлежит 48 научных работ, которые являются значительным вкладом в физиологию нервной и мышечной систем.

Первые работы Н. А. посвящены изучению изменений возбудимости нерва у его поперечного разреза. В 1929 г. Н. А. установил, что в фазу локального парабриоза нерва, когда проводимость исчезла, нервный импульс повышает возбудимость нижней околопарабиотической области. Этот факт позже был переткрыт Ходжкином (в Англии). В 1930 г. Н. А. изучал феномен прелетов Фикка при раздражении нерва.

Оригинальные исследования рефлекторной фазы провел Н. А. совместно с Д. С. Воронцовым.

В сотрудничестве с Д. С. Воронцовым Н. А. впервые описал и изучил следовую электроотрицательность в нерве.

Много сил уделил Н. А. Юденич изучению проблемы передачи возбуждения с нерва на мышцу. Широко используя для этого метод перфузии икроножной мышцы лягушки разными растворами, Н. А. показал, что при алтерации р: звивается парабиотическое состояние двигательных нервных окончаний и расшифровал ряд особенностей этого состояния (суммация, торможение и т. п.). Опыты позволили Н. А. сделать заключение, что реакции мышцы на нервное раздражение и ацетилхолин не вполне совпадают. Мышечные волокна, утратившие способность реагировать на нервные импульсы, сохраняют чувствительность к ацетилхолину, и наоборот.

Н. А. обладал ярким педагогическим мастерством. Он заботливо растил молодые научные кадры. Н. А. вел общественную работу, был членом партбюро института, председателем Смоленского филиала Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов. За свои заслуги он был награжден орденом Ленина.

Н. А. был скромным, отзывчивым человеком, высокого душевного благородства и большого личного обаяния. Он пользовался любовью и уважением всех, знавших его.

П. О. Макаров, Е. П. Кесарева, Л. С. Рахмилевич

и И. Г. Трофимов.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр
Л. К. Данилова. Нарушение условного пищевого рефлекса на электрический ток после сшибок	505
В. Г. Будылин и Н. А. Левшинова. Состояние высшей нервной деятельности после экспериментальной травмы седалищного нерва	513
Б. С. Францен и А. И. Юсфин. Об изменениях цветоощущения в условиях гипоксии	519
Г. А. Наследов и В. Н. Филиппова. О нарушении координации двигательных центров человека при иммобилизации конечности	526
К. В. Сергеева. К вопросу о функции пищевого центра	534
О. И. Сукманский. Экскреция радиофосфора околоушной слюнной железой в норме и при нарушении ее иннервации	541
А. Г. Маркин. О влиянии статических напряжений на эвакуаторную деятельность желудка собак	548
А. Н. Тамбовцев. Новые данные о сокращениях кишечника	554
А. А. Лебедев. Изменение моторной периодической деятельности желудка при раздражении паренхимы почки	560
Ю. Н. Успенский и А. В. Афанасьева. Динамика белкового состава сыворотки крови и пищеварительных соков при экспериментальной лучевой болезни у собак	565
И. А. Владимиров. К вопросу о перизлектротонических и околопарабиотических потенциалах в нерве	570
А. В. Жирмунский. К вопросу о парабиотической природе реакции скелетных мышц млекопитающих на денервацию	577

Методика физиологических исследований

Д. А. Ильинский и В. И. Кузнецов. Методика определения некоторых гемодинамических показателей у собак в хроническом эксперименте	586
А. В. Квасницкий и В. А. Конохова. Прибор для количественного учета и кимографической регистрации слюноотделения у животных	590
Г. Адам. Методика изучения интероцептивных рефлексов при раздражении лоханки почки	593

Критика и библиография

Д. А. Бирюков, Ф. П. Ведяев, Т. М. Загорулько, А. И. Карамян. Крупный вклад в развитие сравнительной физиологии	595
---	-----

Научные съезды и конференции

А. И. Карамян. Проблемы механизмов образования временных связей (Третьи Гагрские беседы)	599
Н. К. Верещагин и Е. Ф. Ларин. Научная конференция Западно-Сибирского объединения физиологов, биохимиков и фармакологов	603

Некролог

П. О. Макаров, Е. П. Кесарева, Л. С. Рахмилевич и И. Г. Трофимов. Николай Александрович Юденич	606
--	-----

CONTENTS

	Page
L. K. Danilova. Disturbance of conditioned alimentary reflex to electrical current following conflicting experience	505
V. G. Budylin and N. A. Levshunova. Higher nervous activity after experimental injury to the sciatic nerve	513
B. S. Frantzen and A. I. Yusfin. Alterations of colour sensation under hypoxic conditions	519
G. A. Nasledov and V. N. Filippova. Disturbed coordination between motor centers in man as a result of limb immobilization	526
K. V. Sergeeva. Data on functioning of the alimentary center	534
O. I. Sukmanski. Excretion of radiophosphorus by the parotid salivary gland with normal and with impaired nerve supply	541
A. G. Markin. Influence of static effort upon emptying activity of the stomach in dogs	548
A. N. Tambovtzev. New data on intestinal contractions	554
A. A. Lebedev. Alteration of periodic motor activity of the stomach following stimulation of renal parenchyma	560
Y. N. Uspenski and A. V. Afanasieva. Variations of blood serum proteins and of digestive juices in dogs during experimental radiation disease	565
I. A. Vladimirova. Contribution to the problem of peri-electrotonic and peri-parabiotic nerve potentials	570
A. V. Zhirmunski. On the parabiotic nature of the reactions induced in mammalian skeletal muscle by denervation	577

Techniques of physiological experimentation

D. A. Ilinski and V. I. Kuznetsov. Determination of some haemodynamic indices in dogs under conditions of chronic experimentation	586
A. V. Kvasnitski and V. A. Konukhova. Apparatus for quantitative assay and kymographic record of salivation in animals	590
G. Adam. Technique for investigating interoceptive reflexes evoked by stimulation of renal pelvis	593

Reviews

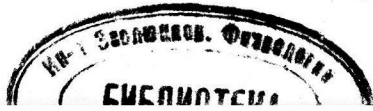
D. A. Biriukov, F. P. Vediaev, T. M. Zagorulko, A. I. Karamian. A substantial contribution to the development of comparative physiology	595
---	-----

Scientific events

A. I. Karamian. Problems concerned with formation of connections (Third symposium at Gagry)	599
N. K. Vereschagin and E. F. Larin. Union of physiologists, biochemists and Pharmacologists of West-Siberia	603

Obituary

P. O. Makarov, E. P. Kesareva, L. S. Rakhmievitch and I. G. Trofimov. Nicolai Alexandrovitch Yudenitch	606
--	-----



9 руб.

121 ФИЗИО

МАКЛИНА 32

Б. КЕ Н. ТА. ЭВОЛЮЦ. ФИЗ.

26 1.12

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 (½ 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; сокращения слов в таблицах не допускаются.

Рисунки, диаграммы, фотографии и т. п. посылаются при описи. Подписи к рисункам должны даваться на отдельном листе в двух экземплярах. Фото-снимки 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 иностранных. 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 статью.

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.

286 м