

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И. М. С Е Ч Е Н О В А



Том XLV, № 1

Я Н В А Р Ь



П-1

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Том XLV

№ 1857.



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1959

ЛЕНИНГРАД

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

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Главный редактор Д. А. Бирюков (Ленинград)

Зам. главного редактора Д. Г. Квасов (Ленинград)

Члены редакционной коллегии:

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

Отв. секретарь Ф. П. Ведяев (Ленинград)

ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ ПЛАНИРОВАНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

Д. А. Бирюков

Ленинград

В 1920 г. В. И. Лениным был создан первый в истории единый научный государственный план развития народного хозяйства молодой Советской республики. План явился обобщением современных ему достижений отечественной и зарубежной науки. В основу плана была положена электрификация страны. Подчеркивая важность плана ГОЭЛРО, В. И. Ленин назвал его второй программой партии.

С той поры, от первых лет строительства Советского государства и до наших дней, развитие советской науки органически переплелось с этапами планирования государственной экономики, строительства социализма и коммунизма в нашей стране.

В прошлом году было опубликовано постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР, где в связи с необходимостью составления перспективного семилетнего плана развития народного хозяйства подчеркивалось, что

«... важнейшим условием осуществления главной задачи перспективного плана является всемерное повышение производительности труда на базе непрерывного технического прогресса, освоения и широкого внедрения во все отрасли производства достижений передовой науки и техники. Новый перспективный план должен дать широкий простор для развития всех отраслей науки, теоретических исследований и новых крупных научных открытий».¹

В этом выдающемся документе снова высоко был поднят авторитет советской науки. Каждый ученый получил новые стимулы для своей работы и ясные перспективы практического приложения результатов своего труда.

Опубликованные недавно тезисы доклада товарища Н. С. Хрущева на XXI съезде КПСС отчетливо определяют пути и перспективы развития народного хозяйства и советской науки.

Разработанную партией программу развития народного хозяйства на предстоящее семилетие Н. С. Хрущев назвал величественной программой коммунистического строительства в нашей стране. Он подчеркнул, что семилетний план представляет собой новое яркое выражение ленинской генеральной линии партии на современном этапе коммунистического строительства.

Безграничные возможности открыты для развития научных исследований в советской стране. Многие выдающиеся победы науки и техники служат ярким подтверждением этого. Одним из убедительных примеров являются созданные у нас первые в мире искусственные спутники земли.

¹ Известия, № 229 (12536), 1957.

Однако не на всех участках научной работы мы имеем равноценные успехи. Это замечание следует отнести и к физиологии. Нужно со всей резкостью оттенить недостатки нашей работы, может быть именно потому, что недавно физиологическая наука получила высокую общественную оценку.

«Неоспоримы успехи советской науки в области химии, металлургии, энергетики, автоматики, биологии, физиологии, медицины и многих других отраслей знаний. Но перед советскими учеными стоит много новых сложных задач».¹

Одной из таких значительных задач является назревшая необходимость активного планирования физиологических исследований в стране с тем, чтобы в самые короткие сроки обеспечить наибольшие успехи в развитии важнейших разделов физиологической науки. Несмотря на то, что подобные попытки имели место уже давно, нельзя считать, что мы добились достаточно удовлетворяющих результатов. Огромные материально-организационные и кадровые ресурсы, которыми обеспечивает нас государство, еще полностью не возмещаются итогами научных исследований. Государство вправе ожидать и использовать их в народном хозяйстве.

«. . . необходимой теоретической предпосылкой для подъема медицинской науки, а также для сельскохозяйственных наук является развитие биологии. Значение комплекса биологических наук будет особенно возрастать по мере использования в биологии достижений физики и химии».

Эти замечательные слова из тезисов доклада Н. С. Хрущева на XXI съезде КПСС полностью освещают перспективы развития прогрессивной физиологии. Они предупреждают физиологов от возможностей неправильного отрыва нашей науки от широких общебиологических предпосылок. История показывает, что попытки «профессионализации» той или иной биологической дисциплины, например медицинской, становились в конце концов препятствием на пути ее развития. В этом смысле боязнь «биологизации» физиологии выглядит по меньшей мере странно. Нельзя забывать, как много было сделано для медицины не медиками. Достаточно вспомнить имена Л. Пастера, В. К. Рентгена, супругов Кюри, И. И. Мечникова, Н. Е. Введенского и многих других. Вместе с тем приведенные выше слова из тезисов подчеркивают невозможность развития передовой физиологии вне ее органической связи с физикой и химией.

Планирование экономики и науки в нашем государстве осуществляется на благо человека. Этой основной задаче надо подчинить проблематику и направленность физиологических исследований.

Задачи продуманного перспективного планирования исследований по физиологии возникают со всей остротой. Я имею в виду их координацию в общегосударственном масштабе. Следует сослаться на пример уже делавшихся попыток в этом направлении.

Так, еще в 1933 г. на страницах нашего журнала появилась серия статей и отчетов о докладах на имевшей место специальной конференции, посвященной проблемам планирования физиологии, биохимии, фармакологии и других смежных областей.²

В своем докладе «Основные проблемы физиологии животных и человека во вторую пятилетку» Л. А. Орбели указывал, что такая конференция по планированию наук, как наша, созывается впервые, не только у нас, но и во всем мире. Конференция правильно оценила успешные моменты в работе, определила ее недостатки и указала перспективы дальнейшего развития. Это все не могло не иметь определенного положительного влияния на ход дальнейшего развития дела.

¹ Правда, № 307 (14701) от 3 X 1958.

² Физиологический журнал СССР, т. 16, в. 2, 1933.

В последние годы АН и АМН СССР возобновили обсуждение вопросов о задачах и способах планирования физиологических исследований.

Не имея возможности остановиться исчерпывающе на всей совокупности относящихся сюда вопросов, мы ставим себе задачей коснуться лишь некоторых из них.

Выступая на Первой конференции по планированию физиологии и отмечая ее несомненные успехи, обеспечившие ей в некоторых областях ведущее положение в мировой науке, акад. Л. А. Орбели четверть века назад вместе с тем отмечал «неравномерности в развитии отдельных сторон физиологического исследования, граничащие с полным отсутствием разработки некоторых проблем, имеющих исключительно большое теоретическое значение». Он подчеркнул, в частности, отставание биофизического направления в физиологии. К сожалению, и в настоящее время мы вынуждены констатировать те же недостатки в состоянии нашей науки.

Блестящие успехи точных естественных наук, определяющие весь ход развития естествознания, требуют и от физиологии органического контакта с передовой физикой, химией и техникой в широком смысле этого понятия.

Кл. Бернар как-то говорил, что большая часть вопросов науки была разрешена при помощи изобретения аппаратов. Человек, открывший новые приемы исследования или продумывающий новые инструменты, часто делает, по его мнению, больше, чем самый глубокий философ и самый могучий обобщающий ум.

Если даже признать, что Кл. Бернар несколько излишне усиливает вторую часть своего положения, все же он прав, подчеркивая роль техники в исследованиях. В первую очередь это следует отнести к роли современной электроники в физиологии.

Развитие советской физиологии характеризуется крупным принципиального значения вкладом отечественных физиологов в мировую науку. Это в первую очередь связано с формированием и развитием выдающихся физиологических школ И. М. Сеченова, Н. Е. Введенского, И. П. Павлова, А. А. Ухтомского, Л. А. Орбели, К. М. Быкова, П. С. Купалова, И. С. Бериташвили и др. В результате исследований этих школ оригинальными и руководящими направлениями советской физиологии стали принципы нервизма и эволюционной физиологии, и главное внимание советских физиологов сконцентрировалось вокруг этих идей. Частная тематика по проблемам физиологии центральной нервной системы и нервной регуляции функций заполнила интересы большинства советских физиологов.

После физиологии нервной системы довольно большое внимание уделялось изучению функций пищеварительного аппарата. Вместе с тем теоретическая и практическая медицина настоятельно нуждались в решении многих вопросов, относящихся к функциям систем кровообращения, дыхания, экскреции, крови и лимфы. Хотя и обширные, но несколько односторонне представляемые результаты исследований нервной регуляции этих функций не могли удовлетворить всех вопросов.

Разработка проблем высшей нервной деятельности и кортико-висцеральных отношений за последние 8 лет обогатили науку рядом важных фактов как в теоретическом, так и в научно-практическом отношениях. Вместе с тем необходимо отметить, что некоторые недочеты в развитии физиологии оказались не устраненными, что проявилось в дальнейшем в сужении тематики физиологических исследований.

Об этом свидетельствуют материалы VIII-го Всесоюзного съезда физиологов в 1955 г. В многочисленных докладах, представленных на этом съезде лишь по проблемному принципу, только относительно небольшая часть их была посвящена физиологии вегетативных систем. Об этом же

говорят многочисленные статьи-обзоры, помещенные в разных медицинских журналах, посвященных 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции. В них едва можно найти среди обширных текстов лишь десятки строк, посвященных успехам физиологии внутренних органов.

Передовая статья журнала АМН СССР «Бюллетень экспериментальной биологии и медицины» в специальном юбилейном выпуске (№ 10, стр. 9, 1957) достаточно выразительно оценивает состояние вопроса.

«Надо, однако, заметить, что углубленное внимание физиологов, — читаем мы там, — к проблеме нервной регуляции кровообращения несколько затормозило развитие проблем „чистой“ гемодинамики, которые не получили заметного развития». Подобная оценка дается в этой же статье и положению проблемы физиологии почек. Если бы специальному обзору было подвергнуто состояние физиологических исследований других функций организма, можно утверждать, что заключения по ним не разошлись бы с вышеприведенными.

Мы не имеем возможности последовательно сравнить советские и зарубежные работы, касающиеся физиологии основных функций организма. Однако можно утверждать, что изучение ряда частных вопросов физиологии отдельных органов представлено в иностранной литературе систематичнее и разностороннее.

В связи с этим возникает как первоочередная задача необходимость расширения изучения основных физиологических функций на современном техническом уровне. Не ослабляя изучения функции больших полушарий, в особенности современными биофизическими методами, весьма важно усилить разработку вопросов общей физиологии нервной системы и, в частности, подкорковых образований. Требуется дальнейшего исследования громадная область физиологии клетки. Функции сердечно-сосудистой системы (в частности, в условиях высотных и космических полетов), пищеварения, дыхания, водного и солевого обмена, теплообмена, мышечной физиологии должны привлечь в ближайшие годы самое пристальное внимание советских физиологов. Основой этих исследований должны быть эволюционные идеи.

Сказанное не умаляет значения исследований по нервной и особенно гуморальной, в том числе гормональной регуляции.

Тезисы ЦК КПСС и Совета Министров СССР «Об укреплении связи школы с жизнью и о дальнейшем развитии системы народного образования в стране» с особой остротой выдвигают перед нами задачу всемерного развития физиологии труда. Ослабленные за последние годы исследования в этом направлении должны быть значительно оживлены. Виднейшее место среди них должна занять физиология юношеского труда, так как огромные массы юношей и девушек на втором этапе обучения должны будут обратиться к профессиональному труду.

Выше указаны лишь отдельные из многочисленных важнейших задач, возникающих перед наукой в связи с государственным семилетним планом на 1959—1965 гг. В заключение нельзя не подчеркнуть особой важности неустанной методологической борьбы за идейную чистоту нашей науки, за развитие ее на философской основе марксизма-ленинизма.

PROBLEMS TO BE FACED IN PLANNING FOR PHYSIOLOGICAL SCIENCE

By D. A. Biriukov

Leningrad

АНАЛИЗ ОКОЛЬНЫХ АФФЕРЕНТНЫХ ПУТЕЙ ИНТЕРОЦЕПТИВНЫХ РЕФЛЕКСОВ С ОРГАНОВ ТАЗА

И. А. Булыгин, К. Ф. Зорина-Цикина и М. П. Кульвановский

Институт физиологии АН БССР, Минск

В результате изучения афферентных путей интероцептивных рефлексов с желудка (Булыгин, 1949, 1952, 1955), мочевого пузыря (Булыгин и Зорина-Цикина, 1956; Кульвановский, 1958, и др.) и прямой кишки (Кульвановский, 1957) в соответствии с некоторыми клиническими (Foerster, 1927; Leriche, 1937; Маркелов, 1938, и др.) и морфологическими (Плечкова, 1948; Крохина, 1949, 1951; Григорьева, 1954; Голуб, 1949, 1953, и др.) данными нами было сделано заключение о множественности афферентных путей внутренних органов, снабженных как прямыми (основными), так и непрямыми (окольными, побочными, дополнительными) афферентными путями (Булыгин, 1952, 1956).

Вместе с тем при помощи метода условных рефлексов было установлено, что у животных с полностью перерезанным и даже частично удаленным спинным мозгом по окольным афферентным путям может осуществляться функциональная связь интероцепторов с корой больших полушарий головного мозга (Булыгин, 1956; Булыгин и Щанникова, 1957; Якимович, 1957, 1958, и др.).

Задача настоящей работы — дать экспериментально физиологический анализ окольных афферентных путей внутренних органов, в частности мочевого пузыря и прямой кишки.

МЕТОДИКА

Работа выполнялась в острых опытах на собаках в условиях морфин-хлороформ-эфирного наркоза.

Изучались интероцептивные рефлексy на кровяное давление в сонной артерии, дыхание и движения головы собаки до и после перерезки различных нервных стволов. Рефлексy вызывались растяжением мочевого пузыря или прямой кишки. Как и в наших предыдущих опытах (Булыгин и Зорина-Цикина, 1956), степень растяжения варьировалась от 100 до 300—400 мл воздуха, вводимого в баллон, находящийся в мочевом пузыре или прямой кишке.

Для выполнения поставленной задачи мы применяли два приема исследования. На первых порах, чтобы проверить роль того или иного нервного ствола или сплетения как окольного афферентного пути интероцептивных рефлексy, мы перерезали (или другим способом денервировали) указанный ствол или сплетение в отдельности, не затрагивая при этом других проводников, и наблюдали за изменениями интероцептивных рефлексy. Такой способ выключения отдельных нервных образований, роль которых как окольных путей необходимо было выяснить, не привел к желательному результату, хотя и позволил накопить ценный материал по интересующему нас вопросу.

Более успешным (хотя методически и несколько более трудным) оказался другой прием исследования. Он заключается в том, что после контрольных проб с растяжением мочевого пузыря или прямой кишки перерезаются или денервируются все возможные нервные проводники, за исключением одного, роль которого как

окольного афферентного пути выясняется в данной серии опытов. Перивоскулярные нервные сплетения, например, денервировались путем обертывания сосудов марлей, смоченной в 40%-м растворе формалина. Через 60—90 мин. после указанных перерезок пробы с растяжением повторяются. Если в этом случае интероцептивные рефлексы сохраняются, а после перерезки этого последнего проводника исчезают, — то это является прямым доказательством того, что в данном проводнике имеются афферентные волокна, передающие интероцептивные импульсы в ц. н. с.

Таким способом была проверена роль различных нервных образований в проведении интероцептивных импульсов с органов таза, а именно: блуждающих и чревных нервов, симпатических цепочек, экстрамуральных ганглиев и сплетений брюшной полости, нервных сплетений кровеносных сосудов и мочеточников, а также тазовых и подчревных нервов, в которых давно уже доказано наличие афферентных волокон мочевого пузыря и прямой кишки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Известно, что афферентные волокна мочевого пузыря и прямой кишки вступают в спинной мозг в крестцово-поясничном отделе (Langworthy, Murphy, 1939; Никитин, 1947; Плечкова, 1948; Голуб и Хейнман, 1956; Крохина, 1951, и др.).

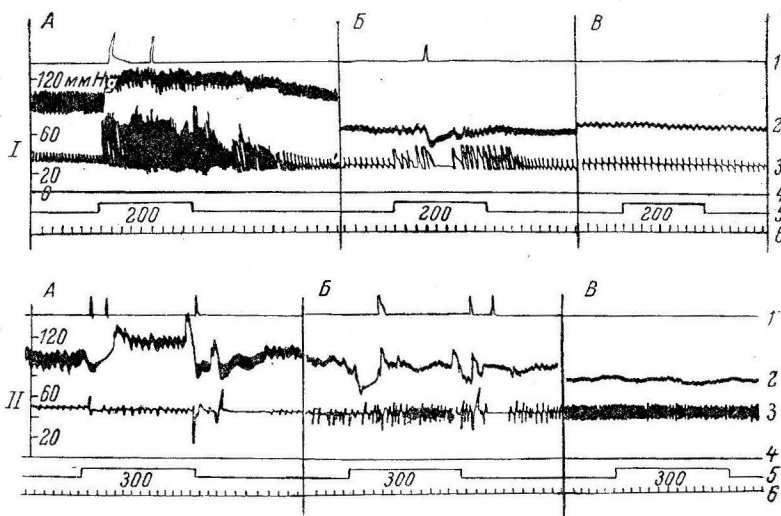


Рис. 1. Влияние растяжения мочевого пузыря (I) и прямой кишки (II) на движения головы собаки (I), кровяное давление в сонной артерии (2) и дыхание (3).

A — в контроле; B — после перерезки спинного мозга и симпатических цепочек в поясничной области, чревных и подчревных нервов, мочеточников (остаются нетронутыми нервные сплетения кровеносных сосудов органов таза); B — после денервации кровеносных сосудов формалином. 4 — нулевая линия, 5 — отметка растяжения полых органов (цифрами обозначено количество воздуха в мл, вводимого в баллон), 6 — отметка времени (5 сек.).

I — опыт 27 VI 1957; II — опыт 27 V 1957.

Однако в нашей лаборатории было установлено, что у собак с перерезанным на границе грудного и поясничного отделов спинным мозгом сохраняются интероцептивные влияния на кровяное давление в сонной артерии, дыхание, движения головы, вызываемые растяжением мочевого пузыря и прямой кишки. Сохраняются они и после дополнительной перерезки у таких животных симпатических цепочек в поясничной области, а также тазовых и подчревных нервов. Это и явилось физиологическим основанием заключения о том, что органы таза (как и другие органы) снабжены не

только прямыми (основными), но и непрямыми (окольными, дополнительными) афферентными путями, вступающими в ц. н. с. в отдаленных (впереди расположенных) ее сегментах.

Можно было предположить, исходя из указанных опытов, а также из приведенных выше клинических и морфологических данных, что наблюдаемые в этом случае интероцептивные рефлексы обеспечиваются афферентными волокнами, идущими вверх и вперед по периваскулярным нервным сплетениям. Опыты подтвердили это предположение (рис. 1).

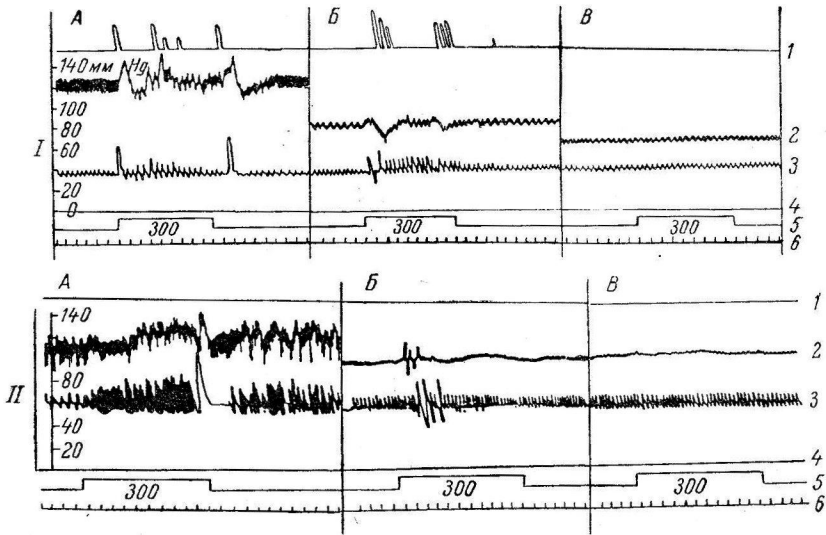


Рис. 2 Влияние растяжения мочевого пузыря (I) и прямой кишки (II) на движения головы собаки, кровяное давление в сонной артерии и дыхание.

A — в контроле; B — после перерезки спинного мозга в поясничной области, чревных нервов, мочеточников и денервации сосудов формалином (остаются нетронутыми симпатические цепочки, тазовые и подчревные нервы); B — после дополнительной перерезки симпатических цепочек в поясничной области. I — опыт 18 VI 1957; II — опыт 3 VI 1957.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Из рис. 1 видно, что наблюдаемые при растяжении мочевого пузыря и прямой кишки движения головы собаки, изменения кровяного давления и дыхания (рис. 1, A) сохраняются после нарушения всех нервных связей указанных органов (у собак перерезаются тазовые, подчревные и чревные нервы, спинной мозг и симпатические цепочки в поясничной области, мочеточники), за исключением нервных сплетений сосудов, питающих указанные органы (рис. 1, B). Если же денервировать сосуды путем обертыивания брюшной аорты и задней полой вены в поясничной области марлей, смоченной в 40%-м растворе формалина, то рефлексy исчезают и больше не восстанавливаются (рис. 1, B).

Чтобы проверить роль симпатических цепочек как окольных афферентных путей органов таза, после контрольных проб с растяжением мочевого пузыря или прямой кишки (рис. 2, A) у собак денервировались указанным выше способом сосуды и перерезались все перечисленные выше нервные стволы. Оставались нетронутыми лишь симпатические цепочки, а также тазовые и подчревные нервы. Рефлексy в этом случае сохранялись, хотя и были слабее выражены, чем в контроле (рис. 2, B). После

дополнительной перерезки симпатических цепочек в поясничной области интероцептивные рефлексы всегда исчезали (рис. 2, В).

Если в этих условиях опыта сохранить нетронутыми симпатические цепочки и тазовые нервы, а перерезать подчревные нервы, то рефлексы исчезают (рис. 3, I). Если же перерезать тазовые нервы, а оставить нетронутыми подчревные нервы и симпатические цепочки, то рефлексы сохраняются. Они исчезают лишь после дальнейшей перерезки подчревных нервов (рис. 3, II).

Из рис. 2 и 3 следует, что от передних отделов спинного мозга к органам таза афферентные волокна идут и по симпатическим цепочкам; причем эти

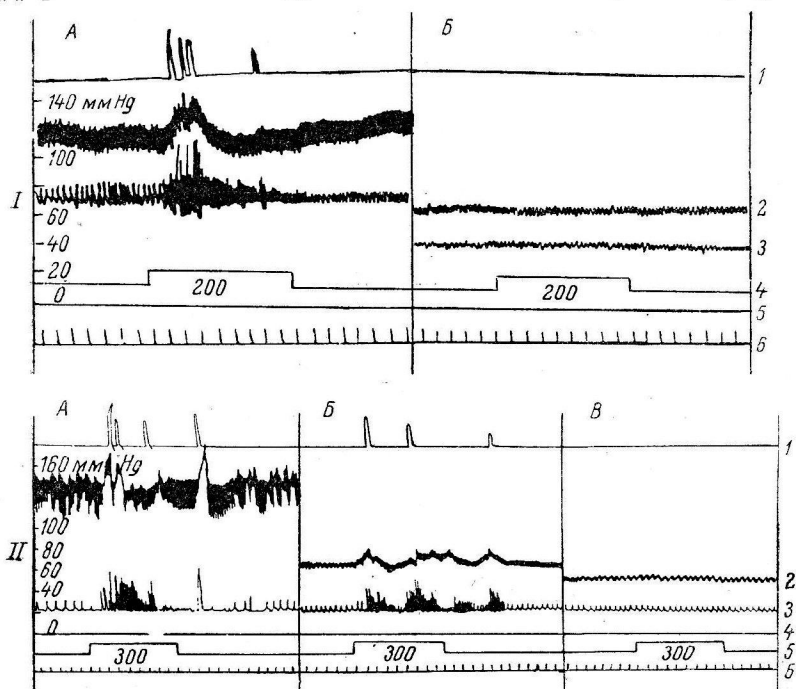


Рис. 3. Влияние растяжения мочевого пузыря на движения головы собаки, кровяное давление в сонной артерии и дыхание.

I: А — контроль; В — после перерезки спинного мозга, чревных и подчревных нервов, мочеточников и денервации сосудов (остаются нетронутыми симпатические цепочки и тазовые нервы). II: А — контроль; В — после перерезки спинного мозга, чревных и тазовых нервов, мочеточников и денервации сосудов (сохраняются симпатические цепочки и подчревные нервы); В — после перерезки подчревных нервов. I — опыт 6 VI 1957; II — опыт 19 IV 1957.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

волокна доходят до мочевого пузыря и прямой кишки по подчревым нервам. Через тазовые нервы они к указанным органам, по-видимому, не доходят.

Таким же приемом была доказана роль чревных нервов и экстрамуральных ганглиев и сплетений брюшной полости как окольных афферентных путей мочевого пузыря и прямой кишки (рис. 4).

Из рис. 4 видно, что наблюдаемые в контроле при растяжении указанных органов рефлекторные движения головы, изменения кровяного давления и дыхания (рис. 4, А) сохраняются после денервации сосудов, после перерезки мочеточников, спинного мозга и симпатических цепочек в поясничной области, но при условии сохранения интактными чревных и под-

чревных нервов (рис. 4, *Б*). Если же затем перерезать либо подчревные, либо чревные нервы, то описанные интероцептивные рефлекс исчезают (рис. 4, *В*).

Отсюда следует, что часть имеющихся в чревных нервах афферентных волокон может достигать органов таза и обеспечивать осуществление интероцептивных рефлекс, берущих начало в указанных органах. Дальнейшими опытами установлено, что эти волокна (как и отмеченные афферентные волокна симпатических цепочек) достигают мочевого пузыря и прямой кишки по подчревым нервам. Тазовые нервы в этом участия не принимают.

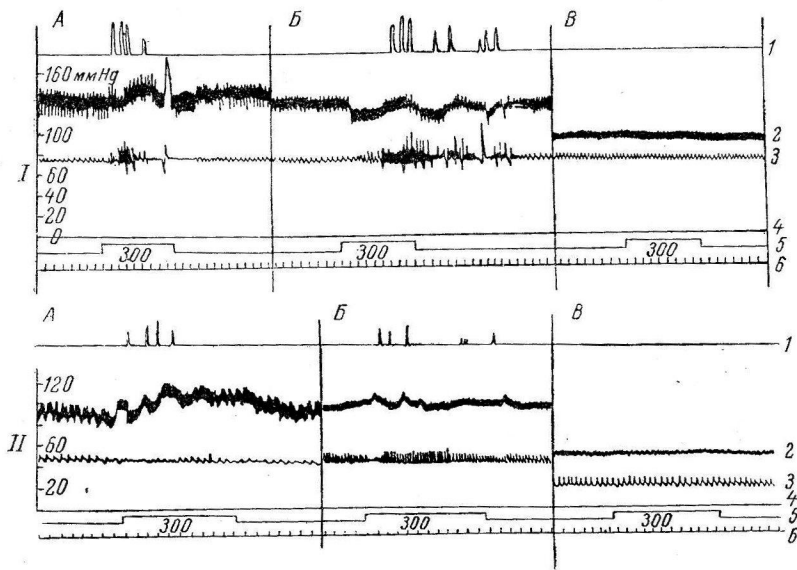


Рис. 4. Влияние растяжения мочевого пузыря (I) и прямой кишки (II) на движения головы собаки, кровяное давление в сонной артерии и дыхание.

А — в контроле; *Б* — после перерезки спинного мозга, симпатических цепочек в поясничной области, мочеточников и денервации сосудов (сохраняются чревные, подчревные и тазовые нервы); *В* — после дополнительной перерезки чревных нервов. I — опыт 7 V 1957; II — опыт 31 V 1957.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

От чревных нервов к подчревым указанные афферентные волокна идут по экстрамуральным ганглиям и сплетениям брюшной полости, начиная от солнечного сплетения и кончая, по-видимому, нижним брыжжечным ганглием и сплетением. Все другие пути их следования нашими условиями опытов исключались.

Таким же способом было установлено, что от мочевого пузыря окольные афферентные пути могут идти по нервным сплетениям мочеточников и что афферентные волокна блуждающих нервов не доходят до мочевого пузыря, но доходят до прямой кишки.

Мы изучали также описанные интероцептивные рефлекс с мочевого пузыря и прямой кишки в условиях полного нарушения всех окольных афферентных путей указанных органов и сохранения лишь прямых (основных) афферентных путей, идущих в крестцово-поясничную область спинного мозга, либо только по подчревым (рис. 5, I), либо по тазовым (рис. 5, II) нервам. В этом случае сохранялся нетронутым и спинной мозг,

в котором идут восходящие внутрицентральные пути, являющиеся продолжением прямых афферентных путей органов таза.

Как и следовало ожидать, в этих условиях рефлексы сохранялись (рис. 5, *Б, I, II*). Они исчезали либо после перерезки подчревных (рис. 5, *Б, I*) и тазовых (рис. 5, *Б, II*) нервов, при сохранении спинного мозга, либо после перерезки спинного мозга, при сохранении указанных нервов органов таза.

Важно отметить, что в условиях острых опытов интероцептивные рефлексы, передающиеся по отдельным п р я м ы м афферентным путям,

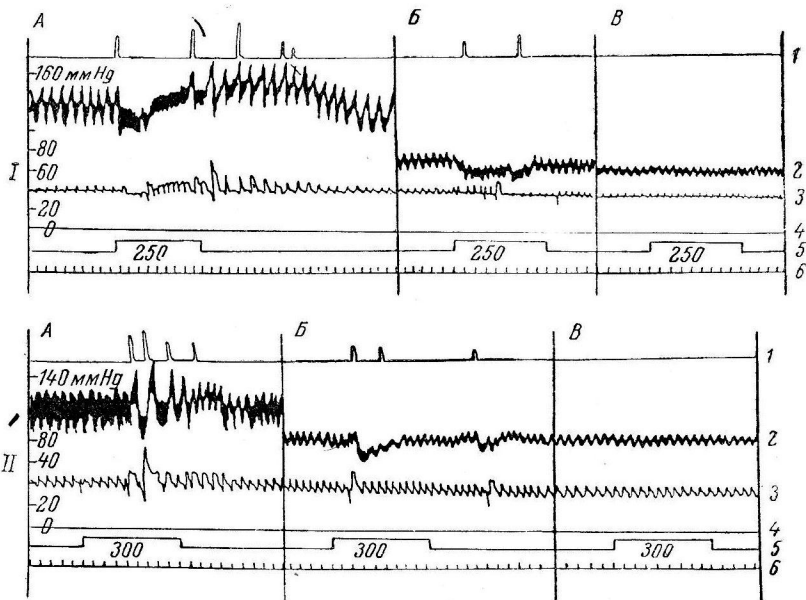


Рис. 5. Влияние растяжения мочевого пузыря на движения головы собаки, кровяное давление в сонной артерии и дыхание.

I: *A* — в контроле; *Б* — после перерезки тазовых и чревных нервов, симпатических цепочек в поясничной области, мочеточников и денервации сосудов (сохраняются нетронутыми подчревные нервы и спинной мозг); *В* — после перерезки подчревных нервов. *II*: *A* — в контроле; *Б* — после перерезки чревных и подчревных нервов, симпатических цепочек в поясничной области, мочеточников и денервации сосудов (сохраняются нетронутыми тазовые нервы и спинной мозг); *В* — после перерезки тазовых нервов. *I* — опыт 9 X 1957; *II* — опыт 11 X 1957.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

были не лучше (а нередко и хуже) выражены, чем такие же интероцептивные рефлексы, передающиеся по отдельным о к о л ь н ы м афферентным путям (ср. рис. 5 с рис. 1—4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подробный экспериментально-физиологический анализ афферентных путей интероцептивных рефлексов, вызываемых растяжением мочевого пузыря и прямой кишки, дал нам возможность предложить новую схему афферентной иннервации органов таза (рис. 6).

Из рис. 6 видно, что от мочевого пузыря и прямой кишки по тазовым (1) и подчревным (2) нервам в крестцово-поясничную область спинного мозга вступают два прямых (основных) афферентных пути. Кроме того,

к расположенным впереди отделам спинного мозга (выше поясничной области) от указанных органов внецентральнo идут три окольных (непрямых, побочных, дополнительных) афферентных пути. Один из них идет по периваскулярным нервным сплетениям (3), другой по симпатическим цепочкам (4), третий по экстрамуральным ганглиям и сплетениям брюшной полости и затем по чревным нервам (5). К мочевому пузырю афферентные волокна, образующие его окольные афферентные пути, идут также по нервным сплетениям мочеточников.

Приведенная схема вместе с тем показывает, что тазовые нервы образуют лишь прямые (1) афферентные пути мочевого пузыря и прямой кишки, а подчревные — и прямые (2) и окольные (4, 5).

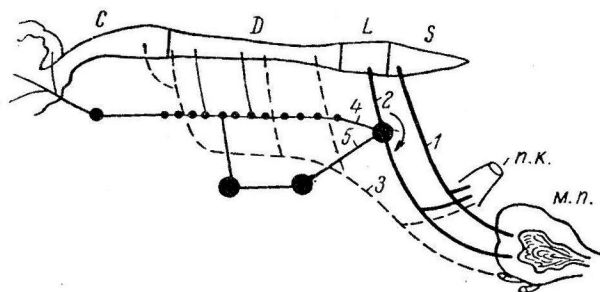


Рис. 6. Схема афферентной иннервации органов таза (мочевого пузыря — м. п. и прямой кишки — п. к.). Прямые (основные) афферентные пути, идущие в тазовых (1) и подчревных (2) нервах; непрямые (окольные, дополнительные, побочные) афферентные пути, идущие в нервных сплетениях сосудов (3), в симпатических цепочках (4), а также в экстрамуральных ганглиях и сплетениях брюшной полости и затем в чревных нервах (5). Буквами C, D, L, S обозначены отделы спинного мозга.

Нам кажется, что предложенная схема имеет принципиальное значение для понимания механизмов афферентной иннервации всех внутренних органов, что подтверждается нашими другими данными, касающимися афферентных путей интероцептивных рефлексов с желудка (Булыгин, 1952) и тонкого кишечника (Зорина-Цикина, 1958 — рукопись). Это, однако, не исключает того, что в других внутренних органах имеются свои особенности хода и распределения афферентных проводников, обусловленные как топографией органа, так и его функциональными особенностями.

Приведенные в статье экспериментальные данные вместе с тем предупреждают возможные возражения методического характера, связывающие описанные нами рефлексy с раздражением рецепторов брюшного пресса или впереди расположенных внутренних органов, а не органов таза. Подтверждением указанного заключения является то обстоятельство, что изучавшиеся нами интероцептивные рефлексy наблюдались при сохранении хотя бы одного из описанных окольных или прямых афферентных путей; они исчезали с выключением этого последнего пути, несмотря на такое же растяжение мочевого пузыря или прямой кишки, производимое в брюшной полости.

Мы считаем, в согласии с упоминавшимися морфологическими данными, что окольные афферентные пути органов таза состоят прежде всего из висцерально-соматических афферентных волокон, являющихся отростками афферентных клеток впереди расположенных межпозвоночных спинальных

ганглиев. Доказательством этого является их способность осуществлять пусковые интероцептивные влияния на скелетные мышцы шеи и головы, т. е. пусковые висцеро-моторные рефлексy, рефлекторная дуга которых целиком связана с цереброспинальной нервной системой (Wernoe, 1925; Булыгин, 1949). Как показывают данные нашей лаборатории, эти волокна органов таза могут вступать в спинной мозг даже выше его грудного отдела, что согласуется с морфологическими наблюдениями Е. М. Крохиной.

Однако у нас имеются основания полагать, что в образовании окольных путей интероцептивных рефлексов принимают также участие симпатические афферентные висцеральные волокна, являющиеся отростками клеток второго типа по Догелю (Булыгин, 1949, 1952, 1955; Булыгин и Зорина-Цикина, 1956), что согласуется с другими литературными данными (Соковнин, 1877; Разенков, 1926; Гугель-Морозова, Душко и Синельников, 1935; Иванов, 1937, и др.). По-видимому, клетки второго типа Догеля, как афферентные симпатические клетки, соединяясь с симпатическими нейронами экстрамуральных ганглиев брюшной полости и симпатических цепочек, образуют длинные цепи симпатических нейронов, по которым от внутренних органов, в частности от мочевого пузыря и прямой кишки, могут передаваться интероцептивные влияния к другим отделенным органам, а также к впереди расположенным отделам ц. н. с.

Такие симпатические афферентные пути удастся иногда отделить в чистом виде без примеси к ним висцерально-соматических афферентных волокон. В этом случае раздражение интероцепторов (в частности рецепторов желудка) сопровождается эффектами лишь корригирующих интероцептивных влияний (т. е. трофических влияний — по И. П. Павлову, или адаптационно-трофических — по Л. А. Орбели) на двигательные и слюноотделительные аппараты животного (Булыгин, 1949, 1952, 1955).

Чаще же всего висцерально-соматические и симпатические афферентные волокна переслаиваются.

Нам кажется, что описанные выше данные вносят новое в понимание механизмов деятельности внутренних анализаторов, механизмов висцеральной боли, а также компенсаторной функции нервной системы.

ВЫВОДЫ

1. Острые опыты на собаках показали, что афферентные волокна, образующие окольные афферентные пути мочевого пузыря и прямой кишки, проходят вверх и вперед: а) по нервным сплетениям сосудов, питающих эти органы, б) по симпатическим цепочкам, в) по экстрамуральным ганглиям и сплетениям брюшной полости и затем по чревным нервам. К мочевому пузырю, кроме того, они могут идти по нервным сплетениям мочеточников.

2. Каждый из указанных окольных афферентных путей в отдельности может осуществлять интероцептивные рефлексy с мочевого пузыря и прямой кишки на кровяное давление в сонной артерии, дыхание и скелетные мышцы головы и шеи.

ЛИТЕРАТУРА

- Булыгин И. А., Тр. ВММА, 17, 63, 1949; О закономерностях и механизмах влияний с интероцепторов на рефлекторную деятельность спинного мозга и головного мозга. Дисс. Л., 1952; Физиолог. журн. СССР, 41, № 5, 635, 1955; Тез. докл. 17 совещ. по пробл. в. н. д., Л., 28, 1956.
- Булыгин И. А. и К. Ф. Зорина-Цикина, Тр. Инст. физиолог. АН БССР, 1, 129, 1956.
- Булыгин И. А. и З. Д. Щанникова, ДАН СССР, 114, № 5, 1120, 1957; Тр. Инст. физиолог. АН БССР, 11, 177, 1958.
- Голуб Д. М., сб. «Вопр. морфолог. периферическ. нервной системы», в. 1, 7, 1949; в. 2, 5, Изд. АН БССР, 1953.

- Голуб Д. М. и Ф. Б. Хейнман, Тр. Инст. физиолог. АН БССР, *I*, 144, 1956.
- Григорьева Т. А. Иннервация кровеносных сосудов. М., 1954.
- Гугель-Морозова Т. П., Д. Н. Душко и Е. И. Синельников, Физиолог. журн. СССР, *19*, 444, 1935.
- Иванов И. Ф., Тр. Татарского научно-исслед. инст. теоретич. и клинич. мед., *4*, 262, 1937.
- Крохина Е. М., Рефераты научно-исслед. работ, № 7, М., 1949; Тр. 5-го Всесоюзн. съезда анатом. гистолог. и эмбриолог., 1951.
- Кульвановский М. П., Тез. докл. научн. сессии Инст. физиолог. АН БССР, Минск, 50, 1957; Тр. Инст. физиолог. АН БССР, *II*, 220, 1958.
- Маркелов Г. И. Заболевания вегетативной нервной системы. Одесса, 1938.
- Никитин А. А. Дистрофические процессы в органах и тканях после травмы спинальных ганглиев. Дисс. Л., 1947.
- Плечкова Е. К., сб. «Морфология чувствительной иннервации внутренних органов», М., 163, 1948.
- Разенков И. П., Журн. exper. биол. и мед., *1*, 65, 1926.
- Соковнин Н. М., Изв. и учен. зап. Казанск. университета, *44*, № 4—6, 1877.
- Якимович Р. А., Весті Академії наук БССР, сер. біялагічн. навук, № 1, 145, 1957; Тр. Инст. физиолог. АН БССР, *II*, 188, 1958.
- Foerster O. Die Leit bahnen des Schmerzgefühls und Chirurgische Behandlung der Schmerzzustände. Berlin—Wien, 1927.
- Langworthy O., E. Murphy, Journ. comp. neurol., *71*, 3, 1939.
- Leriche R. La chirurgie de la douleur. Paris, Masson, 1937.
- Wernoe Th., Pflüg. Arch., 210, 1, 1925.

Поступило 22 III 1958.

A STUDY OF THE AFFERENT PATHS FOR INTEROCEPTIVE REFLEXES FROM PELVIC VISCERA

By *I. A. Bulygin, K. F. Zorina-Tzikina and M. P. Kulvanovski*

From the Institute of Physiology, BSSR Academy of Sciences, Minsk

As a result of previous investigations (supported by clinical and morphological data) of afferent paths for interoceptive reflexes from stomach, urinary bladder and rectum, these viscera had been shown to be provided with both direct (main) and indirect (collateral, accessory, supplementary) afferent pathways.

Collateral (extra-central) afferent paths from bladder and rectum have now been traced over nerve plexuses of the blood vessels supplying these viscera, along sympathetic chains, through extra-mural abdominal ganglia and plexuses, and further — along splanchnic nerves.

A modified diagram of the afferent innervation of pelvic viscera, based upon the results of the present investigation, has been suggested.

ОБ АНАЛИЗЕ ТАК НАЗЫВАЕМЫХ ИНДИФФЕРЕНТНЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ ПО ДАННЫМ ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАММЫ ЧЕЛОВЕКА

Ю. Г. Кратин

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

«Инди́фферентными» раздражителями обычно принято называть такие раздражители, которые в данный момент для организма не имеют никакого специального сигнального значения и вызывают лишь безусловную ориентировочную реакцию. Считается, что ориентировочная реакция быстро угасает, и, таким образом, инди́фферентный раздражитель как будто бы перестает действовать на нервную систему.

Но можно ли вообще говорить о существовании инди́фферентных раздражителей в полном смысле этого слова? Вопрос является законным тем более, что уже несколько лет назад К. М. Быковым была высказана мысль, что всякий рефлекс по своей природе является безусловно-условным, и что если и встречаются безусловные рефлексy в чистом виде, то только в первый момент после рождения организма (Быков, 1953). Отсюда следует, что любой раздражитель в какой-то мере имеет сигнальное значение и не может расцениваться как инди́фферентный.

В сравнительно небольшом числе работ, специально посвященных изучению ориентировочных реакций, вопрос о стойкости последних решался на основании регистрации ответной активности эффекторов. Уже эти наблюдения говорили о том, что в некоторых случаях ориентировочная реакция может быть весьма устойчивой (Мусящикова, 1951). Если же о действии «инди́фферентных» раздражителей судить по электрическим реакциям мозга, то вопрос оказывается еще более сложным. Нами, в частности, было показано, что такая реакция, как «эффект включения», может довольно долго сохраняться и при многократном повторении раздражителей (Кратин, 1955).

Весьма интересным является вопрос о зависимости электрических реакций мозга от стадий электроэнцефалограммы (ЭЭГ), открытых Лумисом и соавторами (Loomis, Harvey, Hobart, 1935; Davis H., P. H. Davis, Loomis, Harvey, Hobart, 1939). На основе использования этой зависимости П. И. Гуляев (1954, 1955) предложил экспериментальные доказательства в пользу своего предположения, что стадии ЭЭГ являются выражением фазовых состояний мозга. Вместе с тем, взаимосвязь между стадиями ЭЭГ и электрическими реакциями на тот или иной раздражитель изучена еще далеко недостаточно. Относительно более подробно исследована только реакция угнетения α -ритма, характерная для А-стадии ЭЭГ. Известно, что эта реакция довольно постоянно наблюдается при световом раздражении, но быстро угасает при применении звука и других раздражителей умеренной силы.

В настоящей работе приводятся данные, показывающие развитие другой электрической реакции мозга — всплески α -ритма при действии «инди́фферентных» звуков на фоне В-стадии ЭЭГ.

МЕТОДИКА

Применявшаяся нами методика подробно описана в ранее опубликованной статье (Кратин, 1957) и поэтому здесь приводятся лишь краткие сведения. ЭЭГ регистрировалась на шестишлейфном осциллографе. Испытуемый помещался в звукоизолированную камеру, где выключался свет. В качестве раздражителей служили звуки разной частоты (1500, 1000, 500, 250 гц), подававшиеся по звукопроводу на оба уха испытуемого. Использовались те же испытуемые, что и в прежней работе. Из 12 испытуемых сходные результаты были получены у 10. У остальных 2 испытуемых нам не удалось получить стадии В и реакции всплески α -ритма (у одного из них α -ритм вообще не регистрировался, у другого, напротив, α -ритм был исключительно стойким и стадия А все время упорно сохранялась).

Особенностью методики являлось то, что на протяжении всего опыта (30—40 мин.) благодаря использованию автоматического пульта управления звуки давались в определенном ритме (каждые 15 сек.) и всегда постоянной длительности (0.5 сек.) и силы (50—60 децибелл над порогом слышимости). Для данного испытуемого опыт всегда начинался с одного и того же тона; порядок же применения других тонов все время менялся. Вначале давался, например, тон 1000 гц. После 10—15 раздражений этим звуком его сменял другой, например 1500 гц, который следовал 4—6—9 раз подряд. Затем опять несколько раз подряд включался тон 1000 гц и его сменяла, скажем, группа звуков 500 гц, а за ней следовал опять тон 1000 гц, сменяемый группой звуков другого тона и т. д. Таким образом, смена тонов всегда была неожиданной для испытуемого. Иногда в ходе опыта давались контрольные сигналы, на которые испытуемый должен был отвечать сжиманием руки в кулак; мышечные потенциалы при этом записывались на той же осциллограмме.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В первые дни наблюдений ЭЭГ у испытуемых имела обычный вид, характерный для А-стадии, когда регистрируется α -ритм, свойственный данному человеку. При первых раздражениях звуком в ЭЭГ испытуемого наблюдалась реакция «угнетения» α -ритма, которая быстро угасала с повторением раздражителей (обычно было достаточно 5—12 повторений звука). В последующие дни угасание реакции наступало быстрее и, как правило, на 3—4-й день «угнетение» α -ритма на звук переставало отмечаться. Это явление достаточно хорошо изучено многими авторами и рассматривается как показатель исчезновения ориентировочной реакции. Можно было бы наш однообразный раздражитель с момента исчезновения реакции «угнетения» α -ритма считать в полном смысле индифферентным, тем более, что в это время незаметны и другие признаки ориентировочной реакции. Однако продолжение применения раздражителя выявляет его эффективность.

Уже давно в школе И. П. Павлова было показано, что однообразные ритмические раздражители приводят к развитию фазовых состояний. Мы воспользовались этим обстоятельством для получения стадии В ЭЭГ. Продолжение применения раздражителей в определенном ритме стало вызывать переход ЭЭГ из стадии А в стадию В. У одних испытуемых этот переход стал совершаться уже на 3—4-й день исследования, у других — несколько позже. Смена стадий выражалась в уменьшении амплитуд α -ритма с последующим исчезновением его и появлением характерных для стадии В неравномерных колебаний. Субъективно испытуемый в это время чувствовал склонность ко сну, но продолжал отвечать на контрольные сигналы обычным образом. Благодаря применению контрольных сигналов, а также в результате смены тональностей звука, нам удавалось избегать развития сонного состояния и соответствующих более глубоких «тормозных» стадий ЭЭГ. Для сохранения стадии В на протяжении достаточно длительного времени было необходимо придерживаться вполне определенной стереотипной обстановки опытов. Играли при этом роль и время дня, время приема пищи испытуемым, степень его усталости, общее его состояние и настроение непосредственно перед опытом, присутствие посторонних лиц в лаборатории и т. п. Учет всех этих факторов был совершенно необходим для успешного получения и поддержания такого весьма подвижного, неустойчивого равновесия функциональных состояний, которому соответствует В стадия ЭЭГ.

При соблюдении стереотипных условий в последующем уже сама обстановка опыта содействовала развитию стадии В. У некоторых наших испытуемых, с которыми были проведены десятки наблюдений, и которые, видимо, обладали достаточно уравновешенной нервной системой, стадия В устанавливалась уже через несколько минут после помещения их в камеру еще до включения раздражителей.

В условиях стадии В оказалось, что тот же самый раздражитель, который перестал в стадии А вызывать реакцию «угнетения» α -ритма, продолжает воздействовать на характер электрических колебаний мозга, и вызываемые им реакции подчиняются определенным закономерностям.

При первых включениях звука на фоне стадии В на каждое раздражение следовала длительная вспышка α -ритма. В первые два-три дня исследования, считая со времени установления у данного испытуемого стадии В, реакция на 1—2—3-е раздражения была особенно интенсивной (рис. 1, А, Б, В). Иногда раздражение, данное на фоне вспыхнувшего α -ритма, вновь вызывало краткую реакцию «угнетения» α -ритма (рис. 1, Б). С повторением раздражений длительность вспышки α -ритма сокращалась (рис. 1, Г, Д, Е), но в первые дни как сама реакция вспышки, так и ход ее угасания еще не носили четкого характера.

В дальнейшем продолжение опытов привело к тому, что реакции на звук стали очень отчетливыми и довольно регулярными, в чем можно убедиться, обратившись к рис. 2. Легко заметить, что при повторении звуков длительность реакций сокращается. Очевидно, что мы имеем дело с угасательным торможением, однако этот процесс обладает некоторыми особенностями.

Прежде всего следует отметить, что реакции на первые раздражения «индифферентным» звуком в каждом опыте продолжали оставаться наиболее длительными и особенно стойкими. Рис. 2 представляет осциллограмму 57-го опыта, когда каждый из звуков испытуемый слышал уже сотни раз: звук 1000 гц к этому времени был дан в общей сложности более 1500 раз, каждый из остальных звуков — по несколько сот раз (600—800). Несмотря на такое большое число повторений, при первых включениях звука 1000 гц, как видно из рис. 2, А, Б, наблюдается интенсивная реакция вспышки α -ритма: в затылочно-височном отведении ответная реакция на 1-е раздражение (А) длится 9 сек., на 2-е (Б) 5—6 сек.; затем реакция быстро угасает [на 3-е раздражение — около 1 сек., и на 4-е — появляются лишь несколько α -волн небольшой амплитуды (рис. 2, В, Г)]. В двух других отведениях реакции более длительны.

Такая картина регистрировалась очень долгое время, и только постепенно кривая угасания реакций становилась короче, но этот процесс был очень медленным: более или менее значительное сокращение реакций можно было заметить лишь на протяжении многих месяцев. Так, если сравнить ЭЭГ 64-го опыта (рис. 3, I, А, Б, В, Г, Д) с вышеупомянутой ЭЭГ 57-го опыта, то мы увидим, что реакция на первые раздражения все еще продолжает быть очень интенсивной, хотя она и уменьшилась. И даже спустя полтора года после начала работы, когда с данной испытуемой число опытов далеко превышало за сотню, а число раздражений каждым звуком за несколько тысяч, реакции на первые раздражения продолжали появляться, хотя и в сильно редуцированном виде (рис. 3, II, А, Б, В, Г — 137-й опыт; III, А, Б, В — 139-й опыт).

Весь этот длительный процесс угасания реакций на первые раздражения в опыте представлен на левой половине диаграммы, где схематически вычерчены осциллограммы ряда опытов (рис. 4). Напомним, что интервал между звуками 15 сек.

Диаграмма начинается с ЭЭГ 6-го опыта, когда еще преобладала стадия А, т. е. α -ритм. В этом случае в ответ на звук отмечены краткие реакции угнетения α -ритма (небольшие провалы в заштрихованной части). Начиная с 8-го опыта с самого начала устанавливалась стадия В, и первые раздражения вызывали вспышку α -ритма, которая вскоре приобрела правильный характер (с 10 по 20-й опыт). Лишь изредка, как это показано на третьей ЭЭГ снизу (опыт № 83), по тем или иным причинам, связанным с необычным состоянием или настроением испытуемого перед опытом,

(складка)

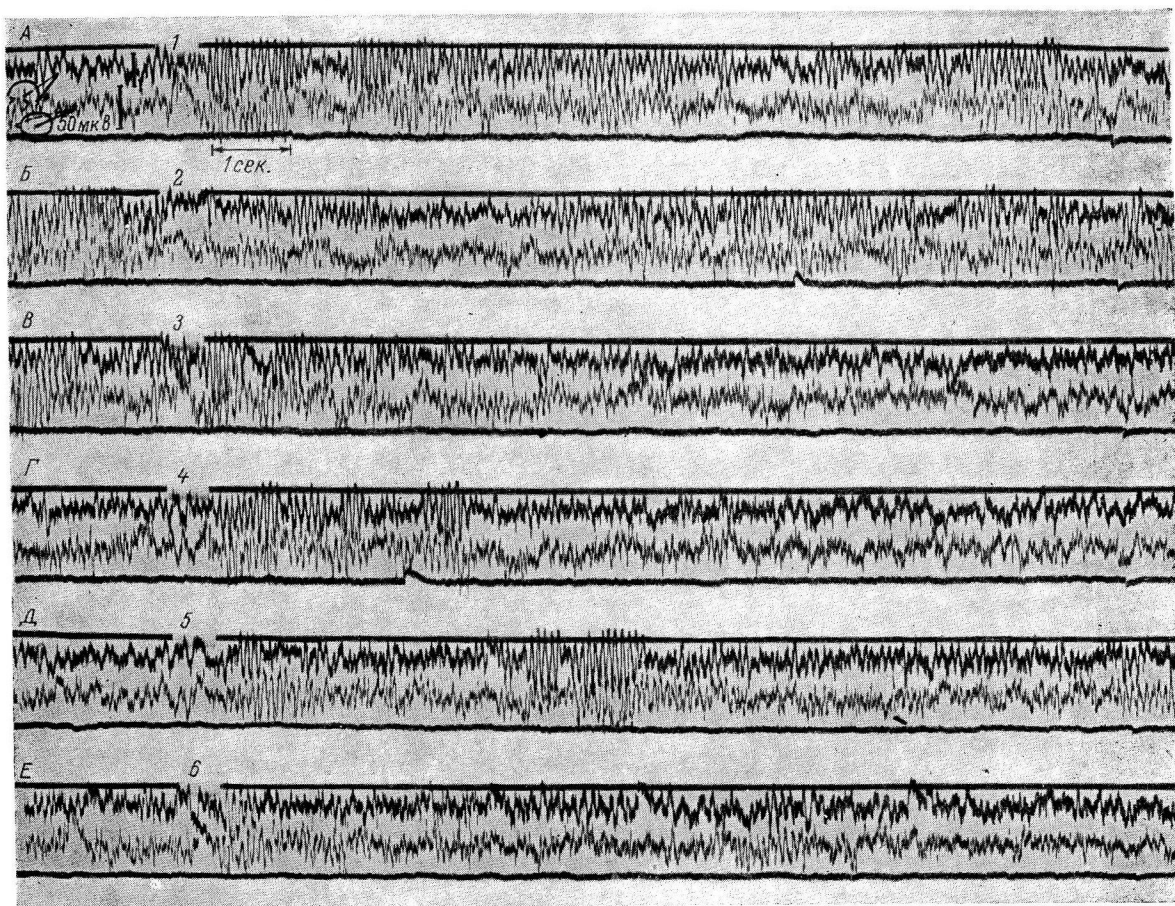


Рис. 1. Начальный период становления реакции вспышки α -ритма на «индифферентный» звук. Испытуемая П-ва. Исследование № 8, 15 X 1953.

Сверху вниз — отметка звука (цифрами указана частота звука и порядковый номер раздражения в группе звуков данной частоты); ЭЭГ (затылочно-височное и теменно-лобное отведения); электромиограмма запястья правой руки. Остальные объяснения в тексте.

стадия В не вызывалась сразу обстановкой опыта, а возникала в ходе его под влиянием раздражителей, и тогда первые раздражения давались на фоне стадии А (α -ритм), т. е. так, как это было в начале работы. Вообще же,

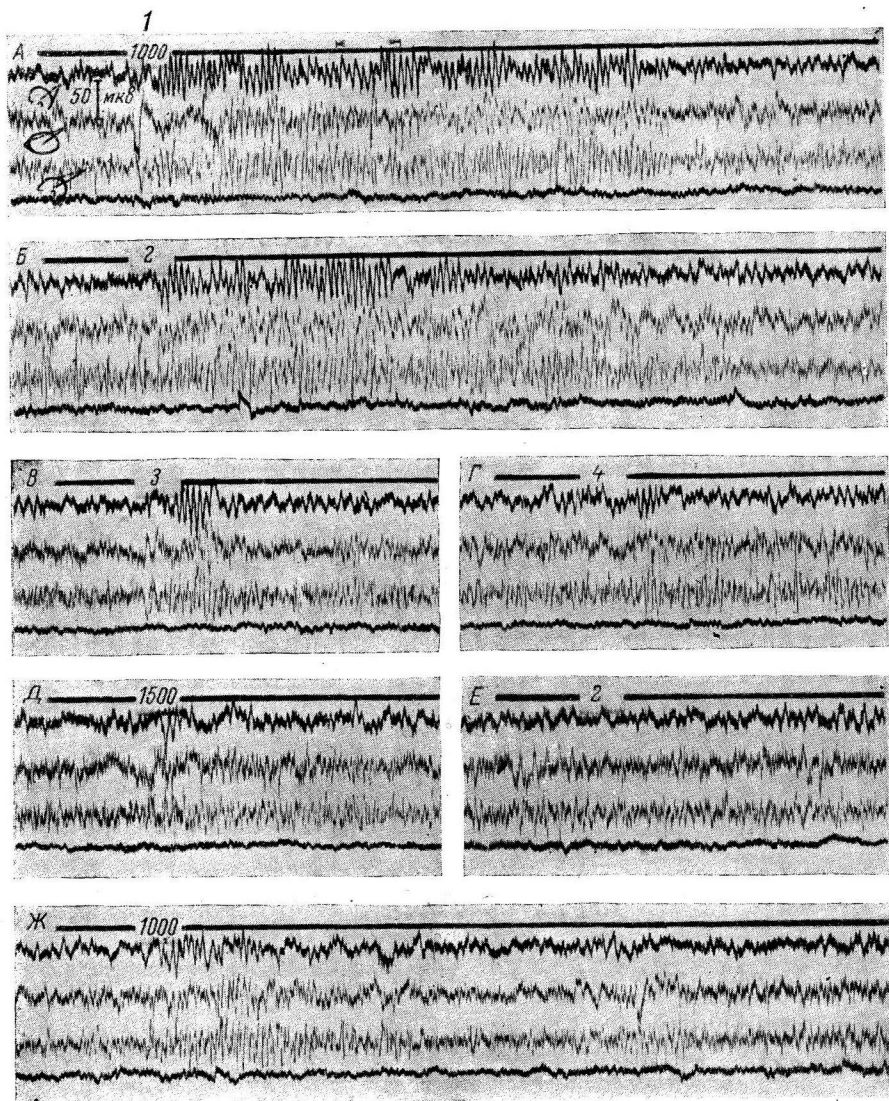


Рис. 2. Динамика угасания реакций вспышки α -ритма на «индифферентные» звуки. Испытуемая П-ва. Исследование № 57, 15 III 1954.

Обозначения те же, что на рис. 1; добавлено височно-теменное отведение (третья ЭЭГ сверху). Остальные объяснения в тексте.

как видно из схемы, первые раздражения всегда падали на фон стадии В и приводили к возникновению вспышки α -ритма.

Представленная схема наглядно показывает динамику угасания реакций вспышки α -ритма на последовательные раздражения, и мы видим, что этот процесс протекает чрезвычайно медленно и не приводит к полному исчезновению реакций на первые раздражения в опыте.

Рассмотрим теперь развитие реакций на смену двух «индифферентных» раздражителей, производимую в течение опыта. Здесь мы также отмечаем вспышку α -ритма на первые применения нового звука, но эта реакция менее интенсивна, и ее угасание протекает быстрее. На рис. 2, Д, Е показаны кадры ЭЭГ, когда после нескольких раздражений звуком 1000 гц дается дважды другой звук — 1500 гц. Видно, что на первое раздражение этим звуком происходит краткая реакция вспышки электрической активности, но уже на второе раздражение трудно выявить какой-либо ответ. Если

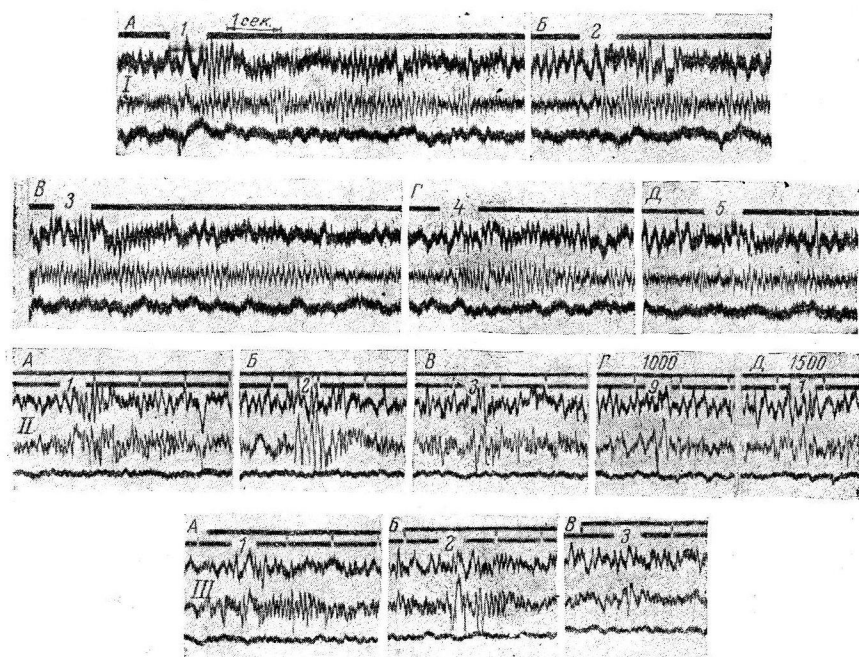


Рис. 3. Развитие реакции вспышки α -ритма на «индифферентный» раздражитель при большом числе опытов. Испытуемая П-ва.

I — исследование № 64, 26 IV 1954; II — исследование № 137, 11 V 1955;
III — исследование № 139, 13 V 1955.

Обозначения те же, что и на рис. 1. Остальные объяснения в тексте.

затем опять включается звук 1000 гц (рис. 2, Ж), то на него отмечается также сравнительно короткая реакция, т. е. в этом случае звук 1000 гц уже играет такую же роль, как и любой другой сменный звук, дающийся в ходе опыта.

Разница между скоростью угасания реакций на первые раздражения в опыте и на смену двух «индифферентных» раздражителей в ходе опыта особенно ярко выступает при сравнении ряда осциллограмм многих последовательных опытов (рис. 4, правая часть диаграммы — развитие реакций вспышек α -ритма на звук 1500 гц, даваемый в ходе опыта). При достаточном числе повторений смены «индифферентных» раздражителей, производимой в разное время по ходу опыта, можно добиться почти полного исчезновения реакций на смену звуков. Так, если на рис. 2, Е приведен пример, когда уже на второе раздражение при смене звуков заметная реакция отсутствует, то на рис. 3, II, Д представлена осциллограмма, где даже первое раздражение сменяющим звуком (1500 гц) не вызывает сколько-нибудь определенных изменений ЭЭГ. Здесь же следует сказать, что и в данном

случае полного и стойкого исчезновения реакций нам не удалось добиться: даже при очень большом числе опытов время от времени вновь наблюдалась, хотя и весьма краткая (несколько волн), реакция вспышки α -ритма на смену раздражителей (рис. 4, справа).

Сравнивая ЭЭГ при разных отведениях, можно заметить, что при первоначально интенсивных реакциях вспышка α -ритма регистрируется во всех применявшихся нами отведениях. Тогда же, когда интенсивность реакции

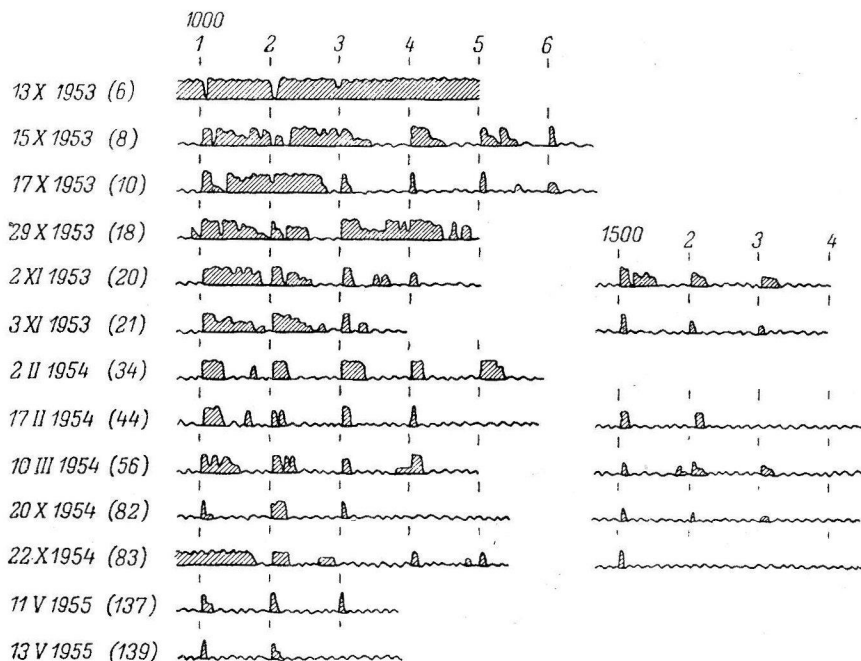


Рис. 4. Динамика угасания реакций вспышки α -ритма на «индифферентные» раздражители в последовательном ряде опытов. Исп. П-ва.

Схематически изображены ЭЭГ при затыльно-лобном отведении. Затризованные участки — α -ритм; волнистая линия — В-стадия; 1000 и 1500 — частота звуков (в гц); цифры над вертикальными черточками, обозначающими момент раздражения, — порядковый номер раздражения в группе. Слева — даты опытов и порядковый номер опыта (в скобках).

падает, наблюдается неодинаковая длительность ее протекания в разных областях мозга (ср. рис. 1 с последующими осциллограммами). В нашем случае наибольшая длительность реакции отмечалась в височно-теменном и в теменно-лобном отведениях (см. например, рис. 2, В, Ж; рис. 3, I, В). В этих же областях можно заметить и вспышку более частых ритмов. Однако для решения вопроса о локализации рассматриваемых реакций требуются дополнительные исследования с достаточно большим числом разных отведений.

Наконец, отметим еще одну интересную подробность, наблюдавшуюся в ряде случаев. Если у испытуемого путем применения условного раздражителя на фоне стадии В вызвать длительную реакцию вспышки α -ритма, как это мы делали в нашей вышеупомянутой работе (1957), то при смене условного раздражителя индифферентным звуком происходит быстрое исчезновение α -ритма и переход ЭЭГ из стадии А в стадию В. Таким путем по желанию экспериментатора можно было производить смену стадий ЭЭГ, и с некоторыми испытуемыми данную операцию можно было проделывать с поразительной регулярностью много раз в течение опыта.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранее нами было показано (Кратин, 1957), что в условиях стадии В сигнальный раздражитель приводит к появлению длительной вспышки α -ритма, а дифференцировочные раздражители вызывают подобную реакцию лишь тогда, когда дифференцировка является достаточно трудной. При действии близких к сигнальному дифференцировочных раздражителей реакция вспышки α -ритма является тем более интенсивной, чем тоньше дифференцировка, т. е. чем сложнее анализ. При грубой дифференцировке реакция вспышки оказывается весьма слабой или совсем не отмечается. На этом основании мы связали вспышку α -ритма с активностью анализаторной системы мозга, поскольку эта вспышка наблюдалась и тогда, когда реакция эффектора отсутствовала. Очевидно, что в последнем случае возбуждение, возникавшее в анализаторной системе при действии раздражителя, не переходило в эффекторное звено, но о его возникновении, как и при действии сигнального раздражителя, можно было судить по вспышке электрической активности мозга, поскольку процесс возбуждения вызывал кратковременное повышение уровня функционального состояния мозга и соответственно временный переход ЭЭГ из стадии В в стадию А.

Как можно было бы с этой точки зрения объяснить упорное появление вспышек α -ритма на первые раздражения в опыте, хотя эти раздражения повторялись сотни раз?

В согласии с нашим предположением можно думать, что и в данном случае активизируется анализаторная система мозга. Обратим внимание на то, что мы имеем дело с первыми раздражениями в опыте. Для человека, находящегося в камере, эти раздражения становятся сигналами начала опыта, и, таким образом, их нельзя считать полностью индифферентными. В силу этого они обязательно подвергаются анализу, что и отражается вспышкой α -ритма. С повторением тех же самых раздражителей происходит некоторое сокращение длительности реакций, но полностью реакция не угасает, так как по существу речь идет об «угашении с подкреплением», поскольку первые раздражения в опыте каждый раз означают начало опыта, тем самым сохраняя свое сигнальное значение. Но так как угасательное торможение все же имеет место, то это и способствует поддержанию стадии В.

Несколько иные отношения имеют место при повторной смене одного ряда «индифферентных» звуков другими звуками, также «индифферентными», но другого тона, когда эта смена происходит уже в ходе опыта. Сперва эта смена вызывает значительную ориентировочную реакцию, что сопровождается довольно интенсивной вспышкой α -ритма, что несомненно можно поставить в связь с анализом раздражителей, который в этом случае непременно происходит. При повторении таких смен ориентировочная реакция подвергается угашению, и анализ этих раздражителей, не имеющих определенного сигнального значения, начинает протекать очень быстро и не связан с большим возбуждением анализаторной системы. Это отражается в сокращении реакции вспышки α -ритма. Но полностью, как мы видели, электрическая реакция мозга и в этом случае не исчезает, время от времени проявляясь вновь. Это можно объяснить тем, что и в данном случае первые раздражители в новой группе «индифферентных» звуков, сменяющих прежние, означают все же в какой-то мере изменение обстановки, т. е. хотя и в слабой степени, имеют опять-таки некоторое сигнальное значение. Поэтому они каждый раз подвергаются анализу, хотя и очень поверхностному, интенсивность которого колеблется, и при ее повышении мы можем зарегистрировать вспышку α -ритма.

Биологически продолжение анализа всех раздражителей имеет вполне определенный смысл потому, что «индифферентный» в данный период времени раздражитель при других условиях может вдруг стать весьма значимым, и если бы анализ раздражителей не продолжался, то это могло бы иметь роковые последствия для организма. Отсюда вытекает, что ориентировочная реакция полностью — «до нуля» — угаснуть не может.

В итоге мы должны считать, что «индифферентные» раздражители при многократном их применении в основном обладают тормозным действием, но вместе с тем при упомянутых условиях они в какой-то степени вызывают и возбуждение, которое, очевидно, протекает в анализаторной системе мозга. Поэтому угасательное торможение ориентировочной реакции, развивающееся при повторении однообразных раздражителей, имеет, видимо, двойственную природу, включая в себя в той или иной мере процесс возбуждения.

ВЫВОДЫ

1. Индифферентные звуковые раздражители в условиях В стадии ЭЭГ при первых их применениях в каждом опыте вызывают кратковременную вспышку α -ритма. Эта реакция постепенно угасает, но все же сохраняется в сокращенном виде и при многократном повторении опытов.

2. При неожиданной для испытуемого смене тональности звукового раздражителя, даваемого в редком ритме, также возникает реакция вспышки α -ритма на первые звуки другого тона. Эта реакция при повторении раздражителей угасает значительно быстрее, чем реакция на самые первые раздражения в опыте. Повторение указанных смен в течение многих опытов приводит к значительному уменьшению интенсивности реакций, и последние могут сделаться совсем незаметными. Однако слабо выраженная реакция время от времени проявляется вновь.

3. Реакция вспышки α -ритма на первые применения индифферентных раздражителей и на смену индифферентных звуков разного тона может быть объяснена с точки зрения активизации аналizаторной системы мозга при отсутствии деятельности эффекторной части рефлексорного механизма.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков К. М., Доклад на XIX Международном физиологическом конгрессе (отд. оттиск), Изд. АН СССР, М., 9, 1953.
Гуляев П. И., Бюлл. exper. биол. и мед., 38, № 9, 3, 1954; Физиол. журн. СССР, 41, № 5, 612, 1955.
Кратин Ю. Г., Физиол. журн. СССР, 41, № 5, 676, 1955; 43, № 2, 134, 1957.
Мусящикова С. С., Физиол. журн. СССР, 37, № 6, 718, 1951.
Davis H., P. H. Davis, A. L. Loomis, E. N. Harvey, G. Hobart, Journ. Neurophysiol., 2, 500, 1939.
Loomis A. L., E. N. Harvey, G. Hobart, Science, 81, 597, 1935.

Поступило 9 IX 1957.

ON ANALYZING OF SO-CALLED INDIFFERENT STIMULI IN TERMS OF THE HUMAN ELECTROENCEPHALOGRAM

By Y. G. Kratin

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

The effect of indifferent stimuli upon electrical rhythms of the human brain has been studied. When a B-stage EEG is being recorded, the first presentation of an indifferent auditory stimulus brings about a brief outburst of alpha-rhythm in each of a series of experiments. The reaction tends to undergo gradual extinctive inhibition, persisting, however, even through numerous reiterations of the experiment.

Substitution of one set of indifferent stimuli by another set of stimuli of a similar nature in the course of an experiment is also found to evoke bursts of alpha-rhythm in response to the first sounds of a different tone. On repetition of the sounds, this response is extinguished much earlier, than the reactions evoked by the very first stimuli in an experiment. If substitution of stimuli has been repeated in a number of experiments, the intensity of the reaction is greatly reduced, so that it may become quite inapparent, although a discreet reaction generally reappears occasionally.

The reaction, represented by outbursts of alpha rhythm evoked by each initial presentation of indifferent stimuli or by substitution of indifferent sounds of various tones, may be interpreted as being due to activation of the cerebral analyzing system in the absence of any activity from the effector side of the reflex mechanism.

О ПАРНОСТИ В РАБОТЕ ОКОЛОУШНЫХ ЖЕЛЕЗ У ЧЕЛОВЕКА

А. И. Васильев

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

В исследованиях, посвященных физиологии внутренних анализаторов в связи с проблемой корковой локализации (Э. Ш. Айрапетьянц с сотрудниками), все большее место начинает занимать вопрос о парности и раздельности в работе афферентных и эфферентных систем симметричных органов.

В этом направлении впервые К. М. Быковым (1924) выполнено исследование с применением метода условных рефлексов и перерезкой мозолистого тела. За последние годы эта проблема вновь привлекла к себе внимание (Мосидзе, 1955; Бианки, 1956).

Несомненный интерес представляет механизм парной деятельности больших полушарий в связи с функцией химического анализатора, который, по определению И. П. Павлова, соединяет две среды — внешнюю и внутреннюю.

Применяя объективный метод исследования, мы занялись изучением физиологии вкусового анализатора.

Некоторые полученные нами данные, касающиеся секреции околоушных слюнных желез у человека при одностороннем безусловном химическом раздражении рецепторного поля полости рта, мы и излагаем в настоящем сообщении.

Самые ранние сведения о парной работе слюнных желез восходят к первой половине XIX в. и основываются исключительно на клинических наблюдениях больных, у которых в результате какой-либо травмы имелся свищ протоков той или иной слюнной железы.

Поскольку в клинической практике не встречалось больных со свищами одновременно правой и левой одноименных желез, наблюдения сводились лишь к тому, что при раздражении полости рта на той стороне, на которой был свищ, слюны из него обычно вытекало больше, чем при раздражении с противоположной стороны.

Позднее, после разработки техники введения канюль и особенно наложения фистул на протоки слюнных желез по способу Глинского, стало возможным экспериментировать на животных. Та же закономерность, что и для человека, была установлена для лошадей (Colin, 1886; Bernard, 1856; Scheunert u. Trautmann, 1921; Элленбергер и Шейнерт, 1930; Муликов, 1933; Троицкий, 1936), телят (Еловский, 1937; Фомин, 1941) и собак (Бирюков, 1928; Вернеке, 1935; Введенская, 1937; Кузьменко, 1940).

Е. П. Скляров (1935), всыпая собаке сухарный порошок за одну щеку, получал интенсивное слюноотделение из железы соответствующей стороны и незначительное — из железы противоположной стороны. Преимущественно односторонняя слюнная секреция получалась также при обычной еде после предварительной анестезии одной половины слизистой полости рта (Скляров, 1937). Следует отметить, что еще задолго до него аналогичные же наблюдения были сделаны Н. М. Гейманом (1904) в условиях острого опыта.

К. С. Абуладзе (1950) с целью получения односторонних безусловных слюноотделительных рефлексов на пищевые и отвергаемые вещества разработал специальную оперативную методику выведения наружу симметричных участков задней трети языка собаки с сохранением нервов и главных кровеносных сосудов. Согласно его данным,

раздражение каждого из симметричных участков ведет при незначительной силе примененного раздражителя к секреции только соответственной железы.

А. А. Травина (1952а и 1952б) из лаборатории Абуладзе показала, что при сравнительно сильных безусловных раздражениях, наносимых только с одной стороны на участок языка, выведенного наружу по методу Абуладзе, слюноотделение бывает двусторонним. Однако при многократных повторениях указанного раздражения слюнная секреция на противоположной стороне падает до нуля. Д. М. Гедеванишвили и Г. Л. Вепхвадзе (1956) в хронических опытах на собаках, применяя одностороннее раздражение нижнего клыка электрическим током, ни разу не наблюдали строго односторонней реакции и в отличие от Абуладзе считают, что секреция на нераздражаемой стороне имеет место в результате истинного контралатерального безусловного рефлекса.

С изобретением Лешли (Lashley, 1916) слюнной воронки, усовершенствованной А. А. Ющенко и Н. И. Красногорским, появилась возможность вести исследования на здоровых людях.

В своей работе, сделанной на детях, Н. И. Красногорский, А. И. Махтингер и А. А. Ющенко (1926) отмечают, что при одностороннем вкусовом раздражении полости рта слюна выделяется и на противоположной стороне, но только в меньшем количестве. Д. А. Бирюков (1928, 1935) результаты своих наблюдений относительно парности в работе слюнных желез у человека формулирует аналогичным же положением, высказанным еще Лешли, согласно которому реакция интенсивнее в том случае, когда возбуждение вызывается гомолатерально.

МЕТОДИКА

С целью более наглядного сопоставления особенностей секреторных рефлексов обеих околоушных желез нами была разработана специальная методика оптической записи одновременно двух калиброванных суммарных кривых слюноотделения, т. е. кривых нарастания во времени объема слюны, выделяемой каждой железой в ответ на данное раздражение.

Для стандартного (в отношении объема и длительности) одностороннего раздражения полости рта раствором вкусового вещества применялся специально сконструированный нами дозиметр, соединенный с оросителями слюнных воронок Лешли—Красногорского, фиксированных вакуумом на протоках правой и левой околоушных желез.

С помощью специального оптического отчетчика на фотокимограмме раздельно отмечается раздражение правой и левой сторон. При возникновении вкусового ощущения испытуемый замыкает надетые на пальцы контакты, что также отмечается на фотокимограмме. Подробное описание методики вкусового раздражения растворами и регистрации слюноотделения см. в нашей статье «Комплексная методика изучения физиологии вкусового анализатора человека» (Васильев, 1957).

Позднее, стараясь добиться более строгой локализации раздражения, мы начали применять вкусовые и пресные марлевые тампоны.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования производились на 6 испытуемых женщинах в возрасте от 18 до 45 лет. Анализируемый материал включает 225 отдельных раздражений с регистрацией кривых слюноотделения на фотокимограмме.

Приводимые ниже данные получены в условиях одностороннего раздражения орошением с проглатыванием раствора по мере его поступления в полость рта. Контролем служило симметричное раздражение — набиравание раствора в рот из стакана, всасывание его через тонкий мундштук, одновременное орошение правой и левой сторон рта через оросители на слюнных воронках.

Во всех случаях мы неизменно убеждались, что при раздражении одной стороны чувствительной поверхности языка секреция имеет место не только на стороне раздражения, но также и на противоположной стороне. На последней слюна выделяется, как правило, в значительно меньшем количестве (рис. 1), в редких случаях — в равном и еще реже — в несколько большем (рис. 2).

Важно отметить, что полного отсутствия секреции на противоположной стороне, даже при наиболее точно локализованных раздражениях, мы никогда не наблюдали.

Не менее убедительным фактом является обнаруживаемое различие по величине между слюнными рефлексам правой и левой желез, которое

в чистом виде выступало при симметричном раздражении полости рта. Такая функциональная асимметрия могла меняться у данного испытуемого по степени своей выраженности от случая к случаю, а иногда и на протяжении отдельного дня, однако большее или меньшее преобладание определенной железы над противоположной сохранялось длительное время.

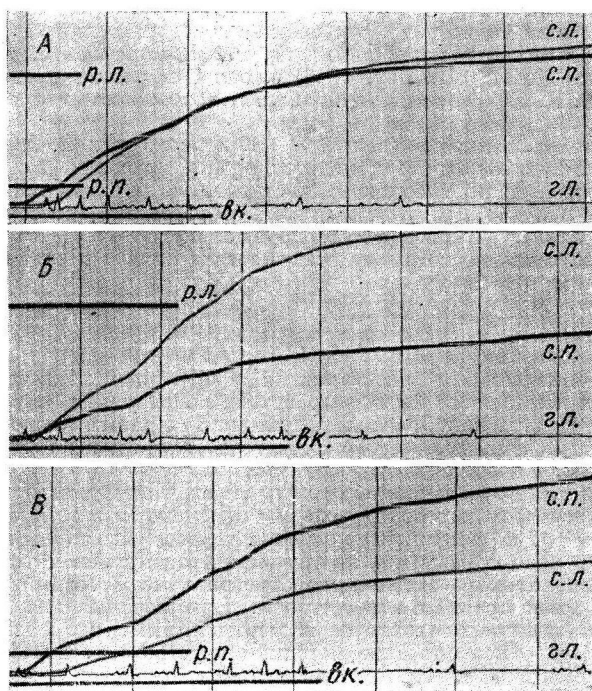


Рис. 1. Секретия околоушных слюнных желез в условиях приблизительно одинаковой их функциональной активности. (Испытуемая 3-я, 24 I 1957).

А — при симметричном раздражении (по 5 мл 0.25%-го раствора HCl через правый и левый оросители одновременно); В — при таком же раздражении слева; В — при таком же раздражении справа. гл. — запись глотания; с. л. — секреция правой железы; с. л. — секреция левой железы; р. л. — раздражение справа; р. л. — раздражение слева; вк. — ощущение вкуса. Вертикальные штрихи — отметка времени по 10 сек., 1 сек. и 0.2 сек.; горизонтальные белые линии — масштаб для отсчета объема слюны по 0.2 мл.

У испытуемой 3-й мы наблюдали случай функциональной перестройки, когда железа с преобладающей секрецией (правая) по прошествии нескольких месяцев уступала свою роль ранее мало активной железе противоположной (левой) стороны. Преобладание левой железы сначала было незначительным, но после специально предписанной тренировки стало более выраженным (ср. последовательно рис. 2, 1, 3).

Указанная функциональная асимметрия отражалась и при одностороннем раздражении. Будучи сильно выражена, она резко меняла нормальное соотношение величин ипсе- и контралатеральных слюнных рефлексов. Так, например, при раздражении на стороне преобладающей секреции

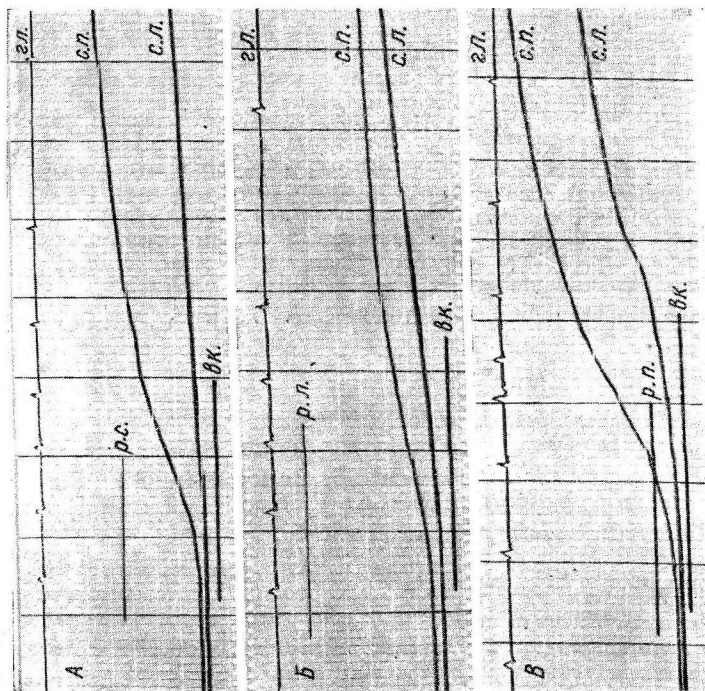


Рис. 2. Секретция околоушных слюнных желез при функциональном преобладании правой железы. (Испытуемая 3-я, 19 IV 1956).

А — при среднем раздражении (всасывание сквозь мундштук 5 мл 0.25%-го раствора HCl); В — при раздражении слева (то же через левый ороситель); В — при раздражении справа (то же через правый ороситель). р. с. — раздражение посередине.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

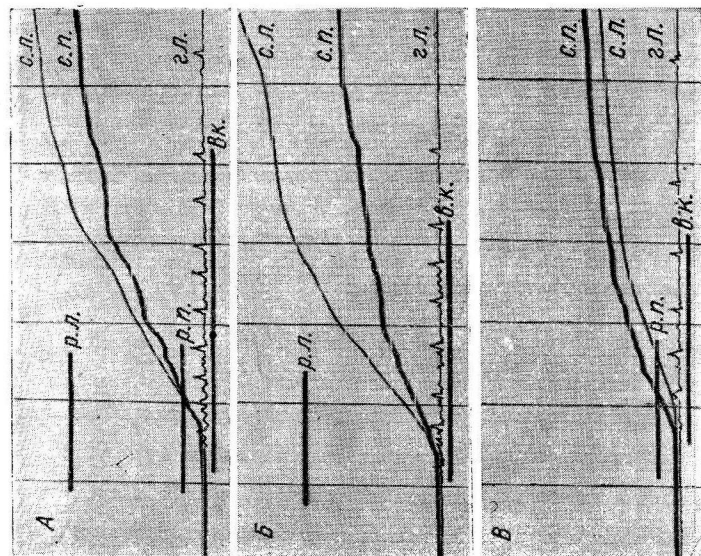


Рис. 3. Секретция околоушных слюнных желез в условиях функционального преобладания левой железы, усилившегося после десятидневного принудительного жевания на левой стороне. (Испытуемая 3-я, 5 II 1957).

А — симметричное раздражение (по 3 мл 0.25%-го раствора HCl через правый и левый оросители одновременно); В — раздражение слева (то же через левый ороситель); В — раздражение справа (то же через правый ороситель).

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

слюнные рефлексy не только на ней, но и на мало активной противоположной стороне нередко были больше, чем при раздражении непосредственно на этой последней (рис. 2, Б).

Сильные раздражители, например, 0.25%-й раствор соляной кислоты, как правило, вызывали обильную секрецию на раздражаемой стороне и довольно значительную — на нераздражаемой. Однако разница между объемами слюны, выделившейся из одной и из другой железы, в этом случае обычно была очень хорошо выражена, особенно когда раздражение осуществлялось наименьшими объемами раствора.

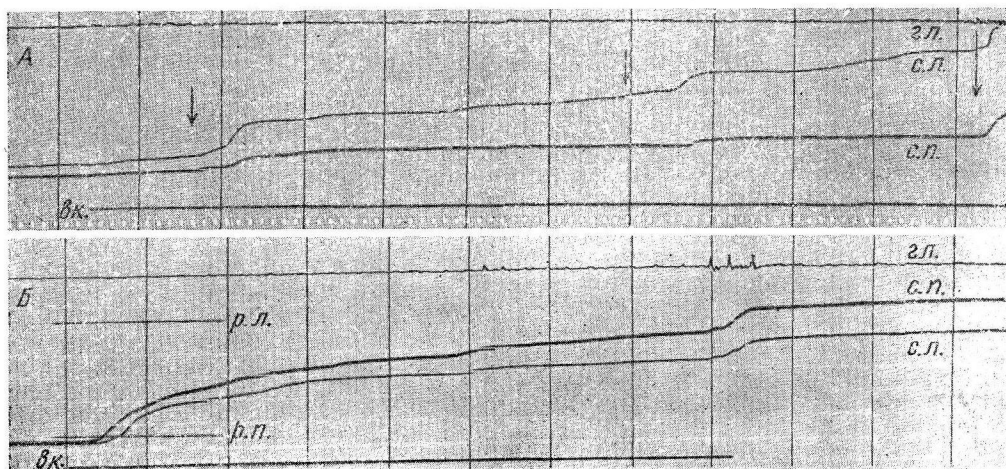


Рис. 4. Секреция околоушных слюнных желез в условиях симметричного раздражения вкусовым раствором, задерживаемым во рту. (Испытуемая Г-а, 15 XI 1956).

А — в результате единовременного принятия в рот из стакана 20 мл 0.25%-го раствора HCl без последующего проглатывания (глотательные движения отсутствуют). Видно явное преобладание секреции правой железы. Короткие стрелки — смакующие движения языком; длинная стрелка — выплевывание раствора. Б — при симметричном орошении по 3 мл 0.25%-го раствора HCl из каждого оросителя с отставленным глотанием (глотательные движения в конце снимка).

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Менее сильные раздражители, как 10—20%-й раствор поваренной соли, показывали ту же картину, но только в менее контрастном виде.

Слабые раздражители — растворы хинина и глюкозы — вызывали слюноотделение, незначительно отличное по величине от максимального спонтанного, и чаще других давали извращенный эффект, при котором на противоположной стороне слюноотделение оказывалось больше, чем на раздражаемой.

Что же касается собственно динамики слюнных рефлексов, то первое, что невольно бросается в глаза при взгляде на кривые рефлекторного слюноотделения правой и левой желез в ответ на наиболее близкое к естественным условиям симметричное вкусовое раздражение — это удивительное сходство конфигурации обеих кривых. Каждая из них чуть ли не до малейших деталей повторяет все нюансы изгибов другой, хотя и имеет неодинаковую с ней крутизну подъема, вследствие отмеченного выше функционального неравенства.

Контрольные опыты с задержкой проглатывания подтверждают это наблюдение, выявляя те же отношения, но только в еще более подчеркнутом виде.

Однако при одностороннем раздражении указанное сходство не всегда было столь хорошо выражено.

Попутно следует отметить, что в отсутствие глотательных движений мускулатуры рта весьма характерными являются незначительность и быстрота затухания слюнного рефлекса, даже на такой сильный раздражитель, как 0.25%-й раствор соляной кислоты. Проглатывание и выплевывание раствора вызывают энергичные синхронные волны слюноотделения на обеих сторонах (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Расхождение наших данных с данными К. С. Абуладзе, которые, по его мнению, свидетельствуют о возможности строго односторонней рефлекторной секреции слюны, как нам кажется, не обязательно должно противоречить предложенной им схеме афферентных и эфферентных путей. Не менее вероятно, что причина расхождения коренится в специфической особенности функции слюнных желез у человека, которая характеризуется наличием в их центрах непрерывного, хотя и меняющегося по силе, функционального тонуса. Последний всегда обеспечивает хотя бы минимальное слюноотделение на нераздражаемой стороне.

Что же касается отмеченного выше неравенства секреторной активности правой и левой желез, то его причину в согласии с общепринятым мнением мы склонны ставить в зависимость от того, на какой преимущественно стороне происходит пережевывание пищи в повседневной жизни испытуемого. Последнее, как известно, чаще всего обусловлено разным состоянием правых и левых коренных зубов. Жевание главным образом на одной какой-либо стороне вызывает гораздо большее раздражение вкусовых рецепторов на той же стороне, а следовательно, и слюноотделение значительно большее, чем на противоположной. Это ведет к тренировке всего секреторного аппарата данной стороны и, в частности, к повышению функционального тонуса в соответствующем слюноотделительном центре. В то же время менее упражняемая железа противоположной стороны, как видно, подвергается некоторой атрофии, а ее центральное представительство обычно пребывает в пониженном функциональном тонусе.

В условиях одностороннего орошения полости рта раствором вкусового вещества, проглатываемым по мере поступления, секреторная асимметрия, наличие которой можно считать универсальным фактом, находит свое выражение в неравенствах

$$\frac{D}{s} \neq \frac{S}{d} \quad D + s \neq S + d,$$

где D — объем слюны из правой железы при раздражении справа, d — объем слюны из правой железы при раздражении слева, S — объем слюны из левой железы при раздражении слева, s — объем слюны из левой железы при раздражении справа.

Рассмотрим различные варианты случая, при котором $\frac{D}{s} > \frac{S}{d}$, т. е. такого, когда правая железа активнее левой.

В наиболее типичном варианте, а именно, при небольшом преобладании секреторной активности одной железы (в данном случае правой) над другой $D > S > d > s$.

Однако, если преобладание секреции правой железы значительно, то возможен случай, когда $d = S$ или даже $d > S$. При этом неожиданно оказывается, что и $s > S$.

Иными словами, при особо выраженной функциональной асимметрии наблюдается такое парадоксальное положение, когда $D > s > d > S$, т. е. самый малый, четвертый по величине, член исходного неравенства s становится вторым, а S из второго превращается в четвертый.

В результате $D + s$ гораздо больше, чем $S + d$, т. е. валовой объем слюны, выделившийся из правой и левой желез при раздражении на стороне преобладающей рефлекторной секреции, намного (иногда более чем вдвое) превышает тот, который получается при раздражении на более слабой противоположной стороне. Интересно, что в этом случае валовой объем иногда оказывается меньше, чем при раздражении одной лишь активной стороны.

Указанные соотношения слюнных рефлексов у одного испытуемого, как уже говорилось, подвергались значительным текущим колебаниям. Их мы пытались ставить в связь с количеством и характером предшествующих раздражений, а также с изменениями основной секреции, однако каких-либо определенных данных о существовании подобной зависимости пока не имеем.

ВЫВОДЫ

1. Применявшаяся в настоящем исследовании методика вкусового раздражения при малых объемах поступающих через оросители растворов обеспечивает ясно выраженную монолатеральность воздействия на рецепторное поле рта.

2. Разработанная нами оптическая регистрация суммарных кривых секреции отдельно правой и левой околоушных желез дает возможность непосредственно на фотокимограмме читать объем выделившейся слюны, а также сопоставить и анализировать все детали динамики слюноотделения.

3. При одностороннем раздражении полости рта слюноотделение во всех без исключения случаях наблюдается как на стороне раздражения, так и на противоположной стороне.

4. На раздражаемой стороне слюны, как правило, выделяется больше. Однако в случае резко выраженного функционального неравенства слюноотделение может оказаться сильнее на стороне, противоположной раздражению в том случае, если на ней находится более активная железа.

5. Секреторная активность железы подвержена текущим изменениям, но в основном зависит от того, на какой стороне рта осуществляется пережевывание пищи. При переменах в состоянии коренных зубов или благодаря специальной тренировке удается проследить перестройку данного соотношения уровней секреторной активности правой и левой околоушных слюнных желез на обратное.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С. Безусловные и условные слюнные рефлексы по новой методике раздражения изолированных участков языка. Дисс., ИЭМ АМН СССР, М., 1950; Изучение рефлекторной деятельности слюнных и слезных желез. М., 1953.
- Айрапетьянц Э. Ш., Журн. высш. нервн. деят., 5, в. 5, 644, 1955.
- Бианки В. А. К сравнительной физиологии парной работы больших полушарий головного мозга. Автореф. дисс., Л., 1956.
- Бирюков Д. А. Юбилейный сборник Ющенко. Ростов-на-Дону, 123, 1928; Безусловные слюнные рефлексы человека. Ростов-на-Дону, 1935.
- Быков К. М. (1924) Избранные произведения, Медгиз, 1, 13, 1953.
- Васильев А. И., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 6, 195, 1957.
- Введенская И. В., Бюлл. exper. биол. и мед., 3, в. 6, 611, 1937.
- Вернеке О. В., Физиолог. журн. СССР, 19, в. 6, 1173, 1935.
- Гедеванишвили Д. М. и Г. Л. Венхадзе. О парной и раздельной работе больших полушарий головного мозга. Тбилиси, 1956.
- Гейман Н. М. О влиянии различного рода раздражений полости рта на работу слюнных желез. Дисс. СПб., 1904.
- Еловский А. С., Физиолог. журн. СССР, 23, в. 3, 366, 1937.
- Красногорский Н. И., А. И. Махтингер, А. А. Ющенко. Тр. II Всесоюзного съезда физиологов. Л., 83, 1926.
- Кузьменко Г. Г., Бюлл. exper. биол. и мед., 10, в. 6, 457, 1940.
- Мосидзе В. М. Звуковые рефлексы до и после перерезки мозолистого тела. Автореф. дисс., Л., 1955.
- Муликов А. И., Физиолог. журн. СССР, 16, в. 3, 512, 1933.
- Скляр Е. П., Экспер. мед. (укр. Експериментальна медицина), 2, 66, 1935; 7—8, 162, 1937.
- Травина А. А., Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 1., 126, 1952a; 2, в. 3, 388, 1952b.
- Фомин Д. А., Физиолог. журн. СССР, 20, № 4, 524, 1941.
- Элленбергер В. и Шейнерт. Руководство по сравнительной физиологии домашних животных. М.—Л., 1930.
- Bernard Cl. *Legons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine*. Paris, 10, 76, 1856.
- Colin M. Y. *Traites de physiologie comparée des animaux considérées dans les rapports avec la science naturelle, la médecine, la zootechnie et l'économie rurale*, 1, 651, 1886.
- Lashley K. C., *Psychologic Review*, 23, VI, 446, 1916.
- Scheunert A. u. Al. Trautmann, *Pflüg. Arch. d. Physiol.*, 192, 1, 1921.

ON BILATERAL ACTIVITY OF PAROTID SALIVARY GLANDS IN MAN

By *A. I. Vasiliev*

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

A special technique has been elaborated for keeping optical records of salivation in terms of calibrated integrating curves. Data were thus provided for comparing patterns of secretory activity as well as amounts of saliva secreted from right and from left parotid salivary glands in human subjects in response to unilateral intraoral chemical stimulation.

When the initial functional states of both glands were equal, a greater flow of saliva occurred on the side of stimulation. If there was a marked functional asymmetry of salivation, the flow of saliva from the unstimulated, but more active, gland was generally greater, than the response elicited on the side of stimulation from a relatively inactive gland.

Asymmetric salivation appears to depend naturally upon forced use of one side for mastication, due to the presence of unequal defects of right or left molars. Such a condition may be reproduced experimentally by training subjects to practice unilateral mastication at every meal for a number of days.

ИЗМЕНЕНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ГЛАЗНЫХ МЫШЦ, ВОЗНИКАЮЩИЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ ИМПУЛЬСОВ С ВЕСТИБУЛЯРНОГО АППАРАТА И С ШЕЙНЫХ МЫШЦ У ЖИВОТНЫХ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

М. В. Коровина

Кафедра нормальной физиологии Педиатрического медицинского института, Ленинград

Внешние глазные мышцы являются придатком самого совершенного и сложного органа чувств — зрительного анализатора. Назначение этих мышц состоит в способствовании рецепторной функции органа зрения, а именно, в установке сетчатки в направлении светового раздражения.

Внешние глазные мышцы, по терминологии Д. Г. Квасова (1956), являются «приомускулярным аппаратом» зрительной рецепции. В отечественной и зарубежной литературе имеются указания на наличие тонического возбуждения собственного мышечного аппарата глаза у широкого круга животных, которое проявляется в высокой электрической активности глазных мышц (Квасов и сотр.; 1951; Квасов, 1956; Cooper, Daniel, Whitteridge, 1951, 1953; Fillenz, 1955).

На нашей кафедре были проведены исследования изменений тонической активности глазных мышц кошек и кроликов под влиянием различных раздражителей (световых, звуковых, тактильных и других) и наркотических веществ, как эфир, хлороформ, амитал натрия, гексенал и мединал (Коровина, 1956).

Представляет интерес изучить электрическую активность глазодвигательного аппарата при нарушениях равновесия организма. Компенсаторные движения глазных яблок при нарушениях равновесия привлекали внимание физиологов, отиатров и офтальмологов (Klein u. Magnus, 1920; Klein, 1921; Magnus u. Klein, 1922; Magnus, 1924; Воячек, 1927; Компанец, 1927; Ундрец, 1928; Комендантов, 1945; Беритов, 1948; Великов, 1954, и др.).

При изучении тонических рефлексов на глаза часть исследователей регистрировали смещение глазных яблок и на основании этого судили об изменении тонуса в тех или других мышцах глаза. Однако наблюдения за компенсаторными движениями глазных яблок и миографическая регистрация глазных мышц в довольно сложной методике (Szentágothai, 1952) не позволили полностью выявить роль каждой глазной мышцы в осуществлении тонических рефлексов на глаза. Так, Клейн и др. (Hove u. Klein, 1917; Klein u. Magnus, 1920), показав, что компенсаторные смещения глазных яблок обусловлены тоническим воздействием с лабиринтов и чувствительных нервов шеи, полагали, что в лабиринтно-глазной рефлекс не вовлекаются наружные и внутренние прямые мышцы глаза. Детальное описание тонических рефлексов на глаза при раздражении отолитового аппарата было дано Магнусом (Magnus, 1924), который указывал на сопряженные отношения между глазными мышцами. Лоренто де Но (1926), изучая электрическую активность глазодвигательных ядер в мозгу, поставил под сомнение наличие реципрокной иннервации глазных мышц.

Благодаря электрофизиологической методике, широко применяемой в последнее время, представилась возможность более детально изучить изменения электрической активности каждой глазной мышцы в отдельности при осуществлении лабиринтных и шейных тонических рефлексов на глаза. Этой задаче и посвящено настоящее сообщение (выполненное по предложению Д. Г. Квасова). В связи с тем, что функция зрительного анализатора складывается в онтогенезе, необходимо было также выявить возрастные изменения электрической активности внешних глазных мышц при нарушениях равновесия тела.

МЕТОДИКА

Подопытными животными были интактные и децеребрированные взрослые кошки и кролики, а также молодые животные — с первых часов после рождения до месячного возраста. Под эфирным наркозом препарировались как прямые (верхняя, внутренняя, нижняя и наружная), так и косые (верхняя и нижняя) мышцы глазного яблока. Дистальные сухожилия исследуемых мышц осторожно укреплялись на лигатуры и отделялись от места прикрепления к главному яблоку. Мышцы растягивались грузом с таким расчетом, чтобы их дистальные сухожилия достигали места своего первоначального прикрепления к склере. В течение опыта натяжение мышц оставалось неизменным, что достигалось перебрасыванием лигатуры с грузом через блок. Электрическая активность мышц регистрировалась с помощью катодного осциллографа. Электрические потенциалы отводились тонкими стальными иглами, которые вкалывались в мышцы. Одновременно можно было регистрировать электрическую активность с двух глазных мышц. Величина вращения головы животного вокруг оси тела, т. е. поворот головы вправо и влево, определялась по транспортиру, установленному у изголовья животного на станке (см. рис. 1). К голодержателю укреплялась стрелка. Если голова животного находилась теменем вверх, то стрелка занимала вертикальное положение, что соответствовало по транспортиру 0° . При вращении головы вокруг оси тела стрелка скользила по транспортиру и показывала величину угла поворота. При исследовании мышц правого глаза поворот головы вправо (в сторону исследуемых мышц) обозначался соответствующей величиной со знаком плюс, а поворот влево (в противоположную от исследуемых мышц сторону) — со знаком минус. Аналогичные обозначения применялись при исследовании мышц левого глаза. Децеребрация производилась по переднему двуххолмию.

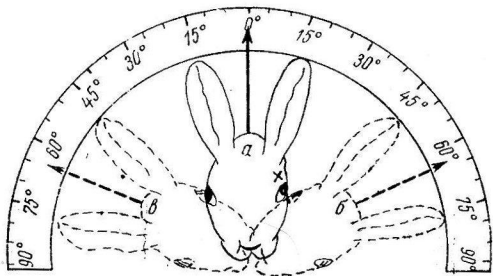


Рис. 1. Определение поворота головы животного вокруг оси тела.

× — обозначен глаз, мышцы которого исследуются. *a* — голова теменем вверх (0° поворота); *b* — голова повернута в сторону исследуемых мышц ($+65^\circ$ поворота); *c* — голова повернута в сторону противоположную исследуемым мышцам (-65° поворота).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рефлекторные реакции глазных мышц взрослых животных. При поворотах головы животного вокруг оси тела можно вызвать как уменьшение, так и усиление электрической активности глазных мышц, т. е. ослабить или увеличить рефлекторное напряжение их под влиянием импульсов с лабиринтов и проприорецепторов мышц шеи. Наиболее отчетливые изменения электрической активности глазных мышц зарегистрированы в опытах на взрослых кроликах. Поворот головы животного вправо (влево) при исследовании мышц правого (левого) глаза сопровождался повышением амплитуды потенциалов верхних косых, верхних и внутренних прямых мышц, вызывая, как правило, одновременное снижение электрической активности нижних косых, наружных и нижних прямых мышц глазного яблока. С увеличением угла поворота головы изменения электрической активности становились более отчетливыми. При исследовании мышц правого (левого) глазного яблока поворот головы влево (вправо) сопровождался повышением тонического возбуждения нижних косых, нижних и наружных прямых мышц и соответственным снижением амплитуды потенциалов на других мышцах глазного яблока. При больших углах поворота головы животного ($75-90^\circ$) амплитуда электрических потенциалов соответствующих глазных мышц могла либо возрастать на 100—200% по сравнению с исходным уровнем, либо резко снижаться до полного угнетения их активности.

Регистрация потенциалов одновременно с двух мышц является наиболее демонстративной. При поворотах головы животного в любую сторону

вокруг оси тела электрическая активность одной из мышц могла увеличиваться, а другой — как возрастать, так и уменьшаться. В большинстве случаев верхние и нижние косые мышцы, верхние и нижние наружные и внутренние прямые мышцы глаза реагировали на изменения положения головы противоположно. В данном случае подтверждается факт сопряженной иннервации внешних глазных мышц. Но в ряде опытов при чрезмерном повороте головы животного реципрокные отношения нарушались: процесс возбуждения или торможения охватывал обе антагонистические мышцы.

Рефлекс на глазные мышцы с лабиринтов, мышц шеи и туловища характеризовался большой длительностью. Электрическая активность глазных мышц оставалась измененной все время, пока голова животного занимала

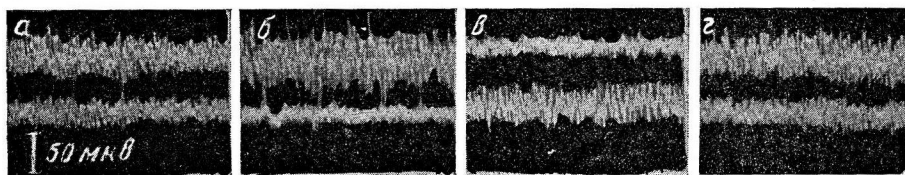


Рис. 2. Рефлекторные изменения электрической активности глазных мышц кролика при поворотах головы.

Сверху вниз: верхняя прямая мышца; наружная прямая мышца. *а* — голова теменем вверх; *б* — поворот головы на $+30^\circ$; *в* — поворот головы на -30° ; *г* — голова теменем вверх.

ненормальное положение в пространстве. Однако у кошек при длительном воздействии раздражителя тонический рефлекс на глазные мышцы постепенно ослабевал и был менее выражен. При нарушениях равновесия организма возникали компенсаторные смещения глазных яблок. Но полной компенсации не происходило, особенно это относилось к тем животным, у которых поле зрения одного глаза перекрывало поле зрения другого (кошки).

Приведем несколько примеров, иллюстрирующих изменения электрической активности глазных мышц при осуществлении тонических рефлексов с лабиринтов и проприорецепторов мышц шеи и туловища. На рис. 2 даны осциллограммы верхней и наружной прямых мышц глаза кролика с интактной нервной системой (опыт 18 II 1954). Электрические потенциалы регистрировались одновременно с обеих мышц. При положении головы кролика теменем вверх (*а*) амплитуда электрических потенциалов верхней прямой мышцы (верхняя кривая) равнялась 70 мкв, а наружной прямой мышцы (нижняя кривая) составляла 40 мкв. Поворот головы кролика на $+30^\circ$, т. е. в сторону исследуемых мышц (*б*), сопровождался увеличением амплитуды потенциалов на верхней прямой мышце до 100 мкв, а отдельные пики достигали 120—150 мкв. Амплитуда потенциалов на наружной прямой мышце при этом снизилась до 15 мкв. При повороте головы кролика на -30° , т. е. в противоположную от исследуемых мышц сторону (*в*), отмечался противоположный эффект. Высота электрических потенциалов на верхней прямой мышце снизилась до 20 мкв, а амплитуда электрических разрядов наружной прямой мышцы достигла 60 мкв. Когда же голова животного заняла нормальное положение по отношению к туловищу (*г*), то электрическая активность восстановилась на обеих мышцах до исходного уровня. На приведенных осциллограммах видно, что электрическая активность исследуемых мышц то усиливалась, то ослаблялась в зависимости от поворота головы животного в ту или другую сторону вокруг оси тела.

При поворотах головы животного вокруг оси тела одновременно с шейными тоническими рефлексами осуществлялись лабиринтные рефлексы на изменения положения головы в пространстве. Чтобы исключить влияние одних рефлексов на другие, производилось двустороннее выключение лабиринтов по методу С. А. Злотникова (1952). У животных с выключенными лабиринтами для осуществления шейных тонических рефлексов на глазную мускулатуру требовались более значительные повороты головы вокруг оси тела. Поворот головы животного в ту или в другую сторону менее чем на 40° не вызывал заметных изменений электрической активности мышц глазного яблока. Следует указать, что шейные тонические рефлексы более отчетливо выражены у делабириктированных кроликов, чем у таких же кошек. На рис. 3 представлены осциллограммы верхней косой и верхней прямой мышц глаза делабириктированного кролика (опыт 12 IX 1954). При положении головы теменем вверх (а) высота электрических потенциалов верхней косой мышцы (верхняя кривая) равнялась 50 мкв, верхней прямой (нижняя кривая) составляла 40 мкв. Поворот головы кролика на -40° (б) не вызвал видимых изменений

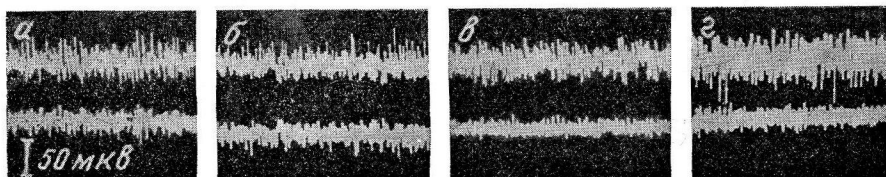


Рис. 3. Рефлекторные изменения электрической активности глазных мышц при поворотах головы кролика с выключенными лабиринтами.

Сверху вниз: верхняя косая мышца; верхняя прямая мышца. а — голова теменем вверх; б — поворот головы на -40° ; в — поворот головы на -60° ; г — поворот головы на $+60^\circ$.

в электрической активности исследуемых мышц. Только при повороте головы животного на -60° (в) отмечалось небольшое снижение высоты потенциалов на верхней прямой мышце, а амплитуда потенциалов на верхней косой мышце осталась без изменения. Подобные же изменения электрической активности глазных мышц были зарегистрированы в опытах на делабириктированных кошках.

На тонус глазных мышц оказывал влияние поворот туловища животного вокруг дорзо-вентральной оси в области поясницы. В этих опытах голова животного прочно фиксировалась в головодержателе, а тазовый пояс смещался в ту или иную сторону. Опыты, проведенные на кошках, были малоубедительными и не дали положительных результатов. Электрическая активность глазных мышц кроликов при осуществлении пояснично-глазного рефлекса изменялась в гораздо меньших пределах, чем при протекании тонических рефлексов с лабиринтов и проприорецепторов мышц шеи.

При деперебрации тонические рефлексы на глазные мышцы осуществлялись с той же отчетливостью, как на животных с интактной нервной системой. Однако при обескровливании деперебрированного животного тонические рефлексы вызывались с большим трудом, и вместо ожидаемого эффекта стимуляции электрической активности наблюдалось ее угнетение. Депрессию электрических потенциалов при нарушении кровоснабжения глазных мышц, по всей вероятности, можно объяснить снижением функциональной лабильности и устойчивости как в нервных центрах, так и в двигательных нервных окончаниях. На то обстоятельство, что обескровливание может способствовать развитию парабитического торможения, указывали многие авторы.

Рефлекторные реакции глазных мышц в раннем онтогенезе. Какие же функциональные особенности характеризуют проприомускулярный аппарат глаза на ранних стадиях постнатального развития? Тонические рефлексы с лабиринтов и мышц шеи на глазную мускулатуру в электрофизиологической методике возможно зарегистрировать с первых часов после рождения. Так же как и у взрослых животных, поворот головы новорожденных, еще слепых котят и крольчат, вокруг оси их тела вызывал изменение тонуса глазных мышц. В зависимости от поворота головы в ту или другую сторону возникало то усиление, то ослабление электрической активности исследуемых мышц. Опыты, проведенные на молодых крольчатах, как и опыты, поставленные на взрослых кроликах, дали более убедительные результаты, чем на котятах и взрослых

кошках. Это, по всей вероятности, объясняется не только расположением глазных яблок, но еще и тем, что доступ к глазным мышцам кроликов более прост (менее травмирует животное), чем к мышцам глаза кошек, у которых нередко приходилось удалять глазное яблоко.

Электрическая активность слепорожденных животных (котят и крольчат) до прозревания, как правило, не превышала 15—20 мкв. К моменту прозревания электрическая активность глазных мышц значительно возрастала, достигая 25—30 мкв. В первую неделю постнатального развития тонические рефлексy на глазные мышцы отличались большим непостоянством и сравнительно малой устойчивостью. Это проявлялось в том, что изменение электрической активности наблюдалось при средних степенях

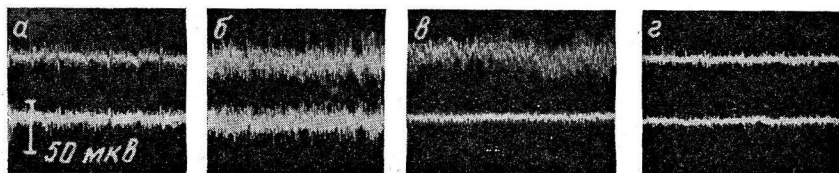


Рис. 4. Рефлекторные изменения электрической активности глазных мышц восьмидневного незрячего кролика.

Сверху вниз: верхняя косая мышца; верхняя прямая мышца. а — голова теменем вверх; б — поворот головы на $+30^\circ$; в — поворот головы на $+60^\circ$; г — поворот головы на $+75^\circ$.

поворота головы ($30-60^\circ$); при поворотах головы животного менее чем на 30° электрическая активность исследуемых мышц оставалась без изменения. Если же голова животного поворачивалась вокруг оси тела более чем на 60° , то наблюдалась резкая депрессия электрической активности мышц глазного яблока.

На второй неделе постнатального развития изменения электрической активности глазных мышц наблюдались в более широком диапазоне, а именно, поворот головы животного от 15 до 75° сопровождался изменением биотоков отдельных групп мышц глаза. Но при сильном повороте головы (более 75°) отмечалось угнетение потенциалов и на тех мышцах, на которых при средних углах поворота наблюдалось значительное повышение электрической активности. С уменьшением угла поворота головы электрическая активность глазных мышц восстанавливалась. Так, в опыте от 4 X 1956 (рис. 4) у восьмидневного крольченка были зарегистрированы электрические потенциалы верхней косой (верхняя кривая) и верхней прямой (нижняя кривая) мышц глазного яблока. Их амплитуда для обеих мышц (а) составляла 15 мкв. При повороте головы животного на $+30^\circ$ (б) она увеличилась как на верхней косой, так и на верхней прямой мышцах, и достигала 40 мкв. Биотоки не изменялись при дальнейшем повороте головы до $+45^\circ$. Поворот же головы до $+60^\circ$ (в) вызвал резкое снижение электрической активности на верхней прямой мышце; на верхней косой мышце отмечалось небольшое снижение и урежение электрических разрядов. Угнетение их на верхней косой мышце наблюдалось при повороте головы на $+75^\circ$ (г).

Подобная депрессия электрической активности глазных мышц при сильном повороте головы вокруг оси тела животного наблюдалась и в опытах на прозревших животных. В большинстве случаев после прозревания с увеличением поворота головы изменения биотоков глазных мышц были сходны с изменениями активности глазодвигательного аппарата взрослых животных, но менее выражены. У прозревших животных, как и у взрослых

кошек и кроликов, при повороте головы в сторону исследуемых мышц (рис. 1) амплитуда потенциалов возрастала на верхних косых, верхних и внутренних прямых мышцах глазного яблока. Соответственно электрическая активность нижних косых, нижних и наружных прямых мышц глазного яблока уменьшалась. Амплитуда потенциалов этих мышц возрастала при повороте головы животного в сторону, противоположную исследуемым мышцам.

В опыте от 14 XII 1956 (рис. 5) были зарегистрированы тонические рефлекс с нижней и наружной прямых мышц глаза кролика в возрасте 17 дней. Амплитуда электрических потенциалов (а) исследуемых мышц равнялась 30 мкв. Поворот головы кролика на -40° (б) сопровождался усилением биотоков одновременно на обеих мышцах. Электрические потен-

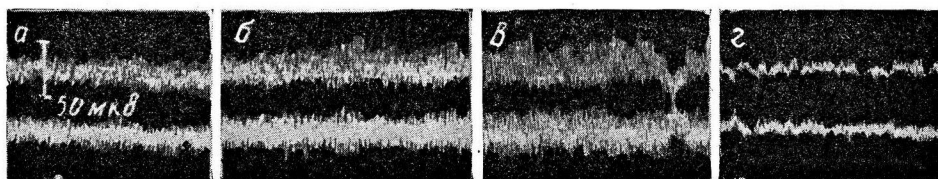


Рис. 5. Рефлекторные изменения электрической активности глазных мышц кролика вскоре после прозревания (возраст 17 дней).

Сверху вниз: нижняя прямая мышца; наружная прямая мышца. а — голова теменем вверх; б — поворот головы на -40° ; в — поворот головы на -75° ; г — поворот головы на $+35^\circ$.

циалы возросли еще больше при повороте головы животного на -75° (в). Амплитуда потенциалов при этом на нижней прямой мышце достигла 60 мкв, а на наружной прямой — 50 мкв. Когда голова кролика была повернута в противоположную сторону на $+35^\circ$ (г), то наступило угнетение электрической активности как на нижней прямой, так и на наружной прямой мышце глаза кролика.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Представленные данные свидетельствуют о том, что электрическая активность внешних глазных мышц исследуемых животных испытывает рефлекторное воздействие со стороны лабиринтов и шейных мышц, что вполне согласуется с работами многих авторов. Вместе с тем изучение электрической активности отделенных от склеры глазных мышц позволило выяснить, что в лабиринтно-глазной рефлекс вовлекаются все глазные мышцы, независимо от того, какими нервами они иннервируются. Наши экспериментальные данные не подтверждают утверждения Клейна о том, что наружные и внутренние прямые мышцы не испытывают воздействия с лабиринтов. Наоборот, в наших опытах на животных с удаленными лабиринтами наблюдалось отчетливое снижение амплитуды электрических потенциалов как наружных, так и внутренних прямых мышц. Рефлекторные же изменения активности этих мышц при поворотах головы у таких животных становились менее выраженными по сравнению с рефлекторными ответами, наблюдаемыми на животных с сохраненными лабиринтами.

Как на взрослых, так и на молодых животных изменения электрической активности глазных мышц при нарушениях равновесия организма носили сопряженный характер, а именно, усиление тонуса на верхней и наружной прямых мышцах сопровождалось соответственным ослаблением рефлекторной реакции на нижней и внутренней прямых мышцах глазного

яблока. Однако у взрослых животных при чрезмерных поворотах головы эти сопряженные отношения могли нарушаться. С особенной легкостью они извращались у молодых животных.

Наличие электрической активности глазных мышц слепорожденных животных, ее возрастание к моменту прозревания и возможность получения простейших тонических реакций на глазную мускулатуру с лабиринтов и мышц шеи у слепых животных свидетельствует о том, что глазодвигательный аппарат зрительной рецепции морфологически и функционально сформирован уже на самых ранних стадиях постнатального развития. Поэтому животные сразу же после прозревания получают возможность фиксировать на сетчатке световые раздражения и, таким образом, с помощью зрения ориентироваться в окружающей среде.

Малая устойчивость тонических рефлексов у слепорожденных животных в раннем периоде постнатального развития может быть объяснена еще недостаточной функциональной лабильностью и резистентностью центральных и периферических образований глазодвигательного прибора, что соответствует наблюдениям на других объектах (Глебовский, 1956; Кошелева, 1955; Маревская, 1955).

В соответствии с малой устойчивостью рефлекторных реакций внешних глазных мышц новорожденных животных наблюдаемые преобразования реакции усиления электрической активности в реакцию угнетения можно трактовать с точки зрения развития рефлекторного пессимума глазодвигательных центров.

ВЫВОДЫ

1. При нарушениях положения головы у кошек и кроликов электрическая активность всех глазных мышц изменялась в соответствии с имеющимися между ними реципрокными отношениями.

2. При чрезмерных поворотах головы животного сопряженные отношения между глазными мышцами могли извращаться.

3. Рефлекторные реакции с лабиринтов и проприорецепторов шейных мышц на глазную мускулатуру осуществляются сразу же после рождения.

4. Устойчивость и постоянство рефлекторных реакций внешних глазных мышц возрастают по мере развития организма. У молодых животных эти реакции мало устойчивы.

5. У новорожденных животных при средних по величине поворотах головы наблюдается преобразование реакции возбуждения в реакцию угнетения электрической активности глазных мышц, что можно трактовать как феномен рефлекторного пессимума нервных центров.

ЛИТЕРАТУРА

- Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной системы. Изд. АН СССР, 2, 1948.
- Великов К. А., Вестн. ото-рино-ларинголог., 3, 52, 1954.
- Воячек В. И., Журн. ушн., носов. и горл. болезней, 3—4, 121, 1927.
- Глебовский В. Д., Бюлл. exper. биол. и мед., 11, 6, 1956.
- Злотников С. А., Вестн. ото-рино-ларинголог., 2, 16, 1952.
- Квасов Д. Г., Физиолог. журн. СССР, 42, № 8, 621, 1956; Сб., посв. 70-летию И. С. Бериташвили, 115, Тбилиси, 1956.
- Квасов Д. Г., Г. Н. Булыгинский и И. Г. Антонова, Бюлл. exper. биол. и мед., 32, № 7, 16, 1951.
- Комендантов Г. Л., Физиолог. журн. СССР, 31, № 1, 65, 1945.
- Компанеев С. М., Днепрпетровск. мед. журн., 5—6, 21, 1927.
- Коровина М. В. Материалы к физиологии внешних глазных мышц и их центральной нервной регуляции, Дисс. Л., 1956.
- Кошелева Г. Г., Тез. докл. VI годичн. научн. сессии Ленингр. педиатр. мед. инст., 77, Л., 1955.
- Маревская А. П., Тез. докл. VI годичн. научн. сессии Ленингр. педиатр. мед. инст., 33, Л., 1955.

- У н д р и ц В. Ф., Русская отолярингология, № 4, 5, 1928.
C o o p e r S., P. A. D a n i e l, D. W h i t t e r i d g e, Journ. Physiol., 113, 463, 1951;
120, 471, 1953.
F i l l e n z M., Journ. Physiol., 128, 182, 1955.
H o v e I. u. A. K l e i n, Pfl. Arch., 169, 241, 1917.
K l e i n A., Pfl. Arch., 186, 82, 1921.
K l e i n A. u. R. M a g n u s, Pfl. Arch., 178, 179, 1920.
M a g n u s R. K o r p e r s t e l l u n g. Berlin, 1924.
M a g n u s R. u. A. K l e i n, Pfl. Arch., 194, 407, 1922.
S z e n t á g o t h a i I. Die Rolle der einzelnen Labyrinthrezeptoren bei der Orientation
von Augen und Kopf im Raume. Budapest, 1952.

Поступило 18 IX 1957.

VARIATIONS IN THE ELECTRICAL ACTIVITY OF INDIVIDUAL OCULAR MUSCLES, INDUCED BY IMPULSES OF A VESTIBULAR ORIGIN OR FROM NECK MUSCLES, IN ANIMALS OF VARIOUS AGES

By *M. V. Korovina*

From the department of physiology, Paediatric Medical Institute, Leningrad

Changes, occurring in the electrical activity of extrinsic ocular muscles with disturbance of body equilibrium, were investigated in animals (cats and rabbits) of various ages.

It was found, that when the position of the animal's head was altered, the electrical activity of all ocular muscles was changed, conforming to their coordinating relationships. These could be upset if the head was turned excessively. Ocular muscle responses to stimuli from labyrinths and proprioceptors of neck muscles could be elicited immediately after birth.

In the early postnatal period, tonic ocular muscle reflexes were not found to be stable or constant. When the head of newly born animals was being turned moderately, the excitatory reaction of ocular muscle activity was observed to be transformed into a reaction of ocular muscle depression.

О ДЫХАТЕЛЬНЫХ ЭФФЕКТАХ РАЗДРАЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПОДКОРКОВЫХ ОБРАЗОВАНИЙ

Ф. П. Ведяев

Отдел сравнительной физиологии и патологии Института экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

Изучение роли подкорковых образований в регуляции соматических и вегетативных функций продолжает сохранять свою актуальность. Одним из методов изучения этого вопроса является электрическое раздражение подкорковых структур. Многие авторы, исследуя функции подкорковых ядер, главное внимание обращали на двигательные эффекты раздражения, тогда как вегетативные реакции (дыхание, сердечная деятельность) изучены в меньшей степени. Большинство работ, в которых исследовались изменения дыхания и сердечной деятельности в ответ на раздражение различных подкорковых образований, выполнено в условиях острых опытов на наркотизированных животных. В. Я. Данилевский (1894), М. Лавринович (1882), М. Шайкевич (1902) и другие в острых опытах при электрическом раздражении полосатого тела наблюдали урежение, а иногда и полную остановку дыхания. В. М. Бехтерев и Н. А. Миславский (1886) при раздражении зрительного бугра и *gl. pallidum* отмечали повышение кровяного давления. Эти исследования были выполнены на кураризированных животных; для раздражения подкорковых образований последние обнажались путем послойного удаления мозгового вещества. Кортевег, Балс и Тен Катэ (Korteweg, Boeles a. Ten Cate, 1957) в острых опытах на кошках обнаружили наиболее четкие изменения ЭКГ при раздражении *gl. pallidum*. Некоторые из авторов, раздражая подкорковые ядра, приходили к взаимно противоположным выводам. Обзоры этих работ имеются в руководствах В. М. Бехтерева (1906); В. Я. Данилевского (1915), Фултона (Fulton, 1938), Готшика (Gottschick, 1955), а также в монографиях Г. И. Маркелова (1929), М. В. Сергиевского (1952), П. Д. Перли (1956) и Н. А. Рожанского (1957).

На основании анализа имеющихся литературных данных можно прийти к заключению, что в условиях острых опытов на наркотизированных (а тем более на кураризированных) животных, без комплексной регистрации двух и более функций, трудно судить о первичности и «чистоте» эффекта, возникающего при пороговой силе раздражения. Наблюдавшиеся многими авторами изменения дыхания, кровообращения и уровня кровяного давления в некоторых случаях могли быть следствием общей болевой или компонентами сложной сомато-вегетативной реакции.

В условиях хронических опытов раздражение подкорковых структур производили Гесс (Hess, 1938, 1954), Н. И. Лагутина (1955), В. А. Черкес (1958), Т. Г. Урманчеева (1958) и другие авторы. Однако в этих рабо-

тах (за исключением исследований Гесса) не было обращено специального внимания на вегетативные эффекты раздражения.

В настоящей работе изучались дыхательные реакции на раздражение ряда подкорковых образований, которые не сопровождались двигательными реакциями, и зависимость этих эффектов от частотной характеристики раздражения.

МЕТОДИКА

Исследование проводилось в условиях хронических опытов на кроликах, которым предварительно вживлялись электроды с межполюсным расстоянием 0.5—1 мм по методу А. Б. Когана (1952). Одним кроликам вживлялись две пары электродов (по одной паре с каждой стороны), другим были вживлены четыре пары (по две пары в одной пробке с каждой стороны). Раздражение подкорковых образований производили с помощью генератора прямоугольных импульсов.

Перед каждым опытом определялось омическое межэлектродное сопротивление, что позволяло сопоставлять возможные резкие изменения порога раздражения с изменением сопротивления подэлектродных участков. На кимографе регистрировалось дыхание, а также движения головы и конечностей (каждой в отдельности) по способу Н. Н. Поляковой (1955). Опыты с раздражением, как правило, производились через день. У этих же кроликов для других целей регистрировалась фоновая биоэлектрическая активность. В опыте кролик помещался в специальный гамачок, который подвешивался в звукоизолированной камере.

Исследование завершалось макроскопическим (а иногда и микроскопическим) анализом локализации электродов. Найденная точка наносилась на схему соответствующего фронтального среза мозга кролика по атласу Винклера и Поттера (Winkler a. Ada Potter, 1911).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обследовано 28 пунктов подкорковой области (*thalamus, corp. callosum, n. caudatus, gl. pallidum* и др.). Эффекты порогового раздражения этих подэлектродных пунктов можно разделить на две группы — первично-двигательные реакции и первично-дыхательные реакции. При раздражении 10 пунктов подкорки наблюдались различные дыхательные реакции, которые не сопровождались какими-либо двигательными эффектами, несмотря на удлинение времени действия раздражения. На рис. 1 представлена схема расположения подэлектродных пунктов, раздражение которых сопровождалось дыхательными реакциями. Описываемые изменения дыхания могли быть наблюдаемы в течение длительного времени (пока держались электроды). При электрическом раздражении подкорковых образований наблюдались дыхательные реакции двух типов — реакции стимуляции и реакции торможения дыхания.

Э ф ф е к т ы с т и м у л я ц и и д ы х а н и я. Реакции этого типа (рис. 2) наблюдались при раздражении разных пунктов *sept. pellucidum* (электроды 17, 22, 25, 34, 35). Эффекты стимуляции дыхания возникали при сравнительно малых значениях порога электрического раздражения (1.5—2.5 в) и проявлялись в увеличении амплитуды дыхательных движений (рис. 2, а, эл. 17), в учащении дыхания со снижением амплитуды дыхательных движений (рис. 2, б, эл. 25), с увеличением последней (рис. 2, в, эл. 34 и г, эл. 22), а также в резком учащении дыхания без изменения амплитуды (рис. 2, д и е, эл. 35). В некоторых случаях было характерно возникновение эффекта почти без латентного периода и прекращение его вслед за прекращением действия раздражения (рис. 2, б, в). Однако при раздражении подэлектродных пунктов 17, 22, 35 наблюдалось последействие (в течение 10—30 сек.; рис. 2, а, г, д), которое было выражено в большей степени (30 сек.) при увеличении силы электрического раздражения (рис. 2, е). Для каждого раздражаемого пункта можно было выявить наиболее оптимальную частоту и длительность импульсов раздражения, при которой наблюдается наибольший дыхательный эффект.

Как видно из приведенных данных, несмотря на некоторые отличительные особенности этих реакций, во всех описанных случаях общим было усиление функции внешнего дыхания.

Эффекты торможения дыхания. Дыхательные реакции этого типа наблюдались при раздражении пунктов под электродами

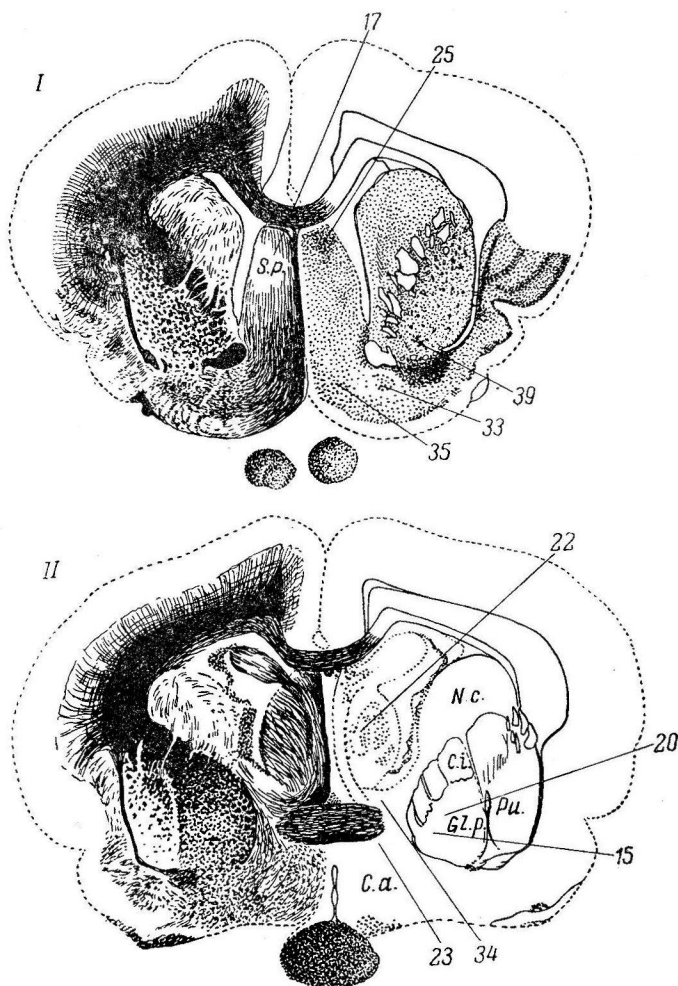


Рис. 1. Локализация электродов (эл.), нанесенная на схемы двух последовательных (I, II) фронтальных срезов мозга кролика по атласу Винклера.

17, 22, 25, 35 — sept. pellucidum; 15, 20, 39 — gl. pallidum; 22, 33 — в области между gl. pallidum и com. anterior; 34 — в области между gl. pallidum и sept. pellucidum. Цифры — номера эл. соответственно номерам подопытных кроликов.

15, 20, 23, 33, 39, расположенных в области gl. pallidum. Порог раздражения этих пунктов составлял 0.75—1.25 в при частоте 60—100 гц. Особенностью реакций со стороны дыхания является малый латентный период и отсутствие последействия (за исключением подэлектродного пункта 33). Изменения дыхания проявлялись в урежении и полной остановке дыхательных движений. Варьируя частоту раздражения, можно было проследить за развитием дыхательной реакции.

На рис. 3 представлены типичные варианты эффектов торможения дыхания. Как видно из рис. 3, *а*, раздражение подэлектродного пункта 20 с частотой 30 гц вызывает заметное урежение дыхания, которое при увеличении частоты раздражения переходит в полную остановку дыхания (рис. 3, *б*). Такая же реакция наблюдалась и при раздражении подэлектродных пунктов 15 и 39 (рис. 3, *в*, *г*). Раздражение подэлектродного пункта 23 приводит к полной остановке дыхания, однако при данной частоте раздражения (60 гц) наблюдается последствие в течение 10—13 сек. (рис. 3, *з*).

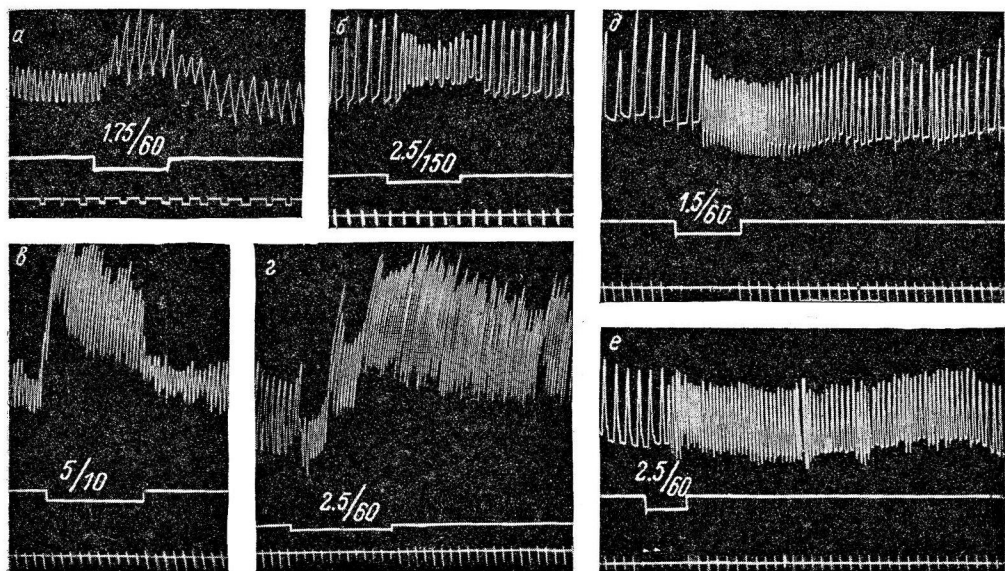


Рис. 2. Реакции стимуляции дыхательных движений при пороговом раздражении разных пунктов sept. pellucidum.

а — эл. 17, *б* — 25, *в* — 34, *г* — 22, *д* и *е* — 35. *Сверху вниз*: пневмограмма, отметка раздражения, отметка времени (в сек.). Цифры: числитель — сила раздражения в вольтах, знаменатель — частота раздражения в гц.

При применении раздражения большей частоты (150 гц), т. е. с меньшей длительностью каждого прямоугольного стимула, возникает эффект задержки дыхания, однако без последствия (рис. 3, *д*). Несколько отличной от предыдущих типов реакций торможения дыхания была реакция на раздражение подэлектродного пункта 33 (рис. 3, *ж*): после прекращения раздражения, вслед за очень слабым движением наступает задержка, а затем резкое урежение дыхания.

В ряде опытов раздражения наносились в моменты протекания отдельных фаз дыхательного цикла. Так, раздражение, нанесенное в момент выдоха, приводит к задержке дыхания, но с латентным периодом, в течение которого успевает завершиться один дыхательный цикл (эл. 15, рис. 4, *а*). Раздражение, нанесенное в фазу вдоха, сразу приводит к развитию остановки дыхания, как бы обрывая акт вдоха (рис. 4, *б*). Такой характер влияния раздражаемых нервных структур еще более четко проявился при раздражении подэлектродного пункта 39 (рис. 4, *а*, *б*).

Этот факт совпадает с обнаруженным Н. Е. Введенским в 1881 г. фактом о зависимости влияния раздражения блуждающего нерва от фазы дыхательного акта. Тогда также было отмечено, что раздражение

блуждающего нерва в момент вдоха скорее оказывает тормозящее влияние, нежели в фазу выдоха.

Одним из вопросов нашего исследования являлось изучение зависимости наблюдаемой реакции от частотной характеристики раздражения. Варьируя частоту раздражения при неизменной силе его, мы пытались характеризовать такое функциональное свойство подэлектродных нерв-

ных структур, как лабильность. Опыты показали, что для каждого раздражаемого пункта имеется определенный сравнительно узкий диапазон частоты раздражения, при котором наблюдается наиболее выраженный эффект (рис. 5).

При пороговом раздражении различных подкорковых образований можно выявить нервные структуры, возбуждение которых вызывает вегетативные эффекты.

Совершенно естественно (так было и в наших опытах), что применение более сильного электрического раздражения даже без стадии вегетативных сдвигов может привести к двигательному эффекту. Ясно также, что этот эффект будет более сложным с включением в реакцию ряда эффекторных систем и такой подход к исследованию функций подкорковых образований не приведет к выявлению первичных эффектов раздражения, из которых одновременно или последовательно складывается целостная реакция организма.

Применяя пороговые раздражения подкорковых образований в условиях хрониче-

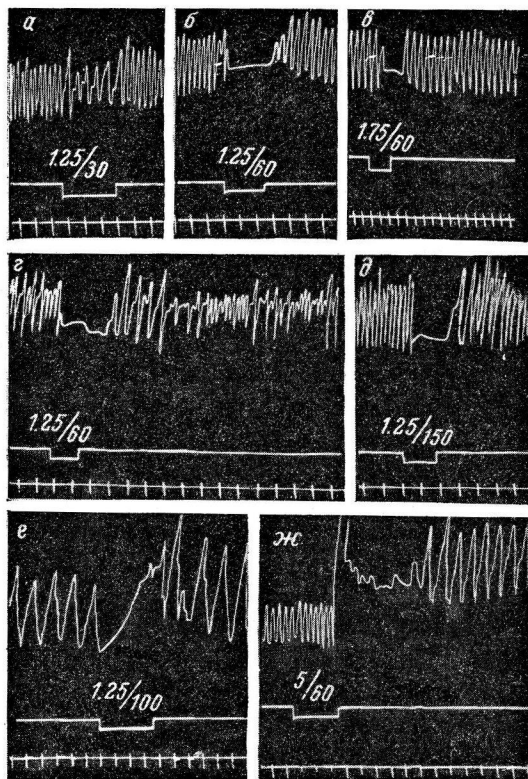


Рис. 3. Реакции торможения дыхательных движений при пороговом раздражении разных пунктов *gl. pallidum* и пунктов прилегающих к нему.

а, б — эл. 20, в — 39, г, д — 23, е — 15, ж — 33. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

ческих опытов и регистрируя дыхательные и двигательные реакции, нам удалось установить, что раздражение *sept. pellucidum*, *gl. pallidum* и прилегающих к ним областей подкорки вызывает дыхательные реакции взаимно противоположного характера (стимуляция и торможение).

Пути осуществления этих влияний можно представить исходя из имеющихся морфологических данных. Как указывает Л. Я. Пинес (1957), паллидофугальные волокна оканчиваются в гипоталамусе, важная роль которого в регуляции вегетативных функций, в частности дыхания, твердо установлена систематическими исследованиями Гесса (Hess, 1938, 1954) и других авторов. Что касается прозрачной перегородки, то и в данном случае возможно наличие нисходящих связей с гипоталамиче-

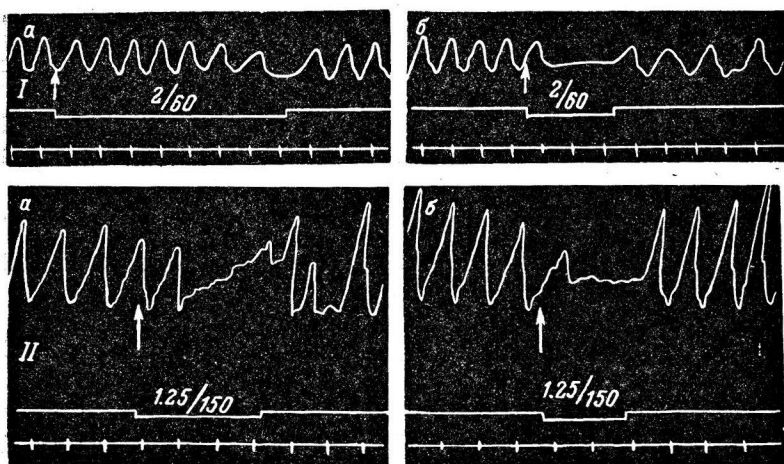


Рис. 4. Характер дыхательного эффекта раздражения в зависимости от фазы дыхательного цикла.

I — эл. 39, II — 15. а — раздражение в момент выдоха, б — в момент вдоха; стрелка — момент нанесения раздражения. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

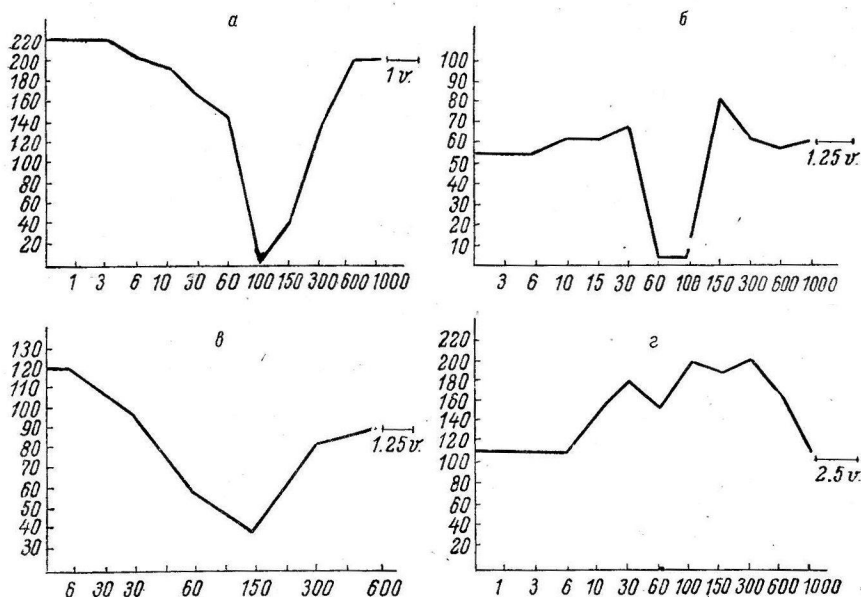


Рис. 5. Зависимость дыхательного эффекта от частотной характеристики раздражения.

а — эл. 25, б — 15, в — 20, г — 23. По оси ординат — частота дыхания (в 1 мин.), по оси абсцисс — частота раздражения (в гц).

ской областью. Морфологические данные свидетельствуют, что клеточные группы гипоталамической области без перерыва переходят и в клеточные группы прозрачной перегородки (Бехтерев, 1889; Пинес, 1957).

Выявив специфичность влияния обследованных подкорковых образований на функцию дыхания, мы, однако, не склонны расценивать их как высшие дыхательные центры. В соответствии с представлениями М. В. Сергиевского (1952) их можно рассматривать как нервные структуры, посредством которых осуществляется интеграция соматических и вегетативных безусловных рефлексов на уровне подкорковых образований.

Обнаруженную четкую зависимость дыхательной реакции от частотной характеристики раздражения мы считаем фактом, который должен привлечь к себе большее внимание. Речь идет о характеристике подкорковых структур по таким параметрам функционального состояния, как лабильность, возбудимость, суммационная способность и т. д., выявляемым применением электрического раздражения различной частоты, силы и длительности стимула, а также варьированием интервалов между раздражениями. Как известно, эту задачу впервые поставили Н. Е. Введенский (1892) и А. А. Ухтомский (1911), имея в виду систематизацию различных нервных центров по параметрам функционального состояния. В связи с этим можно предположить, что такой путь систематического изучения функциональных свойств подкорковых образований приведет к конкретизации высказанных И. П. Павловым (1930) взглядов об особенностях нервных процессов, протекающих в коре и в подкорковых образованиях.

ВЫВОДЫ

1. Пороговое раздражение области *sept. pellucidum* вызывает реакции стимуляции дыхательных движений.
2. Пороговое раздражение области *gl. pallidum* вызывает реакции торможения дыхательных движений.
3. Обследованные пункты подкорковой области кроликов имеют различную лабильность и могут быть рассматриваемы как нервные структуры, первично влияющие на деятельность дыхательного центра.

ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерев В. М. Проводящие пути спинного и головного мозга, ч. II. 2-е изд., СПб., 1898; Основы учения о функциях мозга, в. V. СПб., 1906.
- Бехтерев В. М. и Н. А. Миславский (1886), в кн.: Н. А. Миславский, Избр. произв., Медгиз, 1952.
- Введенский Н. Е. (1881), Полн. собр. соч., I, 145, Изд. ЛГУ, 1952; (1892), Полн. собр. соч., III, 84, Изд. ЛГУ, 1952.
- Данилевский В. Я. (1894). Физиология человека, II, ч. 2. М., 1915.
- Коган А. Б. Методика хронического вживления электродов для отведения потенциалов и раздражения мозга. М., 1952.
- Лавринович М. (1882), цит. по В. М. Бехтереву (1906).
- Лагутина Н. И. Исследование центральных механизмов пищевых, оборонительных, ориентировочных и других рефлексов. Дисс. Л., 1955.
- Маркелов Г. И., Тр. Клиники нервных болезней Одесского мед. инст., I, 5, Одесса, 1929.
- Павлов И. П. (1930), Полн. собр. соч., III, кн. 2, Изд. АН СССР, 1951.
- Перли П. Д. Паркинсонизм. Рига, 1956.
- Пинес Л. Я., в кн.: Руководство по неврологии. Медгиз, 1957.
- Полякова Н. Н., Физиолог. журн. СССР, 40, № 1, 103, 1955.
- Рожанский Н. А. Очерки по физиологии нервной системы. Медгиз, 1957.
- Сергиевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих животных. Медгиз, 1952.
- Урманчеева Т. Г. Эволюция функций нервной системы. Медгиз, 1958.
- Ухтомский А. А. (1911), Полн. собр. соч., I, Изд. ЛГУ, 1950.
- Черкес В. А. О физиологических механизмах некоторых видов центрального торможения. Дисс. Киев, 1958.

- Ш а й к е в и ч М., Обзорение психиатрии, неврологии и экспериментальной психологии, год VII, 686, 1902.
- F u l t o n S. F. Physiologie of the Nervous system. London, New York, Toronto, 1938.
- H e s s W. R. Das Zwischenhirn und die Regulation von Kreislauf und Atmung. Leipzig, 1938; Diencephalon. Autonomic and Extrapramidal Functions. New York, 1954.
- G o t t s c h i c k S. Die Leistungen des Nervensystems. Iena, 1955.
- K o r t e w e g G. C. I., I. Th. F. B o e l e s a. I. T e n C a t e, Journ. Neurophysiol., 20, № 1, 100, 1957.
- W i n k l e r C. a. A d a P o t t e r. An anatomical guide to experimental researches on the rabbits brain. A series of 40 frontal sections. Amsterdam, 1911.

Поступило 4 I 1958.

ON THE RESPIRATORY EFFECTS EVOKED BY STIMULATION OF CERTAIN SUBCORTICAL FORMATIONS

By *F. P. Vediaev*

From the department of comparative physiology and pathology, Institute of Experimental Medicine, Leningrad

Various subcortical formations were subjected to direct electrical stimulation in rabbits with implanted electrodes. By means of applying stimuli of threshold intensity and recording motor and respiratory responses, certain nervous structures could be discerned where the primary effect of the stimulation was a motor or a respiratory reaction. Primary respiratory effects are dealt with in this communication.

Respiratory reactions could be obtained both as augmentation (by stimulating the septum pellucidum) and as inhibition (by stimulating the globus pallidus).

The distinct relationship revealed between the respiratory effect and frequency characteristics of the stimulus served as an indication of the lability of various subcortical structures.

Although the subcortical formations under investigation have been shown to influence respiration specifically, it is not implied that they should be regarded as superior centers for respiration. Conforming to the views of M. V. Sergievski (1952), they may rather be considered as nervous structures subserving the integration of unconditioned somatic and vegetative reflexes at a subcortical level.

К ВОПРОСУ О СПИНАЛЬНОМ ШОКЕ ПРИ ПОВРЕЖДЕНИИ ДОРЗАЛЬНЫХ ОТДЕЛОВ СПИННОГО МОЗГА

Л. С. Гамбарян

Физиологическая лаборатория Научно-исследовательского института акушерства и гинекологии Министерства здравоохранения Армянской ССР, Ереван

Проблема спинального шока, теснейшим образом связанная с вопросами рефлекторной деятельности поврежденного спинного мозга, уже значительное время привлекает внимание многих исследователей.

Спинальным шоком обычно именуют состояние резкого преходящего угнетения рефлекторной деятельности спинного мозга, появляющееся вслед за его полной или частичной поперечной перерезкой. В современной науке выдвинуто много теорий, пытающихся в той или иной мере объяснить природу и механизм спинального шока. Из них наибольшее распространение получила теория Шеррингтона (Sherrington, 1906), утверждающего, что спинальный шок не является феноменом торможения вследствие травмы, как полагал Гольц (Goltz, 1896), а есть результат внезапной перерезки нисходящих проводящих путей, по которым в нормальных условиях из надсегментарных отделов мозга в спинной поступает более или менее непрерывный поток импульсов, содействующий двигательному возбуждению спинальных мотонейронов. Экспериментальными исследованиями показано, что такими нисходящими путями у кошек являются главным образом вестибуло-спинальные (Fulton, Liddell, Mc Riech, 1930), а у высших животных в первую очередь кортико-спинальные тракты (Fulton, Mc Cough, 1937; Fulton, 1943).

Херревелд (Harreveld, 1940) на основании своих опытов с асфиксией спинного мозга выдвигает представление, согласно которому перерыв нисходящих путей приводит к выявлению «тормозного спинального механизма» (the spinal inhibitory mechanism), обычно угнетенного высшими отделами нервной системы.

Кеннон и Розенблют (Cannon a. Rosenblueth, 1949), отрицая шокковую теорию как таковую, пытаются явления, объединяемые понятием спинальный шок, объяснить с точки зрения развиваемого ими закона денервации.

Не останавливаясь более подробно на сущности указанных концепций, а также ряда других (Беритов, 1948, и др.), отметим, что все они ведущее значение в появлении спинального шока придают перерыву интрацентральных эфферентных систем.

В отличие от указанных теорий, в последнее время выдвинуты представления, согласно которым спинальный шок рассматривается как проявление охранительного (Асратян, 1953, 1955) или пессимального (Дурмишьян, 1952, 1955) торможения, возникающего в сенсорных звеньях рефлекторных дуг вследствие механического повреждения спинного мозга. Не отрицая важного значения перерыва нисходящих путей в появлении синдрома спинального шока, Асратян и Дурмишьян приписывают ведущее значение в его механизмах мощному раздражению афферентных систем спинного мозга в результате их повреждения. Приведенные представления аргументируются тем, что спинальный шок возникает не только при перерезке эфферентных, но и при повреждении афферентных интрацентральных путей.

В 1940 г. Э. А. Асратяном (1941) и его сотрудниками была описана картина выраженного спинального шока у собак вслед за повреждением дорзальных (афферентных) отделов спинного мозга в области 2—3-го шейного сегмента. Положительным доводом в пользу тормозной природы спинального шока, по Асратяну, являются данные его сотрудников В. Н. Дроздовой, обнаружившей возможность укорочения (почти вдвое) продолжительности шока путем применения у спинальных собак медикаментозного сна.

М. Г. Дурмишьяном (1952, 1955) показано, что если после прохождения функциональных нарушений, вызванных поперечной перерезкой задней половины спинного мозга в грудном отделе, произвести перерезку задних столбов в шейном отделе, то у собаки вновь появляются глубокие явления спинального шока. Хотя вторая перерезка

по оригинальному замыслу эксперимента не захватывала неповрежденные первой операцией центробежные пути, тем не менее у животного в каудальном отделе спинного мозга наступали явления выраженного спинального шока. В последнем случае картина резкого угнетения спинальных центров могла быть обусловлена мгновенной передачей мощного потока афферентных раздражений в спинной мозг через надсегментарные структуры.

Не вдаваясь в более подробное описание расхождений во взглядах последних авторов, отметим, что, занимаясь изучением двигательных и сенсорных функций организма при перерезке задних столбов спинного мозга, мы еще в 1952 г. могли убедиться (Гамбарян, 1952а, 1953), что явление более или менее глубокого угнетения нервных центров спинного мозга ниже уровня повреждения наблюдается у собак лишь в том случае, если оперативным путем нарушается целостность не только задних столбов, но и задних рогов, и боковых столбов, и частично передних рогов.

Э. А. Асратян (1953), производивший проверочные опыты в 1953 г., мог убедиться, что возникающие после поперечного сечения задних столбов спинного мозга чувствительные и в особенности двигательные расстройства незначительны по глубине и быстро проходят.

Наши данные (Гамбарян, 1952а, 1953), проверенные морфологическим анализом, позволяли думать, что появление глубоких сенсомоторных и вегетативных нарушений в опытах с повреждением дорзальных отделов спинного мозга не могут быть связаны с изолированным повреждением задних столбов. Однако для окончательного решения этого вопроса представлялось необходимым осуществить эксперименты со строго локальным повреждением задних столбов спинного мозга.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на 17 взрослых собаках различного возраста и пола.¹ У группы животных изучались сенсорные и моторные нарушения как до, так и после удаления задних столбов. Оценка указанных функций производилась условнорефлекторной методикой.

У другой группы животных после удаления задних столбов через различные интервалы времени изучались сосудодвигательные рефлексы в ответ на раздражения афферентных нервов.

Условные рефлексы с задней конечности животного вырабатывались по шадающей электрооборонительной методике (Гамбарян, 1952б). Задние столбы повреждались путем их удаления на протяжении нескольких сегментов по ранее описанной методике (Гамбарян, 1957а). Степень повреждения спинного мозга контролировалась морфологически. При этом исследовалась как удаленная мозговая ткань (задние столбы), так и сам спинной мозг на участке операции.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У всех подопытных животных вслед за локальным удалением задних столбов в грудном отделе клиническая картина нарушений представлялась в следующем виде. Спустя 2—4 часа после операции, т. е. по мере прохождения действия эфирного наркоза, животные могли подниматься на ноги, стоять на них и передвигаться, пользуясь как передними, так и задними конечностями. Однако в первые послеоперационные часы наблюдалась слабость задних ног. Они подгибались, и собака часто приседала на них. При ходьбе задние конечности оказывались несколько согнутыми во всех суставах. На сдавливание хвоста, задних и передних лап собака реагировала скулением, поворотом головы к источнику раздражения.

На следующий день все собаки свободно бегали, поднимались и спускались по лестницам, четко реагировали на уколы, сдавливание лап и хвоста. Не обнаруживалось изменений и в электрокожной чувствительности. Наблюдалась лишь слабо выраженная атактичность движений задних лап. Условные двигательные рефлексы, выработанные у части

¹ Основная часть работы выполнена в Лаборатории интероцептивных условных рефлексов Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР.

собак до операции, оказывались налицо и после нее. Более того, у животных оставалась неизменной и корковая локализация кожных раздражений, т. е. собаки могли точно различать место раздражения на коже. О последнем мы судили по пробам с перемещением манжеток с электродами и регистрационного прибора. Так, до операции у животного вырабатывались условные рефлексы как с левой, так и с правой задней конечности, причем ответная реакция на один и тот же раздражитель

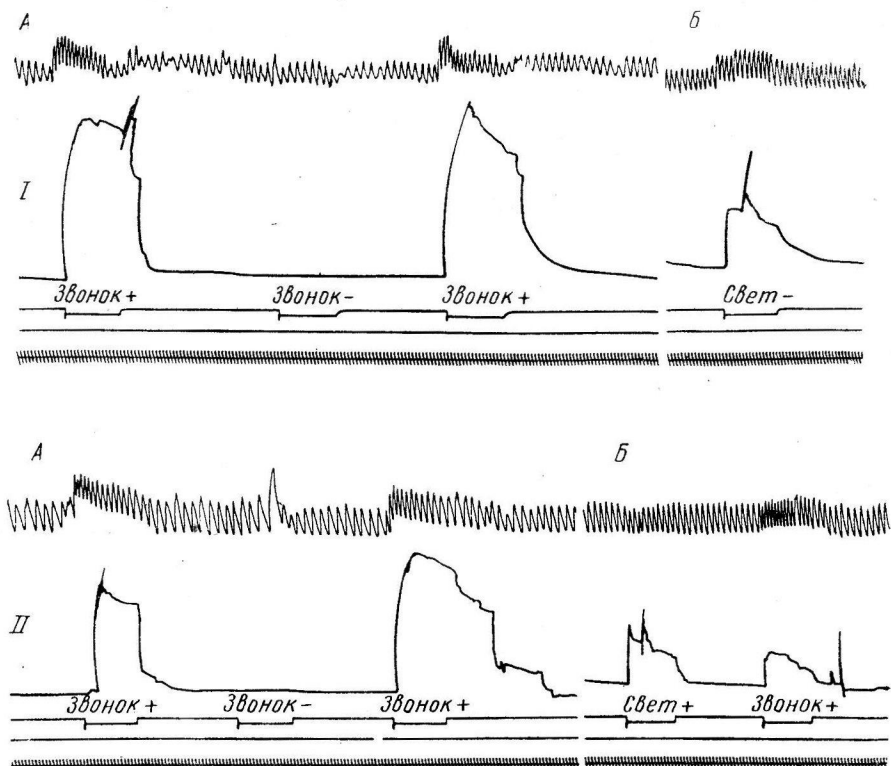


Рис. 1. Условные электрооборонительные рефлексы до (I) и после удаления задних столбов спинного мозга (II). Собака Безуший. Задние столбы удалены в области 5—8-го грудных позвонков. Длина удаленной ткани 5.5 см.

А — электроды на левой; Б — на правой лапе. Сверху вниз: запись дыхания; запись двигательной реакции конечности; отметка условного раздражения; отметка безусловного раздражения; отметка времени (1 раз в 1 сек.). Знак + (плюс) указывает на положительный условный раздражитель; знак — (минус) — на отрицательный.

зависела от того, к какой лапе в данный момент были привязаны манжетки. Если они находились на правой лапе, собака в ответ на положительный условный сигнал поднимала правую лапу, если на левой — левую. Указанный тип ответной реакции сохранялся и на следующий день после удаления задних столбов спинного мозга. Для иллюстрации сказанного на рис. 1 приведены кимограммы одного из опытов. Как видно, собака Безуший после операции на положительный условный раздражитель — звонок поднимала только ту лапу, на которой находились манжетки. Морфологический контроль показал, что удаленная ткань включала в себя задние столбы и элементы серого вещества в вентральном отделе. На поперечных срезах спинного мозга отсутствовали задние столбы и задние рога. На их месте образовалась полость, захватывающая дорзаль-

ную часть левого переднего рога и незначительно заходящая в прилегающую к нему часть бокового столба. Поперечник спинного мозга был деформирован рубцовой тканью. Указанное несоответствие между удаленной тканью и степенью повреждения спинного мозга мы рассматриваем как результат дальнейшего распада спинномозговой ткани вследствие сдавливания, отека, дегенерации и т. д. (Гамбарян, 1956). Отсутствие при этом картины клинических нарушений объясняем правилом или механизмом «встречной компенсации» (Гамбарян, 19576).

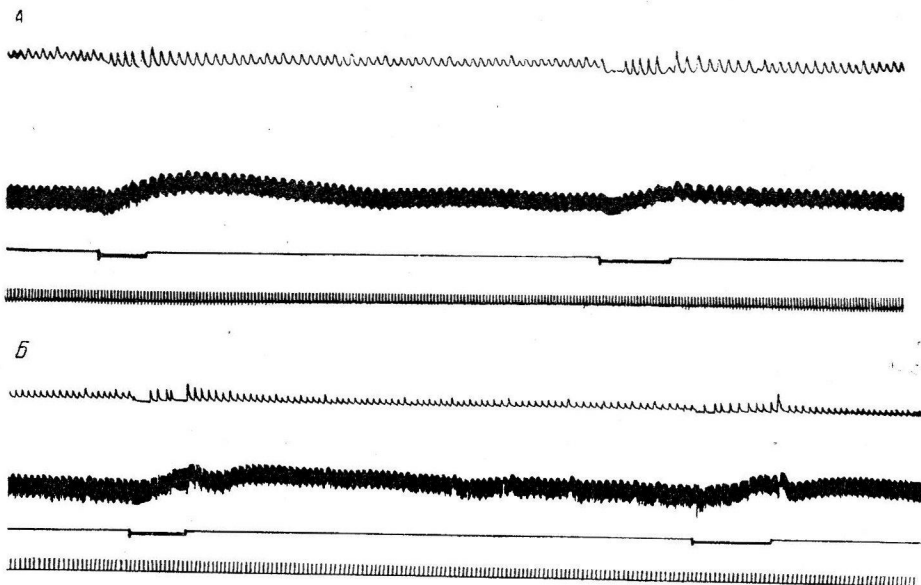


Рис. 2. Кривая кровяного давления до операции (А) и на следующий день после нее (В) (глубокий наркоз). Собака Чита. Задние столбы удалены в области 6—8-го грудных позвонков. Длина удаленной ткани 3.5 см.

Сверху вниз: запись дыхания; запись кровяного давления; отметка электрического раздражения бедренного нерва (р. к. 14 см); отметка времени (1 раз в 1 сек.). Вторая линия снизу одновременно является нулевой линией кровяного давления.

Следует отметить, что в 1898 г. Эвальдом (Ewald, 1898) была продемонстрирована собака, у которой за 9 месяцев до этого были удалены задние столбы спинного мозга на протяжении 70 мм. По данным автора, собака уже на 4 день после операции могла ходить, как нормальное животное, хотя часто при этом опиралась тыльной стороной лап.

Бикель (Bickel, 1898) в том же году показал, что после удаления задних столбов в области средних грудных сегментов (на протяжении 10 мм) десятидневный пудель мог на следующий день свободно ходить на всех конечностях, выявляя лишь атаксию задних лап.

Приведенные данные с несомненностью говорили о том, что после локального удаления задних столбов спинного мозга отсутствовали основные признаки спинального шока. Однако следовало выяснить, не проявлялись ли при этом какие-либо изменения в вегетативной сфере оперированных животных. Учитывая, что из вегетативных органов шоку подвергается преимущественно сосудистая система, были предприняты исследования с целью изучения у животных вазомоторных рефлексов в ответ на раздражение афферентных нервов.

У 8 собак после удаления задних столбов через разные интервалы времени (через 2—3 часа, через день, четыре дня, неделю и больше) под морфийно-

эфирным наркозом производилось электрическое раздражение бедренного нерва правой или левой задней конечности. Кровяное давление регистрировалось манометрически в бедренной артерии. Раздражение нерва производилось током от индукционной катушки, питаемой 6-вольтовым трансформатором. После окончания опыта бедренная артерия перевязывалась и рана зашивалась.

У 3 собак из указанной группы до спинальной операции были проведены контрольные опыты для выяснения характера сосудистой реакции на элек-

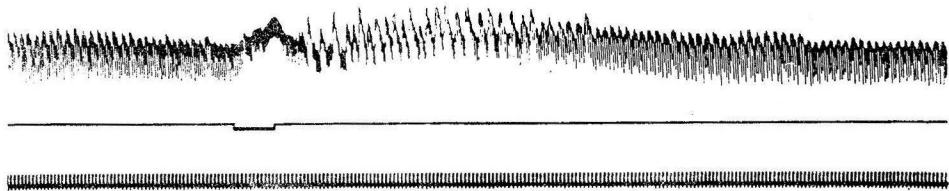


Рис. 3. Изменение кровяного давления при раздражении правого бедренного нерва (глубокий наркоз). Собака Гедарка. Задние столбы удалены в области 4—10-го грудных позвонков. Длина удаленной ткани 7 см.

Сверху вниз: запись кровяного давления; отметка электрического раздражения нерва (р. к. 17 см); отметка времени (1 раз в 1 сек.).

трическое раздражение различной силы в условиях наркоза. В этих опытах раздражение нерва вызывало как сосудосуживающий, так и сосудорасширяющий эффект. Более того, в отдельных случаях при глубоком наркозе слабые, а иногда и более сильные раздражения не вызывали никакой реакции. Однако в большинстве случаев на электрическое раздражение при р. к. в 14 см наблюдалась достаточно четкая вазопрессорная реакция.

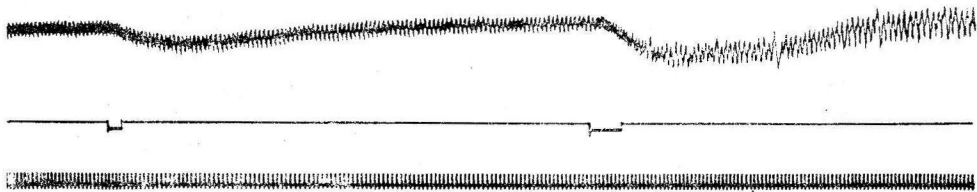


Рис. 4. Изменение кровяного давления при раздражении правого бедренного нерва (глубокий наркоз, р. к. 14 см). Собака Зангу. Задние столбы удалены в области 6—10-го грудных позвонков. Длина удаленной ткани 6 см.

Обозначения те же, что на рис. 3.

Результаты опытов показали, что у всех животных после удаления задних столбов на электрическое раздражение бедренного нерва (п. femoralis) можно получить сосудистую реакцию в виде или прессорного (в большинстве случаев), или депрессорного эффекта, причем в одном случае в течение опыта наблюдались и сосудосуживающая и сосудорасширяющая реакции. Сосудистые реакции по характеру и величине почти не отличались от таковых, полученных до операции. Для иллюстрации сказанного ниже приводим несколько примеров.

Так, у собаки Чита в контрольном опыте было установлено, что четкая сосудосуживающая реакция на раздражение левого бедренного нерва наблюдалась при р. к. индукционного аппарата в 14 см (рис. 2, А). Подобные же сосудистые реакции на указанную величину раздражающего тока были получены и в опыте, проведенном на следующий день после удаления задних столбов (рис. 2, Б). Соответствующие изменения на-

блюдались и в кривой записи дыхания. Морфологическим исследованием установлено, что у Читы полностью были удалены задние столбы. В спинном мозгу на месте задних столбов и рогов имелась полость, захватывающая и центральный канал.

У собаки Гедарка проверка сосудистой реакции производилась на третий день после удаления задних столбов спинного мозга. При этом установлено, что во всех случаях раздражение бедренного нерва приводило к выраженному повышению кровяного давления с длительным последствием (рис. 3).

У собаки Зангу сосудодвигательные реакции изучались спустя 2.5 часа после удаления задних столбов. При этом в интервале между окончанием

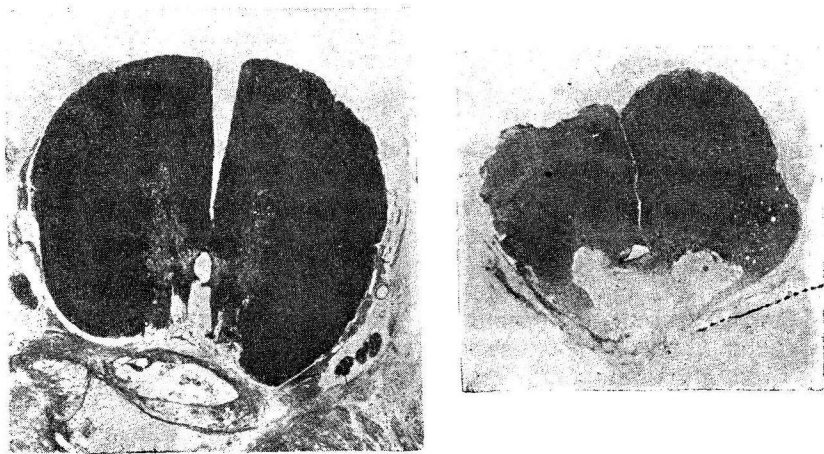


Рис. 5. Поперечный срез спинного мозга на участке операции.
Слева — собака Зангу, препарат окрашен по методу Шпильмайера;
справа — собака Охотник, препарат окрашен гематоксилин-эозином.

операции и началом опыта собака оправилась от наркоза и могла ходить. После этого ей был вновь дан наркоз, и было начато изучение сосудистых реакций. Во всех случаях раздражение правого бедренного нерва приводило к вазодилатации (рис. 4). Варьирование силы раздражающего тока и длительности его действия не изменяли характера реакции. Как показали морфологические данные, операцией полностью были удалены задние столбы. На их месте в спинном мозгу образовались пустоты и имелись элементы рубцовой ткани, вросшей в мозг с дорзальной стороны (рис. 5).

Вазомоторные реакции различной выраженности наблюдались и у других собак через несколько часов или дней после операции. Разнохарактерность сосудистых эффектов, иногда отсутствие четкости реакций, по-видимому, связаны прежде всего с наркозом (Дурмишьян, 1955), а также с некоторыми еще неизвестными причинами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные выше данные позволяют заключить, что синдром спинального шока, описанный при повреждении дорзальных отделов спинного мозга, нельзя отнести за счет изолированного повреждения задних столбов. Как клиническая картина, так и опыты с условными двигательными и вазомоторными безусловными рефlekсами показывают, что повреждение

задних столбов не вызывает той картины нарушений, которую можно было бы квалифицировать как спинальный шок. Можно полагать, что в приведенных выше интересных опытах М. Г. Дурмишьяна второй, меньшей по экстенсивности (по сравнению с первой), перерезкой повреждались не только пути глубокой чувствительности, но и другие проводящие системы. Положительным доводом в пользу такого допущения могут служить ранее описанные нами факты (Гамбарян, 1954). Стремясь возможно полнее удалить задние столбы, мы одновременно удаляли и прилегающие к ним дорзальные отделы спинного мозга. В результате этого у животных наблюдались резко выраженные сенсорные и моторные нарушения. В первые 3—4 дня после операции собаки лежали с вытянутыми ригидными задними конечностями, не реагировали на уколы, ущемление. Лишь сильное сдавливание лап и хвоста вызывало слабое скуление и поворот головы. Однако задние конечности оставались при этом без движения. На 7-й день собаки уже могли передвигаться, пользуясь всеми конечностями.

В результате морфологического анализа мозга животных установлено, что наряду с задними столбами были полностью удалены и задние рога и прилегающие к ним дорзальные отделы бокового столба (рис. 5). Эти данные позволяют думать, что у собак, описанных Асратяном и его сотрудниками, а также Дурмишьяном, операцией действительно повреждались не только задние столбы, но и другие отделы поперечника спинного мозга.

Таким образом, можно утверждать, что в условиях примененных нами методов исследования не выявляются какие-либо признаки спинального шока при локальном повреждении задних столбов спинного мозга.

Говоря о локальном удалении задних столбов, мы вместе с тем отмечали, что часто при морфологическом анализе не обнаруживалось соответствия между удаленной тканью и степенью повреждения спинного мозга. Естественно возникает вопрос, почему при наличии сравнительно значительных повреждений поперечника спинного мозга (по сравнению с удаленной тканью) в наших опытах не наблюдались какие-либо функциональные нарушения. На основании имеющегося материала, мы еще в 1955 г. сделали попытку объяснить это явление так называемым механизмом или правилом «встречной компенсации». Сущность последнего сводится к тому, что вслед за той или иной травмой в организме имеют место два встречно идущих процесса: дальнейший распад ткани (в силу сдавливания, перерождения и т. д.) и встречно идущая компенсация (Айрапетьянц, 1956). При доминировании последнего, не выявляются функциональные нарушения и процесс завершается выздоровлением (компенсацией). Поэтому учет отмеченного механизма весьма важен для окончательного суждения о результате морфо-физиологического анализа.

Возвращаясь к проблеме спинального шока, мы должны отметить, что приведенные здесь данные не выдвигают вопроса о пересмотре афферентных механизмов спинального шока, а указывают лишь на необходимость дальнейшего более детального и углубленного анализа этого явления.

ЛИТЕРАТУРА

- (Айрапетьянц Э. Ш.) Airapetianz E. Sch. Die höhere Nerventätigkeit und die Rezeptoren der inneren Organe. Berlin, 1956.
- Асратян Э. А., Рефер. раб. учрежд. Отд. биол. наук АН СССР за 1940 г., 397, 1941; VII Всесоюзный съезд физиолог., биохим. и фармаколог. Доклады. М., 1947; Физиология центральной нервной системы М., 1953; Журн. высш. нервн. деят., 5, в. 2, 1955.
- Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной систем. Изд. АН СССР, 2, 1948.
- Бокор Г. И. и А. А. Новикова, Рефер. раб. учрежд. Отд. биол. наук АН СССР за 1940 г., 399, 1941.

- Гамбарян Л. С., ДАН СССР, 84, № 4, 1097, 1952а; Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова, 7, 1952б; Условные рефлексы собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга. Изд. АН Армянск. ССР, 1953; ДАН СССР, 98, № 2, 307, 1954; К вопросу о локализации функций в спинном мозгу. Ереван, 1956; Физиол. журн. СССР, 43, № 4, 371, 1957а; Physiologia Bohemoslovenica, 6, 303, 1957б.
- Дурмишьян М. Г., Тр. АМН СССР, 19, 1952; О механизмах эффектов афферентных раздражений. М., 1955.
- Кридр., Д. Денни-Бруун, И. Икклс, Е. Лидделл и Ч. Шеррингтон. Рефлекторная деятельность спинного мозга. М., 1935.
- Bickel A., Münchener Med. Wochenschr., № 37, 1166, 1898.
- Cannon W. B. and A. Rosenblueth. The supersensitivity of denervated structures. New York, 1949.
- Ewald K., Verein-Beilage der deutsch. med. Wochenschr., № 30, 217, 1898.
- Fulton J. F. Physiology of the Nervous System. London—New York, 1943.
- Fulton J. F., E. G. T. Liddell, D. K. McRitch, Brain, 53, 3, 1930.
- Fulton J. F., G. P. McCough, Journ. Nerv. and Ment. Dis., 86, № 2, 1937.
- Goltz Fr. u. J. R. Ewald, Pfl. Arch., 63, 362, 1896.
- Harreveld A., Am. Journ. Physiol., 129, № 3, 1940.
- Sherrington C. S. The Integrative Action of the Nervous System. London, 1906.

Поступило 12 III-1957.

CONTRIBUTION TO THE PROBLEM OF SPINAL SHOCK CAUSED BY INJURY TO DORSAL QUADRANTS OF THE SPINAL CORD

By L. S. Gambarian

From the Physiological laboratory Research Institute of obstetrics and gynaecology
Department of health Armenian SSR

Data on the occurrence of spinal shock after injury involving afferent tracts of the spinal cord (posterior columns) have been recorded in the literature.

In this study, sensory and motor effects caused by local removal of posterior columns of the spinal cord were investigated in dogs. The excision included several segments of the thoracic region. Immediately after the operation, slight ataxia affecting the hind limbs was noted, but was compensated within a few days. Conditioned defense reflexes to electrical stimulation, which had been elaborated before the operation, appeared to be unaffected on the second postoperative day. Moreover, the animals were still able to discriminate sites of cutaneous stimulation. No alterations were detected in the unconditioned response to electrical cutaneous stimulation.

Vasomotor responses to electrical stimulation of the femoral nerve were studied under anaesthesia both before and after excision of posterior columns. In all of the dogs, vasomotor reactions obtained postoperatively were of the same nature as preoperatively.

These facts support the conclusion, that the spinal shock reported to follow injury to dorsal quadrants of the spinal cord, can not be caused by circumscribed destruction of posterior columns, but rather by a more extensive crosssectional involvement of the spinal cord.

ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВНЫХ ДВИГАТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ РАЗНОГО ТИПА У СТАРЫХ СОБАК

М. А. Неревяткина

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Ростов-на-Дону

Исследование условных двигательных рефлексов у старых собак проводилось рядом авторов (Гарибьян, 1939; Лагутина, 1940). Сопоставление результатов, полученных при изучении секреторных и двигательных условных рефлексов при старении, указывает на наличие особенностей в протекании последних. Двигательные условные рефлексy у старых собак быстрее образуются и лучше выражены, чем секреторные. Однако условные двигательные рефлексy, имеющие замыкание в различных этажах ц. н. с., не в одинаковой степени изменяются при старении. Если образование условных двигательных ротовых рефлексов у старых собак затруднено, то условные двигательные рефлексy по типу так называемых произвольных и общеповеденческие проявляются у них без затруднений (Лагутина, 1940).

В настоящем исследовании проводилось дальнейшее изучение особенностей ц. н. с. у старых собак. В частности, были изучены следующие группы условных двигательных рефлексов: 1) двигательные условные ротовые рефлексy при подкреплении разнообразных сигналов пищевыми и отвергаемыми двигательными ротовыми рефлексами; 2) условные двигательные рефлексy при подкреплении условных сигналов оборонительными рефлексами на электрокожное раздражение; 3) условные двигательные рефлексy типа так называемых произвольных при кинестетическом подкреплении; 4) условные двигательные рефлексy, подкреплённые сложнейшими биологическими рефлексами побежки на кормушку и возвращения на лежанку.

МЕТОДИКА

Двигательные реакции у животных регистрировались общепринятыми способами. Ротовые движения записывались по Р. Б. Гарибьяну (1939). Молоко и кислота подавались в рот собаки через защечный крючок в объеме 20—50 см³ в течение 1 мин.

Электрокожное раздражение наносилось на кожу задней левой конечности в области голени, причем раздражителем служил переменный ток от вторичной обмотки индукционной катушки. Сила тока несколько превышала пороговую. Пассивные поднятия лапы производились с помощью шнура и блока.

Побежка к кормушке на условный раздражитель осуществлялась в условиях свободного поведения животных; предварительно собака приучалась к лежанке.

Обследованию подвергались 8 собак, которые в отношении возраста были условно разделены на «старых» и «молодых». Достоверно возраст был

известен только у 1 собаки Тобик, обследованной нами с 12 по 14-й год ее жизни. 5 других собак были отнесены нами в группу «старых» по объективным признакам старения — стертые и выпавшие зубы, помутнение хрусталика, седая шерсть, общая скованность поведения. На основании указанных признаков старения мы могли бы расположить всех собак по возрасту в следующем порядке: Казбек (I), имеющий не резко выраженные признаки старения, Каштанка (II), Тобик 12—14 лет (III), Букет (III), Старик (III), Рябчик (IV) — самый старей. Из группы «молодых» обследовались нами две собаки (Жучка и Черныш), не имеющие объективных признаков постарения. Все животные в опытах использовались впервые.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Условные ротовые двигательные рефлексы при подкреплении пищевыми и отвергаемыми веществами

1. Исследование условных двигательных ротовых рефлексов с пищевым подкреплением производилось на всех (кроме Каштанки) молодых и старых собаках. Раздражителями при этом служили звуковые [метроном 120 ударов в 1 мин. (M_{120}), тон с частотой колебания 1500 гц], световые (лампочка, мощностью в 40 вт) и кинестетические (пассивное поднятие лапы), а также комплексный раздражитель, включающий звучание высокого тона (в течение 5 сек.) и пассивное движение лапы. Подкреплением во всех случаях служила еда молока.

а. При образовании ротодвигательного рефлекса на световые и звуковые раздражители у 3 собак (Тобик, Рябчик, Жучка) первым отмечалось появление условного ротодвигательного рефлекса на M_{120} . У Жучки (молодая собака) он проявился впервые с 9-го сочетания, у старых же собак несколько позже (с 14—22 сочетания). У Жучки этот условный рефлекс укрепился и стал положительным в среднем в 85,7% при применении условного раздражителя (табл. 1), а у Тобика и Рябчика после достижения некоторого максимума он стал снижаться. Количество положительных условных ротовых реакций в среднем у наших собак было равно 35%. Таким образом, условный двигательный ротовой рефлекс у старых собак вырабатывался с некоторым затруднением, был небольшим по величине и более нестойким, чем у молодых.

Иначе этот условный рефлекс протекал после выработки у старых собак (особенно у Рябчика) условного рефлекса на отвергаемый раздражитель (звонок + 0,3%-й раствор HCl). Техника исследования в данном случае была следующей. После нескольких дней выработки условного рефлекса на кислоту мы проверяли состояние условного рефлекса на молоко, посвящая этой проверке весь опытный день. При этом оказалось, что по мере укрепления «кислотного» рефлекса возрастал и «молочный» условный рефлекс, достигая у Рябчика в среднем 15 ротовых движений в течение 30 сек. (рис. 1). У Тобика это изменение тоже проявилось, но в меньшей степени. У Жучки же (молодая собака) начало выработки условного отвергаемого рефлекса не изменило течения «молочного» условного рефлекса.

Таким образом, видно, что изменение условного рефлекса на молоко в сторону повышения после начала выработки «кислотного» рефлекса характерно только для старых собак. Это явление мы рассматриваем как результат растормаживания центрального механизма пищевого рефлекса под влиянием раздражителей, вызывающих отвергаемую реакцию. Если вновь повторялся несколько дней подряд условный рефлекс на M_{120} + молоко без чередования с кислотным, то можно было видеть его постепенное снижение и возвращение к уровню, бывшему ранее.

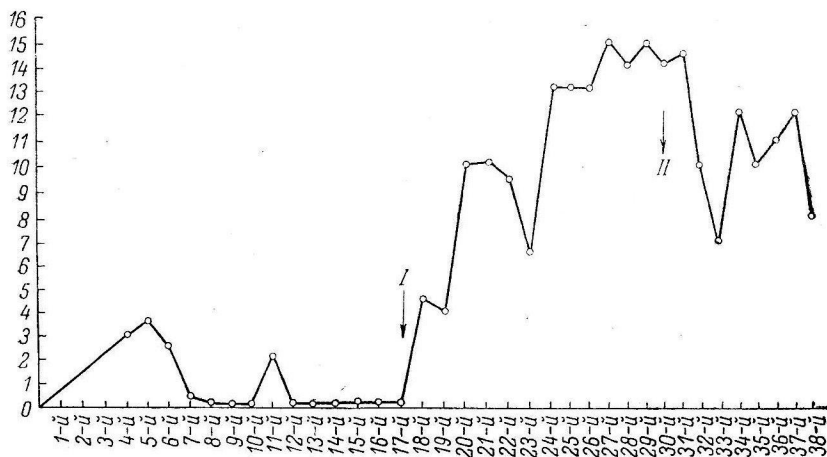


Рис. 1. Характеристика условного рефлекса на M_{120} + молоко у собаки Рябчик (кривая условных ротовых движений).

По оси ординат — число условных ротовых движений; по оси абсцисс — опытные дни. Начало выработки условных рефлексов: стрелки: I — на звонок + 0.3%-й раствор HCl; II — на пассивное движение лапы + 0.3%-й раствор HCl.

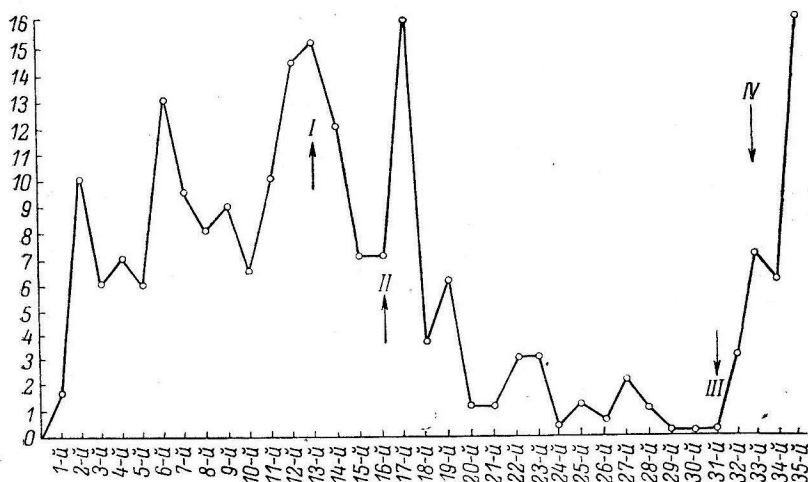


Рис. 2. Характеристика условного рефлекса на M_{120} + молоко у собаки Казбек.

По оси ординат — число условных ротовых движений; по оси абсцисс — опытные дни. Начало выработки условных рефлексов: стрелки: I — на свет справа + молоко; II — на свет слева + 0.3%-й раствор HCl; III — на пассивное движение левой лапы + 0.3%-й раствор HCl; IV — на пассивное движение правой лапы + молоко. Стрелками ограничен период чередования условных рефлексов в одном опыте.

Т а б л и ц а 1

Характеристика условных рефлексов при подкреплении молоком у молодых и старых собак

Кличка собаки	Возраст	Условный рефлекс выработан на	Порядковый номер сочетания, на котором проявился условный рефлекс	Положительные условные ротовые реакции (в %)	Среднее число условных ротовых движений	Примечания
Тобик . . .	Старый	M ₁₂₀ + молоко	22	35.5	1.4	} Выработывался первым по порядку Выработывался после укрепления условного рефлекса на звонок + 3%-й раствор HCl
Рябчик . . .	Старый	То же	14	35.7	2.3	
Жучка . . .	Молодая	» »	9	85.7	5.5	
Казбек . . .	Старый	» »	9	100.0	8.0	
Казбек . . .	Старый	Свет + молоко	19	83.4	2.1	} Выработывался после укрепления условного рефлекса на звонок + 0.3%-й раствор HCl
Тобик . . .	Старый	Пассивное поднятие лапы + молоко	4	73.6	3.3	
Жучка . . .	Молодая	То же	4	87.8	3.8	} То же
Казбек . . .	Старый	Пассивное поднятие правой лапы + молоко	6	100.0	6.0	

Когда у одной из старых собак (Казбек) условный рефлекс M₁₂₀ + молоко вырабатывался на фоне уже укреплённого кислотного условного рефлекса (звонок + 0.3%-й раствор HCl), он оказался прочным и большим по величине (табл. 1). При выработке у Казбека третьего условного рефлекса (свет справа + молоко) обнаружилось некоторое снижение и условного рефлекса на M₁₂₀. Последний опять возрос после начала выработки четвертого условного рефлекса на кислоту (свет слева + 0.3%-й раствор HCl), но затем (после начатого у этой собаки чередования разнородных условных рефлексов в одном опыте) «молочный» условный рефлекс на M₁₂₀ на длительное время стойко уменьшился. Когда же по ходу работы у Казбека было прекращено такое чередование, то оказалось, что прочность и величина условного рефлекса на молоко опять значительно возросла (рис. 2).

б. Условный двигательный ротовой рефлекс при сигнальном кинестетическом раздражении (пассивное поднятие лапы) с подкреплением молоком был образован у 2 старых (Тобик и Казбек) и одной молодой (Жучка) собак. У 2 собак (Тобик и Жучка) этот рефлекс вырабатывался третьим по счету, т. е. после укрепления оборонительного кислотного рефлекса на звонок. Возможно, что именно с этим обстоятельством связано возрастание у Тобика величины этого условного двигательного рефлекса сравнительно с таким же рефлексом на M₁₂₀ + молоко.

Подобное явление мы получили и у Казбека при условном двигательном рефлексе на подъем правой лапы, который вырабатывался после кислотного условного рефлекса на симметричное раздражение противоположной лапы.

У обеих собак примерно с 7—9 сочетания стали появляться после окончания акта еды «активные» (как бы самопроизвольные) поднятия «сигнальной» лапы. Наличие этих движений можно расценивать как образование условного двигательного рефлекса на раздражители экспериментальной обстановки.

В нашем случае у Тобики (старая собака) эти движения без пищевого подкрепления проявлялись в течение всего времени опытов. У Жучки (молодая собака) число их со временем значительно уменьшилось, причем, если у Тобики они наблюдались в течение всего интервала между очередными сигналами (7—15 мин.), даже с некоторым учащением к концу его, то у Жучки эти поднятия лапы следовали за пищевым подкреплением в течение 1—1.5 мин. и быстро угасали.

в. Условный двигательный ротовой рефлекс на комплексный раздражитель (5 сек. звучания высокого тона + 3-кратное пассивное поднятие лапы) вырабатывался у 3 собак (2 старых — Букет и Старик и одной молодой — Черныш). Величина этого рефлекса у старых собак не уступает таковой у молодых. Положительная ротовая условная реакция у молодой собаки Черныш тормозилась при подъемах лапы. Так, если на изолированный тон она была положительной в 78.8%, то при отставлении условного сигнала (тон + движение лапы) такую реакцию мы наблюдали только в 11.7% опытов. По-видимому, причиной этого является торможение, которое развивается при пассивных подъемах лапы, в других отделах двигательного анализатора.

Таблица 2

Характеристика условных рефлексов при подкреплении кислотой у молодых и старых собак

Кличка собаки	Возраст	Условный рефлекс выработан на	Порядковый номер сочетания, на котором проявился условный рефлекс	Положительные условные ротовые реакции (в %)	Среднее число условных ротовых движений	Примечания
Тобик . . .	Старый	Звонок + 0.3%-й раствор HCl	7	100	7.7	—
Рябчик . . .	Старый	То же	23	80	4.6	—
Рябчик . . .	Старый	Пассивное поднятие лапы + 0.3%-й раствор HCl	28	100	5.9	—
Казбек . . .	Старый	Звонок + 0.3%-й раствор HCl	4	100	15.5	Вырабатывался первым по счету
Казбек . . .	Старый	Свет + 0.3%-й раствор HCl	4	93	4.5	
Казбек . . .	Старый	Пассивное поднятие лапы + 0.3%-й раствор HCl	4	100	10.7	
Жучка . . .	Молодой	Звонок + 0.3%-й раствор HCl	10	100	8.8	

Таким образом, из изложенного следует, что при старении тормозится деятельность центрального механизма условного двигательного ротового рефлекса на пищевой раздражитель. Это изменение носит функциональный характер, так как на ряде примеров было показано, что под влиянием кислотного условного рефлекса значительно возрастает величина и прочность условного ротового рефлекса на молоко. Однако образование и проявление другого условного двигательного рефлекса пищевого значения («активные» поднятия лапы) у старых собак происходят без затруднений. Мало того, этот условный двигательный рефлекс у старой собаки (Тобик) проявлялся даже с большим постоянством, чем у молодой (Жучка).

2. Условный ротовой двигательный рефлекс при подкреплении сигнала отвергаемым раздражителем (3%-й раствор HCl) вырабатывался у 4 старых и 1 молодой собаки (табл. 2).

На звонок условный кислотный рефлекс у 3 собак образовывался после укрепления «молочного» условного рефлекса на M_{120} . Существенной разницы во времени появления и дальнейшего течения этого рефлекса у старых и молодых собак не отмечалось.

Условный двигательный ротовой рефлекс на кинестетическое раздражение вырабатывался у 2 старых собак (Казбек и Рябчик). Оказалось, что скорость выработки оборонительного рефлекса на подъем лапы не отличается от скорости образования этого рефлекса на другие условные раздражители. Число ротовых движений и постоянство проявлений этого условного рефлекса не уступает кислотному рефлексу на звонок.

Особенностью образования условного оборонительного рефлекса на пассивное поднятие лапы у Казбека являлось поведение этой лапы по мере укрепления сигнального значения раздражителя. При этом возрастало сопротивление лапы ее пассивному сгибанию и поэтому сила, необходимая для поднятия лапы, достигала 3—4 кг. В то же время поднятие лапы, имеющей сигнальное значение для пищевого раздражителя, требовало затраты силы у той же собаки (и у другой) всего в 0.5 кг.

Важно отметить, что, если в условиях, когда пассивное движение лапы было сигналом пищевого раздражения, «сигнальная» лапа производила «активные» движения в интервалах, то в случае, когда поднятие лапы являлось сигналом кислоты, таких движений не отмечалось. Однако дача кислоты всегда вызывала общее двигательное беспокойство, которое, в частности, проявлялось и в движениях «сигнальной» лапы.

Итак, из наших опытов следует, что при старении условный ротовой рефлекс оборонительного значения изменяется в меньшей степени, чем подобный же рефлекс на молоко.

Условный двигательный оборонительный рефлекс при электрокожном подкреплении

Условный двигательный рефлекс на отдергивание лапы при электрокожном раздражении вырабатывался у 2 старых (Каштанка и Букет) и 1 молодой (Черныш) собак. У Каштанки и Черныша этот условный рефлекс выработался очень быстро (на 4—5 сочетаний) и в дальнейшем был положительным в 100% случаев; по своему характеру он повторял безусловную реакцию [по форме ответа (сгибание) и по размаху движений].

Некоторые особенности этого условного рефлекса проявились у Букета (старая собака). Первая условная реакция проявилась у Букета на 47-м сочетании, а укрепились с 107—108-го сочетания, после чего процент положительных условных реакций был равен 76.2. Что касается безусловной реакции на электрокожное раздражение, то она была положительной у Букета в 100% случаев и проявлялась в форме или нескольких движений, или чаще — тонического сгибания лапы. Однако сила электрического

раздражения, способная вызвать отдергивание лапы у Букета, была выше, чем у других собак (11 см р. к., вместо 13.5 у Каштанки и 14 у Черныша). Возможно, что особенности условного двигательного рефлекса у Букета обуславливались затруднением проявления соответствующей безусловной реакции.

Условный двигательный рефлекс при кинестетическом подкреплении

Нами изучались условные двигательные рефлексы дрессировочного типа, т. е. рефлексы, образованные на основе воспроизведения пассивно вызванного движения при пищевом подкреплении и без него. Возможность выработки последнего вида условных рефлексов доказана (Новикова, 1930; Лагутина, 1940; Прессман и Варга, 1956). При пищевом подкреплении подобный тип условных рефлексов изучался нами на 2 старых (Букет и Старик) и одной молодой (Черныш) собаках. «Активные» движения лапы в ответ на тон начинают проявляться одновременно с выработкой условного ротового (слюнного и двигательного) рефлекса у всех (старых и молодых) собак. Заметных отличий в протекании этого условного двигательного рефлекса в зависимости от возраста у собак не отмечается.

Что касается условного двигательного рефлекса (движение лапы) без пищевого подкрепления, то он вырабатывался у 3 старых (Казбек, Каштанка, Букет) и одной молодой (Жучка) собак. Условными сигналами для выработки этого рефлекса служили различные звуковые раздражения (M_{120} , высокий тон, словесный сигнал). Разницы во времени проявления и дальнейшего течения этого условного рефлекса у молодых и старых собак не отмечалось (табл. 3). Общим для этого типа условных двигательных ре-

Таблица 3

Характеристика условных двигательных рефлексов на кинестетическое подкрепление у молодых и старых собак

Кличка собаки	Возраст	Условный рефлекс выработан на	Порядковый номер сочетания, на котором проявился условный рефлекс	Положительные условные ответы (в %)	Примечания
Каштанка .	Старый	M_{120} + пассивное поднятие лапы	34	52	} Без пищевого подкрепления
Каштанка .	Старый	Словесный сигнал + поднятие лапы	—	58	
Казбек . .	Старый	Высокий тон + поднятие лапы	3	52	
Букет . . .	Старый	M_{120} + поднятие лапы	20	48.5	
Жучка . .	Молодой	Высокий тон + поднятие лапы	4	48	} Пищевое подкрепление (молоко)
Букет . . .	Старый	Высокий тон + поднятие лапы	4	72	
Старик . .	Старый	Высокий тон + поднятие лапы	9	45.4	
Черныш .	Молодой	Высокий тон + поднятие лапы	6	72.7	

флексов для всех собак является непостоянство и большие вариации рефлекса в различные опытные дни. Итак, из характеристики двух последних типов двигательных рефлексов видно, что условный рефлекс на электрокожное раздражение у старых собак может проявляться без затруднений (Каштанка). Однако встречаются случаи, когда выработка и дальнейшее укрепление этого условного двигательного рефлекса чрезвычайно затруднены у старой собаки (Букет). Затруднения в образовании оборонительного условного рефлекса при электрокожном подкреплении могли зависеть от неполноценности анализаторной и эффекторной части дуги этого условного рефлекса. То обстоятельство, что другие условные рефлексы, сигналом которых служили тоже звуковые раздражения (высокий тон + движение лапы + молоко и M_{120} + движение лапы), проявлялись у Букета без затруднений, лишает нас возможности предполагать неполноценность слухового анализатора у этой собаки. Что касается эффекторной части этого условного рефлекса, то безусловная реакция на электрокожное раздражение, хотя и проявлялась в 100% случаев, однако порог раздражения у этой собаки был выше, чем у других собак. Вместе с тем у Букета часто проявлялась тормозная форма ответа на электрокожное раздражение лапы (тоническое сгибание). Следовательно, нарушение оборонительного условного рефлекса у Букета зависело от тормозного состояния центрального механизма безусловной реакции.

Условный двигательный рефлекс при кинестетическом подкреплении вырабатывался и протекал у старых собак без особого труда, ничем не отличаясь от такового у молодых.

Условные двигательные рефлексы побежки на кормушку и возвращения на лежанку

Из литературы известно, что условные двигательные рефлексы общеповеденческого типа (в станке при выработке условных оборонительных пищевых реакций) у старых собак проявляются без затруднений (Гарибьян, 1939; Лагутина, 1940). Мы решили взять более чистую форму опыта и у 2 собак (Старик и Черныш-молодой) вырабатывали условный рефлекс побежки на кормушку и возвращения на лежанку при свободном поведении животных вне станка.

Приучение обеих собак к лежанке произошло без затруднений. Условный рефлекс побежки к кормушке на сигнал (свет у Черныша и M_{120} у Старика) у старой собаки выработался несколько позже, чем у молодой (у Черныша с 4-го, а у Старика с 24-го совпадения условного сигнала с показыванием пищи). Однако в дальнейшем эта реакция у обеих собак была положительной в 100% случаев, а условный рефлекс возвращения на лежанку осуществлялся стереотипно.

Таким образом, разница, обусловленная возрастом, в общеповеденческих условных рефлексах (побежка на кормушку и возвращение на лежанку) заключается в некотором затруднении у Старика образования этого условного рефлекса (в отношении первой и второй его частей). Так как опыты ставились только на 2 животных, то, возможно, что в отмеченном различии в скоростях образования условного рефлекса имеют значение и индивидуальные особенности собак.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для изучения особенностей функциональных изменений ц. н. с. при старении в настоящем исследовании использовались условные двигательные рефлексы разного значения. Эти условные рефлексы являются наиболее удобными для суждения об изменении различных отделов ц. н. с. при старении, так как центральный механизм для осуществления этих рефлексов:

располагается в различных этажах ее. Так, если условные ротовые двигательные рефлексы образуются при замыкании с коры на подкорку (Рожанский, 1941; Лагутина, 1940), то чисто корковое замыкание условных двигательных по типу так называемых «произвольных» рефлексов никем не оспаривается. С этой точки зрения весьма интересно было проследить, как изменяются разного значения условные рефлексы в зависимости от места замыкания их у старых собак.

В результате исследования обнаружено, что если условные двигательные ротовые рефлексы, особенно при пищевом подкреплении, у старых собак затруднены, то условные двигательные рефлексы по типу «произвольных» и общеповеденческие рефлексы у старых и молодых собак протекают одинаково. Таким образом, чисто корковые условные рефлексы при старении не изменяются, а рефлексы, замыкающиеся по принципу кора—подкорка затруднены. Следовательно, нарушение в деятельности ц. н. с. у старых собак касается главным образом ослабления функциональной связи между корой и подкорковым отделом головного мозга за счет ведущего изменения функции подкорковых отделов. В пользу этого же говорят факты изменения у старых собак условных рефлексов слюноотделения на различные вещества, когда затруднения в выработке условного рефлекса отмечались со стороны той железы, которая в безусловном слюноотделительном рефлексе характеризовалась изменением своей деятельности: околушная на молоко, подчелюстная на кислоту (Бирюков и Уколова, 1929; Лагутина, 1940).

ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Д. А. и М. А. Уколова, Русск. физиолог. журн., 12, в. 2, 119, 1929.
 Гарибьян Р. Б. О пищевых и оборонительных секреторных и двигательных без-
 условных реакциях у собаки. Дисс. Ростов-на-Дону, 1939.
 Лагутина Н. И. Изменения деятельности ц. н. с. при старении. Дисс. Ростов-на-
 Дону, 1940.
 Новикова А. А., в сб.: Основные механизмы условнорефлекторной деятельности
 ребенка, 2, 1930.
 Прессман Я. М. и М. Е. Варга, Тез. докл. на 17-м совещании по проблемам
 в. н. д. Изд. АН СССР, М.—Л., 95, 1956.
 Рожанский Н. А., Арх. биол. наук, 61, в. 3, 104, 1941.

Поступило 16 III 1957.

CHARACTERISTICS OF DIFFERENT TYPES OF CONDITIONED MOTOR REFLEXES IN SENILE DOGS

By M. A. Nereviatkina

From the department of physiology, Medical Institute, Rostov-on-the Don
 Investigation of functional changes occurring in the central nervous system with aging was based upon examination of conditioned motor reflexes related to different activities. The central mechanisms controlling these reflexes being referable to different levels, changes involving various divisions of the central nervous system with aging could be assessed. Thus, it proved difficult to condition some motor (oral) reflexes, particularly by means of food reinforcement in old dogs, although conditioned motor responses related to so-called voluntary, or behavioural activities were displayed by old or young dogs in the same manner. It is concluded, that purely cortical forms of conditioned activity are not affected by aging, difficulties arising when the formation of reflexes involves both cortical and subcortical levels. Disturbances in the activity of the central nervous system occurring in senile dogs are thus mainly related to a deficient functional correlation between cortical and subcortical cerebral functions, due to changes primarily affecting subcortical activities.

ИЗМЕНЕНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ В СИМПАТИЧЕСКИХ НЕРВАХ ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ПОВЫШЕНИИ КРОВЯНОГО ДАВЛЕНИЯ

Н. К. Сараджеев

Лаборатория физиологии и патологии дыхания и кровообращения Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР, Москва

В середине XIX в. был впервые поставлен вопрос об участии нервной системы в регуляции распределения крови в организме (Бернар, 1852).

Дастр и Мора (1884) утверждали, что перераспределение крови всегда осуществляется за счет ее перемещения либо из сосудов внутренних органов к сосудам периферических тканей, либо в обратном направлении.

Последующие исследования показали, что перераспределение крови осуществляется далеко не всегда по принципу антагонизма между сосудами периферии и сосудами внутренних органов.

Во многих работах, в том числе и в исследованиях Г. Н. Ароновой и др. (1954), А. М. Блиновой и др. (1947, 1948) М. Е. Маршака и др. (1948) было установлено, что при разных формах экспериментальной гипертензии, приводящих к одинаковому повышению общего артериального давления, происходит неодинаковое распределение кровоснабжения разных органов.

Чем же может быть объяснено, то или иное распределение кровоснабжения при разных формах гипертензий?

По быстроте развития гипертензии (через 4—6 сек. после начала раздражения) следует заключить, что главная роль в начале развития гипертензии принадлежит нервной системе, а не гуморальным факторам.

Рейн (1936), а также А. М. Блинова и К. Е. Серебряник (1948) показали, что в зависимости от степени активности органа меняется реакция его сосудов на поступающие к ним сосудосуживающие импульсы. Так, например, расширенные сосуды поперечно-полосатых мышц, либо почек, находящихся в состоянии активности, не изменяют своего тонуса при поступлении к ним по симпатическим нервам сосудосуживающих импульсов.

Однако только этим местным механизмом нельзя объяснить всего многообразия распределения кровоснабжения в организме.

Поэтому возникло предположение о том, что возбуждение из сосудодвигательного центра (сдц) не в одинаковой степени распределяется по разным сосудодвигательным нервам.

Выяснение этого вопроса и является предметом настоящего исследования. Мы изучали изменения электрической активности в двух преганглионарных ветвях симпатической нервной системы (в шейном и чревном симпатических нервах), развивающиеся при действии на организм ряда раздражителей, вызывающих повышение общего артериального давления.

МЕТОДИКА

Исследование проведено на кошках под эфирно-уретановым наркозом. Изучалась электрическая активность чревного и шейного симпатических нервов. Шейный симпатический нерв отделялся от блуждающего и депрессорного нервов на уровне средней трети шеи. Чревный нерв подвергался препаровке на всем протяжении от его выхода из под ножки диафрагмы до его подхода к солнечному сплетению. Подход к чревному нерву производился сбоку, экстаперитонеально. Применялись серебряные проводочные биполярные электроды с межполюсным расстоянием в 3—5 мм и диаметром

проводами в 0.5 мм. Использован двуканальный катодный осциллограф (тип ОБ-2, производства Опытного завода АМН СССР, 1950 г.) с симметричной схемой, усилением 10^5 — 10^6 раз, линейной частотной характеристикой фильтра в интервале от 30 до 2000 гц и уровнем шумов не более 5 мкв.

Гипертензия вызывалась либо зажатием общих сонных артерий, либо асфиксией (закрытие трахеотомической трубки), либо раздуванием мочевого пузыря постоянным давлением воздуха (при 50—100 мм рт. ст.), вводимого через уретру.

Синхронно с регистрацией электрической активности нервов производилась регистрация ртутным манометром на кимограмме уровня артериального давления в бедренной либо подвздошной артерии. Кроме того, на кимограмме автоматически отмечались моменты святия осциллограмм и отметки дачи раздражителей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В соответствии с данными, полученными в работах Эдриана (1935), Джернанда, Лилиестранда и Цоттермана (Gernand, Liliestrand a. Zotterman, 1946), а также В. И. Филистович (1956) и их сотрудников, мы наблюдали, что электрическая активность в симпатических нервах до каких-либо воздействий на животное проявлялась в сравнительно медленных импульсах, иногда группирующихся в ритме пульса и дыхания (рис. 1—4; отрезок осциллограммы I). Эдриан указывает, что в группировании импульсов в ритме пульса и дыхания проявляется сосудодвигательная функция этих нервов. Мы могли отметить, что дыхательные группировки импульсов были отчетливее выражены тогда, когда имелись значительно выраженные дыхательные волны артериального давления.

Применявшиеся нами воздействия вызвали подъем артериального давления и изменения электрической активности в шейном и чревном симпатических нервах.

На рис. 1 представлены наиболее характерные изменения электрической активности в этих нервах, наступающие при зажатии сонных артерий.

Зажатие сонных артерий вызывает подъем артериального давления вследствие возбуждения сдц, вызванного уменьшением поступления депрессорных импульсов от механорецепторов синокаротидной зоны.

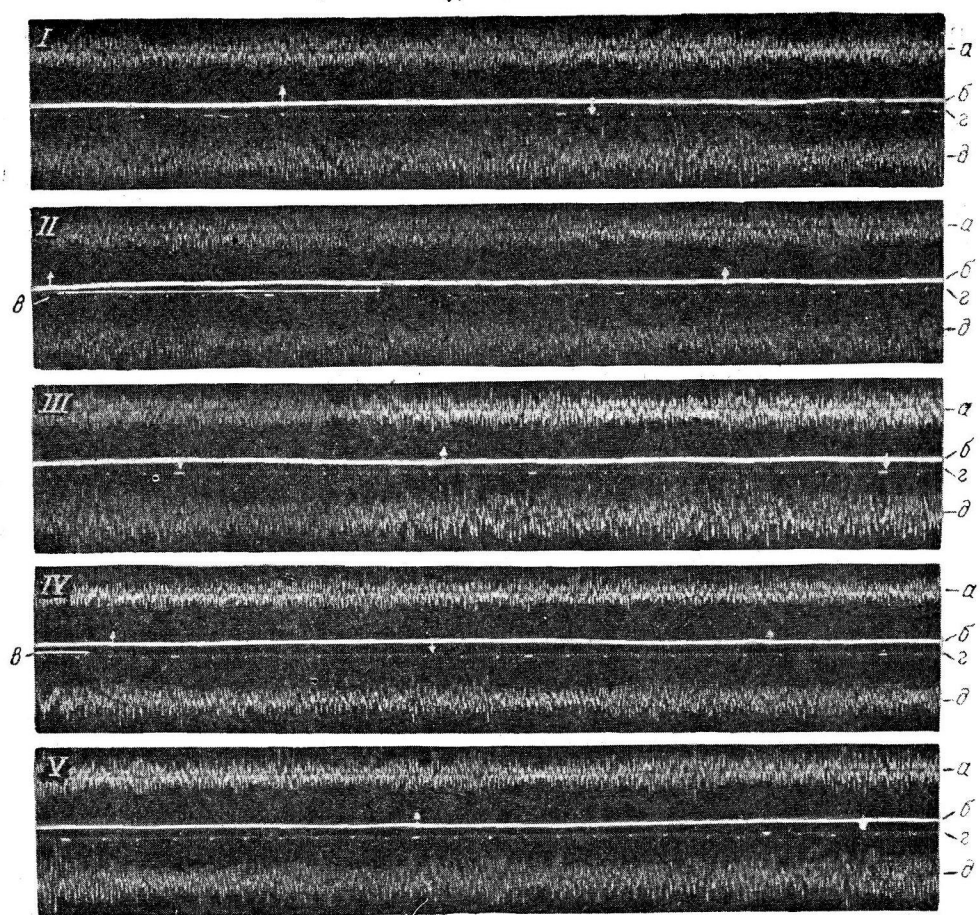
Исходная электрическая активность и в шейном и в чревном симпатических нервах была представлена в виде медленных двухфазных импульсов, хорошо группирующихся и в ритме пульса, и в ритме дыхания. Амплитуда и число импульсов в чревном нерве несколько выше, чем в шейном симпатическом нерве (рис. 1, А, отрезок I). Сразу после зажатия одной сонной артерии развивалось увеличение электрической активности в обоих нервах. Увеличивались амплитуда и число импульсов между пульсовыми группами. Подобная усиленная импульсация сохранялась весь период зажатия сонных артерий (рис. 1, А, отрезки II и III).

Сразу после разжатия обеих сонных артерий (рис. 1, А, отрезок IV) видно значительное снижение электрической активности ниже исходной как в чревном, так и в шейном симпатических нервах. Полное восстановление активности развилось лишь после восстановления исходного уровня кровяного давления (рис. 1, А, отрезок V).

В некоторых опытах импульсация в обоих нервах после прекращения зажатия сонных артерий на 1.5—2 сек. исчезает, и в этих случаях наблюдается быстрое падение артериального давления. Это снижение электрической активности в чревном нерве вместе с быстрым падением артериального давления наблюдал Джернанд после прекращения асфиксии. По-видимому, это явление в наших опытах, следует объяснять результатом быстрого подъема давления внутри каротидного синуса, вызывающего быстрое снижение возбуждения сдц вшышкой депрессорных импульсов.

При применявшемся нами кратковременном зажатии сонных артерий (45—50 сек.) нам ни разу не удавалось наблюдать усиления электрической активности после прекращения зажатия сонных артерий, как это отмечала

A



Б

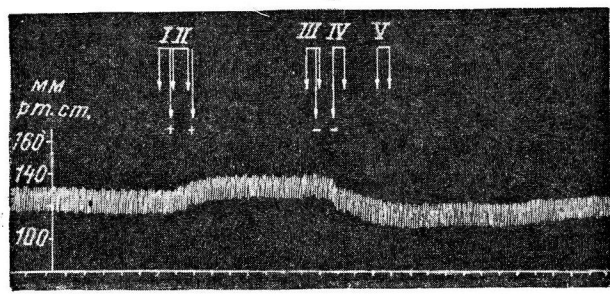


Рис. 1. Электрическая активность в шейном симпатическом и в чревном нервах при гипертензии, вызванной зажатием сонных артерий.

А. На каждом отрезке осциллограмм *сверху вниз*: а — электрическая активность в шейном симпатическом нерве; б — дыхание. Стрелка вверх — начало вдоха; вниз — начало выдоха; в — белая линия на отрезках II и IV — отметка начала и конца периода зажатия сонных артерий; г — отметка времени через 1.0, 0.1 и 0.01 сек.; д — электрическая активность в чревном нерве. I — исходная электрическая активность; II — сразу после зажатия левой сонной артерии; III — в конце зажатия двух сонных артерий (через 40 сек. после зажатия); IV — сразу после разжатия второй (правой) сонной артерии; V — через 15 сек. после разжатия обеих сонных артерий.

Б. Кимограмма с регистрацией уровня кровяного давления. *Сверху вниз*: участки кимограммы, соответствующие демонстрируемым отрезкам осциллограммы; начало (+) и конец (—) действия гипертензивного фактора; запись уровня кровяного давления в а. иллиака, отметка времени (5 сек.).

В. И. Филистович в постганглионарных брыжеечных нервах после прекращения длительного зажатия сонных артерий (на 40 и более минут).

При зажатии трахеи (рис. 2) первые 10—15 сек. в обоих нервах не наблюдается изменений электрической активности. В дальнейшем развивается постепенно нарастающее увеличение импульсации, резко выраженное через 1—1.5 мин. (рис. 2А, отрезки II и III). Этим изменениям соответствует постепенный подъем артериального давления. В чревном нерве видно более резкое увеличение импульсации как по частоте, так и по амплитуде в дыха-

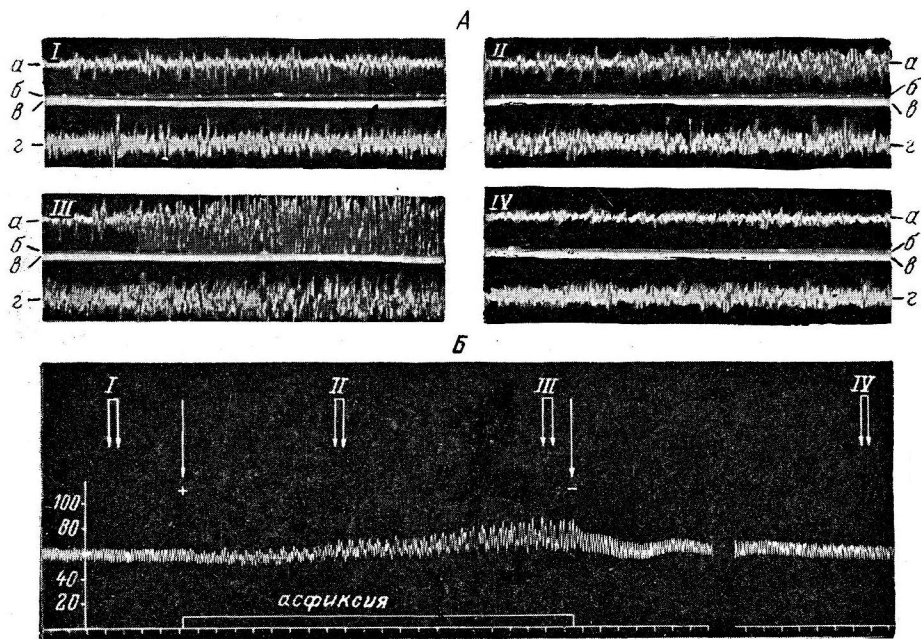


Рис. 2. Электрическая активность в чревном и шейном симпатическом нервах при асфиксии.

А. Отрезки осциллограмм. На каждом отрезке сверху вниз: а — электрическая активность в чревном нерве; б — отметка времени через 1.0, 0.1 и 0.01 сек.; в — запись дыхания; з — электрическая активность в шейном симпатическом нерве. I — исходная электрическая активность; II и III — при асфиксии (через 40 и 100 сек.); IV — после восстановления исходного уровня кровяного давления через 130 сек. после восстановления нормального дыхания.

Б. Кимограмма опыта. Обозначения те же, что на рис. 1, Б.

тельных группах. В шейном симпатическом нерве наряду с увеличением импульсации в пульсовых группировках появляются дыхательные группировки, если они не наблюдались до асфиксии. По возобновлении дыхания, после разжатия трахеотомической трубки, и в том и в другом нерве электрическая активность постепенно снижается и часто доходит до величины ниже исходной, оставаясь сниженной и после восстановления уровня артериального давления. Полное восстановление исходной активности наступает лишь через 2—3 мин. Снижение артериального давления после прекращения асфиксии так же развивается лишь постепенно. Полученные в этих сериях опытов результаты показывают, что электрическая активность в шейном и в чревном нервах значительно возрастает и при зажатии сонных артерий, и при асфиксии. Возникновение усиления электрической активности всегда предшествует развитию повышения артериального давления.

Время возникновения от начала воздействия, а также выраженность изменений электрической активности в разных опытах варьирует в соответствии с различной крутизной нарастания и величиной подъема артериального давления. Чем быстрее и резче возникает усиление электриче-

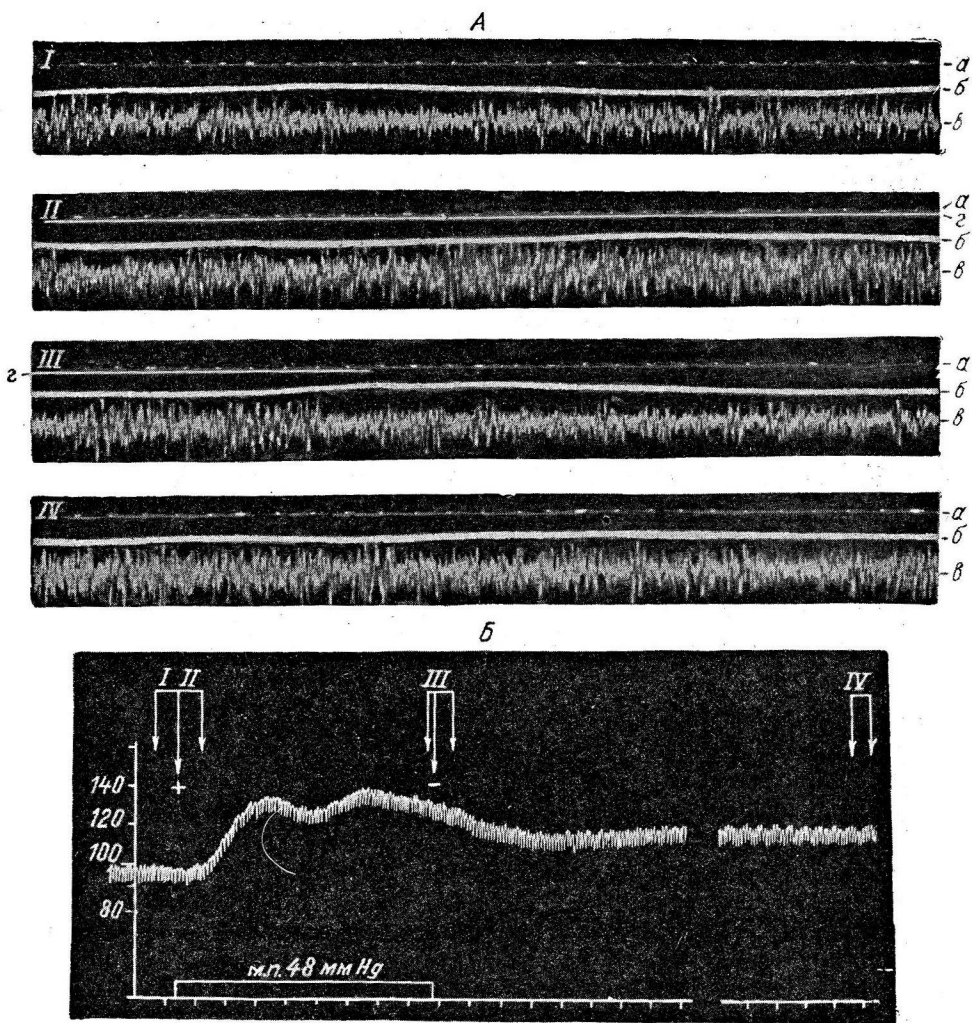


Рис. 3. Электрическая активность в чревном нерве при раздувании мочевого пузыря (м. п.).

А. На каждом отрезке *сверху вниз*: а — отметка времени через 1.0, 0.1 и 0.01 сек.; б — регистрация дыхания (подъем кривой соответствует вдоху); г — электрическая активность в нерве; г — белой линией обозначены моменты раздувания м. п. Электрическая активность: I — исходная; II — сразу после начала раздувания м. п. (при 48 мм рт. ст.); III — в конце раздувания м. п. и сразу после выпуска воздуха из м. п.; IV — через 100 сек. после выпуска воздуха из м. п.

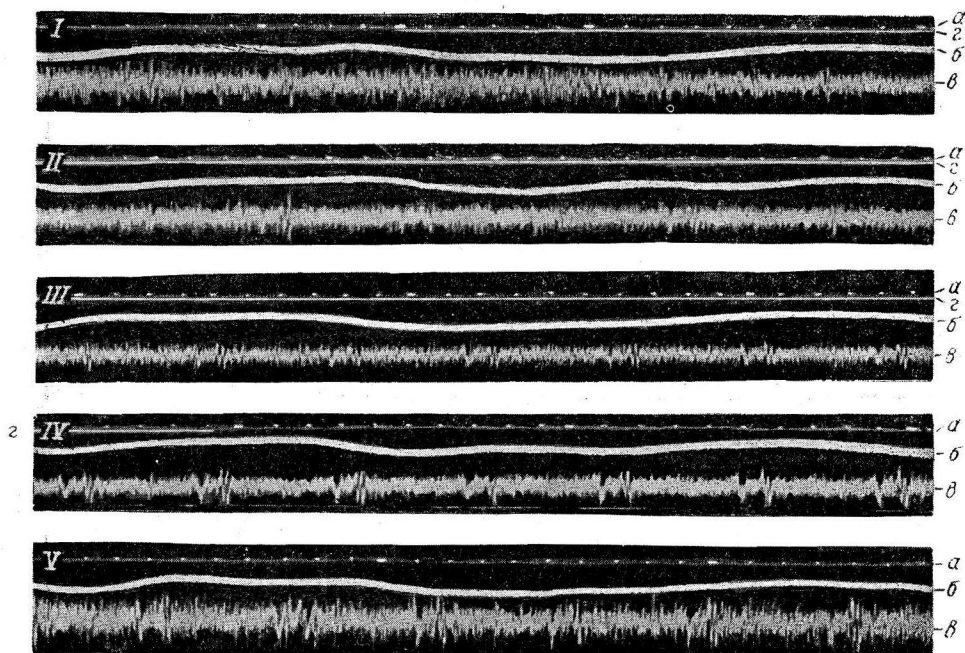
Б. Кимограма опыта. Обозначения те же, что на рис. 1, Б.

ской активности, тем круче и выше развивается подъем артериального давления.

Эти данные позволяют думать, что наблюдавшиеся изменения электрической активности в значительной степени связаны с сосудодвигательной функцией симпатических нервов. Следовательно, при возбуждении сдц

в указанных условиях характер импульсации в обоих преганглионарных симпатических нервах, снабжающих различные сосудистые области, изменяется в одном направлении — в сторону увеличения. Однако мы не мо-

А



Б

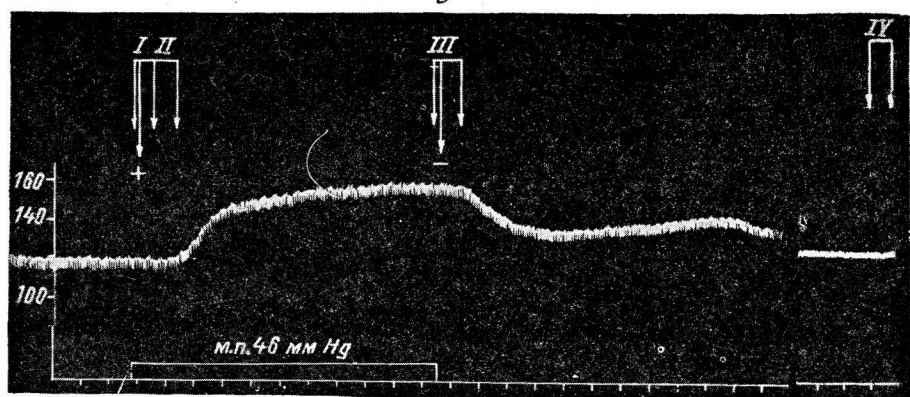


Рис. 4. Электрическая активность в шейном симпатическом нерве при раздувании мочевого пузыря (м. п.).

А. I — исходная электрическая активность и сразу после начала раздувания (при 46 мм рт. ст.); II и III — через 6 и 12 сек. после начала раздувания; IV — в конце раздувания и сразу после выпуска воздуха из мочевого пузыря; V — через 210 сек. после выпуска воздуха из мочевого пузыря. Обозначения на каждом отрезке те же, что и на рис. 3, А. Б — Кимограмма. Обозначения те же, что на рис. 1, Б.

жем судить о количественных различиях в изменении импульсации. Было ли усиление импульсации в обоих нервах в одинаковой степени, мы не знаем, потому что потенциалы действия отводились от целых нервов с различным числом нервных волокон. Следовательно, эти серии опытов не

позволяют судить, имелось ли неодинаковое поступление возбуждения по разным ветвям сосудодвигательных нервов.

В следующей серии опытов изучалась электрическая активность в тех же нервах во время гипертензии, вызванной раздражением интероцепторов мочевого пузыря. Оказалось, что при данной форме гипертензии наблюдаются неодинаковые изменения импульсации в чревном и шейном симпатических нервах.

Результаты, полученные в одном из подобных опытов, представлены на рис. 3 и 4.

На рис. 3 приведены осциллограммы с регистрацией электрической активности в чревном нерве. Исходная электрическая активность (рис. 3, А, отрезок I) была представлена в виде медленных импульсов, хорошо группирующихся в ритме пульса и дыхания. В начале вдоха видно снижение числа и амплитуды импульсов.

Раздувание мочевого пузыря (рис. 3, А, отрезок II) уже через 0.4 сек. вызывало увеличение числа и амплитуды импульсов. Постепенно нарастая, в течение 0.6 сек. импульсы достигли максимальной амплитуды. Все эти изменения электрической активности в чревном нерве развивались еще до появления видимых изменений артериального давления (см. кимограмма, рис. 3, Б), которое начало повышаться лишь через 5 сек. Максимальная электрическая активность сохранялась в течение 8 сек., после чего она несколько снизилась, но оставалась выше исходной активности весь период раздувания мочевого пузыря (см. начало отрезка III, на рис. 3, А). При максимальной электрической активности не было видно дыхательных группировок импульсов.

Сразу после выпуска воздуха из мочевого пузыря отмечалось значительное уменьшение числа и амплитуды импульсов, которое продолжалось 2.5 сек. После этого электрическая активность постепенно начала восстанавливаться до исходной величины (см. отрезок III, рис. 3, А). Полное восстановление исходной электрической активности в чревном нерве наступило через 2.5 мин., хотя кровяное давление оставалось несколько выше исходного (отрезок IV, рис. 3, А).

В шейном симпатическом нерве при раздувании мочевого пузыря, вызывающем повышение артериального давления, после незначительного кратковременного увеличения электрической активности развивалось длительное ее снижение. Это можно видеть на рис. 4, полученном в том же опыте, что и осциллограммы рис. 3.

Исходная электрическая активность в шейном симпатическом нерве была представлена сравнительно быстрыми двухфазными импульсами, группирующимися в ритме пульса (рис. 4, начало отрезка I).

Сразу после начала раздувания развилось кратковременное (на 0.6 сек.) незначительное увеличение амплитуды и числа импульсов, которое сменилось быстрым и значительным снижением электрической активности ниже исходной величины (рис. 4, А, отрезок I).

Это снижение электрической активности в шейном симпатическом нерве сохранялось весь период гипертензии (рис. 4, А, отрезки II и начало III). Прекращение раздувания мочевого пузыря не вызвало быстрых видимых изменений электрической активности в шейном симпатическом нерве (отрезок III, рис. 4, А). Восстановление исходной величины электрической активности наступило лишь через 3.5 мин., когда и артериальное давление упало почти до исходного уровня (отрезок IV, рис. 4, А).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наблюдавшиеся нами разнонаправленные изменения электрической активности в чревном и шейном симпатических нервах хорошо согласуются с изменениями объемной скорости кровотока в сосудистых областях,

иннервируемых этими нервами. Так, в ряде работ нашей лаборатории было показано, что при интероцептивном раздражении мочевого пузыря происходит уменьшение объемной скорости кровотока в сосудах кишечника и почек, в то время как в сосудах головы наблюдалось ее увеличение.

Из нашего экспериментального материала следует, что при данной форме экспериментальной гипертензии могут иметь место неодинаковые и разнонаправленные изменения электрической активности в разных симпатических нервах, т. е. при возбуждении сдц не во всех симпатических нервах наблюдается увеличение электрической активности, а в некоторых нервах может развиваться ее снижение.

Ввиду того, что различие изменений импульсаций мы наблюдали в преганглионарных симпатических нервах, оно не может быть объяснено трансформацией импульсации в симпатических ганглиях. Следовательно, различная импульсация формировалась в вышележащих центрах симпатической нервной системы.

Наши данные не укладываются в концепцию Кеннона (1936), согласно которой в симпатической нервной системе возбуждение распространяется диффузно по всем ветвям.

Позднейшие исследования Гелльгорна (1948), проведенные на нервах, иннервирующих дилатор зрачка и мигательную перепонку кошки, показали, что в симпатической нервной системе могут быть условия, при которых возбуждение из симпатических спинальных центров поступает по одним преганглионарным волокнам и не распространяется по другим. Это явление Гелльгорн объясняет различным синаптическим сопротивлением на разных уровнях симпатической нервной системы. После введения мет-разола (яда, повышающего проводимость в синапсах симпатических центров) Гелльгорн получил распространение возбуждения к обоим мышцам.

Возможно, что и наблюдавшиеся нами явления неодинакового распространения возбуждения из сдц по разным симпатическим ветвям объясняется различными изменениями синаптического сопротивления в разных частях симпатической нервной системы.

Полученные нами данные выдвигают требующий дальнейшего изучения вопрос о механизмах, определяющих неодинаковые изменения электрической активности в разных симпатических нервах при изменении функционального состояния сосудодвигательного центра.

ЛИТЕРАТУРА

- Аронова Г. Н., А. М. Блинова, М. Е. Маршак, Н. М. Рыжова, Н. К. Сараджев, Тез. докл. заседания Бюро мед.-биол. отд. АМН СССР с участием Сухумской мед.-биол. станции, Сухуми, 5, 1954.
- Бернар Кл. (1852). Лекции по экспериментальной патологии. Биомедгиз, М., 1937.
- Блинова А. М., К. Е. Серебряник, Реф. научно-исслед. работ АМН СССР за 1946 г., Изд. АМН СССР, 1, 62, 1947; в сб.: К регуляции дыхания, кровообращения и газообмена, Изд. АМН СССР, 42, 1948.
- Гелльгорн Е. Регуляторные функции автономной нервной системы. Изд. ИЛ, 262, 1948.
- Дастр, Мора (1884), цит по БМЭ, изд. 1, 8, 398, 1929.
- Кеннон В., Физиолог. журн. СССР, 21, в. 5—6, 685, 1936.
- Маршак М. Е., Л. И. Ардашников, Г. Н. Аронова, А. М. Блинова, М. М. Волл. В сб.: К регуляции дыхания, кровообращения и газообмена, Изд. АМН СССР, 65, 1948.
- Рейн, Шнейдер, Физиолог. журн. СССР, 21, в. 5—6, 986, 1936.
- Филистович В. И., Ежегодник ИЭМ АМН СССР за 1955 г., изд. ИЭМ, Л., 109, 1956.
- Эдриан Е. Механизм нервной деятельности. Медгиз, М., 70, 1935.
- Gernand B., G. Liliestrand, Y. Zotterman, Acta physiol. Scand., 11, 230, 1946.

CHANGE IN SYMPATHETIC NERVE ELECTRICAL ACTIVITY ACCOMPANYING EXPERIMENTAL RISE OF ARTERIAL BLOOD PRESSURE

By *N. K. Saradjev*

From the Laboratory of Physiology and Pathology of circulation and of Respiration,
Institute of Normal and Pathologic Physiology, USSR Academy of Medical Sciences,
Moscow

The electrical activity of splanchnic and cervical sympathetic nerves was recorded while arterial blood pressure was being raised by temporary occlusion of the carotids, by inducing asphyxia, or by stimulating interoceptors of the urinary bladder. In the case of carotid artery occlusion and asphyxia, there was an increase of electrical activity in both cervical and splanchnic sympathetic nerves. It preceded the rise of arterial blood pressure, lasted during all the period of hypertension and ceased when the blood pressure raising procedure had ended and arterial blood pressure returned to its initial level. A similar pattern of activity was displayed by the splanchnic nerve, when hypertension was induced by stimulation of urinary bladder interoceptors. In this case, there was generally but a brief increase in the cervical sympathetic nerve electrical activity, which was then depressed for the whole period of bladder interoceptor stimulation. It has thus been demonstrated, that as a result of the same blood pressure raising procedure, electrical activities recorded from different pre-ganglionic sympathetic nerves may vary in opposite directions.

ЭЛЕКТРОГРАММА СЕРДЦА ПРИ НЕКОТОРЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ В СЕРДЕЧНОЙ ТКАНИ (НАРУШЕНИЕ ГЛИКОЛИЗА МИОКАРДА)

Н. А. Келарева

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

В современной физиологии проблема взаимоотношения биоэлектрических потенциалов и обмена веществ в живой ткани является весьма актуальной. Честь постановки вопроса о метаболической природе биоэлектрических потенциалов принадлежит И. М. Сеченову (1866).

Это направление работ оказалось весьма плодотворным. В отечественной физиологии оно получило значительное развитие в исследованиях Х. С. Коштоянца (1938, 1945, 1947) и его сотрудников. В этих исследованиях, обобщенных в энзимохимической теории возбуждения, привлекает внимание то обстоятельство, что путем воздействия на определенные звенья обмена веществ можно активно изменять ход возбуждения и судить о направленности этих изменений по характеру соответствующих биоэлектрических явлений.

В настоящее время нет никаких сомнений в том, что энергетической основой биоэлектрических токов является обмен веществ, однако обсуждается вопрос о том, все ли компоненты биотока являются непосредственным отражением текущих обменных процессов или определенные потенциалы могут выявляться относительно независимо от текущего обмена веществ.

Этот вопрос возникает в связи с многочисленными данными о том, что начальная часть тока действия нерва и мышцы при тех или иных нарушениях обмена в этих тканях является относительно стабильной, в отличие от конечной медленной части, очень чувствительной к нарушениям тканевого обмена (Воронцов и Шерешевский, 1932; Воронцов и Юденич, 1933; Erlanger, 1937).

В электрограмме, отведенной от целого сердца или от его отдела, пиковая волна R является алгебраической суммой пиковых потенциалов отдельных электрофибrogramм, а последующая часть кривой тока действия суть суммарные медленные потенциалы последодействия.

На основании литературных данных следует признать, что под влиянием различных физико-химических воздействий изменения пиковой (R) и медленной (T) части тока действия сердца могут происходить независимо, причем долгое время считали, что непосредственная и быстрая реакция на различного характера изменения метаболизма миокарда присуща только медленной волне T , в отличие от устойчивой волны R , и поэтому утвердилось мнение об относительной независимости пиковой части электрограммы от текущего обмена веществ. Отметим, однако, что работами лаборатории Х. С. Коштоянца было показано, что и эта, важная компонента электрограммы сердца претерпевает значительные обратимые изменения при условии воздействия на структуру белковых комплексов миокарда, например аденозинтрифосфорной кислотой (Келарева, 1954; Фельдман и Кянджунцева, 1953) и мочевиной (Логунова и Кипершлак, 1953; Логунова, 1954).

М. Г. Удельнов и Л. Я. Ратгаузер (1940) показали наличие в монофазных кривых сердца 2 компонента, различно относящихся к изменению метаболизма сердечной ткани.

Приобретает исключительное теоретическое и клиническое значение вопрос об отражении направленных изменений обмена веществ сердца в электрокардиограмме.

Г. Ф. Ланг (1936) высказал предположение, что электрокардиография должна явиться наиболее объективным методом исследования, который позволит ближе подойти к выяснению и дифференциации патологических биохимических изменений в сердечной мышце.

Исследования, проведенные в этом направлении, являются лишь началом изучения глубокой связи между химическими превращениями в сердечной мышце и электрическими проявлениями ее деятельности.

Основная задача данного исследования сводилась к тому, чтобы изучить последовательность в изменении некоторых элементов электрограммы (ЭГ) целого сердца лягушки и его отделов при избирательном влиянии на обмен веществ сердечной мышцы. Для этой цели мы воспользовались моноиодацетатом (МИА) и фтористым натрием (фторидом) как специфическими ингибиторами гликолиза.

Учитывая гистофизиологические и биохимические отличия предсердий и желудочков, мы считали целесообразным наряду с изучением ЭГ целого сердца лягушки провести анализ изменений дифференциальных ЭГ предсердий и желудочка. Мы рассчитывали, что результаты этих исследований позволят нам высказать также некоторые суждения по вопросу о природе отдельных элементов ЭГ сердца.

МЕТОДИКА

Объектами исследования служили изолированное сердце и препарат из 2 предсердий лягушки (*Rana temporaria*). Перфузия сердца осуществлялась через канюлю, вставленную в аорту и проникающую в желудочек.

Для получения препарата, состоящего из 2 бьющихся предсердий, использовался следующий методический прием. Желудочек сердца отсекался, и в одно из предсердий

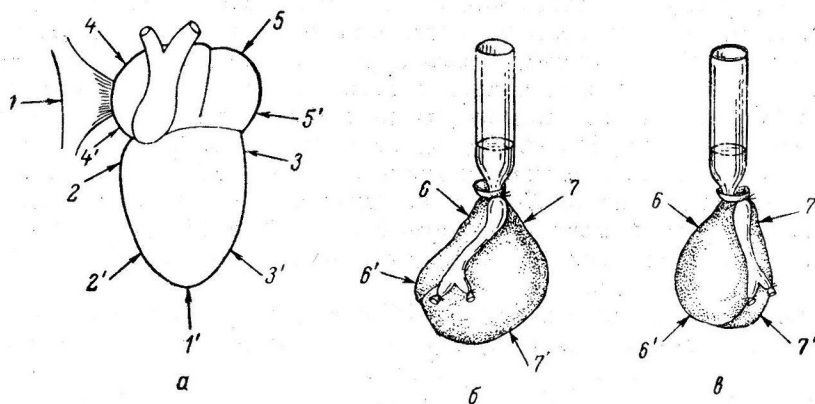


Рис. 1. Схема отведений биоэлектрических потенциалов сердца (а) и схема отведений биоэлектрических потенциалов изолированных предсердий (б — перфузируется правое предсердие; в — левое предсердие). Обозначения цифр даны в тексте.

со стороны желудочка вставлялась канюля, которая закреплялась лигатурой, охватывающей оба атрио-вентрикулярных отверстия. Межпредсердная перегородка не нарушалась. При таких условиях одно предсердие перфузировалось тем или иным раствором, тогда как другое не подвергалось перфузии (рис. 1, б, в). При съемке ЭГ препараты находились во влажной камере.

ЭГ целого сердца и его отделов регистрировалась шлейфным гальванометром. Для отведения токов действия сердца применялись неполяризующиеся электроды Дюбуа—Реймона ($Zn-ZnSO_4$) с ватными фитильками. В опытах с целым изолированным сердцем готовились обычно три пары электродов, из которых первая пара использовалась для отведения от целого сердца, при этом один электрод располагался в области венозного синуса, а другой на верхушке желудочка (электроды 1—1' на рис. 1, а). Вторая и третья пары электродов служили для отведения от желудочка справа и слева (электроды 2—2' и 3—3' на рис. 1, а). Пользуясь специальным переключателем, можно было осуществлять последовательные отведения без перемещения электродов. В некоторых опы-

тах производилась регистрация ЭГ также и от предсердий целого сердца, и тогда четыре дополнительных электрода располагались на предсердиях (электроды 4—4' и 5—5' на рис. 1, а). Однако основные данные по изменению ЭГ предсердий получены на изолированных предсердиях. Для лучшего выявления деталей ЭГ предсердий усиление приходилось значительно увеличивать по сравнению с тем, которое использовалось при съемке ЭГ целого сердца или желудочка. Время отмечалось световыми сигналами в нижней части фотоленты. Интервал между двумя соседними сигналами соответствовал 0.2 сек. Высокие сигналы ограничивают целую секунду. Все электрограммы надо читать слева направо.

В начале опыта всегда снималась исходная ЭГ при перфузии сердца раствором Рингера или физиологическим раствором (кривая 1 на всех рисунках), затем регистрировались серии ЭГ в течение перфузии испытуемым раствором, и в конце опыта записывалась ЭГ после отмывания (последние кривые на рисунках).

Растворы моноиодацетата готовились на растворе Рингера, а фторида — на физиологическом растворе (NaCl 0.65%). Использовались концентрации в пределах $1 \cdot 10^{-5}$ — $1 \cdot 10^{-4}$, при которых хорошо заметны изменения в ЭГ сердца лягушки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные результаты по действию моноиодацетата на изолированное сердце лягушки сводятся к следующему. Когда снимается ЭГ целого сердца (рис. 2) или ЭГ желудочка (рис. 3), то оказывается, что под влиянием моноиодацетата ($1 \cdot 10^{-5}$ — $1 \cdot 10^{-4}$) первичные изменения всегда происходят в конечной части ЭГ в виде одновременного изменения величины и формы волны *T*. Характерной особенностью этого изменения является образование или углубление двухфазности колебания *T*. Но при продолжающемся действии МИА наступают изменения и в начальной части ЭГ в результате нарушения нормального распространения волн возбуждения по сердцу. В случаях отведения ЭГ от целого сердца (электроды 1—1', на рис. 1, а), изменения проявляются в виде удлинения интервала *P—R*, наступления блоков, прежде всего атрио-вентрикулярных, и, наконец, в виде извращения распространения возбуждения по желудочку и предсердиям. О последнем можно судить по изменению амплитуды, времени, а также формы зубцов *R* и *P*. Еще одной отличительной чертой затянутаго действия данного гликолитического яда является постепенное перемещение начала сегмента *S—T* к вершине зубца *R* и, наконец, полное слияние быстрого и медленного колебаний. Длительность ЭГ укорачивается. В этих случаях ЭГ желудочка напоминает собой монофазную кривую тока действия.

Рассматривая в целом изменения ЭГ сердца при действии МИА, можно с определенностью утверждать, что при нарушении метаболизма сердца данным веществом наибольшая по форме и глубине изменчивость присуща медленной компоненте ЭГ — зубцу *T*.

В этом отношении следует подвергнуть критике выводы, сделанные Генрикс и Лундсгард (Henriques u. Lundsgaard, 1931) в связи с изучением ими электрического ответа мышцы, отравленной МИА. Авторы утверждают, что ток действия отравленной мышцы принципиально ничем не отличается от тока действия нормальной мышцы. Базируясь на результатах собственных исследований, а отчасти также на результатах исследований других авторов, мы можем утверждать, что нарушение таких метаболических превращений в мышце, как гликолиз, несомненно отражается на характере проявления электрических показателей ее деятельности.

Наряду с ЭГ целого сердца и ЭГ желудочка мы исследовали также токи действия предсердий при перфузии целого сердца или изолированных предсердий. В итоге наших исследований оказалось, и это следует отметить прежде всего, что в характере изменения ЭГ предсердий и желудочка при отравлении их МИА наряду с определенными особенностями имеется очень много общего, а именно: 1) при отравлении МИА наибольшему влиянию в ЭГ подвергается медленная, конечная компонента;

2) для изменения медленной компоненты типично появление или углубление ее двухфазности и последующая нивелировка этих фаз при затаившемся действии МИА; 3) в ЭГ обоих отделов отмечается относительная стабильность по времени и высоте пиковой части — зубцов R и R_p (R предсердного), даже при продолжительном действии МИА значительных концентраций. Уширение, а также изменение формы R_p наблюдались нами только на поздних стадиях отравления предсердий МИА.

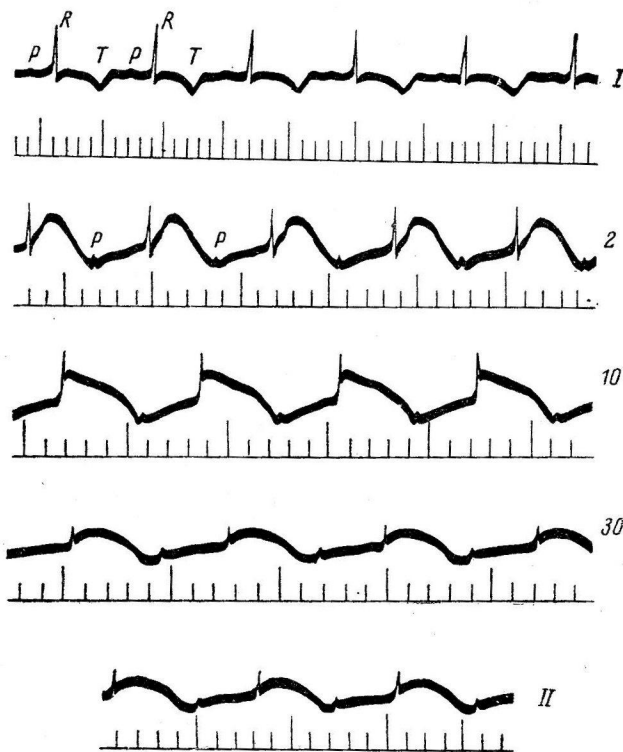


Рис. 2. Изменения электрограммы изолированного сердца под влиянием моноацетата (в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$).

Отведение: синус — верхушка желудочка
(рис. 1, а, I—I').

Кривые: I — ЭГ сердца, находящегося в растворе Рингера, II — после отмывания от моноацетата.
Цифры — время в минутах, прошедшее от момента замены раствора Рингера на раствор моноацетата.
Отметка времени — 0.2 сек.

Остановимся на некоторых несомненных особенностях изменения ЭГ предсердий по сравнению с ЭГ желудочка при действии МИА (рис. 4). При разных концентрациях моноацетата для предсердий характерна меньшая степень изменения ЭГ в целом, в том числе и медленного колебания T_p (T предсердного). Так, амплитуды обеих фаз предсердной медленной волны (T_p) при отравлении МИА колеблются в меньших пределах, чем волна T в ЭГ желудочка.

Зубец R_p в предсердной ЭГ почти никогда не сливается с медленным колебанием, что очень типично для ЭГ желудочка на поздних стадиях действия МИА и при отмирании сердца (Логунова, 1947).

Все эти факты безусловно указывают на еще большую по сравнению с желудочком относительную независимость ЭГ предсердия от глико-

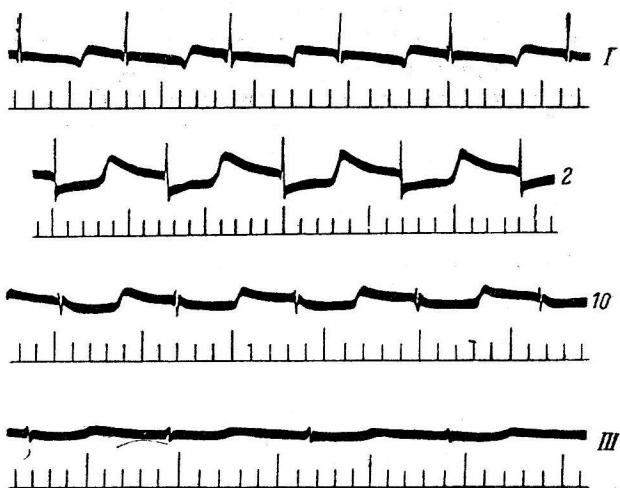


Рис. 3. Изменения дифференциальной электрограммы желудочка при действии на изолированное сердце моноиодацетата (в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$).

Отведение (рис. 1, а, 3—3').
Обозначения те же, что на рис. 2.

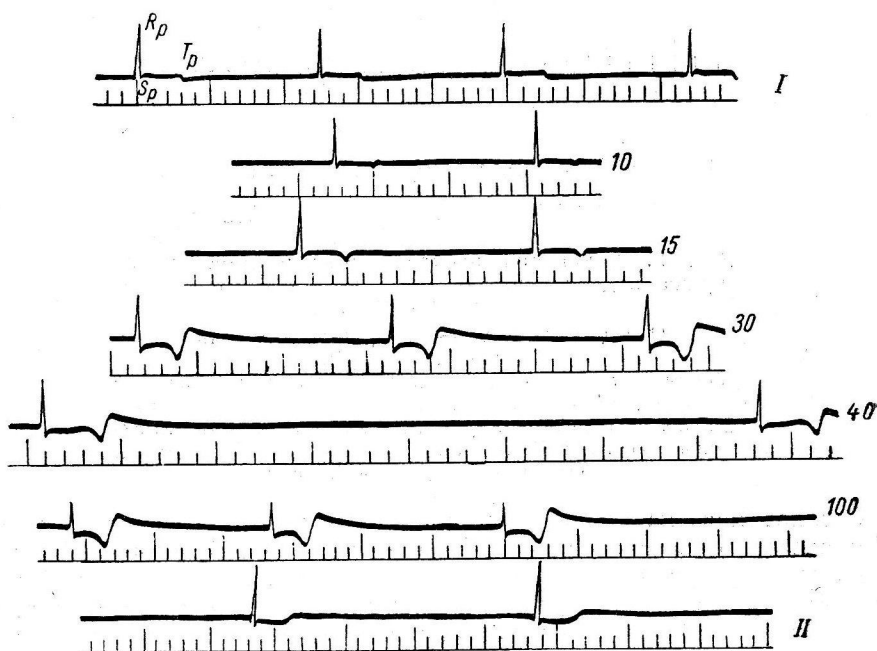


Рис. 4. Препарат из 2 предсердий. Перфузируется правое предсердие. Влияние моноиодацетата в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ на электрограмму этого предсердия.

Отведение (рис. 1, б и в, 7—7').
Обозначения те же, что на рис. 2.

литических процессов, протекающих в его миокарде, если предположить, что процесс гликолиза под влиянием блокирующего яда в обоих отделах нарушается однозначно.

Из рассмотрения экспериментального материала по изменению ЭГ целого сердца или желудочка при перфузии изолированного сердца

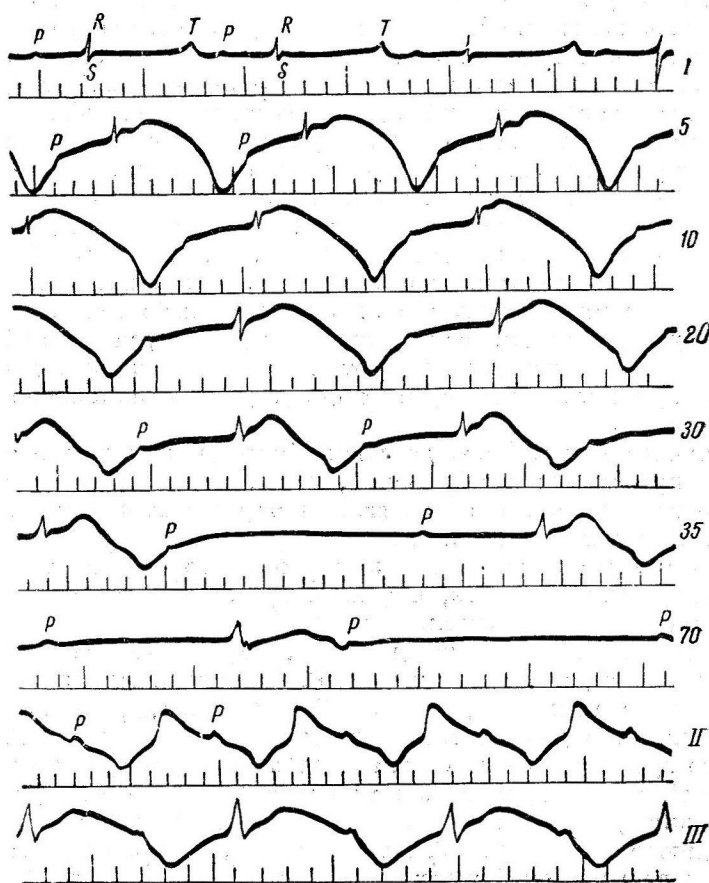


Рис. 5. Изменения электрограммы сердца под влиянием фтористого натрия (в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ — $1 \cdot 10^{-4}$).

Отведение (рис. 1, а, 1—1'). Верхняя кривая (I) — в физиологическом растворе; вторая кривая снизу (II) — после первого отмывания; нижняя кривая (III) — после второго отмывания. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

фтористым натрием в концентрациях $1 \cdot 10^{-5}$ — $1 \cdot 10^{-4}$ следует, что в процессе действия этого гликолитического яда ЭГ претерпевает значительные изменения и раньше всего нарушаются исходные контуры медленного колебания T (рис. 5).

Основное направление этих изменений — постепенное увеличение амплитуды и времени медленной компоненты и появление двухфазного характера ее колебания. Как правило, по мере продолжения воздействия на сердце фторида отмечается прогрессирующее углубление двухфазности волны T. При продолжительной перфузии сердца раствором фторида, обычно непосредственно перед наступлением атрио-вентрикулярного блока, наблюдается некоторое уменьшение амплитуд обеих фаз T, происходит как бы сглаживание этого зубца.

В случае применения относительно небольших концентраций фторида ($1 \cdot 10^{-5}$) быстрое колебание ЭГ сердца, в частности зубец R , вообще остается нечувствительным к его присутствию в перфузате; в этих условиях он характеризуется постоянством своей формы и длительности. Нарушения нормального проявления высоковольтной компоненты ЭГ наблюдались нами только в условиях применения больших концентраций фторида. Первой стадией изменения зубца R является увеличение его продолжительности. Позднее начинает изменяться и форма этого зубца — на склонах его появляются более или менее глубокие зазубрины. Вероятно предположение, что на этой стадии фторид вызывает такое глубокое нарушение нормального метаболизма миокарда, при котором оказывается нарушенным процесс распространения возбуждения по сердцу. Амплитуда зубца R в течение всего опыта может не меняться или, что происходит чаще, повторно, но без правильной периодики она то понижается, то возрастает до исходной величины или даже превышает ее. Подобные колебания ЭГ очень типичны для действия на сердце фтористого натрия.

При небольших концентрациях фторида, которые, однако, могут заметно нарушать нормальное проявление конечной, медленной части ЭГ, время проведения возбуждения от предсердий к желудочку не меняется, но при малых разведениях фторида оно постепенно отчетливо увеличивается.

Для случаев длительного действия фторида характерно также блокирование проведения возбуждения, и на изолированном сердце мы чаще всего встречались с образованием атрио-вентрикулярных блоков, частичных или полных (рис. 5).

Касаясь вопроса об изменении электрического показателя предсердий при их отравлении фторидом, кратко перечислим основные данные, полученные в этом направлении.

Как и при действии моноацетата, первичные изменения наблюдаются в конечной, медленной части ЭГ. Они сводятся к значительному, но относительно меньшему, чем в ЭГ желудочка, увеличению амплитуды и появлению дополнительных фаз колебаний волны T . Длительность этого зубца в течение опыта обычно варьирует. Длительность высоковольтной волны R_p и ее форма значительное время могут оставаться без изменения, даже при наличии существенных перемен в конфигурации медленного колебания ЭГ. Амплитуда R_p то уменьшается, то вновь достигает первоначальной высоты или даже превышает ее. Это явление, вероятно, следует поставить в связь с наблюдениями Готтденкера и Ротбергера (Gottdenker u. Rothberger, 1935), которые в миографических показателях описали изменение состояния предсердий лягушки при действии на них фторида. Они нашли, что в течение действия фторида на сердце удается наблюдать неправильное чередование длительных расслаблений и сокращений предсердий при сохранении правильного ритма их биений.

На поздних стадиях действия больших концентраций фторида происходит искажение формы R_p и частичное, а иногда и полное, сближение быстрого и медленного колебаний.

Таким образом, нарушением нормального процесса гликолиза фторид безусловно может оказывать значительное влияние на характер проявления биоэлектрических потенциалов, отводимых от целого сердца или его отделов.

Если теперь попытаться сравнить результаты действия моноацетата и фторида на желудочек сердца и предсердия лягушки, анализируя соответствующие ЭГ, то оказывается, что в характере изменений ЭГ этих двух отделов имеется много общего. Во всех случаях прежде всего нарушается исходное проявление конечной, медленной компоненты ЭГ,

причем наряду с увеличением амплитуды этой части ЭГ отмечается ее тенденция к двухфазности.

Высоковольтная компонента ЭГ оказывается относительно постоянной как по форме, так и по времени. Ее изменения в виде нарушения первоначальных контуров и длительности наступают только при больших концентрациях яда в питающем растворе или при его длительном воздействии на сердечную ткань.

Таким образом, при действии на сердце гликолитических ядов изменения быстрой и медленной компонент в ЭГ как предсердий, так и желудочка совершаются относительно независимо.

Общее направление изменений электрических явлений в целом сердце или в его отделах под действием того и другого яда, как мы полагаем, можно понять, принимая однозначность нарушения хода обменных метаболических процессов в сердечной ткани, поскольку оба вещества — монойодацетат и фторид — являются ингибиторами гликолиза.

Некоторые особенности в нарушении исходной формы электрической кривой сердца или его отделов под влиянием каждого из гликолитических ядов, видимо, надо рассматривать как результат специфичности действия этих веществ, прежде всего по отношению к гликолизу, так как каждое из них блокирует только определенные и не совпадающие стадии гликолитического цикла.

Отмечая ранее тесную и непосредственную зависимость медленной, конечной компоненты ЭГ сердца от процессов гликолиза, протекающих в сердечной мышце, мы указывали, что быстрая компонента электрограммы (R) относительно независима от них, поскольку R по своей форме и амплитуде долгое время может не меняться, после того как, судя по глубоким изменениям медленной части ЭГ, нарушение гликолиза достигает значительной степени.

В этом крайне важном отношении ЭГ предсердий и желудочка обнаруживают принципиально сходную картину, но, однако, стабильность высоковольтной компоненты в ЭГ предсердий выражена значительно больше, чем в ЭГ желудочка. На этом основании можно полагать, что процесс деполяризации, отражаемый волной R , и последующая поляризация в предсердиях еще более относительно независимы от текущего гликолитического процесса, чем в желудочке.

Нами уже указывалось, что под влиянием гликолитических ядов желудочек быстрее теряет сократительную способность, чем предсердия. Следовательно, сократительная функция предсердий также находится, вероятно, в меньшей зависимости от гликолиза, чем сократительная функция миокарда желудочка.

ВЫВОДЫ

1. Нарушение ведущих процессов метаболизма сердечной ткани создает характерные изменения основных компонентов электрограммы сердца.

2. На том основании, что зубец R ЭГ сердца при действии на сердечную ткань гликолитических ядов оказывается относительно стабильным, можно допустить, что процесс деполяризации, отражаемый волной R , и последующая поляризация ткани сердца относительно независимы от текущего гликолитического процесса.

3. В электрограммах предсердий, где начальная, быстрая компонента проявляет еще большее постоянство при действии гликолитических ядов, чем зубец R в ЭГ желудочка, эта относительная независимость выражена особенно отчетливо. Однако это не означает независимости зубца R от других биохимических звеньев обмена веществ и структуры белковых комплексов.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Д. С. и Л. М. Шерешевский, Уч. зап. Казанск. гос. унив., Физиология, 92, в. 1—2, 68, 1932.
- Воронцов Д. С. и Н. А. Юденич, Работы теоретич. каф. Казанск. мед. инст., сб. 3—4, 108, 1933.
- Келарева Н. А., Бюлл. eksper. биол. и мед., 38, № 11, 31, 1954.
- Коштойниц Х. С., ДАН СССР, 19, 317, 1938; Изв. АН СССР, серия биол., 2, 170, 1945; Юбилейный сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции, ч. II, 437, 1947.
- Ланг Г. Ф. Вопросы кардиологии. Л., 1936.
- Логунова К. С., Физиол. журн. СССР, 33, № 2, 193, 1947; Изв. АН СССР, серия биол., 6, 52, 1954.
- Логунова К. С. и Э. Э. Кипершлак, Физиол. журн. СССР, 39, № 1, 71, 1953.
- Сеченов И. М. Физиология нервной системы. СПб., 1866.
- Удельнов М. Г. и Л. Я. Ратгаузер. К вопросу о генезисе зубца Т электрограммы. Рукопись, М., 1940.
- Фельдман Г. Э. и Э. А. Кянджунпева. Материалы по экспериментально-клинической электрокардиографии. Изд. АМН СССР, 1953.
- Gottdenker F. u. C. Rothberger, Arch. exper. Path. Pharmac., 179, 24, 1935.
- Henriques V. u. E. Lundsgaard, Biochem. Z., 236, 219, 1931.
- Erlanger J. a. H. S. Gasser. Electrical signs of nervous activity. 1937.

Поступило 13 X 1956.

VARIATIONS OF CARDIAC ELECTROGRAM ACCOMPANYING CERTAIN ALTERATIONS IN METABOLISM OF HEART TISSUE (IMPAIRED GLYCOLYSIS OF MYOCARDIUM)

By N. A. Kelareva

From the department of animal physiology, Moscow University

Variations occurring in the electrogram of the frog Heart were observed when a selective disturbance of cardiac muscle glycolysis was produced. Isolated frog hearts or preparations consisting of two auricles were used. As substances affecting glycolysis in heart muscle, mono — iodide acetate or fluoride were added to the perfusing fluid. Specific changes were found to appear in the electrogram of the heart when glycolysis of the cardiac muscle was impaired. The process of heart tissue depolarization, revealed by a «B» wave upon the electrographic record, as well as its subsequent polarization, were shown to be relatively independent from current conditions of the glycolytic process.

РЕФЛЕКСЫ С КАРОТИДНЫХ КЛУБОЧКОВ НА ПЕРИОДИЧЕСКУЮ МОТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖЕЛУДКА

В. Г. Старцев

Отдел фармакологии Института экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

Периодическая деятельность желудка, впервые описанная В. Н. Болдыревым (1904), до сих пор не получила удовлетворительного объяснения как в отношении механизма, так и физиологического значения. Имеющиеся указания на нервнорефлекторную природу периодической деятельности пищеварительного тракта единичны и касаются в основном центробежного звена рефлекторной дуги. О центростремительных нервных путях периодической моторной функции желудка данные отсутствуют.

В настоящем сообщении мы ставим целью показать, что одним из центростремительных нервных путей для периодической деятельности желудка у собак является химиорецепторный аппарат каротидных синусов — каротидные клубочки и нервы Геринга.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на 3 собаках: Руслане и Волчке с фистулой желудка и Рыжике с фистулой желудка и подвздошной кишки в области илеоцекального угла. Движения желудка и кишки регистрировались на кимографе через 18—20 час. после еды. При помощи универсального индикатора определялось значение рН желудочного отделяемого. В качестве специфического раздражителя каротидных химиорецепторов применялся цианистый натрий, который вводился внутривенно по 0.5 мг на 1 кг веса животного в виде 1%-го раствора. О возбуждении каротидных клубочков мы судили по одышке, которая возникала у всех собак через 10—15 сек. после введения цианида в вену и продолжалась 30—45 сек. Аналогичные опыты проводились также в различные сроки после денервации каротидных синусов. Методика денервации описана А. А. Белоус (1953).

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

На собаке Руслан поставлено 16 опытов. Периоды работы желудка состояли в среднем из 16 сокращений и продолжались 28.5 мин. Длительность контрольных периодов покоя равнялась 1 ч. 40 м.

При введении цианида во время периода работы желудка сокращения последнего тотчас же прерывались и период относительного покоя удлинялся в среднем до 2 ч. 12 м. На всем его протяжении наблюдались слабые непрерывные сокращения желудка и отделялся кислый желудочный сок. В дальнейшем отмечалась нормальная периодическая деятельность желудка (рис. 1, А).

После введения цианида во время фазы покоя, помимо одышки и общего двигательного возбуждения, наблюдалась рвота. Однако никаких заметных изменений в течение периодики желудка не отмечено. Было

обнаружено лишь 10-минутное понижение тонуса желудка, наступавшее вслед за инъекцией. Реакция желудочного отделяемого после инъекции оставалась щелочная ($\text{pH}=8-10$).

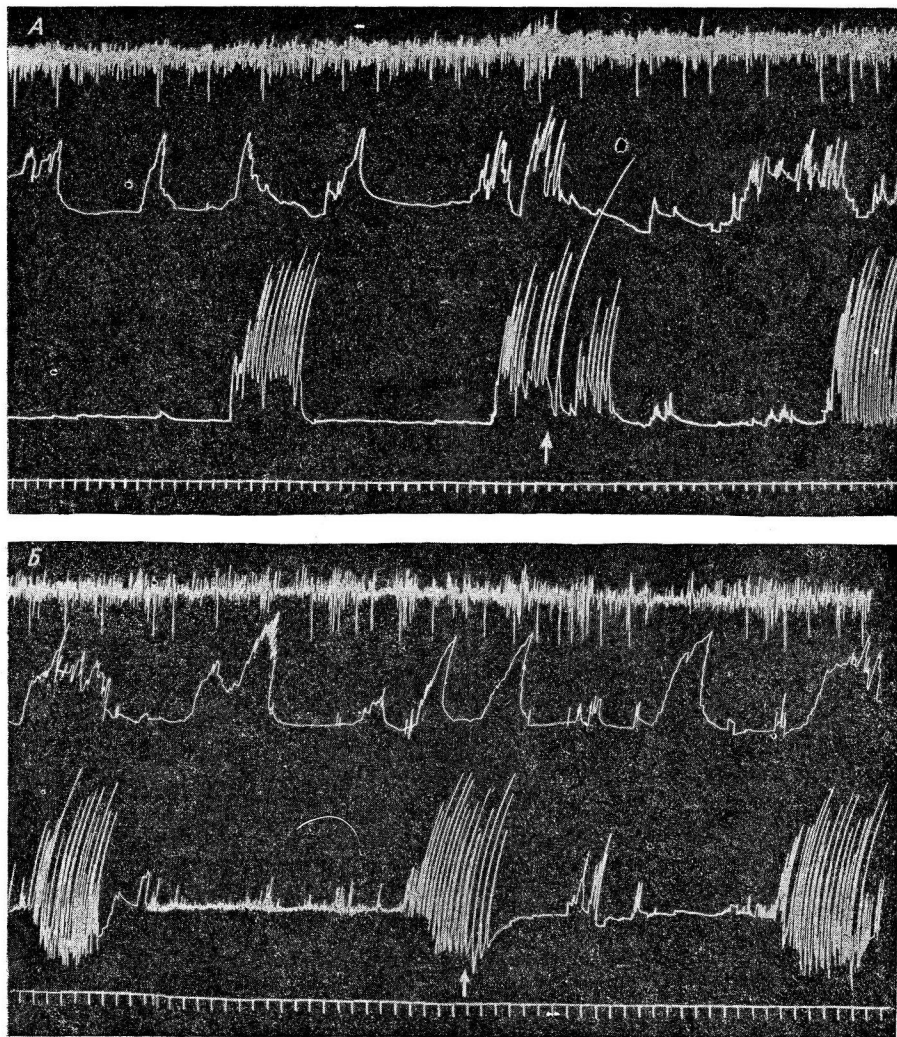


Рис. 1. Действие NaCN на моторику желудка и подвздошной кишки в области илеоцекального угла при внутривенном введении во время периода работы. Собака Рыжик. Опыты 3 XI 1954 (А) и 10 II 1955 (Б).

А — до денервации каротидных синусов; наблюдается одышка, торможение сокращений желудка в течение 10 мин. и рвота. Б — после денервации каротидных синусов на втором месяце; наблюдается отсутствие одышки и реакции желудка на цианид. *Сверху вниз*: дыхание; моторика кишки; моторика желудка; отметка времени (каждые 4 мин.). Стрелка — момент введения вещества.

У собаки Рыжик периоды работы желудка в контрольных опытах продолжались 20—23 мин. и состояли из 13 сокращений. Средняя длительность периодов покоя равнялась 71 мин.

В 8 опытах цианистый натрий вводился во время периода работы желудка. Периодические сокращения желудка прерывались одновременно

с началом одышки и отсутствовали в течение 6—45 мин., в то время как моторика подвздошной кишки не изменялась. Во время длительного угнетения периодических сокращений желудка реакция желудочного отделяемого становилась кислой ($\text{pH}=2-4$). С возобновлением сокращений желудка кислотность желудочного сока снижалась ($\text{pH}=8$).

В 7 опытах цианид вводился внутривенно во время периода покоя. При этом наряду с одышкой появлялся кислый желудочный сок и в дальнейшем — угнетение очередного периода работы.

Таким образом, наиболее общим результатом опытов с внутривенным введением цианистого натрия наряду с рефлекторной одышкой было торможение периодических сокращений желудка у собак Руслан и Рыжик. Торможение сокращений сопровождалось отделением кислого желудочного сока.

После одномоментной двусторонней денервации каротидных синусов на собаке Рыжик в течение 2 месяцев поставлено 16 опытов; из них в 13 испытывалось действие цианида и 3 служили контролем.

После денервации каротидных синусов отмечалось увеличение числа сокращений в периодах работы желудка в среднем на 4 сокращения, т. е. на 25%. Учитывая большое постоянство периодической деятельности желудка в контрольных опытах, проводившихся в течение 3.5 месяцев, мы считаем это увеличение числа периодических сокращений связанным с денервацией каротидных синусов. Продолжительность периодов работы и покоя оставалась неизменной, как и до денервации.

В течение первого месяца после денервации каротидных синусов при внутривенных введениях цианида мы не наблюдали рефлекторной одышки животного. Этот факт позволяет судить о полноте денервации каротидных синусов: Вместе с тем не отмечалось также изменений и в периодической деятельности желудка, даже при внутривенных введениях цианида в дозе 1 мг/кг (рис. 1, Б).

Отсутствие одышки и изменений в периодической деятельности желудка при внутривенных введениях цианида после денервации каротидных синусов подтверждает сделанный нами ранее вывод (на основании острых опытов на кошках) об участии каротидных химиорецепторов в возникновении реакции пищеварительного тракта на гипоксию. Эта реакция, имеющая место при сохраненной иннервации каротидных синусов и отсутствующая после денервации их, может рассматриваться как рефлекторная.

При введении цианида собаке Рыжик в течение 2 месяцев после денервации каротидных синусов наблюдались запоздалое и кратковременное возбуждение дыхания, торможение периодических сокращений желудка и отделение кислого желудочного сока. Характер этих реакций был необычный и колебался от опыта к опыту. Частичное восстановление реакций дыхания и желудка, очевидно, говорит о том, что после денервации каротидных синусов со временем происходит компенсаторное замещение каротидных химиорецепторов другими механизмами, определяющими реакцию организма на гипоксический яд. Интересно сопоставить полученный нами факт с данными А. Я. Ярошевского (1950) о восстановлении морфологической картины крови у кроликов через 1—1.5 месяца после денервации каротидных синусов.

На собаке Волчок было проведено 62 опыта по изучению рефлексов с каротидных клубочков на периодическую моторику желудка. Наличие у собаки выведенной в кожный лоскут на шее левой сонной артерии позволяло, кроме внутривенных введений, вводить цианид в сонную артерию, непосредственно к каротидному синусу (контрольные периоды работы желудка у Волчка продолжались 16 мин. и состояли из 9 сокращений; периоды покоя желудка равнялись 88 мин.).

При внутривенных введениях цианида во время периодических сокращений желудка наблюдалось кратковременное торможение движений желудка. Через 2—9 мин. сокращения возобновлялись. Общая длительность таких периодов работы становилась равной 32.5 мин., а число сокращений увеличивалось до 17, т. е. по продолжительности и числу сокращений период работы увеличивался вдвое.

При введении цианида в сонную артерию одышка возникала раньше (через 3—5 сек.) и была выражена сильнее, чем при внутривенном введении. Торможения периодических сокращений при этом не наблюдалось. Напротив, отмечалось возбуждение моторной периодической деятельности желудка: периоды работы по длительности и числу сокращений увеличивались в полтора-два раза. Кроме того, в очередном периоде покоя появлялись отдельные сильные сокращения.

Введения цианида во время периодов покоя вызывали, как и у собаки Руслан, кратковременное понижение тонуса желудка.

Таким образом, у собаки Волчок в отличие от первых двух после введения цианида наблюдалось не угнетение, а возбуждение моторики желудка, причем на протяжении всех опытов реакция желудочного отделяемого оставалась щелочной ($\text{pH} = 8-10$).

Тот факт, что при введении цианистого натрия в сонную артерию ускоряется наступление рефлекторной одышки и изменений в моторике желудка по сравнению с внутривенными введениями, показывает явное участие каротидных хеморецепторов в этих реакциях. Однако возможно, что отличительные черты реакции желудочной мускулатуры при введении цианида в сонную артерию зависят от поступления большой дозы яда в головной мозг. Для того, чтобы исключить этот момент и еще раз подчеркнуть роль каротидных хеморецепторов в изменениях периодической деятельности желудка под влиянием гипоксического яда, собака Волчок была оперирована по методу Гейманса (Гейманс и Кордые, 1940). Все ветви левой сонной артерии на шее выше и ниже каротидного синуса, в том числе и наружная сонная артерия, были перевязаны. Ток крови от сердца осуществлялся только через язычную артерию. Безусловно, что питание мозга в таком случае осуществлялось за счет коллатералей, образуемых другой сонной артерией, и за счет позвоночных артерий. Общая сонная артерия была выведена в кожную манжетку, что позволяло вводить цианид в область каротидного синуса, исключая немедленное поступление яда в головной мозг. Справа денервация каротидного синуса была произведена обычным способом.

Опыты на собаке были начаты через 12 дней после операции. В течение 66 дней (до момента денервации изолированного каротидного синуса) было поставлено 20 опытов: цианид вводился 16 раз — в 12 случаях в «изолированный» синус и в 4 случаях внутривенно.

После денервации правого и «изолирования» левого каротидного синуса внутривенное введение цианистого натрия сопровождалось, как и прежде, кратковременным перерывом сокращений, а затем усилением периода работы желудка. Следовательно, наличие одного каротидного клубочка (в нашем случае — левого) вполне достаточно для возникновения рефлекторной одышки и изменений в периодической моторике желудка при внутривенном введении цианида.

После инъекции NaCN в «изолированный» каротидный синус в дозе 0.5 мг/кг веса отмечались энергичные облизывательные движения животного, через 2—3 сек. одышка в течение 25—45 сек., затем легкое двигательное возбуждение собаки. Если цианид вводился во время периода работы желудка, то наблюдалось возбуждение моторики и увеличение периода работы в 5 раз по сравнению с контролем. В течение 50 мин. отмечено 2—5 групп сокращений, разделенных 8—18-минутными паузами.

В половине опытов после резко увеличившегося периода работы следовал укороченный период относительного покоя с отдельными сильными сокращениями. Реакция желудочного отделяемого на протяжении всего опыта сохранялась щелочная (рис. 2, А, В).

Возможно, что длительное возбуждение моторики желудка в этих опытах было обусловлено более продолжительным, чем обычно, раздражающим

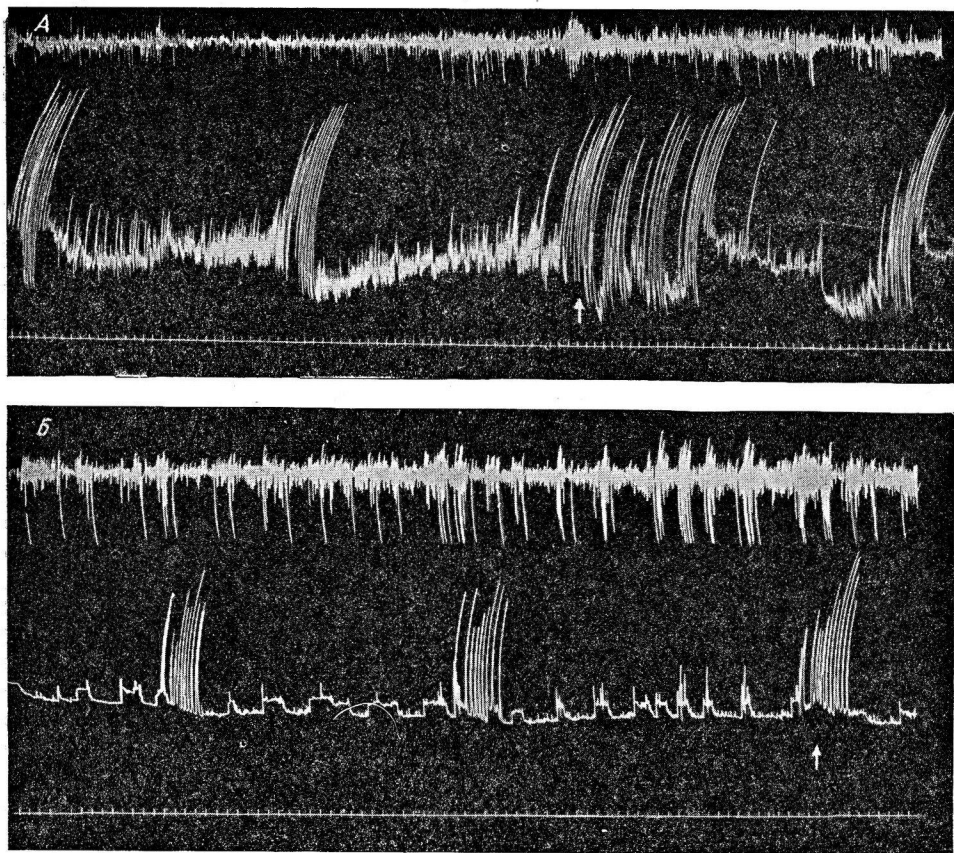


Рис. 2. Влияние NaCN на периодическую моторику желудка при введении в «изолированный» каротидный синус до (А) и после денервации (В). Собака Волчок. Опыты 27 IV 1955 (А) и 14 IX 1955 (В).

Сверху вниз: дыхание; моторика желудка; отметка времени (каждые 4 мин.).
Стрелка — момент введения вещества.

действием цианида на каротидные химиорецепторы, так как цианид, введенный в меньшей дозе (0.1 мг/кг) обуславливал мало заметные изменения в моторике желудка.

После денервации «изолированного» каротидного синуса было проведено 16 опытов с введением цианида в синус. Одышки и общего двигательного возбуждения не наблюдалось. Только в 3 из 16 опытов были отмечены изменения в периодической моторике желудка, скорее всего обусловленные рвотой, которая имела место во всех этих случаях.

Итак, опыты на собаке Волчок с введением цианида в «изолированный» каротидный синус до денервации и после денервации его свидетельствуют о несомненном участии каротидных химиорецепторов в реакции желудка на гипоксический яд. Наши опыты еще раз доказывают, что цианиды

являются специфическими раздражителями каротидных химиорецепторов. Изменения в периодической деятельности желудка, возникающие при введении цианида в «изолированный» каротидный синус, можно определить как рефлекторные.

Следует отметить, что после денервации правого каротидного синуса наблюдалось значительное возбуждение моторики желудка натошак: в периодах покоя появились отдельные сильные сокращения. Еще большее возбуждение моторного аппарата желудка было отмечено после денервации второго, «изолированного» левого каротидного синуса. При этом наблюдались значительные колебания тонуса желудочной мускулатуры и так называемые «кислотные» движения желудка в периодах относительного покоя. Через 3 месяца после денервации «изолированного» каротидного синуса они исчезли. Указанные изменения в моторике желудка не кажутся нам случайными, так как они наблюдались на протяжении 5 месяцев.

В связи с тем, что опыты на собаке Волчок после денервации «изолированного» синуса проводились в течение 4 месяцев и введения цианида в синус не сопровождалось одышкой, нам кажется, можно предположить, что восстановление реакции дыхания и желудка в определенный срок после денервации каротидных синусов не зависит от регенерации химиорецепторного аппарата сонных артерий. Как было показано выше, у собаки Рыжик на 2—3-м месяце после денервации каротидных синусов наблюдалось некоторое восстановление реакции дыхания и желудка на введение цианида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши опыты на собаках показывают, что при возбуждении каротидной рефлексогенной зоны возникают значительные изменения в моторной и секреторной деятельности свободного от пищи желудка. Наиболее характерной чертой этих рефлексов с каротидных клубочков у собак является временное торможение периодической моторики желудка, сопровождающееся появлением кислой желудочной секреции. Те опыты, в которых мы не наблюдали появления кислого желудочного сока, обычно протекали с очень коротким торможением периодических сокращений. Возможно, что вначале рефлекторным путем вызывается отделение кислого желудочного сока, а потом в результате вторичного кислотного рефлекса с двенадцатиперстной кишки тормозятся периодические сокращения желудка. О тормозных кислотных рефлексах с верхнего отдела кишок на периодические сокращения желудка говорится у В. Н. Болдырева (1904), Л. З. Кацнельсона (1904), Эдельмана (1906) и др. Торможение периодической деятельности желудка можно объяснить также непосредственным нервнорефлекторным влиянием с каротидных клубочков. Последнее могло распространяться в центростремительном направлении по симпатической нервной системе. В пользу такого предположения говорят литературные данные о распространении рефлексов с каротидных клубочков по симпатическим, в частности, по чревным нервам (Гейманс и Кордые, 1940; Беленький и Стройков, 1950). Известно также, что раздражение симпатических нервов или воздействие адреномиметическими веществами (Аничков, 1924; Тетельбаум, 1926) вызывает торможение периодической деятельности желудка. Однако нельзя отрицать и участия блуждающих нервов в центростремительном проведении рефлексов с каротидных клубочков на пищеварительный тракт, о чем свидетельствуют данные наших острых опытов на кошках. Возбуждением блуждающих нервов можно было бы объяснить не только появление кислой реакции в желудке под влиянием цианида, но и возбуждение моторной периодической деятельности желудка у собаки Волчок.

Учитывая тормозной характер рефлексов с каротидных клубочков на периодику желудка, а также некоторое возбуждение периодической мотор-

ной деятельности после денервации каротидных синусов можно предполагать, что в повседневной жизни животного с каротидных химиорецепторов поступают постоянные тормозные импульсы к желудку.

ВЫВОДЫ

1. Каротидная рефлексогенная зона является важным источником центростремительных нервных импульсов, влияющих на периодическую деятельность желудка.

2. Рефлекторные изменения в периодической деятельности желудка не одинаковые у разных собак, определяются состоянием покоя или активности двигательного аппарата желудка в момент нанесения раздражения.

3. Рефлекторному торможению периодических сокращений желудка сопутствует отделение кислого желудочного сока или кислой слизи.

4. Учитывая тормозной характер рефлексов с каротидных клубочков на периодику желудка, повышение активности моторного аппарата пустого желудка после денервации каротидных синусов, можно предполагать постоянное тормозящее влияние рефлексов с каротидных химиорецепторов на пищеварительный тракт.

5. Можно говорить о двояком рефлекторном механизме изменений периодической моторики желудка при раздражении каротидных клубочков: а) за счет первичного кислотного рефлекса со слизистой двенадцатиперстной кишки; б) за счет непосредственного нервнорефлекторного влияния.

ЛИТЕРАТУРА

- Аничков С. В., Русск. физиолог. журн., 8, в. 1—2, 67, 1924.
Белоус А. А., Фармакология новых лекарственных средств. Медгиз, 1953.
Беленький М. Л. и Ю. Н. Стройков, Бюлл. exper. биол. и мед., 30, в. 5, 358, 1950.
Болдырев В. Н., Периодическая работа пищеварительного аппарата при пустом желудке. Дисс. СПб., 1904.
Богданов Р. З. и И. В. Сенкевич, Бюлл. exper. биол. и мед., 13, в. 8, 3, 1956.
Гейманс К. и Д. Кордые. Дыхательный центр. Медгиз, 1940.
Кацнельсон Л. З., Нормальная и патологическая рефлекторная возбудимость слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки. Дисс. СПб., 1904.
Тетельбаум А. Г., Тр. 8-го Всесоюзного съезда терапевтов, Л., 1926.
Эдельман. Движения желудка и переход содержимого из желудка в кишки. Дисс. СПб., 1906.
Ярошевский А. Я., Бюлл. exper. биол. и мед., 30, в. 5, 320, 1950.

Поступило 27 XII 1956.

REFLEX EFFECTS FROM CAROTID BODIES UPON PERIODIC GASTRIC MOTILITY

By V. G. Startsev

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

Reflex effects from carotid bodies upon periodic motility of stomach and ileum (at the ileo-caecal angle) were studied in 3 dogs. The experiments were performed in animals fasted for 18 to 20 hours, gastric contents being alkaline (pH 8—pH 10). Natrium cyanide was used as a specific stimulator for carotid chemoreceptors, 0.5 mg NaCN per 1 kg body weight being injected into the isolated carotid. sinus as a 1 per cent solution.

Experimental results are interpreted as follows: 1. The carotid reflexogenic zone is an important source of centripetal impulses, by which periodic activity of the stomach is affected. 2. Reflex alterations of gastric periodic activity may differ in individual dogs, depending on the state of rest or activity of gastric motor effectors at the moment stimulation is applied. 3. Reflex inhibition of periodic gastric contractions is accompanied by secretion of acid gastric juice or of acid mucus; bilateral carotid sinus denervation is followed by excitation of gastric motor effectors.

ЗНАЧЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В МЕХАНИЗМЕ ТОРМОЖЕНИЯ ЖЕЛУДОЧНОЙ СЕКРЕЦИИ ЖИРОМ

А. П. Гречишкина и Я. П. Склярлов

Кафедры нормальной физиологии Черновицкого и Львовского
медицинских институтов

В механизме тормозящего влияния жира на желудочную секрецию большое значение придается гуморальным факторам (Feng, Hou a. Lim, 1929; Гуреев и Пислегин, 1936; Greengard H., Atkinson, Grossman a. Ivy, 1946; Склярлов, 1954; Howat, Schofield, 1954).

Экспериментальных данных о значении нервной системы в механизме тормозящего действия жира на желудочную секрецию очень мало. В работах И. О. Лобасова (1896), А. М. Виршубского (1900), А. П. Соколова (1904), Л. Ф. Пионтовского (1906) говорится о рефлекторном влиянии жира на желудочную секрецию, но не приводится доказательств этого. Л. А. Орбели (1906) показал роль блуждающих нервов в механизме действия жира на желудочную секрецию. На 2 собаках после перерезки серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочками Л. А. Орбели не наблюдал торможения желудочной секреции жиром. Однако данные Орбели не были подтверждены некоторыми другими исследователями (Абуладзе, 1924; Бугаев, 1950), которые наблюдали торможение жиром желудочной секреции из гейденгейновского желудочка, лишённого парасимпатической иннервации. Н. И. Лепорский (1926) на основании своих данных об усилении торможения желудочной секреции жиром под влиянием бромистого натрия пришел к выводу, что действие жира на желудочную секрецию зависит от возбудимости нервного аппарата желудка и центральной нервной системы.

Учитывая отсутствие данных о роли симпатического отдела нервной системы в механизме тормозящего действия жира на желудочную секрецию, мы в настоящей работе попытались выяснить этот вопрос.¹

МЕТОДИКА

Исследования проводились в хронических опытах на 7 собаках с малым желудочком, по Павлову. Всего поставлено 85 опытов. Жир (50 мл подсолнечного, оливкового масла или рыбьего жира) скармливался животному совместно с белым хлебом (200 г) или молотым мясом (200 г). Контролем служили опыты при еде хлеба или мяса без дачи жира. О торможении желудочной секреции судили по увеличению латентного периода желудочной секреции, уменьшению количества выделяющегося желудочного сока, понижению его кислотности и переваривающей силы по сравнению с контролем. У всех подопытных собак после операции малого желудочка латентный период желудочной секреции был коротким, кривые желудочной секреции при еде хлеба характеризовались максимальным количеством желудочного сока в первый час опыта и высокой переваривающей силой желудочного сока, что свидетельствует об отчетливо выраженной иннервации малых желудочков блуждающими нервами. Кислотность желудочного сока (общая и свободная соляная кислота) определялась титрованием децинормальным раствором щелочи, а переваривающая сила желудочного сока —

по способу Метта. 4 собакам производилась перерезка серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочками. У 3 собак удалялось солнечное сплетение по методу, описанному Р. И. Сафаровым (1953). После нарушения иннервации исследования желудочной секреции производились на протяжении не менее одного месяца.

При анализе полученных данных применялся метод вариационной статистики (вычислялись вероятная средняя ошибка, среднее квадратическое отклонение и формула достоверности).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

До перерезки у собак серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочками жир вызывал увеличение латентного периода желудочной секреции, резкое уменьшение количества выделяющегося желудочного сока в первые часы после еды мяса, снижение переваривающей силы и кислотности желудочного сока. В качестве примера приводятся два опыта на собаке Звезда (табл. 1).

Обработав весь имеющийся у нас материал методом вариационной статистики, мы вычислили на 4 собаках, что количество желудочного сока за первый час после еды мяса равно в среднем 7.65 ± 1.82 мл, а при еде мяса с жиром 1.04 ± 0.15 мл. Разница эта является статистически достоверной. Общая кислотность в первой часовой порции на мясо под влиянием жира уменьшается в среднем со 130 ± 9.65 до 88 ± 8.3 . Свободная соляная кислота — со 102 ± 11.73 до 56 ± 7.17 . Все цифры общей кислотности и свободной соляной кислоты даются в миллилитрах децинормального раствора щелочи, пошедших на титрование 100 мл желудочного сока. Переваривающая сила желудочного сока снизилась с 4.39 ± 0.27 мм до 2.7 ± 0.12 мм, по Метту. Различия в кислотности и переваривающей силе желудочного сока также являются статистически достоверными. Общее же количество желудочного сока, выделившегося за весь опыт на мясо, хотя и уменьшается под влиянием жира, но эти различия не являются статистически достоверными (34.85 ± 9.19 мл до 14.42 ± 2.69 мл).

Опыты через различные сроки после перерезки серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочками показывают, что количество желудочного сока и его переваривающая сила при еде хлеба после перерезки резко уменьшаются. Изменение количества желудочного сока на мясо является менее выраженным (табл. 2).

Тормозной эффект жира на желудочную секрецию как в ранние, так и в поздние сроки после перерезки серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочками (до 3 месяцев) выражен отчетливо. Общее количество желудочного сока, выделившегося на хлеб, снижается в среднем, выведенном по данным всех опытов, с 25.65 ± 2.16 до 4.8 ± 1.84 мл, а переваривающая сила первой часовой порции желудочного сока на хлеб с 5.8 ± 0.11 до 3.63 ± 0.06 мм. Указанные различия являются статистически достоверными. Эти опыты убедительно подтверждают данные Л. А. Орбели (1906). Общее количество желудочного сока на мясо в среднем, хотя и уменьшается, но различия эти не являются статистически достоверными (с 34.85 ± 9.19 до 22.45 ± 4.29 мл).

Таким образом, жир после перерезки серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочком вызывает статистически достоверное уменьшение общего количества желудочного сока на мясо (в среднем с 22.45 ± 4.29 до 8.37 ± 1.39 мл), понижение общей кислотности в первой часовой порции желудочного сока (в среднем с 123.55 ± 2.9 до 63.82 ± 7.01), свободной соляной кислоты (в среднем с 97.22 ± 4.96 до 32.63 ± 6.6) и переваривающей силы желудочного сока (в среднем с 4.3 ± 0.01 до 2.66 ± 0.14 мм). Приведенные данные свидетельствуют о том, что при нарушении парасимпатической иннервации малого желудочка тормозное действие жира на желудочную секрецию сохраняется.

Таблица 1

Ход желудочной секреции у собаки Звезда (вес 11.1 кг) с малым желудочком, по Павлову, до перерезки серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочками (контрольные опыты)

Дата опыта	Раздражитель	Латентный период (в мин.)	Исследование желудочного сока	Часы опыта							Всего
				1	2	3	4	5	6	7	
15 V 1954	Мясо молодое 200 г	{ 6	Количество желудочного сока (в мл)	10.0	13.2	8.7	5.4	3.7	2.8	1.4	45.2
			Переваривающая сила (в мм), по Метгу	4.0	4.2	4.0	4.5	4.0	4.3	4.4	—
			Общая кислотность	140	145	137	135	128	123	110	—
			Свободная соляная кислота	123	120	119	120	118	109	98	—
			Количество желудочного сока (в мл)	1.8	1.5	2.3	5.4	6.5	2.1	1.2	20.8
19 V 1954	Рыбий жир 50 мл, мясо молодое 200 г	{ 12	Переваривающая сила (в мм), по Метгу	2.5	3.0	3.2	4.0	4.2	4.0	—	—
			Общая кислотность	95	—	110	130	125	114	—	—
			Свободная соляная кислота	70	—	87	112	110	100	—	—
			Количество желудочного сока (в мл)	—	—	—	—	—	—	—	—
			Переваривающая сила (в мм), по Метгу	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 2

Ход желудочной секреции у собаки Звезда (вес 11.5 кг) после перерезки серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочками

Дата опыта	Раздражитель	Латентный период (в мин.)	Исследование желудочного сока	Часы опыта							Всего
				1	2	3	4	5	6	7	
13 VII 1954	Белый хлеб 200 г	{ 15	Количество желудочного сока (в мл)	1.6	0.3	0.2	0.1	—	—	—	2.2
			Переваривающая сила (в мм), по Метгу	3.0	—	—	—	—	—	—	—
			Общая кислотность	60	—	—	—	—	—	—	—
			Свободная соляная кислота	40	—	—	—	—	—	—	—
			Количество желудочного сока (в мл)	6.5	6.1	5.7	3.5	1.3	0.5	—	23.6
15 VII 1954	Мясо молодое 200 г	{ 40	Переваривающая сила (в мм), по Метгу	4.0	4.2	4.0	4.1	4.0	—	—	—
			Общая кислотность	102	128	125	120	100	—	—	—
			Свободная соляная кислота	90	116	112	110	80	—	—	—
			Количество желудочного сока (в мл)	1.0	0.4	0.2	1.5	1.5	0.9	0.5	6.0
			Переваривающая сила (в мм), по Метгу	—	—	—	2.5	—	—	—	—
17 VII 1954	Рыбий жир 50 мл, мясо молодое 200 г	{ 15	Общая кислотность	40	—	—	80	—	—	—	—
			Свободная соляная кислота	0	—	—	58	—	—	—	—
			Количество желудочного сока (в мл)	—	—	—	—	—	—	—	—
			Переваривающая сила (в мм), по Метгу	—	—	—	—	—	—	—	—
			Общая кислотность	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 3

Ход желудочной секреции у собаки Спокойная (вес 18 кг) с малым желудочком, по Павлову, до удаления солнечного сплетения (контрольные опыты)

Дата опыта	Раздражитель	Латентный период (в мин.)	Исследование желудочного сока	Часы опыта							Всего
				1	2	3	4	5	6	7	
13 V 1954	Мясо молодое 200 г	6	Количество желудочного сока (в мл)	2.5	2.8	0.7	0.5	0.4	0.5	0.4	7.8
			Переваривающая сила (в мм), по Метту . . .	4.0	4.1	3.8	—	—	—	—	—
			Общая кислотность	120	115	—	—	—	—	—	—
			Свободная соляная кислота	95	92	—	—	—	—	—	—
17 V 1954	Рыбий жир 50 мл, мясо молодое 200 г	15	Количество желудочного сока (в мл)	0.5	0.7	0.8	4.3	2.5	0.4	0.5	9.7
			Переваривающая сила (в мм), по Метту . . .	Слизь		—	2.5	3.0	Слизь	—	—
			Общая кислотность	—	—	—	50	70	—	—	—
			Свободная соляная кислота	—	—	—	20	32	—	—	—

Таблица 4

Ход желудочной секреции у собаки Спокойная (вес 18.4) с малым желудочком, по Павлову, после удаления солнечного сплетения

Дата опыта	Раздражитель	Латентный период (в мин.)	Исследование желудочного сока	Часы опыта							Всего
				1	2	3	4	5	6	7	
24 VII 1954	Мясо молодое 200 г	9	Количество желудочного сока (в мл)	4.6	6.0	3.2	3.5	1.5	0.9	0.7	20.4
			Переваривающая сила (в мм), по Метту . . .	3.5	3.7	3.8	3.7	3.5	—	—	—
			Общая кислотность	81	123	115	104	105	—	—	—
			Свободная соляная кислота	70	110	102	87	90	—	—	—
26 VII 1954	Рыбий жир 50 мл, мясо молодое 200 г	10	Количество желудочного сока (в мл)	3.5	3.3	3.7	1.5	1.0	0.6	—	13.6
			Переваривающая сила (в мм), по Метту . . .	3.5	3.7	3.8	3.3	—	—	—	—
			Общая кислотность	50	82	86	88	—	—	—	—
			Свободная соляная кислота	35	66	67	72	—	—	—	—

Опыты, проведенные на собаках после удаления солнечного сплетения, показали значительные изменения в тормозном эффекте жира на желудочную секрецию. Контрольные опыты до удаления солнечного сплетения, приведенные в табл. 3, свидетельствуют о том, что под влиянием жира наблюдается торможение желудочной секреции, вызванной едой хлеба или мяса.

Под влиянием жира (в среднем по данным всех опытов) количество желудочного сока на мясо за первый час опыта уменьшилось с 4.6 ± 1.2 до 0.9 ± 0.2 мл, общая кислотность понизилась со 123.4 ± 2.94 до 87.22 ± 5.84 , свободная соляная кислота — с 98 ± 7.12 до 52.02 ± 5.43 , переваривающая сила желудочного сока уменьшилась с 4.1 ± 0.08 до 2.92 ± 0.31 мм. Все эти различия являются статистически достоверными.

После удаления солнечного сплетения в отдельных опытах отмечается увеличение количества выделяющегося желудочного сока на хлеб и мясо, но в среднем эти различия не являются статистически достоверными. Под влиянием жира отмечается лишь незначительное снижение количества выделяющегося желудочного сока на хлеб или мясо, кислотности и переваривающей силы желудочного сока (табл. 4).

Наиболее выраженные изменения в желудочной секреции наблюдались в ранние сроки после симпатэктомии (до 4 недель), что находится в соответствии с данными А. М. Воробьева (1937).

После удаления солнечного сплетения (в среднем по данным всех опытов) жир вызывал уменьшение количества желудочного сока на мясо за первый час опыта с 4.8 ± 1.14 до 3.7 ± 0.78 мл, общая кислотность снижалась при этом с 96.93 ± 12.48 до 88.25 ± 11.7 , свободная соляная кислота — с 80.5 ± 9.53 до 65.11 ± 11.03 , переваривающая сила желудочного сока — с 3.88 ± 0.2 до 3.54 ± 0.26 мм. Эти различия не являются статистически достоверными. Таким образом, если в контрольных опытах до удаления солнечного сплетения жир вызывал статистически достоверные уменьшения количества желудочного сока, его кислотности и переваривающей силы, то после удаления солнечного сплетения различия в опытах с дачей жира по сравнению с контрольными опытами не являются статистически достоверными. Из приведенных данных видно, что после удаления солнечного сплетения торможение желудочной секреции жиром становится менее выраженным. Следовательно, в механизме тормозящего действия жира на желудочную секрецию принимает участие симпатический отдел нервной системы.

ВЫВОДЫ

1. После перерезки серозно-мышечного мостика между большим и малым желудочками, т. е. при нарушении парасимпатической иннервации малого желудочка, тормозное действие жира на желудочную секрецию сохраняется.

2. После удаления солнечного сплетения, т. е. нарушения симпатической иннервации желудка, торможение желудочной секреции жиром становится менее выраженным. Следовательно, в механизме тормозного действия жира на желудочную секрецию участвует симпатический отдел нервной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С., Русск. физиолог. журн., в. 7, 281, 1924.
Бугаев К. Е. О нервном механизме второй фазы желудочной секреции. Дисс. Ростов-на-Дону, 1950.
Виршубский А. М. Работа желудочных желез при разных сортах жирной пищи. Дисс. СПб., 1900.
Воробьев А. М., VI Всесоюзный съезд физиолог., биохим. и фармаколог., Сб. докл., Тбилиси, 1937.

- Гуреев Т. Т. и А. К. Пислегин, Тр. Крымск. мед. инст., 2, 47, Симферополь, 1936.
- Лепорский Н. И., Терапевт. арх., 4, 57, 1926.
- Лобасов И. О. Отделительная работа желудка собаки. Дисс. СПб., 1896.
- Орбели Л. А., Арх. биол. наук, 12, № 1, 68, 1906.
- Пионтковский Л. Ф. Влияние мыла на работу пепсиновых желез. Дисс. СПб., 1906.
- Сафаров Р. И., Физиол. журн. СССР, 39, № 6, 705, 1953.
- Склиаров Я. П. Желудочная секреция. Киев, 1954.
- Соколов А. П. К анализу отделительной работы желудка собаки. Дисс. СПб., 1904.
- Feng T. P., H. C. Hou and R. K. S. Lim, Chin. Journ. Physiol., 3, 371, 1929.
- Greengard H., A. I. Atkinson, M. I. Grossman and A. C. Ivy, Gastroenterology, 7, 625, 1946.
- Howat H. T., B. Schofield, Journ. Physiol. (London), 123, № 1, 1954.

Поступило 21 I 1957.

ROLE OF THE NERVOUS SYSTEM IN THE MECHANISM OF INHIBITORY EFFECT OF FAT UPON GASTRIC-SECRETION

By *A. P. Gretchishkina* and *Y. P. Skliarov*

From the department of physiology, Medical Institute, Tchernovitz, and the department of physiology, Medical Institute, Lvov

The inhibiting effect of fat upon gastric secretion was studied in 7 dogs with Pavlov gastric pouches and following interruption of parasympathetic or sympathetic nerve supply of the stomach. Transection of the musculoserosal bridge between stomach and gastric pouch, resulting in parasympathetic denervation of the pouch, was not found to interfere with the inhibiting effect of fat upon gastric secretion. Following extirpation of the solar plexus, resulting in sympathetic denervation of the stomach, the inhibiting effect of fat became more discreet. The sympathetic division of the nervous system was thus shown to take part in the mechanism of inhibitory effect of fat upon gastric secretion.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МЕЖДУ ГАНГЛИОЛИТИКАМИ
И ПРОЗЕРИНОМ НА ХОЛИНОРЕАКТИВНЫХ СТРУКТУРАХ

М. Л. Тараховский

Кафедра фармакологии Медицинского института, Черновицы

Высокая чувствительность холинореактивных структур к производным четвертичных аммониевых оснований рассматривается в настоящее время как следствие конкурентного характера их действия по отношению к ацетилхолину вследствие общности химических структур (Карасик, 1945; Аничков, 1955; Paton a. Zaimis, 1952, и др.).

В последнее время нам удалось доказать на ряде биологических объектов конкурентный характер действия ганглиоблокирующих средств — производных бисчетвертичных аммониевых оснований, используя прозерин как стабилизатор ацетилхолина (Тараховский, 1958).

В настоящем сообщении делается попытка выяснить характер конкурентных реакций между прозерином и ганглиоблокирующими веществами в условиях целостного организма. При такой постановке опыта создаются предпосылки для сравнения наблюдаемых реакций, так как специфическое действие ганглиоблокирующих препаратов распространяется одновременно как на периферические, так и на центральные холинореактивные структуры.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на кошках, кроликах, белых крысах и белых мышах. Для каждого из этих видов животных подбирались дозы ганглиоблокирующего вещества, обуславливающие возникновение как центральных, так и периферических эффектов. Во второй серии опытов, результаты которой сравнивались с первой, ганглиоблокирующие средства вводились на фоне предварительного (а в ряде случаев совместного или последующего) введения антихолинэстеразного препарата прозерина.

В качестве ганглиоблокирующих средств были использованы: йодистая соль гексаметилен-бис-триметиламмония (гексоний); дипиридин- β -карбоновая соль гексаметилен-бис-триэтиламмония.¹

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Опыты на кошках. Опыты проведены на 48 кошках весом от 2 до 3 кг. В первой серии опытов изучалось влияние нового, изученного нами, препарата — дипиридин- β -карбоновой соли гексаметилен-бис-триэтиламмония, в дальнейшем именуемого препарат I. LD_{50} для мышей при внутрибрюшном введении препарата I составляет 36.2 мг/кг, LD_{100} — 50 мг/кг, в то время как для гексония при том же пути введения LD_{50} равна 122 мг/кг, LD_{100} — 150 мг/кг. Препарат I оказался активным ганглиоблокирующим средством, обладающим также отчетливым курареподобным действием.

¹ Оба препарата синтезированы А. И. Лопушанским на кафедре общей химии Черновицкого медицинского института.

В контрольной группе опытов на 10 кошках введение препарата I в сублетальных и летальных дозах (25—50 мг/кг подкожно) сопровождалось характерными симптомами, которые впоследствии были использованы при изучении механизма конкурентных реакций. Блокада N-холинореактивных структур поперечно-полосатой мускулатуры (курареподобное действие) начиналась с 5—15 мин. после введения, достигала максимума через 30—40 мин. и проходила через полтора-два часа. Курареподобное действие проявлялось, прежде всего, в расслаблении мускулатуры шеи, потере локомоции, афонии. В период наиболее выраженного действия животные принимали боковое положение, с силой втягивали воздух из-за пареза межреберных мышц.

Блокада N-холинореактивных структур цилиарного ганглия проявлялась у всех кошек в виде стойкого расширения зрачка, что является характерным для ганглиоблокирующих средств (Schwarzacher, Stumpf, 1954).

Возбуждение препаратом I холинореактивных структур центральной нервной системы сопровождалось приступами клонических судорог. В промежутках между ними наблюдалось дрожание головы, туловища и хвоста. Дыхание, обычно учащавшееся при введении препарата I, через несколько минут значительно замедлялось.

Получив четкие изменения, являющиеся следствием центрального и периферического действия препарата I, мы приступили к изучению влияния в этих условиях прозерина. Прозерин вводился животным подкожно в виде 0.005%-го раствора в дозах 0.0015—0.008 мг/кг. Как показали контрольные опыты, введение прозерина в таких дозах сопровождалось сужением зрачка, сокращением третьего века, некоторым учащением дыхания.

В первом варианте опытов на 8 кошках прозерин вводился за 15—20 мин. до введения препарата I. Введение прозерина предохраняло животных от возникновения судорог. В то же время курареподобное действие препарата I проявлялось в полной мере, хотя и наступало с некоторым опозданием по сравнению с контрольными опытами (через 30—40 мин. после введения).

Диаметр зрачка, несколько суженный под действием прозерина, после введения препарата обычно восстанавливался до исходных размеров.

Второй группе из 8 животных препарат I и прозерин вводились совместно. Этот метод оказался наиболее эффективным для подавления некоторых симптомов действия препарата. Введение 4 кошкам препарата I в дозе 25 мг/кг в смеси с прозеринном не сопровождалось судорожной реакцией. Курареподобное действие полностью сохранялось. Зрачки у всех кошек на протяжении 2 часов были сужены по сравнению с их исходным состоянием.

Когда доза препарата I была увеличена до 50 мг/кг (LD_{100}), совместное введение с прозеринном в дозах 0.007—0.008 мг/кг в четырех опытах обусловило более позднюю и менее выраженную реакцию, выражавшуюся в основном в описанных выше курареподобных эффектах; судорожная реакция была значительно ослаблена: наблюдались незначительные периодические подергивания головы, туловища и хвоста. Зрачки все время были сужены. Из 4 кошек погибла 1, причем позднее, чем в контрольных опытах (через 70 мин. вместо 25—40 мин.).

В третьем варианте опытов на 8 кошках прозерин вводился на фоне ранее введенного препарата I. При такой постановке опыта прозерин не оказывал в большинстве случаев четкого антагонистического влияния по отношению к препарату I. Судорожное действие было ослаблено только у 1 кошки, курареподобный эффект наблюдался во всех опытах. При дозе 50 мг/кг смерть животных наступила в обычные сроки у 3 животных из 4. Введение прозерина обычно не сопровождалось изменениями диаметра зрачка, расширенного под воздействием препарата I.

На 8 кошках было изучено влияние прозерина на реакции, вызываемые гексонием. В контрольных опытах подкожное введение гексония в дозе 20 кг/мг сопровождалось расширением зрачков, значительным, сокращением третьего века, седативным действием, а через 60—90 мин. — нерезко выраженным курареподобным и судорожным действием. Предварительное введение прозерина в дозах 0.0015—0.005 мг/кг частично или полностью подавляло судорожное действие гексония; антагонизм по отношению к курареподобным проявлениям гексония и на зрачке не был выявлен.

Опыты на белых мышах. Опыты проводились на 162 белых мышах весом от 18 до 25 г. При введении сублетальных и летальных доз гексония и препарата I наблюдалось сильное дрожание, переходящее в приступы клонических судорог, выраженный экзофтальм. Дыхание, вначале учащенное, вскоре становилось замедленным и поверхностным.

У некоторых мышей проявлялось и курареподобное действие, выражавшееся в расслаблении мускулатуры шеи. Смерть наступала через 3—10 мин. при явлениях асфиксии. Это соответствует литературным данным, свидетельствующим о возникновении асфиксии при остром отравлении ганглиоблокирующими веществами — четвертичными аммониевыми производными (Cruhzt, Fisker, Cooper, 1948).

Совместное введение прозерина в дозах 0.1—0.3 мг/кг и изучавшихся препаратов способствовало почти полному исчезновению судорожных симптомов. У мышей наблюдалось лишь периодическое дрожание головы и туловища, экзофтальм был выражен значительно слабее. Курареподобное действие препарата I прозеринном не подавлялось. Одновременно прозерин понижал смертность от летальных доз ганглиоблокирующих препаратов.

Опыты на белых крысах. Под опытом находилось 36 белых крыс весом от 200 до 250 г.

При введении 4 крысам препарата I в дозе 20 мг/кг внутривентриально уже через 1—2 мин. наступали четкие курареподобные и судорожные симптомы, подобные тем, которые наблюдались у мышей. Все эти явления обычно проходили через 20—45 мин. после введения препарата.

Предварительное внутримышечное введение прозерина в дозе 0.05 мг/кг крысам значительно уменьшало судорожные проявления при последующем введении препарата I. Увеличение дозы прозерина до 0.1—0.2 мг/кг само по себе вызывало значительные нарушения — клонические судороги, слезотечение, слюноотделение, мочеотделение и дефекацию. Последующее введение препарата I не сопровождалось подавлением судорожных и курареподобных симптомов, в то время как вызываемые прозеринном вегетативные проявления в значительной мере уменьшались.

Оптимальная противосудорожная доза (0.05 мг/кг) была введена 4 крысам одновременно с введением 20 мг/кг препарата I. При этом у крыс наблюдалось лишь слабо выраженное дрожание головы и туловища; в то же время отсутствовало угнетение дыхательной функции. Курареподобное действие препарата I не подавлялось прозеринном и в этом варианте опытов.

На 8 крысах изучалось влияние совместного применения гексония и прозерина. После введения под кожу гексония в сублетальной дозе 100 мг/кг возникали судорожные и курареподобные симптомы, подобно тому, как это наблюдалось при применении препарата I. Характерной для гексония являлась постепенно нарастающая кислородная недостаточность, выражавшаяся в цианотической окраске кожи, особенно на хвосте. Предварительное внутримышечное введение 4 крысам прозерина в дозе 0.08—0.1 мг/кг уменьшало судорожные проявления, не меняя существенно курареподобных эффектов гексония.

Опыты на кроликах. На 14 кроликах весом 1.5—2 кг, были изучены особенности течения реакций при применении препарата I и

прозерина. В 4 контрольных опытах препарат I при внутривенном введении в дозе 10 мг/кг оказывал через 30 сек.—2 мин. курареподобное действие. Оно выражалось в том, что из-за резкой слабости шейной мускулатуры кролики не могли удерживать голову, дыхание было затрудненным и замедленным вследствие пареза межреберной мускулатуры. Через 1—2 мин. кролики принимали боковое положение, при этом у них наблюдались периодические подергивания туловища. Через 15—30 мин. все эти явления исчезали.

Ни предварительное, ни совместное введение прозерина в дозах 0.01—0.04 мг/кг 8 кроликам не влияло существенно на характер курареподобных проявлений препарата I, несколько удлиняя их во времени. В двух опытах при предварительном применении прозерина в дозе 0.04 мг/кг наблюдался смертельный исход. Следует указать, что и у этих кроликов четких судорожных симптомов мы не наблюдали.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенными исследованиями установлено, что взаимоотношения между ганглиоблокирующими веществами и прозерином не всегда являются антагонистическими, в ряде опытов прозерин не препятствует действию изучавшихся препаратов, а в отдельных случаях проявляет себя как синергист последних. Конечный итог реакции при совместном применении ганглиолитика и прозерина определяется величиной дозы применявшихся препаратов, что подчеркивает конкурентный характер разыгрывающихся процессов, последовательностью их введения и главным образом качественными особенностями той или иной холинореактивной структуры.

Было выяснено, что прозерин ослабляет, а в ряде опытов снимает судорожное действие сублетальных и летальных доз ганглиоблокирующих препаратов. Это судорожное действие ганглиоблокирующих препаратов является, по-видимому, следствием их центрального холиномиметического эффекта, причем аналогичный эффект присущ и другим препаратам холинолитического ряда: курарину, атропину и др. (Карасик, 1946).

При объяснении полученных фактов следует, по нашему мнению, учитывать то обстоятельство, что конечный итог прозериновой реакции, ведущей к накоплению ацетилхолина в синаптических звеньях рефлекторной дуги, может по-разному проявляться на центральных и периферических холинореактивных структурах. Такая возможность вытекает из ряда работ, авторами которых на различных биологических объектах доказано свойство прозерина оказывать в зависимости от концентрации либо угнетение, либо стимуляцию той или иной холинореактивной структуры (Карасик, 1946; Козлова, Михельсон, 1951; Богоявленская, 1953, и др.).

Более отчетливо противосудорожное действие прозерина проявляется в тех случаях, когда он вводится предварительно или совместно с ганглиоблокирующим препаратом. По-видимому, связь холинореактивных структур с ганглиолитиком является более прочной и полной, так как обратимости наблюдающихся при этом явлений последующим введением прозерина достигнуть не удается.

Иные закономерности наблюдаются при стабилизации прозеринном ацетилхолина на периферических *N*-холинореактивных синаптических структурах. На этих структурах рассматриваемые соединения постоянно оказывают холинолитическое действие, а следовательно, в ряде случаев создаются условия для суммации эффектов надпороговых концентраций ацетилхолина и ганглиоблокирующих препаратов. Особенно вероятно синергизм этих веществ на *N*-холинореактивных структурах поперечно-полосатой мускулатуры, ибо, согласно данным А. Г. Гинецинского и Н. И. Михельсон (1937), эти структуры легче других могут обнаружить наклонность

к пессимальной реакции при избытке медиатора, достигаемом в наших опытах введением прозерина.

Следует критически отнестись к возможности применения прозерина для подавления курареподобных эффектов, нередко наблюдающихся в клинических условиях при введении массивных доз ганглиоблокирующих препаратов данного ряда (Birchall, 1947). Этим же, по-видимому, объясняется малая эффективность прозерина в клинических условиях при отравлении препаратами курарного действия — диплацином и парамцином (Воликов, 1956).

Исходя из вышесказанного, становится также понятным, почему «защитное» действие прозерина наиболее отчетливо проявляется на белых мышах, так как у них интоксикация ганглиоблокирующими препаратами приводит в первую очередь к нарушению функций центральной нервной системы. Эти данные согласуются с наблюдениями Р. А. Вейс и В. М. Карасика (1947), установивших, что у мелких грызунов интоксикация четвертичным аммониевым производным — курарином — сопровождается преимущественно судорожными проявлениями, причем прозерин способен подавлять эти симптомы, снижая в то же время летальность у подопытных животных.

ВЫВОДЫ

1. Прозерин в опытах на кошках, белых крысах и мышах подавляет судорожное действие ганглиолитиков, не ослабляя их курареподобных эффектов. В опытах на кроликах курареподобное действие под влиянием прозерина усиливается.

2. «Защитное» действие прозерина отчетливо проявляется в опытах на белых мышах, предохраняя животных от смертельного исхода, вызванного введением летальных доз ганглиоблокирующих средств.

3. Антагонизм и синергизм прозерина по отношению к ганглиоблокирующим средствам — производным четвертичных аммониевых оснований — следует рассматривать на основании конкурентных взаимоотношений между ними, отличающихся качественным своеобразием на центральных и периферических холинореактивных структурах.

ЛИТЕРАТУРА

- Аничков С. В. Фармакология процессов возбуждения и торможения в центральной нервной системе. Изд. АН УССР, Киев, 1955.
- Боголюбенская Н. А. Фармакология новых лекарственных средств. Л., 1953.
- Вейс Р. А. и В. М. Карасик, Физиол. журн. СССР, 33, № 2, 229, 1947.
- Воликов А. А., Вестн. хирургии им. Грекова, 77, № 4, 46, 1956.
- Гинецинский А. Г. и Н. И. Михельсон, Усп. совр. биол., 6, в. 3, 399, 1937.
- Карасик В. М., Усп. совр. биол., 20, в. 2, 129, 1945; 21, в. 1, 1, 1946.
- Козлова Н. А. и М. Я. Михельсон, Физиол. журн. СССР, 37, № 3, 362, 1951.
- Тараховский М. Л., Бюлл. exper. биол. и мед., 45, № 3, 72, 1958.
- Birchall R., R. D. Taylor, V. E. Lowenstein a. I. H. Page, Am. Journ. Med. Sci., 213, 572, 1947.
- Cruhzt O. H., R. A. Fiske, B. I. Cooper, Journ. Pharmacol. a. exper. Therap., 92, 103, 1948.
- Paton W. D. H. a. E. I. Zaimis, Pharmacol. reviews, 4, № 3, 219, 1952.
- Schwarzacher H. G., Ch. Stumpf, Arch. exper. pathol. u. pharmacol., 222, № 4, 422, 1954.

RELATIONSHIP BETWEEN ACTIVITIES OF GANGLIONBLOCKING
DRUGS AND PROSERINE UPON CHOLINE REACTIVE STRUCTURESBy *M. L. Tarakhovski*

From the department of pharmacology, Medical Institute, Tchernovitz

Proserine was shown to depress the convulsant effect of ganglionblocking drugs, without affecting their curare-like activity, in cats, albino rats and mice. In rabbits, the curare-like effect of these drugs was found to be enhanced by proserine.

Antagonistic or synergistic effects displayed by proserine with respect to the ganglionblocking activity of quaternary ammonia derivatives are considered to depend upon a qualitative difference in the competition between these drugs for central or for peripheral choline-reactive structures.

ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ САХАРА, КАЛИЯ И КАЛЬЦИЯ В КРОВИ И СПИННОМОЗГОВОЙ ЖИДКОСТИ ПРИ ГИПОКСЕМИ- ЧЕСКИХ СУДОРОГАХ

В. П. Загрядский

Военно-Медицинская академия им. С. М. Кирова, Ленинград

I. Изменения содержания сахара в крови и спинномозговой жидкости при гипоксемиче- ских судорогах

В литературе недостаточно освещен вопрос об изменении содержания сахара в крови и особенно в спинномозговой жидкости при гипоксемических судорогах. От уровня содержания глюкозы зависит выраженность рефлекторных влияний с интероцепторов на скелетную мускулатуру (Меркулова, 1950), которые имеют большое значение в генезе судорог (Загрядский, 1955). В связи с этим было предпринято исследование содержания сахара в крови и спинномозговой жидкости при указанных состояниях.

Было поставлено 45 опытов на 20 собаках и 5 опытов на кошках. Кровь бралась из наружной яремной вены в количестве 12—15 мл. Спинномозговая жидкость извлекалась из большой цистерны в количестве 2.5—3.0 мл путем субокципитальной пункции. Через 10—15 мин. после взятия крови и спинномозговой жидкости животное подвергалось воздействию острой гипоксемии, вызывающей судороги (подъем в барокамере на «высоту» 13 000 м со скоростью 1 км за 3—4 сек.). Сразу после приступа судорог у животного вновь брались кровь и спинномозговая жидкость.

Сахар в крови и спинномозговой жидкости определялся по Хагедорну—Иенсену. Содержание его у собак в обычных условиях приведено в табл. 1.

Из данных табл. 1 видно, что содержание сахара в крови у подопытных собак равнялось в среднем 86.6 мг% с колебаниями от 60 до 99 мг%. В спинномозговой жидкости количество сахара составляло в среднем 78 мг% с колебаниями от 66 до 87 мг%. Отношение содержания сахара в спинномозговой жидкости к содержанию сахара в крови равняется в среднем 0.9.

Содержание сахара в крови и спинномозговой жидкости у одних и тех же собак в наших опытах при повторных исследованиях с недельным интервалом при одинаковых условиях было относительно постоянным.

В данных табл. 2 показаны изменения содержания сахара в крови и спинномозговой жидкости у подопытных собак под влиянием гипоксемических судорог. Из них видно, что содержание сахара в крови сразу же после гипоксемических судорог увеличивается, составляя в среднем 133% от исходного уровня. Количество сахара в спинномозговой жидкости практически не изменилось. В результате этого отношение содержания сахара в спинномозговой жидкости к его содержанию в крови уменьшилось.

Снижение уровня сахара в крови животного ниже обычного приводило, как правило, к уменьшению скрытого периода гипоксемических судорог, к более бурному их течению и к сокращению времени пребывания животных на «высоте».

Об этом свидетельствуют опыты, в которых перед подъемом на «высоту» животным вводился инсулин с целью снижения уровня сахара в крови. Так, у кошки Серая в опыте от 15 V 1954 при подъеме на «высоту» 12 тыс. м

Таблица 1

Содержание сахара (в мг⁰/о) в крови и спинномозговой жидкости у 17* собак в обычных условиях

Кровь	Спинномозговая жидкость	Отношение содержания сахара в ликворе к содержанию сахара в крови
79	83	1.05
90	87	0.96
92	77	0.84
85	74	0.87
89	76	0.85
65	74	1.14
60	80	1.3
82	66	0.8
89	75	0.83
96	87	0.9
92	83	0.9
86	79	0.92
88	77	0.87
92	80	0.87
90	76	0.84
98	83	0.85
99	70	0.71
Среднее . 86.6	78	0.9

* Данные по 3 собакам в табл. 1 не включены, так как у них в спинномозговой жидкости, взятой для анализа, была примесь крови.

Гельгорн (1948) в опытах на крысах показал, что умеренная степень аноксии, которая у нормальных животных не дает каких-либо изменений, на фоне гипогликемии способна вызвать судороги.

Если предварительно введением глюкозы у животного повысить уровень сахара в крови, то скрытый период гипоксемических судорог по сравнению с контрольными опытами увеличивается. Для иллюстрации приводим опыты на собаке Специальный. При подъеме животного на «высоту» 13 тыс. м со стандартной скоростью (опыт от 24 V 1954) гипоксемические судороги наступили через 60 сек. Содержание сахара в крови до судорог составляло 101 мг%, после судорог 178 мг%. 26 V 1954 за 1.5 часа до подъема животному был введен внутримышечно инсулин из расчета 3 ед. на 1 кг веса. Судороги на той же «высоте» начались через 23 сек. и протекали очень бурно. Содержание сахара в крови до судорог составляло 53 мг%, после них 90 мг%. В опыте от 1 VI 1954 животному было введено подкожно 50 мл 40%-го раствора глюкозы. Через 45 мин. произведен подъем на «вы-

с установленной нами скоростью (1000 м за 3—4 сек.) гипоксемические судороги тонического характера начались через 360 сек. с момента достижения указанной высоты, остановка дыхания произошла через 565 сек. В опыте от 17 V 1955 за 1 ч. 55 м. до подъема на ту же высоту кошке Серой внутримышечно был введен инсулин в дозе 2 ед. на 1 кг веса. Судороги начались через 20 сек., а остановка дыхания произошла на 62-й сек. Контрольный опыт от 25 V 1954 без введения инсулина показал, что судороги на высоте 12 тыс. м начались через 230 сек. После введения инсулина судороги протекали очень бурно. Они начались с сильных локомоторных движений, которые сменились тоническими. Тонические судороги по своей картине напоминали децеребрационную ригидность. Затем следовали беспорядочные сокращения отдельных мышечных групп, во время которых кошку подбрасывало вверх с одного бока на другой.

Таблица 2

Влияние гипоксемических судорог на содержание сахара (в мг%) в крови и спинномозговой жидкости у 10 собак

До судорог			После судорог		
содержание сахара		отношение содержания сахара в ликворе к содержанию сахара в крови	содержание сахара		отношение содержания сахара в ликворе к содержанию сахара в крови
в крови	в спинномозговой жидкости		в крови	в спинномозговой жидкости	
79	83	1,05	118	77	0,65
85	74	0,87	135	74	0,55
65	74	1,14	122	64	0,52
108	81	0,75	114	81	0,51
89	75	0,83	98	75	0,76
96	87	0,9	128	85	0,66
92	83	0,9	114	80	0,70
88	77	0,87	102	72	0,71
92	80	0,87	126	83	0,66
99	76	0,84	130	70	0,54
Среднее 89,3	79,0	0,88	118,7	76,1	0,64

соту» 13 тыс. м. Гипоксемические судороги тонического характера начались через 135 сек. Содержание сахара в крови перед подъемом равнялось 140 мг%.

Следовательно, снижение сахара в крови животного ниже обычного физиологического уровня приводит к более раннему возникновению гипоксемических судорог, которые протекают более бурно. Наоборот, увеличение сахара в крови отодвигает время наступления гипоксемических судорог и они менее выражены.

Глюкоза, введенная в организм, улучшает питание мозга, подвергающегося воздействию острой гипоксемии. Возможно, что она оказывает определенное положительное влияние на интимные стороны нарушенного углеводного обмена. Это способствует увеличению скрытого периода гипоксемических судорог. В возникновении и развитии гипоксемических судорог большое значение имеют многочисленные рефлекторные влияния со стороны внутренних органов и проприоцепторов (Загрядский, 1955).

Повышение уровня сахара в крови ведет к заметному торможению рефлексов с интероцепторов (Меркулова, 1950). Вероятно, что введение сахара в организм животного, подвергающегося воздействию резкой и острой гипоксемии, связанной с подъемом на высоту, приводит к некоторому улучшению питания клеток ц. н. с. и защищает их от массивного потока афферентных импульсов с интероцепторов. Поэтому гипоксемические судороги наступают позднее. При снижении же количества сахара в крови имеет место ухудшение питания мозга, в результате чего судороги наступают раньше, протекают бурно и быстро приводят животное к гибели.

II. Изменение содержания кальция и калия в крови и спинно-мозговой жидкости при гипоксемических судорогах

Имеется ряд работ, посвященных исследованию изменений содержания ионов калия и кальция в сыворотке крови человека и животных, подвергающихся гипоксемии (Владимиров, Дедюлин, Риккль, Эпштейн, 1939;

Горелов, 1939; Mc. Quarrie, Liegler и др., 1947). Однако в литературе совершенно не приводятся исследования, посвященные изменению содержания ионов калия и кальция в плазме крови и в спинномозговой жидкости при судорогах, вызванных воздействием острой и резкой гипоксемии.

Таблица 3

Содержание кальция (в мг%) в плазме крови и спинномозговой жидкости у 18 собак в обычных условиях

Кровь	Спинно-мозговая жидкость	Отношение содержания Са в ликворе к содержанию Са в крови
10.6	5.6	0.53
10.2	4.8	0.47
9.2	4.0	0.43
8.4	4.4	0.52
9.0	4.6	0.51
9.0	4.4	0.48
8.8	5.4	0.61
10.2	4.2	0.41
11.4	5.0	0.44
11.2	5.8	0.51
9.4	3.8	0.40
8.2	4.2	0.51
11.4	4.8	0.42
11.2	4.4	0.39
10.4	4.6	0.44
9.8	4.0	0.40
7.2	3.6	0.50
8.4	3.2	0.38
Среднее . 9.66	4.49	0.46

Кальций в сыворотке крови и спинномозговой жидкости определялся нами методом Де-Ваарда. Определение калия в сыворотке крови и в спинномозговой жидкости производилось методом Крамера-Тиедаля.

В табл. 3 приведены данные о содержании кальция в плазме крови и спинномозговой жидкости подопытных собак в обычных условиях. Из данных табл. 3 видно, что среднее содержание Са в плазме крови равно 9.66 мг%, с колебаниями от 7.2 до 11.4 мг%, а в спинномозговой жидкости 4.49 мг%, с колебаниями от 3.2 до 5.8 мг% при отношении содержания Са в ликворе к Са в плазме крови, равном 0.46.

Табл. 4 содержит данные, характеризующие изменения содержания кальция в плазме крови и спинномозговой жидкости при гипоксемических судорогах.

Таблица 4

Влияние гипоксемических судорог на содержание кальция (в мг%) в плазме крови и в спинномозговой жидкости у 10 собак

До судорог			После судорог		
содержание Са		отношение содержания Са в ликворе к содержанию Са в крови	содержание Са		отношение содержания Са в ликворе к содержанию Са в крови
в крови	в спинномозговой жидкости		в крови	в спинномозговой жидкости	
10.6	5.6	0.53	10.6	7.4	0.7
8.4	4.4	0.52	8.4	4.4	0.52
9.0	4.6	0.51	9.0	4.4	0.48
9.0	4.4	0.48	8.6	4.4	0.51
10.2	4.2	0.41	9.6	3.8	0.39
11.2	5.8	0.51	10.8	5.4	0.5
11.4	4.8	0.42	10.8	3.4	0.31
11.2	4.4	0.39	10.6	5.0	0.47
10.4	4.6	0.44	10.8	8.6	0.79
7.2	3.6	0.50	8.0	3.0	0.37
Среднее . 9.86 .	4.64	0.47	9.72	4.98	0.504

На основании полученных результатов нельзя сделать какого-либо вывода о закономерности изменения количества кальция в плазме крови и в спинномозговой жидкости при гипоксемических судорогах. Абсолютная величина наблюдаемых изменений крайне незначительна (кроме двух опытов) и выражается в десятых долях миллиграмм-процента.

Одновременно с кальцием в ряде опытов нами исследовалось содержание калия в плазме крови и в спинномозговой жидкости. Содержание калия в плазме крови и ликворе у подопытных собак в обычных условиях представлено в данных табл. 5.

Содержание калия в плазме у собак в среднем равно 18.64 мг% (с колебаниями от 16.5 до 20.7 мг%), в спинномозговой жидкости 11.47 мг% (с колебаниями от 9.1 до 13.8 мг%), а отношение содержания К в ликворе к содержанию К в плазме крови равно 0.614.

В табл. 6 приведены результаты 5 опытов с исследованием содержания калия в плазме крови и в спинномозговой жидкости при гипоксемических судорогах.

Как и при исследовании содержания кальция, в данном случае не удается установить какого-либо закономерного изменения содержания калия в плазме крови и ликворе при гипоксемических судорогах. Абсолютные величины изменения содержания калия небольшие. Важно подчеркнуть, что изменения в содержании калия, даже в этих пределах, в плазме крови не идут параллельно характеру изменения в спинномозговой

Таблица 5

Содержание калия (в мг%) в плазме крови и в спинномозговой жидкости у 10 собак в обычных условиях

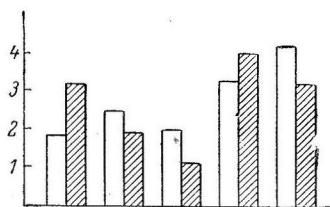
Плазма крови	Спинномозговая жидкость	Отношение содержания К в ликворе к содержанию К в плазме
17.5	9.1	0.52
17.2	10.9	0.63
19.3	10.6	0.54
21.4	11.9	0.55
20.7	13.5	0.65
17.3	13.8	0.79
20.2	10.4	0.51
19.2	10.1	0.51
17.1	12.2	0.71
16.5	12.2	0.73
Среднее . 18.64	11.47	0.614

Таблица 6

Влияние гипоксемических судорог на содержание калия (в мг%) в плазме крови и спинномозговой жидкости у 5 собак

До судорог			После судорог		
содержание калия		отношение содержания К в ликворе к содержанию К в плазме	содержание калия		отношение содержания К в ликворе к содержанию К в плазме
в плазме крови	в спинномозговой жидкости		в плазме крови	в спинномозговой жидкости	
17.5	9.1	0.52	19.2	10.6	0.55
17.2	10.9	0.63	18.6	10.2	0.54
19.7	9.6	0.49	18.5	10.0	0.54
21.4	11.9	0.55	20.1	12.0	0.59
20.7	13.5	0.65	24.3	12.7	0.52
Среднее . 19.3	11.0	0.57	20.14	11.1	0.55

жидкости. Наряду с увеличением калия в плазме крови количество его в спинномозговой жидкости в одних случаях увеличивается, в других — уменьшается. Следовательно, каких-либо строго закономерных изменений в содержании калия и кальция в плазме крови и в спинномозговой жидкости при гипоксемических судорогах не выявляется.



Изменения коэффициента К/Са в ликворе при гипоксемических судорогах.

Белые столбики — коэффициент К/Са до судорог; заштрихованные — сразу после них. По оси ординат — отношение содержания К к содержанию Са.

Эти изменения выражены в незначительной степени и наблюдаются как в сторону увеличения, так и уменьшения.

На рисунке приведены изменения коэффициента К/Са в ликворе при гипоксемических судорогах. Из рисунка видно, что при судорогах имеет место и повышение и понижение коэффициента, тогда как все приступы судорог сопровождались яркими вегетативными реакциями. Таким образом, закономерных изменений коэффициента К/Са в спинномозговой жидкости не наблюдается.

На основании наших данных, мы не можем считать причиной сильного возбуждения ц. н. с. изменение содержания ионов калия и кальция в спинномозговой жидкости. Наоборот, изменение функционального состояния ц. н. с. сопровождается незначитель-

ным и незакономерным в смысле направления реакции изменением содержания калия и кальция как в плазме крови, так и в спинномозговой жидкости. Эти изменения являются выражением определенного нарушения минерального обмена при судорогах.

ВЫВОДЫ

1. При гипоксемических судорогах наблюдается повышение содержания сахара в крови, в спинномозговой жидкости количество сахара практически не изменяется.
2. Уменьшение сахара в крови (ниже нормы) сопровождается более быстрым наступлением судорог, которые протекают более бурно.
3. Введение в организм глюкозы способствует более позднему наступлению судорог, и они протекают слабее.
4. Содержание калия и кальция в плазме крови и в спинномозговой жидкости при гипоксемических судорогах изменяется незначительно; это изменение не носит какого-либо закономерного характера.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимиров Г. Е., И. М. Дедюлин, А. В. Риккль и Я. А. Эпштейн, Изв. АН СССР, серия географич. и геофизич., № 4/5, 545, 1939.
 Гельгорн Э. И. Регуляторные функции автономной нервной системы. Изд. ИЛ, М., 1948.
 Горелов И. И., Физиолог. журн. СССР, 27, в. 4, 490, 1939.
 Загрядский В. П. Материалы к вопросу о физиологических механизмах гипоксемических и гиперкапнических судорог. Дисс. Л., 1955.
 Меркулова О. С., Бюлл. exper. биол. и мед., 29, в. 2, 116, 1950.
 Mc. Quagrie, M. Liegler и др. (цит. по кн.: Ван-Лир. Аноксия и ее влияние на организм. Медгиз, М., 1947).

Поступило 5 III 1957.

VARIATIONS OF SUGAR, POTASSIUM AND CALCIUM CONTENTS IN BLOOD AND CEREBROSPINAL FLUID DURING HYPOXAEMIC CONVULSIONS

By *V. P. Zagriadski*

From the department of military occupation physiology, S. M. Kirov Military Medical Academy, Leningrad

Hypoxaemie convulsions were induced in 20 dogs and 5 cats placed in the rarefied atmosphere of a pressure chamber at a stimulated altitude of 13 000 m. The blood sugar level was found to rise during the convulsions, the sugar contents of cerebrospinal fluid remaining practically unchanged.

If the animal's blood sugar level had been lowered by preliminary insulin administration, the convulsions were found to set in earlier and to run a more stormy course. On the contrary, preliminary administration of glucose delayed the appearance of convulsions.

Potassium and calcium contents of blood plasma and of cerebrospinal fluid were subject to very slight variations during the convulsions, no regular trends being noted in their variations.

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

КАТОДНЫЙ ПОВТОРИТЕЛЬ ДЛЯ РАБОТЫ С МИКРОЭЛЕКТРОДАМИ

А. Л. Бывов и М. М. Бонгард

Институт биофизики АН СССР, Москва

При использовании в электрофизиологических исследованиях жидкостных микроэлектродов диаметром 1 μ и менее, в усилителе приходится ставить специальный входной каскад-катодный повторитель. Задача катодного повторителя состоит в уменьшении емкости входной цепи, которая благодаря большому сопротивлению микроэлектродов (обычно десятки мегом) приобретает существенное значение, ограничивая верхний предел пропускаемых частот. Кроме этого лампа катодного повторителя должна иметь малый сеточный ток. Большая величина сеточного тока приводит к неустойчивости работы лампы при большой величине сопротивления на входе и может явиться источником серьезных ошибок. Так, при сеточном токе $1 \cdot 10^{-9}$, а одно лишь изменение сопротивления входной цепи на 10 мгом (в момент протыкания микроэлектродом клеточной мембраны изменение сопротивления может быть и гораздо больше) даст отклонение на входе в 10 мв. Помимо этого, такой ток может быть уже раздражающим для нейрона, если кончик микроэлектрода находится внутри клетки.

Настук и Хочкин (Nastuk a. Hodgkin, 1950) собрали катодный повторитель на пентоде, применив для уменьшения входной емкости экранировку сеточного вывода и самой лампы катодом. Таким способом им удалось добиться входной емкости (без микроэлектрода) около 1.5 мкмкф. Однако часто эти лампы имеют большие сеточные токи, поэтому приходилось из большого количества ламп выбирать наиболее подходящую, которая при определенном режиме обладает достаточно малым сеточным током. Подобранные ими лампы имели сеточный ток $1.5 \cdot 10^{-11}$ — $2 \cdot 10^{-10}$ а.

Д. А. Голов и П. Г. Костюк (1956) использовали вместо пентода триод, типа 6С1Ж (955). Эта лампа имеет то преимущество, что обладает очень малой входной емкостью (1 мкмкф), причем эффективную величину ее можно еще снизить, экранируя сеточный вывод катодом. Однако проходная емкость лампы (емкость сетка—анод) в схеме катодного повторителя, включенная параллельно входной емкости, равна 1.4 мкмкф, причем экранировка катодом ее не уменьшает. Далее, лампа 6С1Ж обладает теми же недостатками с точки зрения сеточных токов, что и применявшийся Настуком и Хочкиным пентод: лампу с малым сеточным током приходится выбирать из большого количества ламп.

Мы использовали для катодного повторителя пентагрид 1А1П. Этот выбор определился следующими соображениями. Между сигнальной сеткой 9_3 и катодом в этой лампе помещена экранная сетка (так же как в электрометрических лампах), поэтому можно ожидать, что ее сеточный ток будет достаточно мал. С другой стороны, как у всякого пентода, коэффициент усиления этой лампы сравнительно высок, вследствие чего можно получить и высокий коэффициент повторения. Поэтому, несмотря на то, что входная емкость лампы 1А1П довольно велика (7 мкмкф), ее можно сильно уменьшить, соединив экран вывода сетки 9_3 и самой лампы с катодом. Проходная же емкость у этой лампы ничтожно мала. Далее, 1А1П потребляет сравнительно небольшой накальный и анодный ток, поэтому с помощью батарей легко обеспечить стабильность питания.

Принципиальная схема катодного повторителя, собранного на 1А1П, приведена на рис. 1. Если применяется не работавшая ранее лампа, то перед включением в схему необходимо, чтобы она в течение 2—3 суток поработала в нормальном для нее режиме, пока она не станет достаточно стабильной. В схеме лампа включена в электрометрическом режиме, с пониженным напряжением на аноде и экранной сетке, а также со сниженным током накала. Параметры схемы подобраны таким образом, что ток сетки 9_3 минимален и при изменении напряжения на экранной сетке (с помощью реостата) в ту или другую сторону он становится соответственно положительным или отрицательным (проходит через 0). Смещение на сигнальной сетке 9_3 при таком режиме около 2.5 в.

Следует отметить, что лампы 1А1П достаточно стандартны по своим характеристикам: при замене одной лампы (например, сгоревшей) на другую не приходится существенно менять режим. Прохождения сеточного тока через 0 легко добиться, лишь изменяя с помощью реостата напряжение на экранной сетке.

Измерение сеточного тока производится с помощью переключателя $П_1$, закорачивающего высокоомное входное сопротивление (например, 50 или 1000 мгом). Сравнивая

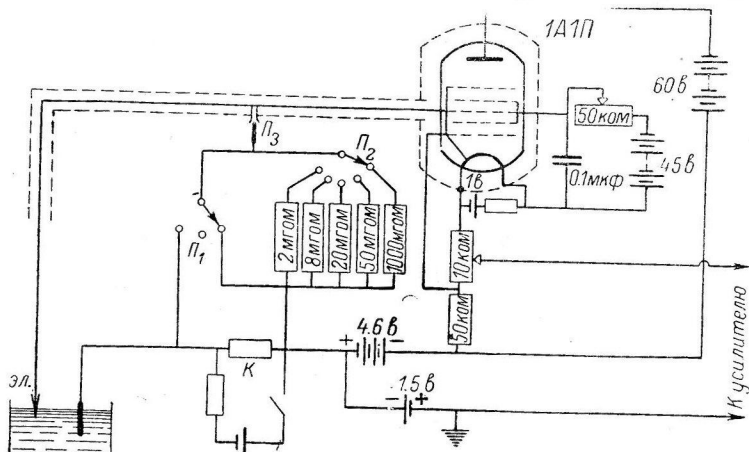


Рис. 1. Схема катодного повторителя с приспособлением для измерения сеточного тока и сопротивления микроэлектродов.

Эл. — электроды; P_1 , P_2 и P_3 — переключатели; K — калибратор. Остальные объяснения в тексте.

амплитуду отклонения на выходе катодного повторителя (или, что лучше, на выходе усилителя) при закорачивании входного сопротивления с амплитудой известного сигнала (от калибратора), легко определить падение напряжения на входном сопротивлении, а отсюда по закону Ома рассчитать величину сеточного тока. Эта величина при доста-

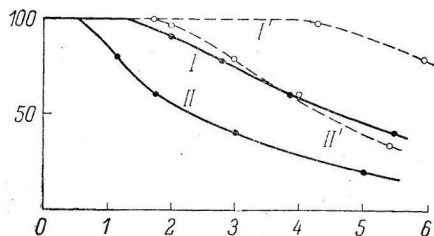


Рис. 2. Частотные характеристики катодного повторителя при сопротивлении электрода 18 и 41 мгом. I' и II' — кривые, полученные без учета емкости электрода; I и II — с учетом емкости электрода. I и I' — 18 мгом; II и II' — 41 мгом. По оси ординат — относительная амплитуда (в процентах, за 100 принята наибольшая амплитуда); по оси абсцисс — частота (в кГц).

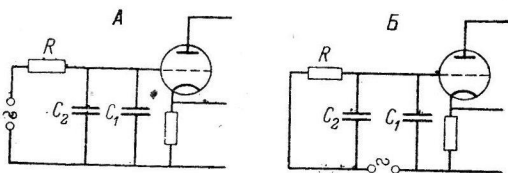


Рис. 3. Эквивалентная схема входной цепи катодного повторителя.

Объяснения в тексте.

точно точном подборе напряжения на экранной сетке может быть практически нулевой. Однако с течением времени сеточный ток несколько меняется, поэтому его величину необходимо проверять и если надо подгонять к минимуму перед каждым опытом. В течение 2—3 часов он сохраняется на уровне не более $3 \cdot 10^{-12}$ а.

Для уменьшения эффективной входной емкости (между сеткой φ_3 и землей) сеточный вывод, а также вся лампа, как уже говорилось, заключены в экран, соединенный с катодом. Благодаря высокому коэффициенту повторения эффективная входная емкость катодного повторителя значительно уменьшается по сравнению со статической. В результате постоянная времени входной цепи (RC), несмотря на большую величину входного сопротивления, оказывается достаточно малой, чтобы катодный повторитель мог пропускать высокие частоты. На рис. 2 кривые I' и II' показывают частотную характеристику катодного повторителя при сопротивлениях на входе соответственно 18 и

41 мгом. При $R=18$ мгом снижение амплитуды вдвое наблюдается на частоте около 10 кГц, а при $R=41$ мгом — уже на частоте 4400 гц. Такие частотные характеристики соответствуют постоянным времени, равным 27 мсек. (при $R=18$ мгом) и 62 мсек. (при $R=41$ мгом). Отсюда емкость входа катодного повторителя равна 1.5 мкмкф.

В реальных условиях отведения к емкости входа катодного повторителя прибавляется емкость самого микроэлектрода. По расчету она составляет около 1 мкмкф на каждый миллиметр длины погруженной в жидкость части электрода (см. также Nastuk a. Hodgkin, 1950). Таким образом, если микроэлектрод погружен на 2 мм в ткань или жидкость (а в условиях опыта глубина погружения может быть и больше), то общая емкость входной цепи возрастает до 3.5 мкмкф и, следовательно, RC входа соответственно увеличивается более чем вдвое, снижая верхний предел пропускаемых частот.

Можно подумать, что для оценки общей RC входа (вместе с электродом) достаточно снять частотную характеристику катодного повторителя (или определить характер

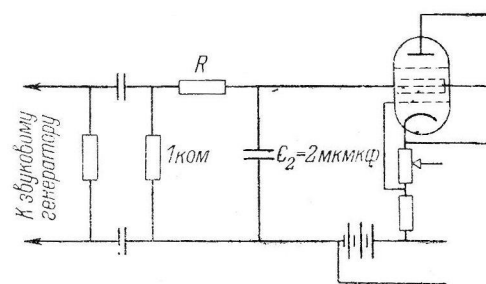


Рис. 4. Схема входной цепи при снятии частотной характеристики катодного повторителя «вместе с электродом».

R — сопротивление, имитирующее R электрода; C_2 — емкость, имитирующая C электрода.

При подаче сигнала от калибратора или генератора дело обстоит иначе (рис. 3, Б). Источник потенциала расположен в этом случае по другую сторону от C_2 . В результате этого емкость C_2 включена параллельно сопротивлению микроэлектрода R , шунтируя его по высокой частоте. Таким образом, при подобном измерении емкость электрода не только не складывается с емкостью входа (как это имеет место в действительности), а наоборот, приводит к кажущемуся уменьшению постоянной времени входа.

Настук и Хочкин обошли это затруднение, погрузив в незаземленную жидкость лишь самый кончик микроэлектрода и окружив его вдалеке от кончика каплей жидкости, соединенной с землей. Такой способ достаточно точно имитирует условия отведения в опыте.

Мы поступили иначе (рис. 4). От генератора звуковой частоты колебания подавались на вход катодного повторителя через сопротивление R , имитирующее R электрода (так же, как при снятии частотной характеристики самого катодного повторителя); однако, кроме этого, между сеточным выводом и землей включался конденсатор $C_2=2$ мкмкф, имитирующий емкость микроэлектрода. Такое расположение соответствует эквивалентной схеме, представленной на рис. 3, А (отвечающей действительному положению при отведении), но не схеме на рис. 3, Б. На рис. 2 частотная характеристика катодного повторителя «вместе с электродом» изображена кривыми I и II для сопротивлений микроэлектродов соответственно 18 и 41 мгом. Видно, что добавление 2 мкмкф приводит к заметному ухудшению характеристики. При этом постоянная времени становится равной 60 мсек. для электрода в 18 мгом и соответственно 143 мсек. для электрода в 41 мгом. Отсюда понятно, что при больших величинах R электрода слой жидкости над тканью (и толщину самой ткани) желательно делать как можно меньше.

Схема, изображенная на рис. 1, включает приспособление для измерения сопротивления микроэлектродов. Делается это так. От калибратора K прямо на вход катодного повторителя (переключатель Π_1 в левом положении) подается толчок постоянного тока определенной величины и регистрируется величина отклонения на выходе усилителя (усилитель постоянного тока). Затем переключением Π_1 в среднее положение этот же сигнал подается на вход через микроэлектрод, опущенный в раствор Рингера, и снова регистрируется величина отклонения на выходе. Разница в отклонениях при обоих пробах зависит от того, что часть напряжения сигнала падает на сопротивление микроэлектрода. Подбором входного сопротивления (переключателем Π_2) добиваются

того, чтобы одно отклонение было больше другого примерно вдвое. В этом случае сопротивление микроэлектрода R приблизительно равно подобранному входному сопротивлению. Для более точного измерения можно пользоваться формулой $R_2 = R \left(\frac{V_1}{V_2} - 1 \right)$, где R — сопротивление на входе, V_1 — отклонение на выходе усилителя при подаче сигнала прямо на вход катодного повторителя, V_2 — отклонение при подаче сигнала через микроэлектрод.

Контакт переключателя Π_3 подключается к сеточному выводу лишь при измерении сеточного тока или сопротивления электродов. В рабочем положении при отведении биопотенциалов он отключен во избежание увеличения входной емкости.

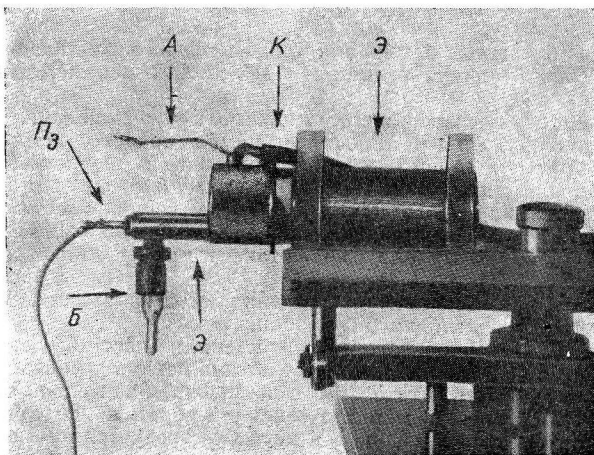


Рис. 5. Выносная часть катодного повторителя, укрепленная на микроманипуляторе. Э — экран лампы и сеточного вывода; Π_3 — штекер, подключающийся при измерении сеточного тока и сопротивления микроэлектродов; А — вывод для соединения с «индифферентным» электродом; Б — приспособление для неполяризующегося электрода (Ag—AgCl), соединяющее микроэлектрод с сеточным выводом; К — кабель, связывающий лампу с остальной частью схемы.

На рис. 5 приведена фотография основной части катодного повторителя — лампы, заключенной в экран и выдвинутой как можно ближе к объекту для уменьшения входной емкости. Лампа укреплена на микроманипуляторе (ММ-1) и жестко связана с микроэлектродом. Вся остальная схема смонтирована в отдельном блоке и соединена с лампой эластичным кабелем.

Частотная характеристика описанного катодного повторителя вполне достаточна для того, чтобы с помощью микроэлектродов с сопротивлением до 30—40 мгом регистрировать быстрые колебания потенциала в нервных клетках (импульсы) без значительного завала их амплитуды. Однако, если при этом требуется точная передача формы импульса, RC входа должна быть снижена еще больше. Для этой цели используют уже целый входной блок на нескольких лампах, в котором с помощью обратной связи компенсируется емкость микроэлектрода (Solms, Nastuk a. Alexander, 1953).

ЛИТЕРАТУРА

- Голов Д. А. и П. Г. Костюк, Физиолог. журн. СССР, 42, № 1, 114, 1956.
 Nastuk W. L. a. A. L. Hodgkin, Journ. Cell. Comp. Physiol., 35, 39, 1950.
 Solms S. I., W. L. Nastuk a. I. T. Alexander, Rev. Scient. Instr., 24, 960, 1953.

Поступило 11 XI 1957.

CATHODE FOLLOWER FOR WORK WITH MICROELECTRODES

By A. L. Byzov and M. M. Bongard

From the Institute of Biophysics, USSR Academy of Sciences, Moscow

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ МИНУТНОГО ОБЪЕМА СЕРДЦА У СОБАК

Б. И. Ткаченко

Лаборатория кровообращения и дыхания Отдела общей физиологии Института экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

Как известно, для определения минутного объема сердца пользуются ацетиленовым способом Грольмана. Этот метод основан на одновременном использовании принципов Фика и Борнштейна. Определение производится двухмоментно. Определяют потребление кислорода организмом в единицу времени и отдельно артерио-венозную разницу в содержании кислорода. Минутный объем сердца рассчитывается затем по формуле Фика (Fick, 1870). Не останавливаясь на всех имеющихся модификациях этого способа, отметим лишь, что все они разработаны в применении к исследованиям на человеке.

К. М. Смирнов (1940), несколько видоизменив метод Грольмана, применил его для определения минутного объема сердца у собак.

В своей экспериментальной работе мы применили способ Смирнова, внося в него ряд уточнений. Для определения минутного объема сердца у собак мы применили не металлическую, а резиновую дыхательную маску. Это значительно облегчило работу, так как резиновая маска легче металлической и собаки к ней привыкают быстрее. Кроме того, для использования резиновой маски не требуется применения резинового обтуратора, необходимого в металлической маске для поддержания герметичности. Резиновая маска может быть изготовлена самим экспериментатором и при необходимости для каждой собаки в отдельности.

Маска изготавливается следующим образом. От обычного противогаза берется та его металлическая часть (патрубок), в которой помещены клапаны. Вдыхательный клапан вынимается и удаляется пластинка, на которой он помещается. Из плотной резины склеивается лепестковый клапан и вставляется в патрубок по направлению к морде собаки. Наружный край лепесткового клапана заворачивается на металлическую трубку патрубка и фиксируется на ней. На этот конец патрубка одевается гофрированная трубка. Выдыхательный клапан сохраняется в неизменном виде. Резиновая часть маски может быть вырезана из резинового сапога плетизмографа, который смог бы плотно охватить морду собаки, закрывая ротовое отверстие (во избежание дыхания ртом). Узкий конец этой маски натягивается на патрубок и сверху укрепляется резиновым кольцом, которым резиновый конец маски противогаза придавливался к патрубку.

Для вдыхания ацетиленовой смеси применяется другой патрубок, в котором выдыхательный клапан вынимается вовсе, а отверстие выдыхательного клапана плотно закрывается резиновой пробкой.

После приучения к обстановке опыта и спокойному дыханию в маске собака приучается к дыханию ацетиленовой смесью. Двигательная реакция животного, проявляющаяся вначале вдыхания смеси, постепенно исчезает и уже к 5—6 опыту, судя по внешнему поведению, собака не реагирует на вдыхаемую ацетиленовую смесь. Тогда можно приступать к определению минутного объема сердца, который производится следующим способом.

Собака помещается в станок и на морду ее одевается резиновая маска 1 с клапанами (см. рисунок). Гофрированная трубка маски через трехходовой кран 2 соединяется с мешком Дугласа 3. Через 10 мин. спокойного дыхания в маске трехходовой кран переключается на сообщение с мешком Дугласа, и в течение 5 мин. собирается выдыхаемый воздух. Затем мешок отключается. На морду собаки снова одевается та же резиновая маска, но уже без клапанов 1. Маска соединяется через трехходовой кран 2 и гофрированные трубки с мешком, содержащим ацетиленовую смесь 5.

По К. М. Смирнову, ацетиленовая смесь должна готовиться за 2 часа до постановки опыта. При этом необходимо брать приблизительно поровну (по 300 см³) ацетилена и кислорода. В отличие от этого мы готовили газовую смесь за 10 мин. до взятия первой пробы. При подготовке смеси необходимо, чтобы процентное содержание в ней кислорода, ацетилена и азота было одинаковым (около 33% каждого газа). Для приготовления такой смеси газов необходимо знать процентный состав кислорода и ацетилена, содержащихся в баллонах, и процентный состав наружного воздуха. Зная эти величины, всегда можно правильно составить смесь газов. Одинаковое процентное соот-

ношение газов нами достигалось при взятии 200 см³ воздуха, 150 см³ кислорода и 250 см³ ацетилен (при наличии в кислородном баллоне 96.74% O₂, а в ацетиленовом 60.0% C₂H₂). Общая величина смеси достигала 600 см³ газов.

Общее количество смеси мы варьировали в зависимости от объема вдыхаемого и выдыхаемого каждой собакой воздуха. При этом для сохранения тех же процентных соотношений газов мы увеличивали или уменьшали количество каждого газа на одну и ту же величину. Для разных собак брали от 450 до 750 см³ ацетиленовой смеси.

Мешком для ацетиленовой смеси служит обыкновенная камера от футбольного мяча 5, с вклеенной в ее центре резиновой отводной трубкой 6. Ртутные газоприемники 8 путем поднятия сосуда 10 заполняются ртутью так, чтобы из них был полностью удален воздух. На резиновые трубки, отходящие от газоприемников, накладываются зажимы 7, и газоприемники соединяются с ацетиленовым мешком. Сосуд с ртутью опускается вниз, и в таком виде система готова для взятия проб воздуха.

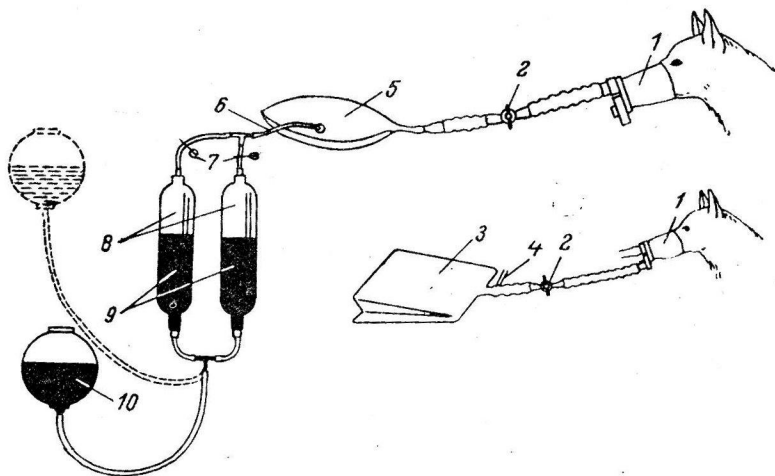


Схема взятия проб воздуха для определения минутного объема сердца у собак.

1 — маска; 2 — трехходовой кран; 3 — мешок Дугласа; 4 — отводная трубка; 5 — камера; 6 — отводная трубка камеры; 7 — зажим Кохера; 8 — газоприемники; 9 — ртуть металлическая; 10 — сосуд с ртутью.

После выдоха в наружный воздух трехходовой кран поворачивается так, чтобы маска была соединена с мешком, содержащим ацетиленовую смесь, и следующий вдох собака производит уже из этого мешка; туда же осуществляется и выдох. В момент окончания 5-го выдоха, когда мешок наполнился выдыхаемым воздухом, открывается зажим и на протяжении 6-го вдоха в один из газоприемников забирается проба воздуха, который поступает туда при оттоке ртути в сосуд. Аналогичным образом берется проба в другой газоприемник на 8-м вдохе.

Следует подчеркнуть, что взятие для анализа выдохнутого собакой воздуха нами производилось из ацетиленового мешка. В опытах же Смирнова ртутные газоприемники подключались к трехходовому крану, расположенному между мешком и маской. На глубине 5-го выдоха трубка, идущая от трехходового крана к мешку с газовой смесью, пережималась рукой и бралась первая проба воздуха из соединяющих трубок. На глубине 7-го выдоха таким же способом бралась вторая проба. Диапазон колебаний цифр артерио-венозной разницы при таком способе взятия проб у нас получался довольно большой. Это может быть связано с рядом ошибок, которые при этом экспериментатор невольно допускает. Прежде всего при пережатии рукой трубки во время выдоха нарушается ритм дыхания, так как искусственно создается препятствие для выдоха. Кроме того, если забирать пробы на глубине выдоха, то остающаяся перекрытой трубка не дает возможности собаке произвести последующий вдох, что возбуждает беспокойство собаки. Если же взятие проб начинать раньше окончания выдоха (не на глубине), то зная, что процентный состав воздуха все время меняется в процессе выдоха, очень трудно уловить момент взятия проб воздуха на одном и том же уровне.

Чтобы избежать этих ошибок мы брали пробы воздуха для анализа, как отмечено выше, не из соединительных трубок, а из мешка со смесью газов. При этом не прихо-

дилось пережимать трубок и нарушать ритм дыхания собаки, а также можно было не опасаться, что пробы взяты несколько раньше или позже окончания выдоха.

Колебания процентного содержания ацетилена в пробах воздуха, взятых из мешка с ацетиленовой смесью на 6-м и 8-м вдохах, могут быть довольно велики (от 4 до 16%). Эти колебания не отражаются на величине артерио-венозной разницы, так как при расчете играет роль не абсолютная величина в содержании ацетилена в пробах I и II, а разница между ними. Содержание кислорода не должно выходить за пределы 15—24%, так как в противном случае, это искажает конечные результаты.

Полученные в опытах на 10 собаках данные показывают, что в результате применения описанного способа определения артерио-венозной разницы, значительно уменьшается диапазон колебаний минутного объема сердца у собак в условиях относительного покоя.

ЛИТЕРАТУРА

С м и р н о в К. М. Минутный объем сердца собаки и его условнорефлекторная регуляция при мышечной работе. Дисс. Л., 1940.
F i c k, Sitz. ber. Phys. med. Ges. Würzburg, s. 16, 1870.

Поступило 28 III 1957.

TECHNIQUE OF CARDIAC OUTPUT DETERMINATION IN DOGS

By *B. I. Tkachenko*

From the Laboratory of circulation and respiration, department of general physiology,
Institute of Experimental Medicine, Leningrad

ИЗ ИСТОРИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

ИВАН МИХАЙЛОВИЧ СЕЧЕНОВ¹

А. А. Ухтомский

Кафедра физиологии животных и Физиологическая лаборатория Петроградского университета связаны навсегда со славным именем Ивана Михайловича Сеченова, знаменитого основателя русской физиологической школы. Сеченов бесспорно один из крупнейших деятелей русского общества XIX столетия и, надо сказать, один из счастливых деятелей, так как он и его идеи были признаны и любимы в русском обществе еще тогда, когда он сам был в расцвете сил и дарования. Имя Сеченова известно и повторяется с любовью в широких кругах русской интеллигенции далеко за пределами собственно академического сословия.

В то время, когда молодое и перестраивающееся русское общество 60 и 70-х годов жаждало духовной опоры и ободряющего слова для дальнейшего устройства жизни, в Сеченове оно нашло горячо убежденного и высоко талантливого проповедника трезво-реалистического и натуралистического мировоззрения. Слову твердого убеждения вняли, почувствовали и оценили в нем надежную нравственную силу, и Сеченов стал одним из учителей русской общественной мысли.

Но Сеченов является не менее крупной величиной в собственно научном мире, его имя занимает одно из почетных мест среди европейских физиологов XIX столетия. Научным умам лишь первой величины дано вносить в науку общие руководящие идеи, способные осветить для современников и потомства новые пути постижения и исследования.

В 1863 году Сеченов внес во всемирную науку понятие о тормозящей деятельности в центральной нервной системе, причем процесс торможения открывается как совершенно своеобразный, новый тип физиологической деятельности наряду с процессом возбуждения. Тем самым были указаны новые области, подлежащие физиологическому исследованию, и дана была руководящая сила, точка зрения для понимания новых обширных классов явлений. Открывалась возможность новой оценки значений головного мозга и высших нервных центров в общей работе рефлекторного аппарата. Это не замедлило оплодотворить мысль одинаково как физиологов, так и психологов.

Правда, первоначальные представления Ивана Михайловича о механизмах торможения подверглись впоследствии основательной критике и их пришлось довольно глубоко изменить. Воззрения самого Ивана Михайловича на природу центрального торможения в последующие годы его жизни оказались далеко ушедшими от его первоначального представления о «тормозящих центрах». Но это, конечно, несколько не могло изменить того факта, что родоначальником и творцом учения о центрах нервного торможения и о тормозящих функциях мозга является Сеченов. До него можно во всемирной литературе указать лишь на отдельные намеки на эти явления в сочинениях Декарта, притом намеки в свое время совершенно не оцененные и забытые; так что не ими руководствовался Сеченов, открывая на лягушке явление центрального торможения. Наоборот, можно сказать, что именно после Сеченова общие намеки Декарта приобрели для нас впервые конкретный смысл и фактически о них вспоминается в физиологической литературе лишь в 90-х годах!

Еще раз на долю Сеченова выпала великая заслуга и счастье дать общую руководящую идею и ключи к новому и обширному классу явлений в его знаменитых абсорциометрических работах. Приступив к вопросу о дыхательном обмене углекислоты и о растворимости ее в крови, Сеченов увидел необходимость исследования предварительного закона поглощения углекислоты растворами солей. В течение двадцати лет Иван Михайлович

¹ Это — записка для юбилейной речи В. М. Шимкевича. Выявил и подготовил к печати П. Г. Терехов. Архив АН СССР, ф. 749, оп. 1, № 146/9, лл. 48 об.—50. Автограф А. А. Ухтомского.

упорно возвращался к этой проблеме и завершил этот труд установлением общего числового закона зависимости коэффициента поглощения угольной кислоты от концентрации раствора и от поглощательной энергии различных солей, причем эта зависимость оказалась частным выражением еще более общего закона распределения веществ между двумя растворителями.

Мы имеем классический пример, как частная проблема, поднимающаяся в области биологии, в руках первоклассного ума ведет к установлению закона, имеющего обязательное значение в физике и химии. Судьба абсорбциометрического исследования Сеченова чрезвычайно напоминает судьбу проблемы Морица Траубе, о роли клеточной оболочки, как «осадочной», полупроницаемой пленки, причем последовательные разыскания Де-Фриза, Вант-Гоффа и Аррениуса привели мало по малу к установлению общей теории осмотических давлений и электролитической диссоциации в растворах. Разница лишь в том, что в своей области весь этот путь от частной задачи биологии до установления общего физико-химического закона Сеченов проделал сам и единолично!

Помимо двух названных важнейших областей в работе научной мысли Сеченова, ему принадлежит ряд исследований и статей по физиологии и общей психологии.

В нашем университете деятельность Сеченова приходится на период с 1875 г. по 1889 г. Для Сеченова это было временем усиленных абсорбциометрических исканий.

Уезжая из Петербурга, Сеченов оставил свою физиологическую лабораторию нашего университета, передав руководство над нею своему достойному ученику проф. Н. Е. Введенскому. Почти вся последующая работа лаборатории была посвящено дальнейшему детальному все более и более углубляющемуся изучению природы торможения. Были открыты и тщательно исследованы явления торможения в периферических нервно-мышечных и секреторных приборах, а затем обогатившаяся здесь общими данными об условиях торможения мысль вернулась к процессам торможения в нервных центрах.

26 января 1919 г.

IVAN MICHAILOVITCH SETCHENOV

By A. A. *Ukhtomski*

(An unpublished paper, communicated by P. G. Terekhov)

НАУЧНЫЕ КОНФЕРЕНЦИИ И СЪЕЗДЫ

ВТОРАЯ УРАЛЬСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

В. И. Бельтюков

В 1958 г. в Перми была проведена вторая научная конференция Уральского объединения физиологов, биохимиков и фармакологов. На этой конференции заслушаны доклады о научных работах кафедр физиологии, биохимии и фармакологии Пермского, Свердловского, Ижевского и Челябинского медицинских и Троицкого ветеринарного институтов, а также ряда кафедр других вузов Урала и научно-исследовательских институтов. Несколько докладов сделали практические врачи.

К конференции был выпущен сборник докладов и тезисов, в который включено 78 докладов (физиологических 49, биохимических 14, фармакологических 15). На четырех пленарных и четырех секционных заседаниях заслушано 63 доклада (от Свердловского отделения 21, от Пермского 20, от Ижевского 15, от Челябинского 6 и из г. Уфы 2 доклада).

Доклады физиологического цикла в значительной части были посвящены проблемам физиологии нервной системы, взаимоотношениям различных афферентных систем, биоэлектрическим проявлениям деятельности различных органов.

Проблема взаимодействия локомоторной и висцеральной систем посвящено несколько докладов кафедры физиологии Пермского медицинского института (зав. кафедрой проф. М. Р. Могендович). Эти доклады показывают существование нервной координации между мышечной работой и деятельностью внутренних органов. Всякая активность мышечного аппарата тонко и быстро отражается на деятельности сердечно-сосудистой, пищеварительной и выделительной систем. Любое напряжение скелетных мышц вызывает значительные изменения в электрокардиограмме и в динамике кровеносных сосудов. Изменения эти имеют возрастные особенности. Так, до семилетнего возраста не наблюдается закономерных изменений в ЭКГ при словесном сигнале предстоящей работы, а с возраста 7—8 лет этот сигнал вызывает значительное учащение сердечбиений, меньшее, однако, чем последующее мышечное напряжение (В. И. Бельтюков). У людей, болеющих гипертонической болезнью, изменения в ЭКГ и состоянии кожных сосудов при статическом напряжении мышц более значительны (М. Ф. Болотова). При различных нервных заболеваниях наблюдается отсутствие или извращение моторно-кардиального рефлекса (И. А. Дмитриев). Протекание моторно-кардиального рефлекса зависит от возбудимости мышечных рецепторов: небольшое каталектотоническое повышение возбудимости мышцы и ее рецепторов приводит к усилению, а анэлектротоническое понижение возбудимости — к угнетению деятельности сердца (В. П. Колычев). Е. Г. Урицкая показала, что при спонтанных движениях лягушки и при специальных адекватных и неадекватных раздражениях скелетных мышц, не сопровождающихся ни общей, ни местной двигательной реакцией, наблюдаются изменения в деятельности лимфатических сердец.

А. Г. Маркин, применив оригинальные методы графической регистрации перехода пищи из желудка в кишечник и регистрации точечной перистальтики, получил интересные данные, показывающие влияние иммобилизации конечности на моторную и эвакуаторную функцию желудка собаки М. Г. Рыклин представил материалы о влиянии иммобилизации конечности и мышечного напряжения на мочеотделение у животных и человека. Т. П. Дмитриева показала влияние иммобилизации конечности на сосудистую реактивность кожи человека.

Об обратных влияниях — с внутренних органов на скелетные мышцы доложили А. К. Чуваев и Г. З. Чуваева. По их данным, тепловое и холодовое раздражение желудка человека вызывает различные изменения хронаксии и тонуса скелетных мышц. В эксперименте на собаках показано повышение тонуса скелетных мышц при действии условных и безусловных пищевых раздражителей. В этом случае наблюдаются, кроме

того, повышение кровяного давления, учащение пульса, изменение ритма дыхания. В. П. Рюмин доложил о взаимных влияниях желудка на сердце и с сердца на желудок. Механическое и электрическое раздражение сердца лягушки приводит к усилению моторики и повышению тонуса мускулатуры желудка. При вибрационном массаже области желудка человека наблюдается учащение пульса.

Сотрудники кафедры физиологии Свердловского медицинского института (зав. кафедрой проф. Н. К. Верещагин) доложили о влиянии статических мышечных усилий на различные функции организма. В. В. Скрыбин представил материал о влиянии статических усилий разной интенсивности на кровообращение, газообмен и легочное дыхание, рентгенокинографию, оксигеометрию, на утомление и состояние работоспособности человека. Он пришел к выводу о близких процессах в центральной нервной системе при статической и динамической работе. С. Н. Добролюбов сообщил о результатах своих электрокардиографических исследований и динамике изменений сердечной деятельности при статической работе. При различных видах статической работы сдвиги в деятельности сердца оказались тождественными, но отличались количественно. Р. А. Шабунин рассказал о динамике сосудистых условных рефлексов при статическом напряжении разной силы. Е. С. Тихачек доложила об изменениях показателей крови человека при статических усилиях (повышается фагоцитарная активность, увеличивается количество лейкоцитов, изменяется лейкоцитарная формула, повышается скорость свертывания крови).

Доклады кафедры физиологии Ижевского медицинского института касались рефлекторной деятельности спинного мозга. А. П. Верещагин доложил о действии болевого раздражения и адреналина на коленный и перекрестный разгибательный рефлексы депрессированной кошки. По его данным, сильное болевое раздражение и адреналин вызывают усиление спинальных рефлексов, но действие адреналина выражено слабее. Коленный рефлекс более устойчив к действию болевого раздражения и адреналина. Г. Е. Данилов привел данные о действии кофеина на коленный рефлекс и его торможение у собак с перерезанным спинным мозгом; его опыты допускают возможность непосредственного действия кофеина на спинной мозг. В. Б. Гушина доложила о влиянии на коленный рефлекс и его торможении при различных дозах брома у разных собак. М. В. Боброва рассказала о функциональных особенностях спинно-мозговых рефлексов в связи с типом высшей нервной деятельности собак: спинномозговая деятельность отражает типологические особенности высшей нервной деятельности.

С. М. Дионесов и В. К. Левонин (Благовещенск) представили данные в отношении судорожного действия коразола после ноцицептивных раздражений. Их опыты на крысах показали, что ноцицептивное раздражение вызывает в ц. н. с. торможение, препятствующее проявлению судорожного действия коразола.

А. Г. Мухина (Свердловск) посвятила свой доклад взаимосвязи между пищеварительной системой и другими системами организма. По ее данным потеря больших количеств пищеварительных соков вызывает резкие нарушения в деятельности пищеварительного тракта, в составе крови и в легочном газообмене.

П. А. Милютин (Свердловск) обосновал новую гипотезу о полупроводниковых свойствах различных микроскопических и субмикроскопических поверхностей раздражаемых тканей и привел свои данные о наличии ионно-электронного механизма электрического раздражения. Способность нерва связывать или освобождать электроны, определяющая полупроводниковые свойства, зависит от уровня процессов окисления и восстановления.

Г. М. Лисовская (Свердловск) доложила о новых методах исследования биоэлектрических потенциалов матки женщины и привела новые данные в отношении механизмов физиологических процессов, связанных с сократительной деятельностью матки.

Горячее обсуждение вызвал доклад врача М. Б. Штарка (Пермь), который применил электрофизиологический метод для изучения функциональных свойств и морфологии афферентных систем чревных нервов. По его данным, чревные нервы являются мощными коллекторами висцеральной чувствительности и насыщены чувствительными волокнами симпатической и цереброспинальной природы.

На конференции был представлен большой материал по физиологии сельскохозяйственных животных. П. Ф. Солдатенков (Свердловск) сообщил о результатах многолетних исследований морфологического состава крови у тагильского скота. Эти исследования показали зависимость показателей крови от условий среды и от кормления и содержания скота. Они показали тесную зависимость между показателями крови и продуктивностью скота.

В. И. Цатуршев (Свердловск) с сотрудниками изучал обмен веществ у крупного рогатого скота методом пищевых нагрузок. А. В. Полухина изучала белковый обмен, И. В. Павлова — минеральный обмен. В этих докладах, кроме прочего, приводятся новые данные о специфическом динамическом действии белка на организм.

С. Я. Калмансон и В. А. Александровский (Пермь) доложили об особенностях пищевых и двигательных рефлексов у жвачных в зависимости от скорости поедания корма. Показатели скорости поедания корма, по мнению авторов, могут служить дополнительным признаком для зоотехнической объективной оценки животных и ориентировочного определения их типологических особенностей.

С. Б. Грожевская (Пермь) привела данные о влиянии некоторых микроэлементов на рост телят. По ее данным, добавление к корму солей кобальта и меди оказывает положительное воздействие на рост телят; кобальт, кроме того, повышает гемоглобин крови.

А. И. Коршун (Троицк) доложила о влиянии химических и механического раздражений, акта еды, различных овощных соков и воды на секреторную функцию кишечника, а также о механизмах секреции и влиянии нервной системы на секрецию кишечных желез свиньи.

Т. М. Ростовщикова (Пермь) доложила об изменении деятельности молочной железы под влиянием термического раздражения ее рецепторов. Тепловая обработка вымени (53—56°) благоприятствует усиленному выведению молочного жира, сокращает скрытый период молокоотдачи и время выдаивания молока.

И. Т. Растяпин (Ижевск) вводил в кровеносные сосуды лошадей воздух и кислород. Оказалось, что внутривенное введение 2—3 л кислорода или воздуха вызывает рефлекторное учащение дыхания, которое быстро приходит в норму; каких-либо осложнений со стороны легких и других органов при этом не наблюдается.

М. П. Рошинский (Свердловск) предложил фронтальные и сагитальные отведения при электрокардиографических исследованиях крупного рогатого скота, исключающие влияние скелетных движений.

Кафедра фармакологии Пермского медицинского института (зав. кафедрой проф. Ю. С. Гросман) представила ряд докладов о воздействии витаминов на организм. Ю. С. Гросман (с сотрудниками) доложил о неспецифическом применении витаминов. По его данным, витамины С, В₁, В₂, РР, В₁₂ и различные их сочетания благоприятно действуют, прежде всего при шоке и гипоксиях различных типов. А. С. Закс привел данные о положительном действии аскорбиновой кислоты и витаминов комплекса В при гипоксии легочного и циркуляторного типа, особенно эффективным оказался в этом случае рибофлавин. Т. В. Ивановская испытывала действие витаминов при эфирном и хлороформном наркозе и пришла к выводу, что при гипоксии центротенной и гистотоксической наилучший эффект дает комбинация витаминов В₁, В₂ и РР. Е. М. Чукичев сообщил о противовоспалительном действии никотиновой кислоты, при подкожном введении которой у кошек наблюдалась активизация фагоцитоза, уменьшение экссудативной фазы воспаления, торможение системы гиалуронидазы и др.

Новым синтетическим лекарственным средствам были посвящены доклады кафедры фармакологии Свердловского медицинского института (зав. кафедрой проф. А. К. Сангайло). В докладе А. К. Сангайло (с сотрудниками) приведены данные о влиянии аминазина на анальгетическую активность антипирина, морфина, промедола и фенадона. Н. Д. Деньгина доложила о влиянии диметилена на болевую чувствительность. Исследования проводились на животных и на здоровых и больных людях. Анальгетического эффекта в отношении животных не обнаружено, в отношении людей диметилен является анальгетиком. М. П. Горбашева доложила о результатах исследования новых анальгетических веществ ряда гидразина. По ее данным, новый препарат А-8 приближается к активности пирамидона, а токсичность его меньше и получение более экономично. Р. Б. Стрелков исследовал влияние бутадiona и пришел к выводу, что бутадion не обладает неспецифическими обезболивающими свойствами и не может быть рекомендован для практического применения как анальгетик. Быстрое исчезновение боли при приеме бутадiona, описанное клиницистами, может быть объяснено специфическим действием препарата на патологический процесс.

Доклады кафедры фармакологии Ижевского медицинского института (зав. кафедрой доц. А. К. Пухидский) были посвящены изучению алкалоидов токсических злаков. А. К. Пухидский и А. М. Пухидская доложили о значении токсических перезимовавших под снегом злаков в этиологии алиментарно-токсической алейкии. По их данным, в препарате, выделенном из токсического зерна, кроме атропина и гиосциаминна, содержится атропамин, обуславливающий лейкопеническую активность. В. С. Чуднова сообщила, что внутривенное введение шенкам атропиноподобных веществ злакового и биосинтетического происхождения вызывает резкое расширение бронхов. Г. И. Волков остановился на роли печени в патогенезе экспериментальной алиментарно-токсической алейкии, вызванной введением вытяжки из токсического зерна. Г. Т. Ситникова привела данные опытов на собаках о влиянии адреналина на кровяное давление и состав крови при остром течении алиментарно-токсической алейкии, которые доказывают зависимость течения болезни от угнетения функций симпатической нервной системы.

М. Г. Тер-Степанов (Челябинск) доложил о влиянии фармакологических и токсикологических средств на кожную реакцию в условиях умеренно низкой температуры среды. По его данным температура среды в 0—8° (выше нуля) способствует проявлению физиологических механизмов сопротивления организма вредному воздействию ряда фармакологических и токсикологических факторов.

М. И. Рабинович (Троицк) показал, что льнянка обыкновенная оказывает положительное инотропное действие на сердце и повышает кровяное давление.

Г. И. Горшкова (Троицк) сообщила о влиянии на сердце купены лекарственной, которая, по данным автора, вызывает увеличение амплитуды, замедление ритма и улучшение проводимости возбуждения в вегетативных ганглиях.

Р. И. Лифшиц (Челябинск) наблюдал, что на фоне введения малых доз брома и при наличии тормозных процессов в коре мозга адреналин вызывает урежение сердечных сокращений. В то же время сосудосуживающее действие адреналина сохраняется.

Т. М. Гиндо (Свердловск) рассказала о влиянии ромашки и полыни на моторную функцию преджелудков коз. По ее данным, с помощью ромашки и полыни можно регулировать моторику.

Кафедра биохимии Пермского медицинского института (зав. кафедрой проф. С. Е. Эпельбаум) представила сообщения об обмене веществ в мышцах после нарушения нормальной иннервации. С. Е. Эпельбаум сообщила о работах кафедры в отношении биохимических изменений в денервированных мышцах. Г. С. Шевес доложила о влиянии денервации на атрофию и белковый обмен мышц кроликов при экспериментальном гипотиреозе. Л. Ф. Кантор остановилась на особенностях гликогенолиза в денервированных мышцах гипотиреоидных животных. Т. В. Челпанова рассказала об анти-тиреоидном действии перхлората калия.

Кафедра биохимии Свердловского медицинского института (зав. кафедрой проф. С. А. Брайловский) представила ряд докладов. Н. А. Разумовская привела экспериментальные доказательства того, что холестерин-белковые комплексы являются жизненно необходимой частью всех органов позвоночных животных. Ф. Д. Дробиз доложил о влиянии солей меди на содержание сульфгидрильных групп в белках. Е. М. Ларионова сообщила об изменении активности фосфатаз в консервированной крови под влиянием добавления аминокислот. А. М. Генкин и Н. А. Удинцев изучали влияние глутамата натрия на поглощение кислорода животными и пришли к выводу, что глутамат и цитрат в условиях гипоксии значительно повышают потребление кислорода. Ю. К. Леденцов, изучая обменные процессы в мышцах крыс, обнаружил снижение количества гликогена в мышцах при местной гипотермии и при общем рентгеновском облучении.

Л. М. Краснянский (Ижевск) доложил о влиянии аскорбиновой кислоты и ее комбинаций с другими витаминами на алиментарную гипергликемию. Его сотрудница В. А. Вахрушева сообщила о сравнительном действии некоторых микроэлементов на содержание аскорбиновой кислоты в живой растительной ткани.

Внимание биохимиков привлекла новая модель прибора для количественного определения мочевины в моче, предложенная проф. Л. М. Краснянским.

На последнем пленарном заседании были подведены итоги конференции. Решен ряд организационных вопросов. Одним из положительных моментов является то, что значительная часть докладов сделана молодыми научными работниками. Отметив положительные стороны, выступающие указывали на недостатки в методиках, обоснованиях фактов, в выводах отдельных работ. Подобные конференции являются хорошей школой для молодых ученых. Вместе с тем они помогают установить деловые связи между различными научными лабораториями. Очередную Уральскую конференцию решено созвать в Ижевске в 1960 г.

SECOND CONFERENCE OF PHYSIOLOGISTS, BIOCHEMISTS AND PHARMACOLOGISTS OF THE URAL REGION

By V. I. Beltiukov



Академик
ЛЕОН АВГАРОВИЧ ОРБЕЛИ
1882—1958

НЕКРОЛОГИ

Академик ЛЕОН АБГАРОВИЧ ОРБЕЛИ

Советская наука понесла тяжелую утрату. 9 декабря 1958 года после продолжительной и тяжелой болезни на 77-м году жизни скончался Герой Социалистического Труда, лауреат Сталинской премии, генерал-полковник медицинской службы, академик Леон Абгарович Орбели — выдающийся ученый, создатель одной из крупнейших отечественных физиологических школ.

Вступив на путь науки в 1901 году, Л. А. Орбели неизменно стоял в ее первых рядах, сначала как ученик и ближайший помощник великого Павлова, затем как самостоятельный научный руководитель коллектива молодых научных работников и, наконец, как наследник и продолжатель дела своего учителя.

Л. А. Орбели обладал редким сочетанием качеств, являвшихся причиной его исключительных научных достижений. Талант физиолога-экспериментатора сочетался в нем с глубиной биолога-натуралиста, энергия исследователя — с умением ставить и разрешать новые трудные проблемы, с выдающимися способностями организатора науки. В золотой фонд науки вошли исследования Л. А. Орбели по физиологии симпатической нервной системы, мозжечка, о координациях центральной нервной системы. Леоном Абгаровичем был разрешен ряд важнейших практических вопросов здравоохранения и проблем, связанных с повышением обороноспособности нашей Родины. Леон Абгарович явился одним из основоположников новой отрасли физиологической науки — эволюционной физиологии, открывшей новые перспективы и новые пути для развития эволюционного учения.

На протяжении своей выдающейся научной деятельности Леон Абгарович был неоднократно удостоен высших научных премий, установленных для ученых нашей страны, — премии имени Павлова и золотой медали имени Мечникова.

Его научные заслуги получили всеобщее признание. С 1935 года он состоял действительным членом Академии наук СССР, он был избран действительным членом Академии медицинских наук СССР, Академии наук Армянской ССР и многих зарубежных академий, научных обществ и университетов.

На протяжении ряда лет Л. А. Орбели занимал ответственные должности вице-президента Академии наук СССР, академика-секретаря Отделения биологических наук АН СССР и председателя правления Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов.

Наша страна высоко оценила полную труда жизнь академика Л. А. Орбели: он награжден четырьмя орденами Ленина, двумя орденами

Красного Знамени, орденом Трудового Красного Знамени, орденом Красной Звезды и медалями. Высшей награды он был удостоен в 1945 году, когда ему было присвоено звание Героя Социалистического Труда. Он носил высшее для военной медицинской службы звание — генерал-полковника.

Отдав более 50 лет служению в армии, Леон Абгарович прошел путь от слушателя Военно-медицинской академии, в которую он вступил в 1899 году, до ее начальника в 1943 году — пост, который он занимал на протяжении семи лет.

Имя Л. А. Орбели — человека в высоком значении этого слова, кристально чистого, патриота своей Родины, выдающегося ученого Советской страны, подлинного гуманиста — это имя занесено в анналы советской науки, славу которой столь приумножили труды Л. А. Орбели.

Президиум Академии наук СССР
 Отделение биологических наук АН СССР
 Институт эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова АН СССР
 Академия наук Армянской ССР
 Академия медицинских наук СССР
 Академия педагогических наук РСФСР
 Министерство высшего образования СССР
 Министерство здравоохранения СССР
 Министерство обороны СССР
 Военно-медицинская ордена Ленина академия им. С. М. Кирова
 Всесоюзное общество физиологов, биохимиков и фармакологов.

Редакционная коллегия

*Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова
 выражает глубокое прискорбие по поводу кончины вы-
 дающегося физиолога нашей страны, основоположника
 советской эволюционной физиологии, одного из созда-
 телей и редакторов Физиологического журнала СССР,
 Героя Социалистического Труда, генерал-полковника
 медицинской службы, академика*

ЛЕОНА АБГАРОВИЧА ОРБЕЛИ.

LEON ABGAROVICH ORBELI

АРКАДИЙ ИЗРАИЛЕВИЧ БРОНШТЕЙН

(1896—1958)

6 октября 1958 г. после непродолжительной болезни умер заведующий Лабораторией анализаторов Института эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова Академии наук СССР, профессор, доктор медицинских наук, полковник медицинской службы в отставке Аркадий Израилевич Бронштейн.

Аркадий Израилевич родился в 1896 г. в г. Вильно. Среднее образование он закончил в Ленинграде в 1914 г. и в том же году поступил на 1 курс Медицинского факультета Психо-неврологического института. Прервав обучение, он работал с 1916 по 1920 г. в медицинских отрядах по оказанию помощи беженцам. В 1920 г. Аркадий Израилевич служил в Красной Армии и после окончания гражданской войны в 1921 г. поступил на II курс Военно-медицинской академии.

Еще в студенческие годы А. И. Бронштейн включился в научно-исследовательскую работу в психофизиологической лаборатории при кафедре психиатрии ВМА. После окончания Академии в 1925 г. он до 1936 г. работал научным сотрудником психофизиологической лаборатории Военно-политической академии, а затем Физиологической лаборатории Научно-исследовательского испытательного санитарного института. С 1936 по 1948 г. Аркадий Израилевич под руководством Л. А. Орбели работал преподавателем, а затем старшим преподавателем на Кафедре физиологии Военно-Медицинской академии. После защиты в 1942 г. диссертации на тему «Сенсибилизация органов чувств» ему была присвоена ученая степень доктора медицинских наук. Начиная с 1948 г. Аркадий Израилевич работал в Академии наук сотрудником Л. А. Орбели, вначале на должности старшего научного сотрудника, а с момента организации Института эволюционной физиологии имени И. М. Сеченова — заведующим Лабораторией анализаторов.

Аркадий Израилевич написал свыше 80 работ, из которых около 70 опубликовано в печати. Важное научно-практическое значение имели его работы и изобретения по вопросам психофизиологии военного труда. Целый ряд интересных работ опубликовал он по двигательным условным рефлексам, по изучению электрических явлений в организме и по другим вопросам физиологии. Но основные научные интересы Аркадия Израилевича были связаны с разносторонним изучением функций анализаторов. В нашей стране он был одним из крупнейших специалистов по физиологии органов чувств, включившим в цикл своих исследований функции слухового, зрительного, тактильного, вкусового, обонятельного, интероцептивного и других анализаторов. Заслуженной известностью пользуются его монографии: «Сенсибилизация органов чувств» (1946) и «Вкус и обоняние» (1950). Открытые А. И. Бронштейном явления сенсибилизации в афферентных системах получили широкое признание среди специалистов по физиологии органов чувств. Большую научную ценность имеют работы А. И. по следующим вопросам: 1) пеленгование звуков, 2) влияние шумов на функции слуха, 3) физиологические принципы маскировочной окраски различных объектов, 4) механизмы регуляции внутриглазного давления, 5) особенности возбудимости и лабильности различных элементов зрительного анализатора, 6) функциональная подвижность зрительного, слухового и тактильного анализаторов, 7) взаимоотношения между возбудимостью различных анализаторов и др.

В последние годы Аркадий Израилевич успешно разрабатывал вопрос о развитии безусловно- и условнорефлекторных проявлений функций анализаторов в раннем детском возрасте, начиная с момента рождения ребенка. Аналогичные работы проводились им и на животных.



Талантливый педагог и научный руководитель, Аркадий Израилевич был воспитателем многих научных работников. Под его руководством был выполнен ряд кандидатских диссертаций.

Скромный, обаятельный человек, пытливый, требовательный, широко эрудированный ученый Аркадий Израилевич Бронштейн долго будет жить в сердцах всех знавших его лиц.

Н. В. Зимкин

ARKADY IZRAILEVICH BRONSHTEN
(1896—1958)

By *N. V. Zimkin*

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Д. А. Бирюков. Очередные задачи планирования физиологической науки.	3
И. А. Булыгин, К. Ф. Зорина-Цикина и М. П. Кульвановский. Анализ окольных афферентных путей интероцептивных рефлексов с органов таза	7
Ю. Г. Кратц. Об анализе так называемых индифферентных раздражителей по данным электроэнцефалограммы человека	16
А. И. Васильев. О парности в работе околушных желез у человека	24
М. В. Коровина. Изменения электрической активности отдельных глазных мышц, возникающие под влиянием импульсов с вестибулярного аппарата и с шейных мышц у животных разного возраста	32
Ф. П. Ведяев. О дыхательных эффектах раздражения некоторых подкорковых образований	40
Л. С. Гамбарян. К вопросу о спинальном шоке при повреждении дорзальных отделов спинного мозга	48
М. А. Неревяткина. Характеристика условных двигательных рефлексов разного типа у старых собак	56
Н. К. Сараджев. Изменения электрической активности в симпатических нервах при экспериментальном повышении кровяного давления	65
Н. А. Келарев. Электрограмма сердца при некоторых изменениях обмена веществ в сердечной ткани (нарушение гликолиза миокарда)	74
В. Г. Старцев. Рефлексы с каротидных клубочков на периодическую моторную деятельность желудка	88
А. П. Гречишкина и Я. П. Скляров. Значение нервной системы в механизме торможения желудочной секреции жиром	91
М. Л. Тараховский. Взаимодействие между ганглиолитиками и прозерином на холинореактивных структурах	97
В. П. Загрядский. Изменения содержания сахара, калия и кальция в крови и спинномозговой жидкости при гипоксемических судорогах . .	103

Методика физиологических исследований

А. Л. Бызов и М. М. Бонгард. Катодный повторитель для работы с микроэлектродами	110
Б. И. Ткаченко. К методике определения минутного объема сердца у собак	114

Из истории физиологической науки

А. А. Ухтомский. Иван Михайлович Сеченов	117
--	-----

Научные съезды и конференции

В. И. Бельтюков. Вторая Уральская конференция физиологов, биохимиков и фармакологов	119
---	-----

Некрологи

Леон Абгарович Орбели	123
Н. В. Зимкин Аркадий Израилевич Бронштейн (1896—1958)	125

CONTENTS

D. A. Biriukov. Problems to be faced in planning for physiological science	3
I. A. Bul'gin, K. F. Zorina-Tzikina and M. P. Kulvanovskiy. A study of the afferent paths for interoceptive reflexes from pelvic viscera	7
Y. G. Kratin. On analyzing so-called indifferent stimuli in terms of the human electroencephalogram	16
A. I. Vasiliev. On bilateral activity of parotid salivary glands in man	24
M. V. Korovina. Variations in the electrical activity of individual ocular muscles, induced by impulses of a vestibular origin or from neck muscles, in animals of various ages	32
F. P. Vediaev. On the respiratory effects evoked by stimulation of certain subcortical formations	40
L. S. Gambarian. Contribution to the problem of spinal shock caused by injury to dorsal quadrants of the spinal cord	48
M. A. Nereviatkina. Characteristics of different types of conditioned motor reflexes in senile dogs	56
N. K. Saradjev. Change in sympathetic nerve electrical activity accompanying experimental rise of arterial blood pressure	65
N. A. Kelareva. Variations of cardiac electrogram accompanying certain alterations in metabolism of heart tissue (impaired glycolysis of myocardium)	74
V. G. Startsev. Reflex effects from carotid bodies upon periodic gastric motility	83
A. P. Gretchishkina and Y. P. Skliarov. Role of the nervous system in the mechanism of inhibitory effect of fat upon gastric secretion	91
M. L. Tarakhovskiy. Relationship between activities of ganglionblocking drugs and proserine upon choline reactive structures	97
V. P. Zagriadskiy. Variations of sugar, potassium and calcium contents in blood and cerebrospinal fluid during hypoxaemic convulsions	103

Techniques of physiological experimentation

A. L. Byzov and M. M. Bongard. Cathode follower for work with microelectrodes	110
B. I. Tkatchenko. Technique of cardiac output determination in dogs	114

Historical notes

A. A. Ukhtomskiy. Ivan Michailovich Setchenov	117
---	-----

Scientific events

V. I. Bel'tikov. Second conference of physiologists, biochemists and pharmacologists of the Ural Region	119
---	-----

Obituaries

Leon Abgarovich Orbeli	123
N. V. Zimkin Arkady Izrailevich Bronshtein (1896—1958)	125

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

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

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

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

К рукописи должен быть приложен список литературы, который помещается в конце статьи и должен включать только тех авторов, имена которых упоминаются в тексте статьи. В список включаются в алфавитном порядке сначала русские авторы, а затем иностранные. После названия журнала или книги указываются: том, №, страница, год, например: Петрова Н. И., Физиолог. журн. СССР, 19, № 1, 137, 1953; номер тома выделяется подчеркиванием; при указании иностранных журналов следует придерживаться международной транскрипции.

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

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

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

Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи.

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

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

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

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