

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

П-1

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА



Том XLV, № 2

ФЕВРАЛЬ



И З Д А Т Е Л Ь С Т В О А К А Д Е М И И Н А У К С С С Р

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)

П-1.

ИЗМЕНЕНИЕ ЭЛЕКТРОМИОГРАММЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ТРЕНИРОВКИ ПО ПОДНЯТИЮ ТЯЖЕСТЕЙ

А. С. Степанов

Кафедра физиологии Государственного института физической культуры
им. П. Ф. Лесгафта, Ленинград

Исследование нервно-мышечного аппарата человека, деятельность которого получает значительное развитие под влиянием спортивной тренировки, имеет большое значение как для физиологии, так и для спортивной практики. Особенно ценной для анализа произвольных движений является электромиографическая методика, позволяющая судить о продолжительности и характере деятельного состояния мышц и нервных центров непосредственно во время выполнения движения.

Тренировочный процесс в поднятии тяжестей приводит, как известно, к большим изменениям в двигательном аппарате человека. Поэтому, наблюдая сдвиги в электрической реакции мышц при подъеме штанги жимом в различные периоды тренировки, можно сделать некоторые заключения об особенностях деятельности нервно-мышечного аппарата человека при подъеме больших грузов и об изменениях этой деятельности в процессе спортивной тренировки.

МЕТОДИКА

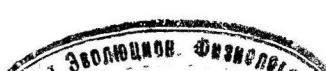
Исследовались лица, занимающиеся в секции тяжелой атлетики, и ведущие мастера спорта СССР по штанге — всего 43 человека. Регулярному наблюдению в процессе тренировки подверглись 15 человек.

Испытуемый поднимал штангу в экранированной камере. Усилители и регистрирующая аппаратура находились за ее пределами. Для отведения потенциалов действия мышц использовались электроды из серебряной пластиинки, толщиной около 0.5 мм и диаметром 5—6 мм. Электроды прикреплялись лейкопластырем к самому выпуклому месту брюшка мышцы на расстоянии 2—3 см друг от друга по длине мышечных волокон. Перед опытом кожа испытуемого в месте прикрепления электродов обрабатывалась смесью эфира со спиртом. Между электродом и кожей прокладывался слой марли, смоченный 10%-м раствором NaCl. Тонкие, многожильные провода благодаря малому весу и дополнительному прикреплению к поясу со стороны спины позволяли без особых помех передавать разность потенциалов от электродов к усилителю, не затрудняя движений штангиста. Наличие такого отведения позволяло испытуемым в условиях экранированной камеры показывать максимальный результат, какого они достигали на соревнованиях. В 7 случаях потенциалы действия мышц были зарегистрированы при установлении новых личных рекордных достижений в жиме штанги, превышающих старые на 2.5—5.0 кг.

С помощью восьмишлейфного осциллографа МПО-2 регистрировались: электромиограммы, механограмма движения штанги, механограмма движения туловища (нитка прикреплялась к поясу впереди), отметка времени (50 раз в 1 сек.). Перед каждым опытом записывался калибровочный импульс напряжением 1 мв.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнивая осциллограммы, полученные при поднимании штанги максимального веса спортсменами различных разрядов (рис. 1), можно видеть, что выжимание штанги спортсменами высокой квалификации



по сравнению со спортсменами младших разрядов сопровождается несколько меньшей электрической активностью исследуемых мышц. Наличие разницы в электромиографической картине у штангистов различной квалификации свидетельствует об изменениях в деятельности двигательного аппарата под влиянием постоянного упражнения в поднятии тяжестей.

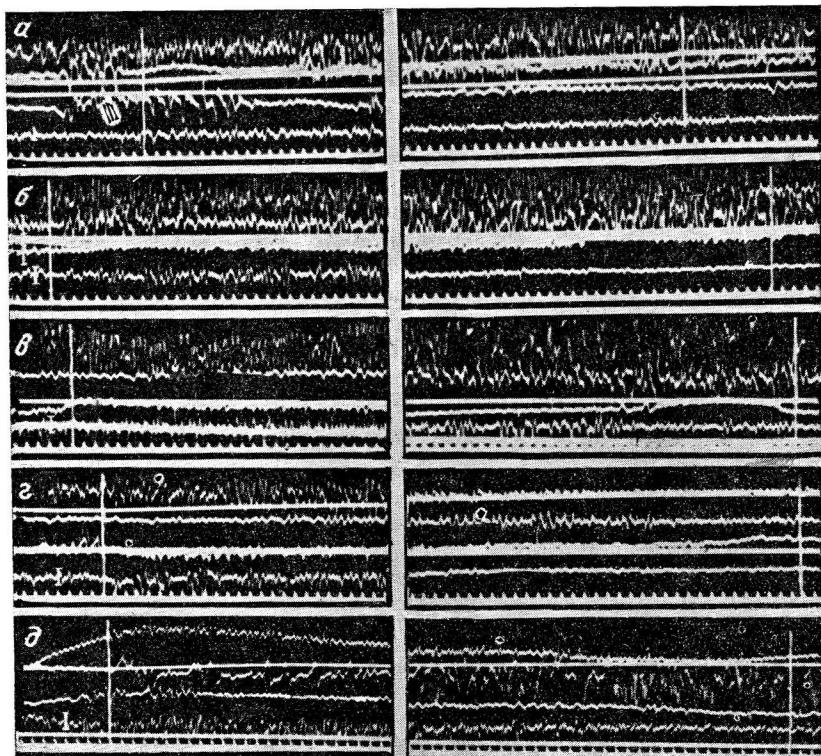


Рис. 1. Электромиограммы при выжимании штанги.

a — испытуемый М-в, новичок, вес штанги 72.5 кг; *b* — испытуемый Д-й, III спортивный разряд, вес штанги 67.5 кг; *c* — испытуемый К-н, II спортивный разряд, вес штанги 92.5 кг; *d* — испытуемый Щ-в, мастер спорта СССР, вес штанги 90 кг. Прямые горизонтальные линии — механограммы движения туловища и штанги. Внизу на всех осциллографах отметка времени (1/50 сек.). Вертикальными линиями обозначены начало и конец движения (середина осциллограммы вырезана вследствие большой длины). ЭМГ снизу вверх: наружной широкой мышцы бедра, общего разгибателя спины, длинной головки трехглавой мышцы плеча и передних волокон дельтовидной мышцы.

Более полное представление о процессе становления сдвигов в электромиографической картине можно получить, исследуя электрическую реакцию мышц одного и того же спортсмена в различные периоды спортивной тренировки. На рис. 2 представлены осциллограммы, показывающие изменение потенциалов действия мышц под влиянием тренировки по штанге. Осциллограмма *a* получена 15 XII 1955, когда М-в находился в плохой спортивной форме, не тренируясь перед этим в течение пяти месяцев. На осциллограмме *b* представлены токи действия тех же мышц через 4 месяца непрерывной тренировки. Еще через месяц интенсивной тренировки записана осциллограмма *в*. И, наконец, на осциллограмме *г*

зарегистрированы потенциалы действия мышц 21 VI 1955, когда М-в находился в отличной спортивной форме.

Из осциллограмм на рис. 2, видно, что по мере улучшения так называемой спортивной формы электрическая активность исследуемых мышц уменьшается. Изменение величин частоты и амплитуды токов действия

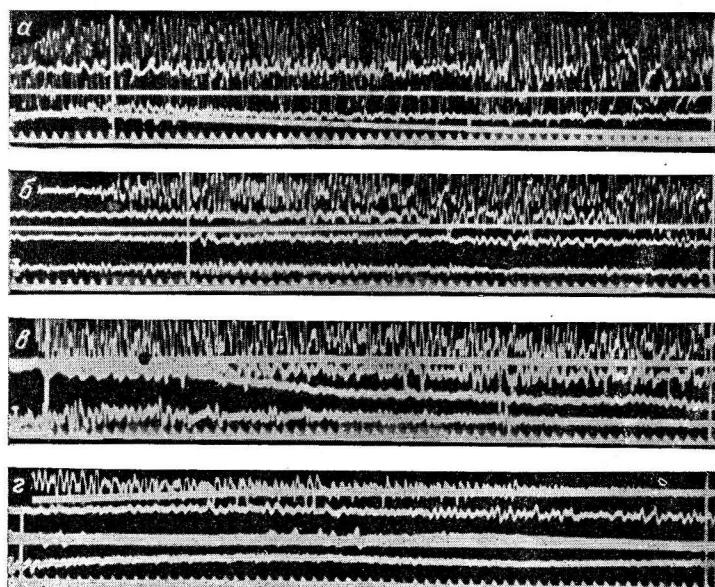


Рис. 2. Электрограммы при жиме двумя руками. Испытуемый М-в, I спортивный разряд.

а — опыт 15 XII 1955, на штанге 85 кг (81% от максимального), спортивная форма плохая; *б* — опыт 31 III 1956, на штанге 85 кг (77.2% от максимального), спортивная форма лучше; *в* — опыт 29 IV 1956, на штанге 92.5 кг (80.4% от максимального), спортивная форма еще лучше; *г* — опыт 21 VI 1955, на штанге 85 кг (81% от максимального), отличная спортивная форма.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

длинной головки трехглавой мышцы плеча и передних волокон дельтовидной мышцы, отражающих эту закономерность, представлены в таблице.

Частота и амплитуда (в мв) биотоков мышц при различной спортивной форме

Дата опыта	Спортивная форма	Поднимаемый вес штанги (в кг)	Вес штанги (в % от максимального)	Длинная головка трехглавой мышцы плеча		Передние волокна дельтовидной мышцы	
				частота	ампли-туда	частота	ампли-туда
15 XII 1955	Плохая . .	85	81	254	1427	358	2000
31 III 1956	Лучше . .	85	77.2	255	1125	345	1625
29 IV 1956	Еще лучше	92.5	80.4	236	1250	325	1642
21 VI 1955	Отличная .	85	81	230	333	250	583

¹ Частота подсчитывалась по максимальному количеству искривлений линии электромиограммы; за показатель амплитуды бралась амплитуда одного импульса максимальной величины.

Необходимо отметить, что различие в электромиограммах у спортсменов различной квалификации не так уж велико, чтобы объяснить разницу в силе, развиваемую, например, мастером спорта в тяжелом весе при выжимании 130 кг и новичком при подъеме 50 кг. Кроме того, в процессе приобретения спортивной формы в электрической активности мышц происходят гораздо большие изменения, чем наблюдаемые различия у спортсменов разной квалификации. На основании этого можно заключить, что изменения в электромиографической картине в большей степени характеризуют состояние тренированности, чем степень спортивного мастерства.

В немногочисленных литературных источниках описываются аналогичные изменения электрической реакции мышц человека, происходящие под влиянием тренировки. Лундервольд (Lundervold, 1951) отмечает небольшую, экономную электрическую активность мышц при печатании на пишущей машинке у тренированной машинистки по сравнению с нетренированной, что объясняет включением в деятельность тренированного человека меньшего количества мышечных клеток.

Различие в электрической активности мышц рук и плечевого пояса у гимнастов различной квалификации наблюдал Ю. З. Захарьянц (1954). Он пришел к выводу, что гимнасты высокой квалификации достигают лучшей координации движения во времени и пространстве на основе богатого двигательного опыта; они могут концентрировать значительное мышечное усилие в нужный момент и расслаблять свои мышцы в отдельные фазы выполнения движения.

Изменение электрической активности мышц человека под влиянием тренировки наблюдали М. Киселев и М. Маршак (1935). Электромиограмма одного и того же человека после 2 месяцев тренировки в опытах этих авторов отличалась меньшей частотой токов действия в fazu подъема груза. При опускании его токи действия возникали только в начале и конце движения, тогда как в начале тренировочного периода все движение опускания груза сопровождалось потенциалами действия. Можно предположить, что уменьшение электрической активности мышц по мере улучшения спортивной формы свидетельствует об уменьшении силы импульсов, поступающих из мотонейронов. Но, несмотря на сниженную электрическую активность, в наших опытах мышца развивала все-таки такое же напряжение, поднимала тот же груз, как и в начале тренировочного периода. Это обстоятельство может быть объяснено наличием в процессе тренировки других изменений, происходящих в нервно-мышечном аппарате и в организме в целом.

Несомненно, на фоне произошедших сдвигов, отражающих приспособление двигательного аппарата к специфической силовой деятельности при подъеме штанги, гораздо более слабые импульсы из ц. н. с. способны вызвать сокращение той же силы, что и в начале тренировочного периода.

Как уже указывалось, в электромиограмме штангиста в процессе тренировки происходит уменьшение частоты токов действия. Это обстоятельство, на наш взгляд, можно объяснить следующим образом. Как известно, кривая электрической активности мышцы при отведении кожными электродами является суммарной, обусловленной деятельностью многих и многих двигательных единиц, лежащих под электродом. Следовательно, возбуждение двигательных единиц в разном ритме будет сопровождаться увеличением частоты токов действия на суммарной электромиограмме. Напротив, более синхронное возбуждение вследствие складывания нескольких импульсов отдельных двигательных единиц в один общий потенциал приведет к уменьшению частоты токов действия. Далее, зализобразная деятельность нервно-мышечных единиц исключает появление как очень малых, так и очень больших разнокалиберных токов

действия благодаря равномерному распределению потенциалов действия от отдельных двигательных единиц на каждый суммарный потенциал электромиограммы. Это обстоятельство наряду с вышеуказанными причинами приводит к некоторому снижению амплитуды токов действия до какой-то средней величины.

Отражая повышенную способность к синхронной деятельности двигательных единиц, выжимание максимального веса находящимся в отличной спортивной форме штангистом иногда сопровождается появлением потенциалов действия удивительно ровной, правильной формы, напоминающей синусоиду. Такой случай представлен на рис. 3, где осциллограмма *a* получена при поднимании 72.5 кг, *b* и *c* — при установлении этим спортсменом нового личного рекордного достижения, равного 92.5 кг. Лучшее достижение К-на в выжимании штанги до этого опыта было 90 кг.

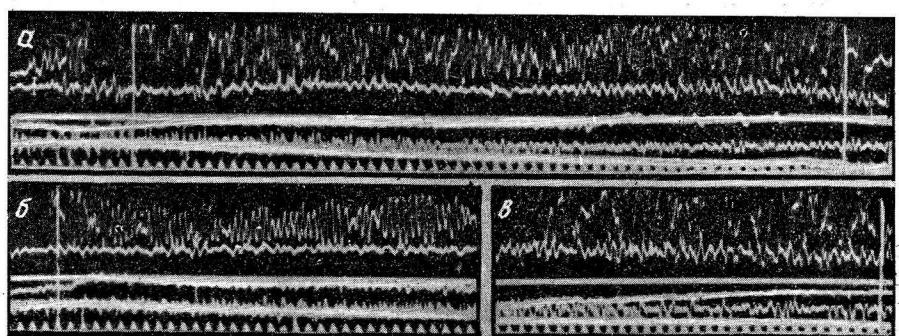


Рис. 3. Электромиограммы при выжимании штанги различного веса. Испытуемый К-н, II спортивный разряд, спортивная форма отличная (опыт 16 XII 1955).

a — при выжимании 72.5 кг; *b* — при выжимании 92.5 кг; *c* — конец осциллографии *b*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Еще большая склонность к проявлению правильного ритма токов действия мышц обнаруживается у штангистов при выжимании несколько раз за один подход веса, равного 81 % от максимального (рис. 4, *b*). В пяти случаях из восьми такое явление мы обнаружили в этом упражнении. Остальные три случая падают на выжимание максимального веса.

Необходимо отметить, что частота мышечных потенциалов действия правильной формы отличается от частоты городского тока (50 гц). На передних волокнах дельтовидной мышцы К-на (рис. 3, *b*) она равна 117 периодам в 1 сек.; на электромиограмме той же мышцы М-ва (рис. 4, *b*) частота составляет 68 периодов в 1 сек., на длинной головке трехглавой мышцы плеча — 64 периода в 1 сек. При этом правильный ритм токов действия в наших опытах встречался только или при выжимании максимального веса, или чаще при пятом выжимании веса в 80 % от максимального обязательно у спортсменов высокой квалификации (II, I разряда и мастеров спорта) и при наличии хорошей спортивной формы. Исключение составляет один случай, когда такой ритм наблюдался у новичка, правда уже тренировавшегося три месяца по штанге и раньше много занимавшегося физическим трудом. К этому нужно добавить, что величина усиления аппаратурой была снижена в несколько сотен раз. Таким образом, наличие токов действия правильной формы можно объяснить полной синхронизацией возбуждения двигательных единиц, лежа-

ших под электродом. В свою очередь, синхронное возбуждение двигательных единиц несомненно обусловлено аналогичным характером деятельности мотонейронов, от которых они получают иннервацию. На основ-

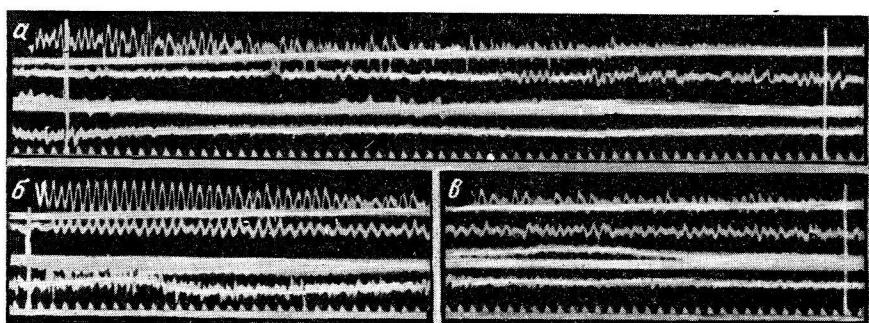


Рис. 4. Электромиограммы при повторном поднимании штанги. Испытуемый М-в, I спортивный разряд, отличная спортивная форма (опыт 21 VI 1955).

a — осциллограмма получена при выжимании 85 кг (81 % от максимального); *b* — при пятом выжимании; *c* — продолжение осциллограммы *b*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

вании этого можно сделать заключение, что повышение или понижение состояния тренированности сопровождается значительными изменениями координационных механизмов деятельности двигательных нервных центров.

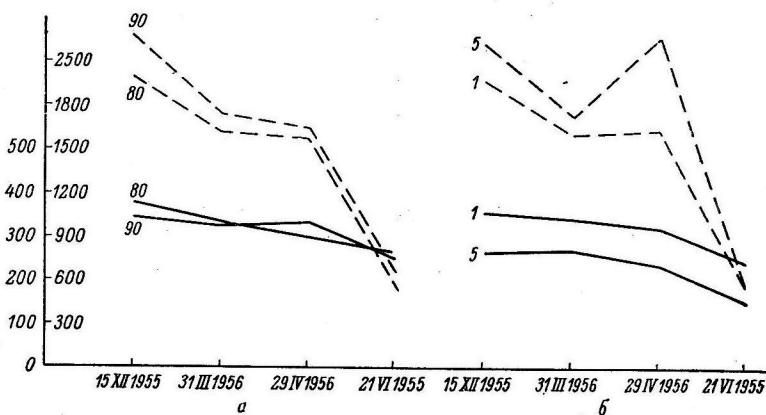


Рис. 5. Изменение частоты и амплитуды токов действия передних волокон дельтовидной мышцы. Испытуемый М-в.

a — при изменении напряжения от 80 до 90 % от максимального; *b* — при первом и пятом выжимании штанги (80 % от максимального). Сплошной линией обозначена частота, прерывистой — амплитуда. По оси ординат — частота токов действия (слева) и амплитуда в мв (справа); по оси абсцисс — даты опытов. Цифры около линий — напряжение в процентах от максимального (на *a*) и порядок подъема (1-й и 5-й) (на *b*).

Очень резко выступают различия в электромиографической картине тренированного штангиста по сравнению с нетренированным при изучении реакции нервно-мышечного аппарата на дозированное изменение напряжения мышцы и при выполнении дозированной нагрузки. Своеоб-

разные адекватные для штангиста функциональные пробы заключались в регистрации электромиограммы при поднимании веса в 80 и 90% от максимального результата, при первом и пятом выжимании за один подход веса, равного 80% от максимального результата.

Кривые на рис. 5, показывающие изменение величин частоты и амплитуды токов действия передних волокон дельтовидной мышцы М-ва, при выжимании всех весов по мере улучшения спортивной формы снижаются, отражая вышеустановленную экономизацию процесса стимулирования мышц со стороны ц. н. с. и синхронизацию деятельности двигательных единиц. Происшедшие под влиянием тренировки изменения в деятельности нервно-мышечного аппарата наряду с общим снижением кривых приводят к уменьшению величины сдвигов в электромиограмме при выполнении функциональных проб. Уменьшение в процессе тренировки сдвигов в электромиографической картине при пробе с изменением степени напряжения говорит об увеличении силы мышц, а уменьшение сдвигов между первым и пятым выжиманием указывает на возросшую работоспособность двигательного аппарата штангиста при условии большого отягощения мышц (в 80% от максимального). Вышеизложенные изменения в деятельности нервно-мышечного аппарата штангиста несомненно являются полезными и наряду с целым рядом других изменений в организме позволяют тренированному спортсмену показывать такие результаты и выполнять такие нагрузки, которые абсолютно невыполнимы не только для нетренированных, но и для недостаточно тренированных.

ВЫВОДЫ

1. На фоне целого ряда изменений в деятельности организма, происходящих под влиянием тренировки к силовой работе, увеличение тренированности организма сопровождается значительными изменениями в двигательной иннервации мышц.

2. По мере улучшения так называемой спортивной формы развитие одной и той же степени напряжения мышцы сопровождается все меньшей электрической активностью. Такие изменения свидетельствуют, по-видимому, о том, что процесс стимулирования мышц со стороны ц. н. с. под влиянием тренировки по тяжелой атлетике становится более экономным.

3. В процессе спортивной тренировки по поднятию тяжестей, способствуя увеличению силы мышц, тренируются координационные механизмы деятельности двигательных единиц, повышается способность к синхронной деятельности их при развитии мышцей максимального напряжения.

4. Уменьшение разницы в электромиограммах при выжимании веса в 80 и 90% от максимального результата указывает на увеличение силы мышц под влиянием тренировки по штанге.

5. Уменьшенные сдвиги в электромиографической картине между первым и пятым выжиманием веса в 80% от максимального свидетельствуют о повышении работоспособности штангиста.

ЛИТЕРАТУРА

- Захарьянц Ю. З. Функциональные особенности мышц плеча и плечевого пояса у гимнастов различных разрядов. Дисс. Л., 1954.
 Киселев М. и М. Маршак. Физиолог. журн. СССР, 18, № 2, 180, 1935.
 Lundsgaard I. S., Acta physiol. scand., 24, suppl. 84, Oslo, 1951.

CHANGES IN THE ELECTROMYOGRAM UNDER THE INFLUENCE OF TRAINING IN HEAVY WEIGHT LIFTING

By *A. S. Stepanov*

From the department of physiology, P. F. Lesshaft Institute of Physical Culture;
Leningrad

Training in weight lifting involves considerable changes in motor innervation of human muscle. The same degree of muscle strain can be accomplished with a decreasing intensity of electrical activity, as the athlete assumes a «good form». Stimulation of muscle by the central nervous system is thus achieved through a more economical process, based upon substantial, structural, biochemical and functional alterations within the nerve-muscle unit. Training improves the synchronization of activity of motor nerve units, due to the elaboration of mechanisms coordinating the activity of nervous centers.

РАЗВИТИЕ ФУНКЦИИ ВКУСОВОГО АНАЛИЗАТОРА У ЩЕНЯТ

B. A. Осепян

Лаборатория онтогенеза нервной системы Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР, Москва

При изучении высшей нервной деятельности у собак в онтогенезе было показано, что уже в ранний период постнатальной жизни удается выработать условные рефлексы со слухового, зрительного, кожнотактильного и обонятельного анализаторов (Майоров, 1929; Церетели, Ахметели, 1935; Барышева, 1951; Тропихин, 1951; Никитина, 1953, и др.). При этом установлена определенная последовательность в развитии функций различных анализаторов. Так, у щенят прежде всего образуются условные рефлексы на запаховые и кожнотактильные раздражители, а позже — на звуковые и световые.

В процессе образования условный оборонительный рефлекс у новорожденных животных проходит определенные стадии. Вначале реакция проявляется в общем двигательном беспокойстве щенка на условный раздражитель. Затем появляется непостоянный, перемежающийся с обще-двигательной реакцией отряхивательный рефлекс, который постепенно переходит в более или менее устойчивую отряхивательную условную реакцию (Волохов, 1956; Никитина 1953; Панченкова, 1956, и др.).

И. И. Чинка (1953) отмечает, что двигательный рефлекс тем неустойчивее и неравномернее по величине, чем моложе возраст щенка. В доступной нам литературе не удалось найти работ, посвященных становлению функций вкусового анализатора у развивающихся животных.

Целью настоящего исследования являлась попытка найти методический прием для изучения функции вкусового анализатора у щенят, а также установить сроки возникновения и особенности развития у них условных вкусовых рефлексов в раннем онтогенезе.

МЕТОДИКА

В работе использована методика оборонительных отряхивательных рефлексов, разработанная А. А. Волоховым и Г. А. Образцовой (1953). Условными вкусовыми раздражителями были вода (питьевая) и растворы вкусовых веществ различной концентрации: 5%-е растворы — сахара, поваренной соли, 0,3, 0,5, и 0,075%-е растворы соляной кислоты.

У части щенят условный раздражитель подавался в ротовую полость при помощи специальной «вливалки», помещенной на внутренней стороне щеки. У двух щенят была сделана fistула ротовой полости, куда через систему трубочек подавались вкусовые вещества.

У других щенят условный вкусовой раздражитель вводился в ротовую полость при помощи пипетки, непосредственно орошающей слизистую рта. При всех вариантах подачи условного раздражителя количество подаваемого раствора строго дозировалось в пределах 0,5—0,7 мл. Температура растворов была 38—40°.

Отряхивательный рефлекс регистрировался при помощи ртутного прерывателя и электромагнитного отметчика на кимографе.

Щенок после предварительной подготовки (накладывание электродов, прикрепление прерывателя, приложение приспособлений для подачи условного раздра-

жителя) помещался в настольную камеру, объемом 0,2 м³. Внизу передней стенки камеры укреплялся барьер, высотой около 10 см, препятствующий выплазанию щенка. Система трубок и провода от электродов прерывателя были достаточно длинными, чтобы щенок мог свободно перемещаться в камере. Растворы, подаваемые в ротовую полость через систему хлорвиниловых трубочек, дозировались при помощи микробюrette. Перед каждым опытом щенята регулярно взвешивались.

Всего под наблюдением было 17 щенков (14 — 1—6-дневных и 3 — 26-дневных). Опыты проводились до 23—51-го дня жизни щенят. Для сохранения постоянства состояния животных щенки брались в опыт всегда в одно и то же время суток.

В течение опыта обычно давалось 5—6 сочетаний условного раздражителя с подкреплением (раздражение уха животного слабым надпороговым электрическим током). Интервал между сочетаниями равнялся 2 мин. Время изолированного действия условного раздражителя, т. е. действие раствора вкусовых веществ на слизистую языка, в наших опытах не представлялось возможным учитывать, велась только регистрация момента подачи условного раздражителя. Подкрепление безусловным раздражителем производилось на 5—8-й сек. от момента подачи условного раздражителя.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При любом способе введения вкусового раздражителя щенята с первого же применения его отвечали отчетливой ориентировочной реакцией, проявлявшейся в прекращении скучения и в реакции замирания.

При выработке условного оборонительного рефлекса на воду, на 5%-й раствор сахара и 5%-й раствор поваренной соли отмечены определенные стадии. У щенят №№ 1, 2, 3 (одного помета), взятых в опыт в 3-дневном возрасте, удалось выработать условный оборонительный рефлекс на воду при введении ее в ротовую полость (при помощи пипетки). Первые условные реакции в виде общих движений появились соответственно на 14, 17-й дни жизни на 53—52-м сочетаниях. Щенок, у которого первые проявления условного рефлекса вырабатывались на 17-й день, в течение 3 предшествующих дней в опыт не брался из-за болезни.

Появление условного оборонительного рефлекса в форме отряхивательной реакции у этих щенят наблюдалось соответственно на 33, 22, 23-й дни после рождения на 143, 75, 97-м сочетаниях. На ранних возрастных этапах условный рефлекс был очень непрочным, его упрочнение шло индивидуально у различных щенят. У щенят данной группы относительное упрочнение рефлекса происходило в сроки от 25 до 50 дней.

Другая группа щенят (№№ 10, 11, 12 и 13) брались в опыт с первого дня жизни, а щенок того же помета № 14 — с 5-го дня. В этой серии наблюдений условный раздражитель подавался в ротовую полость через систему трубок из микробюrette при помощи «вливалки». У всех щенят данной группы безусловный оборонительный рефлекс на раздражение электрическим током выражался обычно в общедвигательной реакции и весьма редко в отряхивании. Реакция эта выражалась в усилении скучения, в беспорядочных движениях.

Наличие такой реакции, очевидно, объясняется тем, что в дополнение к необходимым приспособлениям (наклеивание ртутного прерывателя между ушными раковинами, прикрепление электродов) на голове щенка при помощи пращевидной повязки укреплялась «вливалка». Это подтверждалось тем, что как только была снята «вливалка» безусловная реакция на раздражение слабым надпороговым электрическим током проявлялась в виде отряхивания.

Первые условные реакции у щенят №№ 10, 11, 12, 13 появились соответственно на 19, 16, 17-й дни жизни (на 54, 34, 39, 41-м сочетаниях). У щенка, взятого в опыт с 5-го дня, условная общедвигательная реакция впервые обнаружилась на 18-й день постнатальной жизни (на 40-е сочетание). Относительное упрочнение условного двигательного рефлекса отмечалось у щенка № 10 на 19-й, у щенка № 13 — на 17-й, у щенка № 12 — на 18-й день постнатальной жизни. У щенков №№ 11 и 14 упрочнения

условного рефлекса до 29-го дня жизни не наблюдалось. Условный оборонительный рефлекс у щенят этой группы до конца наблюдений (22—23-го дня) также проявлялся в виде общего двигательного беспокойства.

Условный оборонительный рефлекс у щенят, взятых в опыт с 26-го дня (№№ 15, 16, 17), вырабатывался значительно быстрее. У младшей группы (1—5-дневного возраста), как было указано выше, условная реакция впервые появлялась на 34—54-м сочетаниях, в то время как у старшей группы (26-дневных), она появлялась на 5—14-м сочетаниях.

Образование условных рефлексов у 26-дневных щенят отличалось рядом особенностей. У них не удалось отметить стадии общедвигатель-

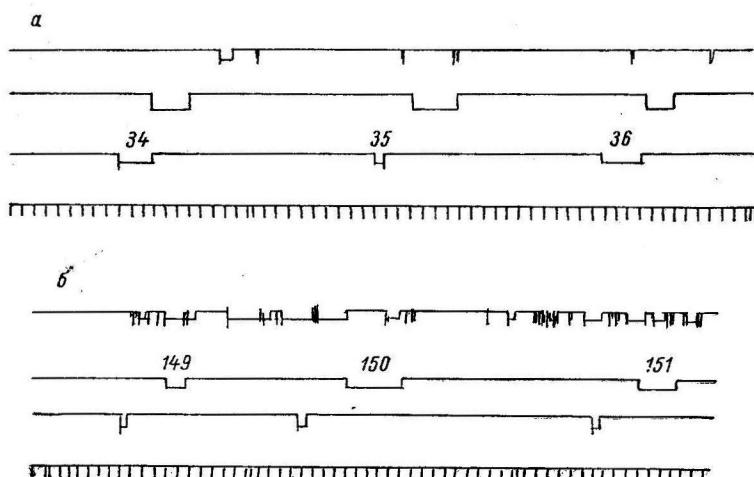


Рис. 1. Образование условного отряхивательного рефлекса на 5%-й раствор сахара у щенка в возрасте 14 дней (а) и упрочнение этого рефлекса в возрасте 42 дней (б).

Сверху вниз: отряхивательная реакция, отметка безусловного раздражителя (тока), отметка условного раздражителя, отметка времени (в секундах). Цифры — номера сочетаний.

ной условной реакции. Самые первые проявления условного рефлекса выражались в отряхивании. У щенят же младшего возраста стадия общедвигательной реакции является довольно длительной и ярко выраженной.

У третьей группы щенят (№№ 5, 6, 7, 8) одного помета, взятых в опыт с 6-дневного возраста, было изучено образование условных оборонительных рефлексов на другие вкусовые вещества. В качестве условных раздражителей были применены 5%-й раствор сахара, 5%-й раствор поваренной соли и 0.3, 0.5 и 0.075%-е растворы соляной кислоты.

Условный раздражитель у щенков №№ 5, 6, 7 подавался при помощи пипетки в рот, а у щенка № 8 вводился через фистулу ротовой полости. У последнего условный оборонительный рефлекс на введение через фистулу 5%-го раствора сахара вырабатывался с большим трудом и был слабо выражен. Безусловный же рефлекс был хорошо выражен в форме отряхивания, реже в виде общедвигательной реакции. Однако срок проявления слабо выраженного условного рефлекса у этого щенка в общем совпадает с таковым у щенят, которым условный раздражитель подавался в рот с помощью пипетки. Первый вкусовой условный оборонительный рефлекс в виде слабо выраженной общедвигательной реакции у него появился на 14-й день жизни, а первые слабые рефлекторные движения головы, напоминающие отряхивание, появились на 23-й день; условный отряхивательный рефлекс у этого щенка не упрочился до 42-го

дня жизни. Условная реакция проявлялась в опыте не больше 2 раз при шестикратном сочетании, в то время как у щенка № 5, у которого раздражитель подавался при помощи пипетки, условная отряхивательная реакция в 23—30-дневном возрасте проявлялась в отдельные опытные дни во всех сочетаниях (рис. 1).

Какой-либо существенной разницы в процессе выработки условного оборонительного рефлекса в зависимости от применения двух методических приемов у щенят в возрасте 26 дней не наблюдалось, у младших же щенят отмечено влияние методического приема на упрочение и характер ответной реакции. Так, у щенка № 8 условный рефлекс не упрочился до 44-го дня. Возможно, что здесь имели значение индивидуальные особенности щенка.

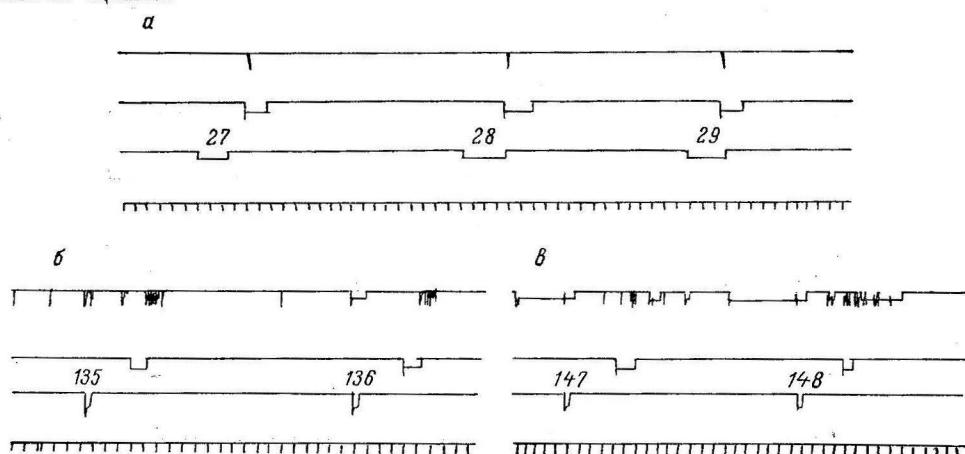


Рис. 2. Выработка и упрочение условного отряхивательного рефлекса на 5%-й раствор поваренной соли у щенка № 6.

a — отсутствие реакции в возрасте 13 дней; *б, в* — наличие и упрочение отряхивательной условной реакции в возрасте 34 и 40 дней.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Условный отряхивательный рефлекс на 5%-й раствор поваренной соли у щенят вырабатывался в общем так же, как и на раздражение водой и 5%-м раствором сахара. У щенка № 6 первый оборонительный рефлекс в виде общедвигательной реакции появился на 13-й день, а относительное упрочение условного отряхивательного рефлекса наступило только с 34-го дня постнатальной жизни (рис. 2).

У щенка № 7 условный отряхивательный рефлекс на 5%-й раствор поваренной соли выработался в возрасте 28 дней. У этого щенка в качестве дифференцировки был применен 5%-й раствор сахара. Дифференцировка выработалась сравнительно быстро (в 33—40-дневном возрасте).

Таким образом, все приведенные выше данные показывают, что условная реакция в виде общего двигательного беспокойства у щенят появляется на 14—19-й день, а в форме четкого отряхивания на 22—40-й дни постнатальной жизни.

По данным Г. М. Никитиной (1953, 1956), условная оборонительная реакция в виде беспокойства появляется у щенят на запах в возрасте 15—17 дней, на звук — 17—20 и на свет — 30—36 дней. У щенков, как известно, прозревание и открытие слуховых путей наступает только на 10—15-й день жизни. Обонятельный же и вкусовой анализаторы к моменту рождения достигают значительной зрелости. Таким образом, на примере выработки условных оборонительных рефлексов на обонятельные и вку-

совые раздражители подтверждается взгляд (Волохов, 1956), что с физиогенетически более древних и в большей степени необходимых в первые дни после рождения анализаторов ориентировочный и условный рефлексы возникают в более ранние сроки, нежели с других анализаторов.

ВЫВОДЫ

1. Ориентировочная реакция на вкусовые раздражители обнаруживается у щенка с 1-го дня жизни.
2. Условный общедвигательный рефлекс с вкусового анализатора на воду, 5%-й раствор сахара и 5%-й раствор поваренной соли у щенка впервые вырабатывается на 14—19-й дни постнатальной жизни.
3. Для выработки условного отряхивательного рефлекса с вкусового анализатора требуется тем меньше сочетаний, чем старше щенок. У щенят, взятых в опыт с 1—6-го дня от рождения, он вырабатывается на 22—23-й день жизни, после 40—50 сочетаний; у введенных в опыт с 26-го дня жизни — после 5—14 сочетаний. Упрочение условного отряхивательного рефлекса происходит в более поздние сроки. Дифференцирование вкусовых раздражителей наблюдается к 33—40-му дню.
4. В процессе выработки условного рефлекса на вкусовые раздражители последовательно обнаруживаются три стадии: а) общедвигательная реакция, б) неустойчивый отряхивательный рефлекс, в) устойчивый, специализированный отряхивательный рефлекс.

ЛИТЕРАТУРА

- Барышева Л. М., Журн. высш. нервн. деят., 1, 2, 226, 1951.
 Волохов А. А. Итоговая конф. инст. норм. и патолог. физиолог. АМН СССР. Тез. докл., М., 1956.
 Волохов А. А. и Г. А. Образцова, Бюлл. экспер. биолог. и мед., 36, в. 3, № 9, 1953.
 Майоров Ф. П., Арх. биолог. наук, 29, 3, 341, 1929.
 Никитина Г. М. Конф. молодых научн. работн. инст. физиолог. АМН СССР. Тез. докл., 3, М., 1953; Журн. высш. нервн. деят., 6, 1, 127, 1956.
 Панченкова Э. Ф. Совещ. по вопросам эволюц. физиолог. нервн. сист. Тез. и реф. докл., Л., 1956.
 Трошихиин В. А. 14-е совещ. по пробл. высш. нервн. деят. Тез. докл., 42, М., 1951.
 Церетели М., Ахметели, Тр. инст. экспер. биолог. при Тифлисском гос. унив., 1, 228, 1935.
 Чинка И. И., Тр. инст. физиолог. им. И. П. Павлова АН СССР, 2, М.—Л., 1953.

Поступило 26 VI 1957.

DEVELOPMENT OF FUNCTION OF THE GUSTATORY CHEMICAL ANALYSOR IN PUPPIES

By V. A. Osepian

From the laboratory of comparative ontogenesis of the nervous system,
 Institute of Normal and Pathologic Physiology Moscow

The method of conditioned reflexes has been used for tracing the development of functions of the gustatory analyzor. An orienting response to gustatory stimuli can be elicited as early as on the first day of life. As the animal grows older, fewer reinforcements are required for the formation of a conditioned grooming response based upon gustatory stimulation (20 to 50 reinforcements, if conditioning is started when puppies are aged 1—6 days, 5 to 14 combinations when animals are 26 days or older). Three successive stages may be distinguished in the elaboration of a gustatory reflex: a) a generalized motor reaction, b) an unstable grooming reflex, c) the regular specialized response.

К ВОПРОСУ О ВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ДЫХАНИЯ И СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ЩЕНЯТ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Е. Г. Новикова

Лаборатория онтогенеза нервной системы Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР, Москва

Изучение деятельности вегетативных систем в возрастном аспекте может способствовать выяснению вопроса о развитии нервных влияний на эти системы.

Внимание исследователей чаще всего привлекали такие первостепенно важные для организма функции, как дыхание и сердечная деятельность. В частности, в ряде исследований на животных (собаках) указывалось на постепенное уменьшение с возрастом частоты дыхательных движений и сокращений сердца (Аршавский, 1936; Еникеева, 1951, 1954, 1955). П. М. Трошихина (1953) отмечает ряд стадий учащения дыхания в онтогенезе у щенят. Однако для животных в этих опытах не создавалось достаточно необходимых физиологических условий. В то же время указанные в работе особенности дыхания в определенные возрастные периоды представляют интерес, так как говорят о влиянии включающихся новых афферентных систем на дыхание.

Ряд физиологических сдвигов, наблюдающихся у незрелорождающихся животных в 12—18-дневном возрасте, описан и в других работах (Розанова, 1937; Аршавский, 1938; Вул, 1946; Деканосидзе, 1955; Koldovský, Křebešek, Křečková a. Míkuláš, 1953).

В период, соответствующий прорезанию, у незрелорождающихся животных происходят и значительные биохимические изменения (Пигарева, 1947; Борсук, 1948; Креис, Пигарева, Четвериков и Помазанская, 1952; Касавина, 1955).

Кроме того, по данным ряда авторов, некоторые физиологические сдвиги наблюдаются и на 2—3-й дни жизни незрелорождающихся животных (Михалева, 1947; Gan, 1953).

В свете приведенных работ представляет интерес дальнейшее параллельное изучение особенностей дыхания и сердечной деятельности в указанные возрастные периоды, характеризующиеся значительными физиологическими и биохимическими изменениями. Не меньший интерес представляет сопоставление возрастных особенностей функционирования дыхательной системы и сердца с данными о постепенном морфологическом и функциональном развитии в онтогенезе высших отделов центральной нервной системы.

МЕТОДИКА

Исследования проведены на 15 щенятах из трех пометов в условиях хронических опытов.

В качестве показателя функционального состояния дыхательного аппарата служили дыхательные движения грудной клетки, регистрируемые пневматически или в ряде опытов с помощью специального пьезодатчика на осциллографе. Деятельности сердца судили по электрокардиограмме, которая регистрировалась на электрокардиографе ЭКП-4 или осциллографе с чернильно пишущей установкой.

В первый раз щенки брались в опыт сразу же после рождения, в последующем — но 2 раза в день в одно и то же время, обычно через 20—30 мин. после кормления. На боковую поверхность грудной клетки щенка укрепляли резиновую манжетку или пьезокристалл для регистрации дыхательных движений, а на лапки — электроды (серебряные пластинки, размером $5 \times 10 \text{ mm}^2$) для отведения ЭКГ. Через 5—10 мин.,

когда щенок успокаивался, начиналась регистрация. Опыт длился 30—40 мин. Исследования проводились в экранированной камере в строго постоянных условиях, при температуре окружающей среды 18—20°.

Частоту дыхания определяли по пневмограмме 6—8 раз за опыт. В отрезки времени, равные одной минуте, высчитывалась средняя величина частоты дыхания за каждый опытный день, а при пневматической записи принималась во внимание также форма дыхательной кривой.

Съемку ЭКГ (в трех отведениях) производили 4—5 раз в течение опыта и находили среднюю величину сердечного ритма за опыт. Кроме того, при регистрации ЭКГ учитывали интервалы PQ , QRS и QT , характеризующие скорость проведения импульсов в предсердиях и желудочках, и вольтаж, т. е. высота зубцов PR и T и глубина зубцов S и Q в случае их наличия.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Проведенные исследования показывают, что в первые 30—60 мин. после рождения у щенят ритм дыхания равен 26—37 в 1 мин.,¹ а ритм сердечной деятельности — 176—231 в 1 мин. (рис. 1, *a* и 2, *a*). К концу 1-го, началу 2-го дня дыхательный и сердечный ритмы увеличиваются соответственно до 40—71 в 1 мин. и 215—245 в 1 мин. (рис. 1, *b* и 2, *b*), сохраняясь на этом уровне в течение 2—3-го дня, а затем — на 3—4-й день — начинают снижаться ритм дыхания до 26—37 в 1 мин. и частота сердечных сокращений до 171—217 в 1 мин. (рис. 1, *c* и 2, *c*). С 5—8-го дня частота дыхательных движений становится равной 25—30 в 1 мин., а сердечных сокращений — 145—188 в 1 мин. (рис. 1, *g* и 2, *g*).

На 11—14-й день жизни щенят ритм дыхания и сердечной деятельности вновь повышается — частота дыхания до 40—45 в 1 мин., частота сердцебиений до 192—253 в 1 мин. (рис. 1, *d* и 2, *d*).

С 16—19-го дня жизни ритм дыхания у щенят снижается до 29—34 в 1 мин., а ритм сердечной деятельности — до 166—187 (рис. 1, *e* и 2, *e*). Снижение частоты дыхательных движений и сокращений сердца продолжается до 29—34-дневного возраста.

Особенности изучаемых ритмов в 1-й месяц жизни щенка представлены на рис. 3. На уровне 24—35 в 1 мин. (дыхание) и 158—180 в 1 мин. (сердце) ритмы дыхания и сердечной деятельности держатся до 58—64-го

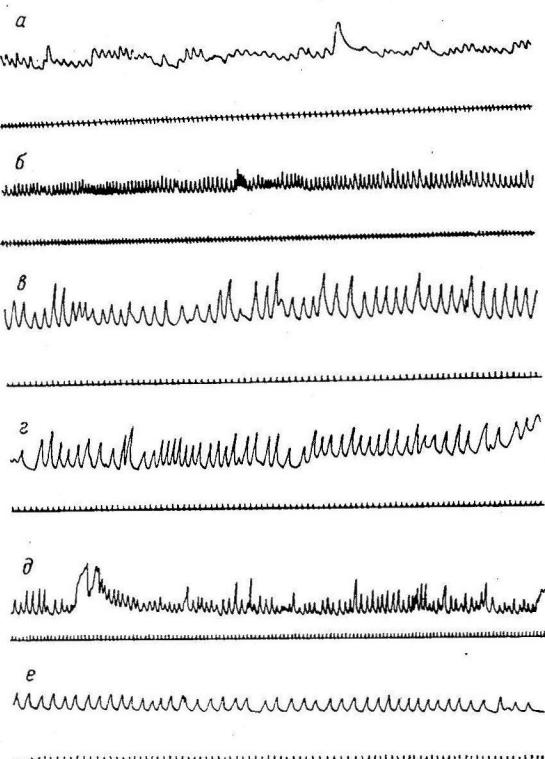


Рис. 1. Изменения дыхательной кривой у щенка № 3 в ранний период постнатального онтогенеза. Дни жизни щенка: *a* — 1-й, *b* — 2-й, *c* — 4-й, *d* — 8-й, *e* — 19-й. Сверху вниз: пневмограмма, отметка времени (в секундах).

¹ Первая цифра относится к одному из 15 щенков, у которого среднего частота дыхательных движений и сердцебиений в данном опыте была наименьшая; вторая цифра — к тому щенку, у которого значение изучаемых ритмов было наибольшим.

дня жизни щенят, когда дыхание заметно урежается до 22—26 дыхательных движений в 1 мин., а частота сокращений сердца снижается до 120—136 в 1 мин., в дальнейшем значительно не изменяясь до четырехмесячного возраста. С 2—2½ месяцев мы могли отметить появление у щенят

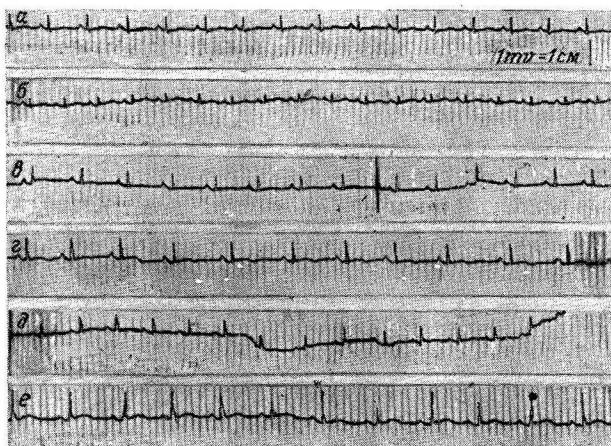


Рис. 2. Возрастные изменения ЭКГ у щенка № 3 в раннем возрасте.

Дни жизни щенка: *а* — 1-й, *б* — 2-й, *в* — 3-й, *г* — 6-й, *д* — 12-й, *е* — 21-й.

выраженной дыхательной аритмии (рис. 4), что совпадает с данными, полученными в этом направлении другими авторами (Аршавский, 1936, 1938, 1948; Еникеева, 1951, 1954, 1955).

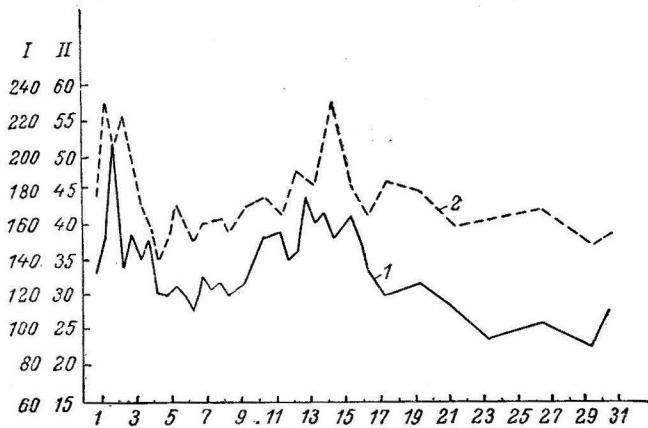


Рис. 3. Изменения частоты дыхательных движений (1) и сердечных сокращений (2) у щенка № 1 в течение 1-го месяца жизни.

По оси ординат *I* — частота сердечных сокращений, *II* — частота дыхания; по оси абсцисс — возраст щенка в днях.

Если обратить внимание на форму дыхательной кривой, то оказывается, что с возрастом она изменяется. Пневмограммы показывают, что в раннем возрасте длительность инспираторной фазы дыхания значительно меньше, чем фазы экспирации. Соотношение между длительностью вдоха,

выдоха в этот период определяется, как 1 : 3, реже 1 : 2. При этом вдох резко переходит в выдох.

По мере дальнейшего совершенствования дыхательной функции с возрастом вдох начинает плавно переходить в выдох. Меняется и соотношение между длительностью вдоха и выдоха. Если в первые дни жизни оно равнялось 1 : 3, то к 40-дневному возрасту составляет 1 : 2, а к 60 дням вдох по длительности в среднем становится равным выдоху (рис. 5).

Кроме того, в наших опытах мы часто наблюдали у щенят в ранний период постнатального онтогенеза экспираторные паузы, длительностью от 4 до 12 сек. Параллельная регистрация в ряде опытов дыхательной кривой и сердечного ритма с помощью осциллографа дала возможность показать, что во время этих пауз частота сердечных сокращений заметно уменьшалась с первого же

дня жизни щенят (рис. 6). Интенсивность замедления несколько возрастила с 3—4-го дня от рождения (от 4—9% в первые два дня жизни до 13—24%, что соответствует пределу колебаний сердечного ритма в периоды вдоха и выдоха у взрослых собак). Степень замедления не зависела от длительности пауз; при кратковременных паузах (4 сек.) могло наблюдаться выраженное замедление (24%), а при длительных (12 сек.) — сравнительно небольшое (7%). Замедление было наиболее значительным, если пауза наступала после повышенной двигательной активности животного (до 35%, рис. 6, e).

На основании анализа ЭКГ обнаружено, что время атриовентрикулярного проведения, время охвата возбуждением мускулатуры желудочек и длительность щенят до трех-четырехмесячного возраста увеличивались (интервал PQ от 0.06—0.75 до 0.08—0.1 сек., интервал QRS от 0.015 до 0.04—0.05 сек., интервал QT от 0.15—0.19 до 0.175—0.2 сек. в зависимости от продолжительности сердечного цикла).

Изменялся и волтаж зубцов ЭКГ. P_2 от 0.15—0.2 mV в течение первых 2 месяцев уменьшался до 0.1—0.15 mV к четырехмесячному возрасту.

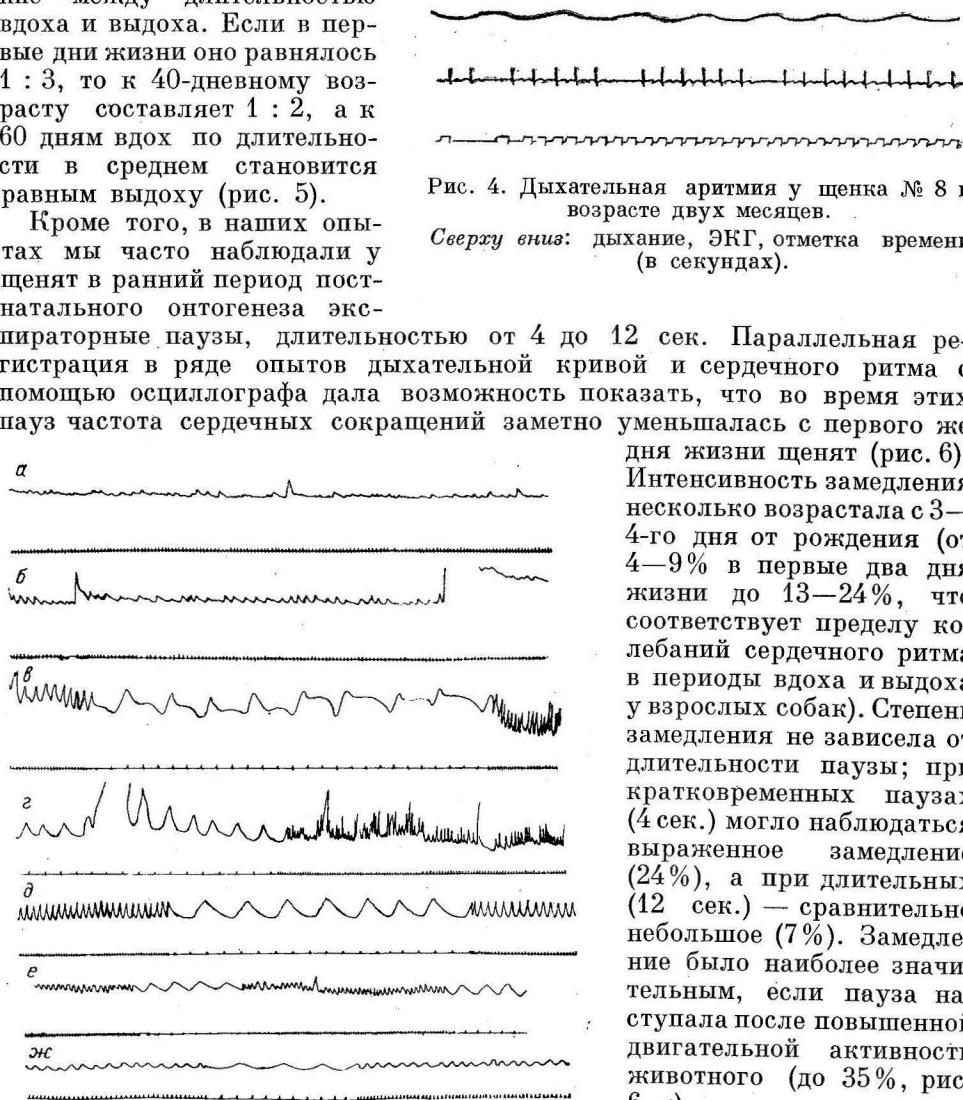


Рис. 5. Характер дыхания в различные периоды постнатального онтогенеза у щенка № 7.
Дни жизни щенка: а — 1-й, б — 3-й, в — 7-й, г — 14-й, д — 29-й, е — 41-й, ж — 62-й. Сверху вниз: пневмограмма, отметка времени (в секундах).

ность систолы от первых дней после рождения до трех-четырехмесячного возраста увеличивались (интервал PQ от 0.06—0.75 до 0.08—0.1 сек., интервал QRS от 0.015 до 0.04—0.05 сек., интервал QT от 0.15—0.19 до 0.175—0.2 сек. в зависимости от продолжительности сердечного цикла).

Изменялся и волтаж зубцов ЭКГ. P_2 от 0.15—0.2 mV в течение первых 2 месяцев уменьшался до 0.1—0.15 mV к четырехмесячному возрасту.

Кроме того, у трех щенят P_2 от 0.15 mV в первые дни увеличивался до 0.2 mV к 11—15 дням и вновь уменьшался до 0.15—0.1 в последующие дни. P_1 и P_3 от 0.01 mV уменьшались до 0—0.05 mV.

Зубец R с возрастом увеличивался: R_2 от 0.4—0.5 до 1—1.2 mV; R_1 от 0.1—0.2 до 0.4—0.8 mV; кроме того, R_1 у 5 щенят вначале был на-

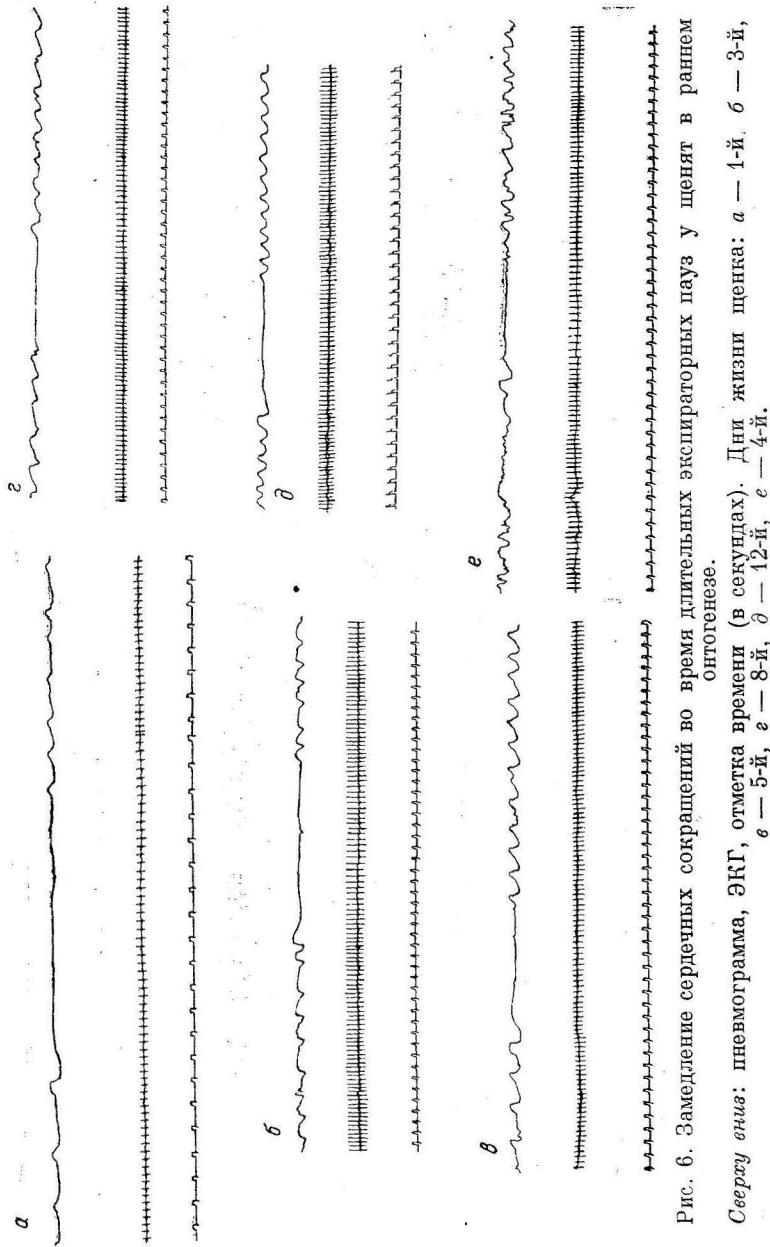


Рис. 6. Замедление сердечных сокращений во время длительных экспираторных пауз у щенят в раннем онтогенезе.
Сверху вниз: пневмограмма, ЭКГ, отметка времени (в секундах). Дни жизни щенка: α — 1-й, β — 3-й,
 ϵ — 5-й, δ — 8-й, θ — 12-й, ϵ — 4-й.

правлен вниз до 0.3 mV, к 19 дням R_1 становится положительным (0.1—0.2 mV), изменяясь в дальнейшем описанным образом. R_3 от 0.25—0.4 mV уменьшается до 0.2—0.3 mV.

Зубец Q непостоянен, обычно он появлялся у щенят с 5—17-го дня жизни; Q_2 увеличивался к 3—4 месяцам от 0.1—(−0.05) до 0.25 mV; Q_1 и Q_3 — от 0—0.1 до 0 (0.05).

Зубец S , наблюдавшийся только в первые 8 дней жизни, также был непостоянен, изменяясь от первого к восьмому дню жизни следующим образом: S_2 от 0.25 до 0.1; S_1 от 0.4 до 0.15; S_3 от 0.1 до 0.05 мВ.

Зубец T_2 обычно незначительно увеличивался к тридцатидневному возрасту (от 0.1—0.25 до 0.2—0.4), с 60—70-го дня уменьшался до 0.1—0.15 мВ. T_1 колебался в пределах 0—0.2 до 2 месяцев, затем уменьшался до 0—0.1 мВ. T_3 от 0 до 0.1 в первые дни возрастал к 12—14 дню до 0.2, с 45—48-го дня уменьшался до 0—0.15—0—0.1 мВ.

Принимая во внимание соотношение зубцов R_1 и S_1 и от части R_2 и R_3 , предположительно можно говорить о правом типе ЭКГ у щенят в раннем постнатальном онтогенезе. В ряде случаев можно было отметить сдвиг к правому типу, поскольку главное отклонение в первом отведении было направлено вниз. С возрастом правограмма заменялась нормограммой. Однако это вопрос сложный и делать в этом направлении окончательный вывод на основании нашего материала мы не можем.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Касаясь вопроса об обнаруженных в раннем постнатальном онтогенезе периодах учащения дыхательного и сердечного ритмов, следует отметить, что немалую роль в их происхождении играет афферентная импульсация.

А. П. Крючковой (1947) показано, что установление высокого дыхательного ритма у новорожденных щенят происходит только после полного расправления легких. Очевидно, учащение дыхания и сердечной деятельности, отмечающееся к концу 1-го или 2-го дня жизни щенят, связано с афферентной импульсацией, возникающей в результате расправления новых легочных альвеол.

С 3—4-го дня от рождения у щенят в наших опытах наблюдалось понижение ритмов дыхания и сердечной деятельности. Причину этого мы также склонны видеть в особенностях афферентной импульсации, а именно, в резком возрастании чувствительности кожи с 3—4-го дня жизни щенят (Волохов, 1941). В специальной серии наших опытов (Новикова, 1957) выяснилось, что действие звуковых раздражений у щенят 5—12-дневного возраста вызывает преимущественно замедление дыхательных движений и сокращений сердца. Можно предположить, что в первые дни жизни такую же реакцию со стороны дыхания и сердечной деятельности вызывают импульсы с кожных рецепторов.

С 12—14-го дней жизни щенят звуковые раздражения в упомянутой выше серии опытов начинают вызывать учащение изучаемых ритмов. Очевидно, в связи с усиленной импульсацией с новой афферентной системы (зрительный анализатор) и находится второй период учащения, совпадающий по времени с прозреванием животных.

Анализ пневмограмм и ЭКГ, полученных в опытах, показывает постепенное снижение по мере онтогенетического развития дыхательного и сердечного ритмов щенят переход к более спокойному и плавному дыханию у старших животных (полуторадвухмесячного возраста), совершенствование сердечной деятельности, о чем свидетельствует изменение зубцов ЭКГ.

С другой стороны, в ряде исследований показано, что с возрастом происходит морфологическое и функциональное созревание высших отделов центральной нервной системы. Согласно данным Э. Э. Гартье (1903 а и б) и Т. И. Деканосидзе (1955), в ранние сроки после рождения щенят в коре головного мозга еще происходят процессы дифференцирования ее структуры, в частности, усложняется строение нейронов, увеличивается количество ассоциативных нервных клеток, мизелизируются нервные волокна. Эта дифференцировка заканчивается к 1—1½ месяцам жизни щенят. Соответственно этому развиваются и функциональные способности коры головного мозга. Все менее значительной становится иррадиация процесса возбуждения при действии раздражителей; наряду с становлением замыкательной функции коры развивается процесс внутреннего торможения (Розенталь, 1930; Трошихин, 1952, 1953; Краснов, 1953; Чинка, 1953; Клещкова, 1953; Никитина, 1954; Худорожева, 1954).

Таким образом, наблюдавшееся в наших опытах совершенствование дыхания и сердечной деятельности в онтогенезе идет параллельно с морфологическим и функциональным созреванием коры головного мозга, которое и обуславливает все большее регулирующее влияние на вегетативные функции.

В связи с особенностями регулирующих механизмов в онтогенезе важно подчеркнуть один факт, не отмеченный ранее в литературе, а именно, — замедление сердечного ритма во время длительных экспираторных пауз, часто наблюдавшееся в наших опытах у щенят в раннем возрасте и связанное, по-видимому, с существованием тонического возбуждения в центрах vagusной иннервации сердца. Правда, существует

мнение (Аршавский, Еникеева и др.), что у щенят в возрасте до $2\frac{1}{2}$ месяцев отсутствуют вагусные влияния на деятельность сердца. Мы наблюдали, что длительные дыхательные паузы (6—12 сек.) закономерно сопровождались в наших опытах замедлением сердечного ритма с первого же дня жизни щенят. Наличие этого замедления трудно объяснить, если признать справедливым положение о совершенном отсутствии влияний на сердце из центров вагусной иннервации.

Некоторые авторы уже давно высказывали мнение о том, что возбудимость «задерживающего» центра существует у щенят при рождении, но оказывается настолько пониженной, что эти центры способны оказывать влияние на сердце только в тех случаях, когда в силу тех или иных условий (сдавление черепа, накопление CO_2 в крови) наступает их резкое возбуждение (Гартье, 1903а и б). Того же мнения придерживается О. А. Михалева (1947, 1956), которая обнаружила тонус блуждающих нервов у щенят не только в первые дни жизни, но даже у эмбрионов за 2—3 дня до рождения.

Поскольку центры блуждающих нервов у новорожденных животных обладают пониженным тонусом, дыхательная аритмия у молодых животных отсутствует при спокойном дыхании. Если же за выдохом не следует обычного вдоха, некоторое накопление углекислоты в крови обусловливает возникновение возбуждения в центрах вагусной иннервации сердца. Функционирование же с первого дня жизни животных «задерживающих» волокон и их окончаний доказано многими авторами (Bochefontaine, 1877; Тарханов, 1879; Langendorff, 1879; Confejean, 1889; Heinrichius, 1889; Meyer, 1893; Гартье, 1903а, б).

С другой стороны, в работе Гартье есть указание на быструю истощаемость «задерживающих» центров при раздражении их электрическим током. Следовательно, можно допустить быстрое утомление этих, еще несовершенных центров, которые перестают оказывать влияние на сердце, в результате чего сердечный ритм быстро, часто даже к концу дыхательной паузы, восстанавливается до исходного уровня.

Таким образом, наш материал согласуется с выводами тех авторов (Гартье, Михалева), которые признают возможность влияний из центров блуждающих нервов на сердце с первых дней жизни животного. Тонус этих центров, однако, в раннем возрасте является незначительным.

ВЫВОДЫ

1. В раннем постнатальном онтогенезе у щенят наблюдаются два периода учащения дыхательного и сердечного ритмов. В 1-й период — на 2—3-й день от рождения — дыхание учащается с 26—37 до 40—71 в 1 мин., а сердечный ритм — с 176—231 до 215—245 в 1 мин., снижаясь к 5—6-му дню до 25—30 в 1 мин. (частота дыхания) и до 145—188 в 1 мин. (частота сердечных сокращений). На 10—15-й день (2-й период) дыхание вновь учащается до 40—45 в 1 мин., а сердечный ритм — до 192—253 в 1 мин. Затем происходит постепенное снижение частоты дыхательных движений и сокращений сердца до 22—26 в 1 мин. (частота дыхания) и 120—136 в 1 мин. (частота сердцебиений) к полутора-двухмесячному возрасту.

Учитывая особенности функционирования тактильного, слухового и зрительного анализаторов в онтогенезе, можно думать, что наблюдаемые периоды учащения связаны с влиянием на дыхание включающихся афферентных систем.

2. В первые 2—3 недели жизни у щенят часто наблюдаются длительные экспираторные паузы, во время которых замедляется сердечный ритм (на 9—24%). Это свидетельствует о возможности влияний на сердце из центров вагусной иннервации с первых же дней постнатального онтогенеза.

3. Наряду с замедлением ритма дыхания с возрастом изменяется его характер, дыхательные движения становятся более плавными. Наблюдаются ряд возрастных изменений и в характере ЭКГ.

Совершенствование к полутора-двухмесячному возрасту дыхательной и сердечной функций позволяет видеть постепенное развитие регулирующих эти функции механизмов подкорковой области и коры головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А. Нервная регуляция сердечно-сосудистой системы в онтогенезе. М., 1936; Усп. совр. биолог., 8, 303, 1938; Журн. общ. биолог., 9, 1, 31, 1948.
- Борсук В. Н., ДАН СССР, 59, № 2, 397, 1948.
- Волохов А. А., Физиолог. журн. СССР, 30, в. 2, 147, 1941.
- Вул И. М. Нервная деятельность в онтогенезе. Дисс. Л., 1946.
- Гартье Э. Э., Обзорение психиатр., невролог. и экспер. психолог., № 6, 414, 1903а; № 7, 507, 1903б.
- Деканосидзе Т. И. Структурные и некоторые функциональные изменения нервной системы в онтогенезе у собак. Дисс. Тбилиси, 1955.
- Еникесев С. И., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 31, 4, 239, 1951; в кн.: Тр. первой научн. конфера. по вопросам возрастной физиологии и морфологии, 95, М., 1954; Физиолог. журн. СССР, 41, № 2, 227, 1955.
- Касавина Б. С. Материалы второй научн. конфера. по вопр. возрастной морфологии и физиологии. Тез. докл., 67, М., 1955.
- Клепцова М. П. 16-е совещ. по пробл. высш. нервн. деят. Тез. докл. Изд. АН СССР, 102, 1953.
- Краснов Е. А., Научн. изв. Казахск. мед. инст., в. 11, 8, 1953.
- Крепс Е. М., З. Д. Пигарева, Д. А. Четвериков и Л. Ф. Помазанская, Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 1, 46, 1952.
- Крючкова А. П., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 24, в. 4, № 10, 292, 1947.
- Михалева О. А., Физиолог. журн. СССР, 33, № 5, 547, 1947; в кн.: Материалы по эволюционной физиологии, 1. Изд. АН СССР, 1956.
- Никитина Г. М., Журн. высш. нервн. деят., 4, в. 3, 406, 1954.
- Новикова Е. Г., Журн. высш. нервн. деят., 7, в. 1, 103, 1957.
- Палладин А. В., Я. В. Белик и Л. И. Крачко. Биохимия, 22, в. 1—2, 357, 1957.
- Пигарева З. Д., ДАН СССР, 58, 7, 1535, 1947.
- Розанова В. Д., Арх. биолог. наук, 46, 1, 123, 1937.
- Розенталь И. С., Арх. биолог. наук, 30, 1, 119, 1930.
- Тарханов И. Р., Soc. Biol. Gas de Paris, 341, 1878; О психомоторных центрах и развитии их у человека и животных. СПб., 1879.
- Трошихин В. А., Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 4, 561, 1952; Физиолог. журн. СССР, 39, № 3, 265, 1953.
- Трошихина П. М., Физиолог. журн. СССР, 39, № 1, 66, 1953.
- Худорожева А. Т., Журн. высш. нервн. деят., 4, в. 1, 1954.
- Чинка И. Н., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 2, 86, 1953.
- Восхейфонтайн М., Gaz. médic. de Paris., 273, 1877.
- Contejean C. R., Comptes rend. de l'acad. des Sciences, 109, 980, 1889.
- Гап Р., Чехословацкая физиология, 2, № 4, 373, 1953.
- Heinrichius, Z. biolog., 26, 1889.
- Koldovský O., J. Křeček, J. Křečková a. J. Miculáš, Чехословацкая физиология, 2, № 4, 367, 1953.
- Langendorff, Breslauer ärztliche Z., 1879.
- Meyer, Arch. Physiol. norm. et pathol., 5, 476, 1893.

Поступило 26 VI 1957.

ON SOME PROPERTIES OF RESPIRATION AND CARDIAC ACTIVITY VARYING WITH AGE IN PUPPIES

By E. G. Novikova

From the laboratory of ontogenesis of the nervous system, Institute of Normal and Pathologic Physiology, Moscow

Variations of respiratory and cardiac activity patterns in puppies were correlated with data on structural and functional development of their higher nervous centers.

At early stages of postnatal development, two periods of accelerated respiratory and cardiac rates were found to occur in puppies: the first period

was on the 2-nd or 3-d day of life, when the rate of respirations rose from 26—37 per minute to 40—71 per min., and the cardiac rhythm was accelerated from 176—231 per min. to 215—245 per min. By the 5-th or 6-th day, the rates were lowered to 25—30 per min (respirations) and 145—188 per min. (heart beat). The second period was found to occur between the 10-th and 15-th day, when the respiratory rate rose to 40—45 per min., and cardiac rhythm — to 192—253 per min. This was followed by a gradual slowing down to 22—26 respirations per min. and 120—136 cardiac contractions per min. by the time puppies were one and one half to two months old. Considering the patterns of individual development of functions of tactile, auditory and visual analysors, these periods of accelerated activity may be assumed to depend on the influences exerted by the activation of afferent systems upon respiration.

During the first 2—3 weeks of life, there frequently occur long expiratory pauses, when the cardiac rate is slowed down by 9 to 24 per cent. It proves that vagal influences upon the heart of puppies may exist as early as the first postnatal days.

ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ МЕХАНОРЕЦЕПТОРОВ ЖЕЛУДКА НА БИОТОКИ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

П. Т. Андренко и Н. В. Братусь

Кафедра нормальной физиологии и терапии Медицинского института, Винница

Из рецепторов внутренних органов, воспринимающих различные раздражения механического или химического характера, непрерывно поступают импульсы в ц. н. с. В опытах на животных показано, что при воздействии на интероценторы возникают отчетливые изменения биоэлектрических процессов в головном мозгу. Это было установлено в отношении желудка (Лисица, 1941; Делов, 1949; Братусь, 1956), двенадцатиперстной кишки и других отделов кишечника (Серков, 1955), желчевыводящих путей (Орлова, 1956), матки (Шванг, 1952, и др.).

В клинике подобные исследования еще не получили достаточного развития. Нам известна только одна работа П. О. Макарова (1952), посвященная изучению интероцептивных влияний на ЭЭГ человека. Автор применял у 5 здоровых людей механическое раздражение интероценторов путем раздувания введенного в желудок резинового баллона, а также термическое и химическое раздражения желудка. Само собой разумеется, что для клиники представляется весьма важным изучение вопросов, связанных с функциональными сдвигами как в самих внутренних органах при их патологии, так и в ц. н. с. Отсюда исследование влияния раздражения mechanoreцепторов желудка на биотоки головного мозга у человека должно иметь определенный интерес.

В настоящей работе мы поставили целью выяснить в электрофизиологических исследованиях, каково влияние интероцептивных импульсов из желудка на кору головного мозга у здоровых людей. Приводятся результаты исследований на 17 здоровых людях. Большой частью это были студенты в возрасте между 20 и 30 годами, из них 7 женщин и 10 мужчин.

МЕТОДИКА

ЭЭГ регистрировалась одноканальным катодным осциллографом с реостатно-емкостным усилителем. Усиление было таково, что напряжение в 100 мкв регистрировалось на фотопленке в виде отклонения луча на 1 см. Отведение применялось униполярное. Активные электроды (серебряные пластинки 8×8 мм) фиксировались бинтами на коже черепа в левой половине лобной и затылочной областей. Индифферентный электрод укреплялся на мочки левого уха. Каждый из активных электродов попеременно соединялся через конденсатор с сеткой первой лампы усилителя.

Исследование производилось натощак, в 8—9 часов утра. Испытуемый укладывался на кушетку в затемненной экранированной камере. Глаза во время регистрации ЭЭГ были закрыты, мышцы туловища и конечностей максимально расслаблены.

Раздражение mechanoreцепторов желудка производилось по методике, разработанной К. М. Быковым и И. Т. Курциным. Испытуемый заглатывал duodenальный зонд с фиксированным на нем резиновым тонкостенным баллоном. Далее производилось раздувание баллона до объема 300 мл (в ряде случаев баллон раздували также до 500 мл). Баллон оставался раздутым в течение 30—40 сек., после чего воздух выпускался.

ЭЭГ в обоих отведениях регистрировались до заглатывания зонда, сразу же после введения зонда с баллоном в желудок, на высоте раздувания баллона, после выпускания воздуха и извлечения зонда с баллоном, а также спустя 5 мин. после извлечения зонда. В ряде случаев производилась регистрация ЭЭГ после длительного (15—20 мин.) раздражения желудка раздутым баллоном.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Как известно, в ЭЭГ здорового человека, находящегося в состоянии относительного покоя, доминирующими являются волны, образующие так называемый α -ритм. Частота α -ритма составляет в среднем 10 волн в 1 сек., колебляясь в отдельных случаях между 8 и 12 волнами в 1 сек. Амплитуда α -волн в норме составляет 50—100 мкв (Adrian, 1935; Дунаевский, 1943; Беритов, 1943; Шпильберг, 1955, и др.). На фоне α -волн более или менее отчетливо выражены β -волны. Это колебания потенциала с частотой 25—60 в 1 сек. (Шпильберг, 1955) и амплитудой 10—20 мкв (Беритов, 1943). α -ритм, как правило, наиболее отчетлив при регистрации ЭЭГ затылочной области; на ЭЭГ, снятых в лобной области, он менее регулярен, либо вовсе не выражен (Саркисов, 1938; Дунаевский, 1943, и др.). В таких случаях основной фон ЭЭГ представлен β -волнами.

В наших исследованиях, проведенных на здоровых людях, до раздражения в большей части случаев (у 11 из 17 испытуемых) в ЭЭГ затылочной области зарегистрирован отчетливый α -ритм. У 5 испытуемых в этом отведении α -ритм был также установлен, но менее регулярный, он представлен отдельными α -волнами или периодически проявляющимися группами α -волн. Только у одной испытуемой α -ритм совершенно отсутствовал.

В лобном отведении у 6 испытуемых α -ритм оказался таким же отчетливым, как и в затылочном отведении. У 6 человек α -волны были представлены менее четко — они были неоднородны по своей форме и имели более низкую амплитуду, чем в затылочном отведении. Если в затылочном отведении амплитуда α -волн, по нашим данным, в среднем равнялась 70 мкв, то в лобном отведении она равнялась только 50 мкв. У 4 испытуемых α -ритм в лобной области совершенно отсутствовал; доминирующими являлись β -волны, а также наслаждающиеся на ЭЭГ мышечные токи.

Таким образом, по нашим данным, у здоровых людей в затылочной области, как правило, регистрируется α -ритм, в лобной же области он менее регулярен и выражен хуже; в этом отведении преобладающими являются β -волны.

Заглатывание зонда вызывало у большинства испытуемых рвотный рефлекс, в связи с чем в первый момент как в лобном, так и в затылочном отведении регистрировалось обилие мышечных токов, не имеющих отношения к ЭЭГ. Регистрацию ЭЭГ мы производили сразу после того, как испытуемый успокаивался, его дыхание становилось ровным, прекращались гиперсаливация и глотательные движения. При этом было установлено, что в результате заглатывания зонда у большинства здоровых людей (у 13 из 17) характер биотоков мозга изменяется. Эти изменения, однако, не одинаково выражены в затылочной и лобной областях. Более отчетливой оказалась реакция в лобной области. Она характеризуется в первую очередь усилением β -активности, что выражается в увеличении частоты и амплитуды β -волн. α -ритм, если он был выражен, как правило, угнетался. Такой тип реакции был установлен нами у 11 испытуемых. В одном случае реакция выразилась в появлении медленных волн и в одном случае в появлении α -волн, которых до этого не было.

В затылочной области изменения электрической активности коры головного мозга при заглатывании зонда были установлены у 10 испытуемых. Причем, у большинства лиц они характеризовались угнетением α -ритма в виде снижения амплитуды α -волн. Полного исчезновения α -ритма выявить не удалось. Наряду с этим наблюдалось некоторое усиление β -активности, но менее выраженное, чем в лобной области. У 5 ис-

пытаемых изменений в α -активности в затылочном отведении совершенно не последовало, у одного испытуемого α -ритм оказался усиленным. Наконец, у испытуемой, у которой α -волны в ЭЭГ до раздражения не наблюдались, после введения зонда в затылочной области остался по-прежнему доминирующим β -ритм.

Таким образом, у большинства здоровых людей введение зонда вызывает изменения ЭЭГ. Эти изменения чаще встречаются, а также более отчетливы в лобной области и характеризуются в основном усилением β -активности. В затылочной области изменения ЭЭГ были выражены реже. В тех случаях, где реакция имела место, она оказывалась менее интенсивной, чем в лобной области, и проявлялась в угнетении α -ритма — снижении его амплитуды. Полного исчезновения α -ритма после введения зонда не наблюдалось.

Раздражение mechanoreцепторов желудка путем раздувания баллона (до объема в 300 мл) вызвало изменения ЭЭГ у 16 из 17 обследованных.

В лобной области электрическая реакция коры имела место у 16 человек. У 15 она выражалась в усилении β -ритма, в одном случае — в усилении намечавшихся ранее медленных волн. У одной обследованной реакции не было.

В затылочном отведении в ответ на раздражение mechanoreцепторов желудка установлены изменения ЭЭГ также у 16 человек. У 8 человек наблюдалось угнетение α -активности, у 3 из них почти полное исчезновение ее. У 4 испытуемых α -ритм при раздражении усиливался. Еще у 4 — реакция была такой же, как в лобной области — в виде усиления частых ритмов, причем у одного из обследованных — на фоне медленных волн. В одном случае изменений ЭЭГ не последовало — у этого же испытуемого не наблюдалось изменений электрической активности и в лобной области.

По своему характеру изменения ЭЭГ при раздражении mechanoreцепторов желудка в основном были такими же, как и после заглатывания зонда. В лобной области у большинства испытуемых (у 10 из 17), а в затылочной области у всех — электрическая реакция на растяжение желудка баллоном оказывалась более интенсивной, чем на введение зонда. Так, если амплитуда β -волн после введения зонда повышалась в лобной области с 10—20 до 20—25 мкв, то в результате растяжения желудка амплитуда β -волн повышалась до 30—35 мкв. Большая интенсивность реакции затылочной области на растяжение желудка выражалась в ряде случаев в полном исчезновении α -ритма, чего не наблюдалось в результате заглатывания зонда. Только в части случаев ответная реакция на растяжение желудка баллоном была менее выраженной, чем после введения зонда. Это имело место в реакциях лобной области коры у 5 человек.

Выпускание воздуха из баллона по-разному сказывалось на ЭЭГ здоровых людей. У части испытуемых (у 5 из 17) ЭЭГ как в лобном, так и в затылочном отведении сразу же после выпускаивания воздуха из баллона успевала возвратиться к исходному состоянию или приближалась к таковому. В большинстве же случаев удаление воздуха вызывало изменения, подобные зарегистрированным при раздувании баллона. В ЭЭГ лобной области это имело место у 11 человек из 17, в ЭЭГ затылочной области — только у 8 испытуемых. У остальных в этом отведении ЭЭГ также возвращалась к исходному состоянию.

После извлечения зонда число случаев с «исходной» электрической активностью, подобной фону, увеличилось с 5 до 6. У остальных испытуемых в лобной области наблюдалась усиленная активность с примесью мышечных токов. В затылочной области α -ритм оказался восстановленным у 10 испытуемых. Однако электрическая активность головного мозга часто маскировалась мышечными токами.

Через 5 мин. после извлечения зонда ЭЭГ, подобная «исходной», была зарегистрирована у 11 человек, у 6 она оказалась измененной по сравнению с ЭЭГ, зарегистрированной до раздражения желудка.

В качестве иллюстрации результатов исследований, проведенных на здоровых людях, ниже приведены данные одного из опытов.

Испытуемая Г., 21 г. ЭЭГ, зарегистрированная в лобном отведении, представлена рис. 1. На рис. 2 приведена ЭЭГ в затылочном отведении.

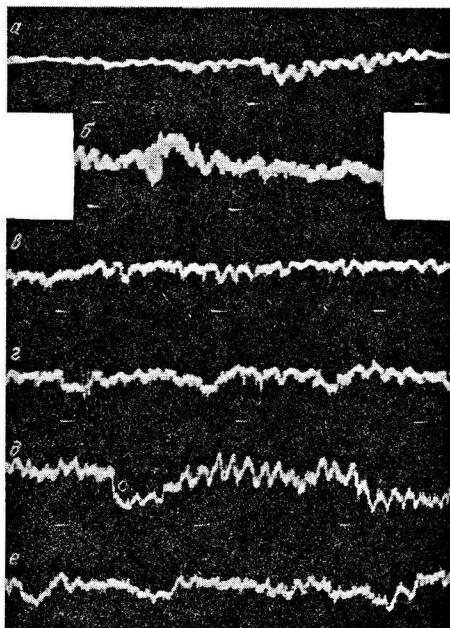


Рис. 1. ЭЭГ здорового человека в лобном отведении.
а — исходная; б — сразу же после введения зонда с баллоном; в — при раздувании баллона в желудке; г — после выпускания воздуха из баллона; д — после извлечения зонда с баллоном; е — через 5 мин. после извлечения зонда с баллоном. Отметка времени — 1 сек. Отклонение луча на 1 см соответствует напряжению 100 мкв.

a — исходная; *b* — сразу же после введения зонда с баллоном; *c* — при раздувании баллона в желудке; *d* — после выпускания воздуха из баллона; *e* — после извлечения зонда с баллоном. Отметка времени — 1 сек. Отклонение луча на 1 см соответствует напряжению 100 мкв.

В затылочной области введение зонда (рис. 2, б) вызывает снижение амплитуды α -волн до 30—50 мкв, не отражаясь на их регулярности. Раздувание баллона (рис. 2, в) приводит к дальнейшему торможению α -активности: низковольтные α -волны появляются нерегулярно, группами по 2—3 или поодиночке с интервалами в 0.5—1 сек. По мере выпускания воздуха из баллона (рис. 2, г) отчетливо видно, как в электрической активности, представленной вначале исключительно β -ритмом, постепенно появляется α -ритм пониженной амплитуды, а затем восстанавливается исходная электрическая активность с доминирующим α -ритмом. После извлечения баллона в ЭЭГ затылочного отведения (рис. 2, д) также сохраняется высоковольтный α -ритм. То же самое отмечается в ЭЭГ, зарегистрированной через 5 мин. (рис. 2, е).

Таким образом, в данном случае раздражение желудка вызывает изменения ЭЭГ обеих областей. В затылочной области реакция выразилась

исходная электрическая активность (рис. 1, а) характеризуется наличием низковольтного α -ритма. Амплитуда его равна 30—40 мкв, частота 8—9 волн в 1 сек. В затылочной области (рис. 2, а) α -ритм имеет такую же частоту. Однако амплитуда его составляет 50—100 мкв. β -ритм выражен слабо. После введения зонда в лобном отведении (рис. 1, б) наблюдается значительное возрастание β -активности, α -волны при этом маскируются. При последующем раздувании баллона (рис. 1, в) β -активность остается усиленной, но в меньшей мере, чем после заглатывания зонда. Если после введения зонда амплитуда β -волн равнялась 30—35 мкв, то после раздувания баллона она была не больше 20 мкв. С прекращением раздувания баллона в лобном отведении (рис. 1, г) наряду с усилением β -ритма наблюдается некоторое увеличение амплитуды α -волн (до 40—50 мкв). После извлечения баллона из желудка (рис. 1, д) амплитуда α -ритма продолжает нарастать до 50—60 мкв, β -ритм также остается усиленным по сравнению с исходным уровнем. Однако на ЭЭГ, зарегистрированной через 5 мин. (рис. 1, е) α -ритм так же слабо выражен, как и до раздражения; более выраженным остается β -ритм.

зона (рис. 2, б) вызывает снижение

амплитуды α -волн до 30—50 мкв, не отражаясь на их регулярности. Раздувание баллона (рис. 2, в) приводит к дальнейшему торможению α -активности: низковольтные α -волны появляются нерегулярно, группами по 2—3 или поодиночке с интервалами в 0.5—1 сек. По мере выпускания воздуха из баллона (рис. 2, г) отчетливо видно, как в электрической активности, представленной вначале исключительно β -ритмом, постепенно появляется α -ритм пониженной амплитуды, а затем восстанавливается исходная электрическая активность с доминирующим α -ритмом. После извлечения баллона в ЭЭГ затылочного отведения (рис. 2, д) также сохраняется высоковольтный α -ритм. То же самое отмечается в ЭЭГ, зарегистрированной через 5 мин. (рис. 2, е).

Таким образом, в данном случае раздражение желудка вызывает изменения ЭЭГ обеих областей. В затылочной области реакция выразилась

в виде угнетения аритма; причем сразу же после заглатывания зонда амплитуда аритма уменьшилась, а в результате раздувания желудка а-волны почти полностью исчезли. С прекращением раздувания баллона ЭЭГ затылочной области быстро возвратилась к исходному состоянию. В любой области введение зонда вызвало усиление β-активности. При последующем раздувании желудка характер изменений остается таким же, но они выражены в меньшей степени. Через 5 мин. после извлечения баллона в ЭЭГ любой области еще удерживались изменения, связанные с интероцептивным раздражением в виде усиленного β-ритма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интероцептивные раздражения, связанные с заглатыванием зонда, раздуванием баллона в полости желудка, а также прекращением раздражения и извлечением зонда, вызывают существенные изменения в электрической активности головного мозга здоровых людей. Они выражаются, с одной стороны, в ослаблении электрической активности — снижении амплитуды и регулярности аритма, а с другой — в усилении и учащении быстрых ритмов, что особенно выражено в любой области.

Более интенсивными оказались изменения ЭЭГ в момент раздувания введенного в желудок баллона. Большая выраженность электрических реакций коры при раздувании баллона может быть понятна, если учесть, что растяжение стенок желудка является адекватным для mechanoreцепторов раздражителем (Курцин, 1949; Хаютин, 1951).

При длительном пребывании в полости желудка раздутого баллона ЭЭГ успевает прийти к исходному состоянию. Этот факт, по-видимому, говорит о пусковом значении регуляторной деятельности коры головного мозга. Клетки коры больших полушарий быстро включаются в деятельность для регуляции процессов, протекающих во внутренних органах в момент изменения состояния последних. Если же орган пребывает длительное время в одном и том же состоянии, то регуляция его функций при этом может осуществляться нижележащими центрами.

Сопоставление биоэлектрической активности мозга, зарегистрированной после удаления воздуха из баллона, после извлечения самого зонда с баллоном, а также через 5 мин. после этого, дает возможность высказать некоторые соображения. Во-первых, после выпускаивания воздуха из баллона у большинства людей электрическая активность коры головного мозга оказывается измененной по тому же типу, который был установлен при раздувании баллона. Следовательно, спадение баллона, а значит и стенок желудка, является (как это хорошо известно) таким же реальным раздражителем для рецепторов желудка, как и растяжение желудочных стенок. Во-вторых, динамика восстановления электрической активности

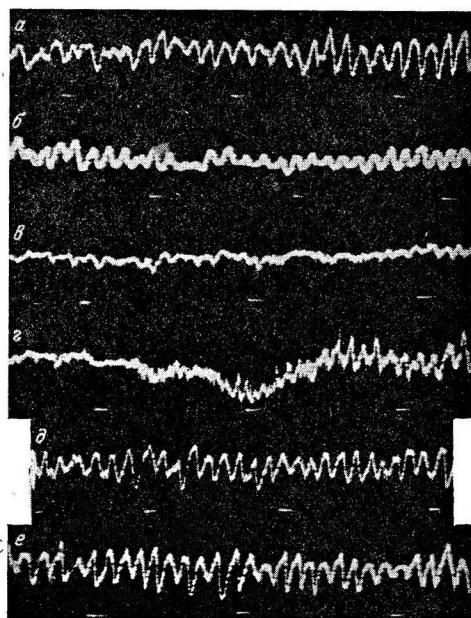


Рис. 2. ЭЭГ здорового человека в затылочном отведении.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

головного мозга до исходного уровня была не у всех испытуемых одинакова — у небольшой части обследованных уже после прекращения раздувания и выпускания воздуха из баллона ЭЭГ приближается по виду к зарегистрированной до раздражения. У другой же части испытуемых ЭЭГ приобретает первоначальный вид лишь после извлечения зонда из желудка. Наконец, через 5 мин. после извлечения зонда у большинства здоровых людей ЭЭГ принимала первоначальный характер и только у 6 человек оставалась еще измененной. Такая динамика восстановления электрической активности до первоначального уровня, по-видимому, свидетельствует о неодинаковой подвижности нервных процессов у разных людей.

Обращает внимание и то обстоятельство, что в затылочной области ЭЭГ у большего числа людей и скорее приходит к исходному состоянию, чем в лобной области. К этому следует добавить, что изменения ЭЭГ в лобной области при раздувании желудка были, как правило, более интенсивными, чем в затылочной области. Учитывая оба этих факта, можно думать о меньшей роли затылочной области коры головного мозга в восприятии инteroцептивных импульсов от желудка по сравнению с лобной областью. Такое предположение находится в соответствии с результатами многочисленных экспериментальных исследований, указывающих на особое отношение лобной области коры к регуляции висцеральных процессов (Корейша, 1951; Бехтерев и Миславский, 1952; Советов, 1952, и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Беритов И. С., Тр. Инст. им. И. С. Беритавили, 5, 193, 1943.
 Бехтерев В. М. и Н. А. Миславский. В сб.: Избранные произведения Н. А. Миславского. Медгиз, 1952.
 Братусь Н. В., Физиолог. журн. СССР, 42, № 2, 232, 1956.
 Дунаевский Ф. Р., Усп. совр. биол., 16, в. 1, 1, 1943.
 Корейша Л. А. В сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания. Изд. АМН СССР, 1951.
 Курцин И. Т. В сб.: Нейро-туморальные регуляции пищеварительного тракта. 1949.
 Лисица Ф. М., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 12, 261, 1944.
 Макаров П. О., Физиолог. журн. СССР, 38, № 3, 281, 1952.
 Орлова Т. Е. Влияние раздражения механорецепторов желчевыводящих путей на электрическую активность коры головного мозга. Дисс. Одесса, 1956.
 Саркисов С. А., Тр. Инст. мозга, в. 3—4, М., 1938.
 Советов А. Н., Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 2, 182, 1952.
 Серков Ф. Н. В сб.: Высшая нервная деятельность и кортико-висцеральные взаимоотношения, 68, Изд. АН УССР, 1955.
 Хаютин В. М., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 12, 1951.
 Шванг Л. И., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 10, в. 8—11, 1952.
 Шпильберг П. И., Физиолог. журн. СССР, 41, № 2, 178, 1955.
 Adrian E. D., Proceed. of Medicine of the Royal Society, VXXXIX 197, 1935.

Поступило 18 VI 1957.

EFFECT OF STIMULATION OF GASTRIC MECHANORECEPTORS UPON BRAIN POTENTIALS

By P. G. Andrenko and N. V. Bratus

From the departments of internal medicine and of physiology, Medical Institute, Vinnitsa

О КОРКОВОЙ РЕГУЛЯЦИИ РВОТНОГО РЕФЛЕКСА В УСЛОВИЯХ ОБЛУЧЕНИЯ

П. И. Ломонос

Радиологический отдел Института экспериментальной медицины АМН СССР,
Ленинград

Рвотный акт представляет собой сложный физиологический процесс защитного характера, в осуществлении которого принимают участие многие системы организма. Тесная функциональная связь различных реакций рвотного акта обеспечивается близкой анатомической связью клеточных групп в продолговатом мозгу, регулирующих рвотные движения и саливацию, устанавливающих спастическое дыхание и вазомоторную реакцию (Borison a. Wang, 1949).

Ван и Борисон (Wang a. Borison, 1950), разрушая мелкие участки продолговатого мозга при помощи зерен радона незначительной величины, нашли, что рвотный центр расположен на дорзально-латеральном крае регикулярного образования в глубоких структурах продолговатого мозга, а не на поверхности его, как это предполагалось раньше. Они установили, что афферентной частью рвотного центра является дорзальное чувствительное ядро блуждающего нерва и открытая ими хеморецепторная зона. Они же показали, что центральный рвотный механизм состоит из близких по локализации, но функционально разных образований: рвотного центра, расположенного в области fasciculus solitarius, получающего импульсы из желудочно-кишечного тракта, и хеморецепторной пусковой зоны, расположенной в продолговатом мозгу дорзальнее ядра блуждающего нерва (Wang a. Chinn, 1954; Brizzee a. Borison, 1952).

Таким образом была установлена морфологическая основа рвотного рефлекса, место начала которого может быть на периферии (слизистая желудочно-кишечного тракта) или в продолговатом мозгу (хеморецепторная пусковая зона).

Рвота является одним из клинических симптомов ранней реакции на облучение ионизирующей радиацией у некоторых видов животных (кошки, собаки, обезьяны) и человека. Скорость наступления рвоты и интенсивность ее зависят от дозы облучения. Рвота наступает в 100% случаев у собак при общем облучении дозой 800 г, у обезьян при дозе 1200 г. При абсолютно смертельных дозах рвота может возникнуть в момент облучения (Borison, 1955; Brizzee et al., 1955; Горизонтов, 1955).

В наиболее выраженной форме тошнота и рвота как первичная реакция на облучение встречается у людей, подвергшихся лучевой терапии массивными дозами по поводу различных заболеваний. Клинические наблюдения показывают, что рвота наступает чаще всего при облучении нижней половины живота (в 60% случаев), реже при облучении верхней половины живота (в 31% случаев), еще реже при облучении грудной клетки (Court Brown, 1954).

Для изучения механизма рвоты, вызываемой облучением ионизирующей радиацией, исследователи удаляли у животных хеморецепторную зону, после чего подвергали их облучению в дозах, обычно вызывающих рвоту (5000—5500 г для кошки, 540 г для собаки и 800—1200 г для обезьяны). При этом у собак после облучения рвота совершенно отсутствовала (Chinn a. Wang, 1954), из 14 оперированных обезьян она отсутствовала у 13 (Brizzee, Neal a. Williams, 1955). У кошек после такой операции рвота наблюдалась реже, чем до операции. У последних то же самое было установлено и в результате vagotomy (Borison et al., 1955), а у обезьян облучением после vagotomy рвота не вызывалась (Brizzee, 1956).

Эти исследования показывают, насколько необходимы оба пусковых механизма для возникновения рвоты.

До настоящего времени существует расхождение взглядов по вопросу о влиянии ионизирующих излучений на нервную ткань. Троубридж (Trowbridge, 1954), Шнидер (Shnider, 1948), де Курси (De Courcey, 1953) отмечают большую резистентность нервных клеток к воздействию ионизирующих излучений, в частности, — клеток коры головного мозга. С другой стороны, имеются указания на ведущую роль коры голов-

ного мозга в реакциях организма на воздействия ионизирующих излучений при развитии, течении лучевой болезни и особенно при явлениях компенсации (Бакин, Киселев, Ларинов, Манойлов, Побединский и Стрелин, 1951; Подлящук, 1951; Канаревская, 1955, и мн. др.). Поэтому особое значение приобретает изучение корковых физиологических процессов, связанных с безусловными реа^кциями, наиболее нарушающимися при лучевой болезни, каковым является условный рвотный рефлекс.

Условный рвотный рефлекс впервые изучался В. А. Крыловым (1922, 1924, 1927а, б). Он считал, что рефлекс этот относится к разряду обороно^тительных. Дифференцировку к нему удалось получить при помощи особого приема, — ставя опыты в разной обстановке, т. е. в разных комнатах. В этих опытах В. А. Крылов наблюдал, что если сыворотку крови животных, длительно получавших морфий, вводить другим собакам, то это не нарушает у последних рвотного рефлекса на морфий и слюноотделительной реакции, обычной для этих опытов, но препятствует наступлению общего угнетения и сонного состояния после введения морфия.

Н. А. Подко^паев (1926), В. А. Крылов (1927б, 1930, 1936, 1938, 1939), С. И. Лебединская (1929), С. И. Лебединская и В. В. Савич (1932), применяя подкожное введение апоморфина, убедились, что при помощи вызываемого им безусловного рвотного рефлекса условный рвотный рефлекс не вырабатывается, получалось лишь условное слюноотделение на раздражители экспериментальной обстановки. При комбинации же апоморфина с атропином (последний снижает слюноотделение) условный рвотный рефлекс вырабатывался.

Ф. Г. Дубинин (1933, 1936) и И. И. Зборовская (1939) показали, что когда вырабатывается условный рвотный рефлекс, подкрепляемый апоморфином или морфием, то при повторении его рвотный акт тормозится. Они объясняли это вмешательством запредельного торможения. Этот условный рефлекс оказывается устойчивее при удлиненных промежутках между опытами (2—4 дня).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наша задача заключалась в дальнейшем изучении физиологических механизмов условного и безусловного рвотного рефлекса на введение в организм морфия и апоморфина, а также в изучении влияния на эти рефлексы животных общего облучения ионизирующей радиацией.

Опыты с применением морфия проведены на 4 собаках, на 3 они ставились в звуконепроницаемой камере, а на 4-й в условиях свободного поведения в комнате. У каждой собаки был выведен наружу проток околоушной слюнной железы. В звуконепроницаемой камере регистрировалось слюноотделение животных, дыхание и через перископ велось наблюдение за их поведением. Опыты ставились с промежутками в 2—3 дня и чередовались таким образом, что в одном опыте применялся положительный условный раздражитель — стук метронома 120 ударов в 1 мин. (M_{120}), после включения которого собаке подкожно вводилось 50 мг морфия, а в следующем опыте применялась дифференцировка — стук метронома 60 ударов в 1 мин. (M_{60}), после включения которого подкожно вводился физиологический раствор. Мы старались сделать индифферентными раздражители обстановки, для чего в начале нашей работы каждую собаку многократно (9—11 раз) приводили в камеру и проделывали все действия подготовки к опыту; наклеивали слюнной баллон, одевали пневмограф, вводили вместо морфия физиологический раствор. «Тормозной» метроном (M_{60}) мы ввели в опыты раньше положительного. Однако все это не облегчило выработку дифференцировки; после первого же применения положительного раздражителя с введением после него морфия «тормозной» раздражитель стал вызывать слюноотделение и учащенное дыхание, как и положительный раздражитель. Реакция на введение физиологического раствора сделалась такой же, как на введение морфия, только не было рвоты. Нам не удалось выработать у животных различия положительного и тормозного раздражителей; не вырабатывался и условный рвотный рефлекс на положительный раздражитель, вследствие чего мы отменили дифференцировку и в дальнейшем применяли только положительный раздражитель, подкрепляя его морфием.

При первом введении морфия или апоморфина (для опытов с последним были использованы еще 4 собаки), как правило, у всех животных бывает незначительное слюноотделение, в конце 2-й или в начале 3-й мин. собака часто облизывается, а на 3-й или 4-й мин. наступают рвотные движения, ведущие к извержению содержимого желудка. В это время животное находится как бы в состоянии опьянения; его глаза утрачивают свойственный им блеск, язык делается синюшным, ноги повисают в ляжках, голова опускается. При повторных введениях морфия слюноотделение наступает раньше; количество слюны увеличивается, сначала слюна жидккая, а в дальнейших опытах делается густой и вязкой; наступление же рвоты отодвигается к более позднему времени — к 5—6-й мин., уменьшается количество рвотных масс, иногда они совсем не извергаются, наблюдаются лишь рвотные движения. В опытах с апоморфином (3 мг на 17—18 кг веса тела) торможение рвотного акта наступает еще раньше, у некоторых собак уже со второго опыта, причем они сохраняют бодрое состояние.

Эти наблюдения показывают, что между слюноотделительной и рвотной реакциями существует антагонизм. В начальном периоде наших исследований, когда мы чередовали опыты с введением морфия и опыты с введением физиологического раствора, у одной из собак намечалась выработка дифференцировки: при действии тормозного метронома (M_{60}) слюноотделение было менее обильным, чем при положительном метрономе (M_{120}), иногда оно даже отсутствовало. В следующем периоде работы, когда дифференцировка была отменена и все опыты проводились с применением только положительного раздражителя, подкрепляемого введением морфия, реакция на его введение оказалась неодинаковой в разные дни, и дни эти чередовались. Например, в один день наблюдалось обильное слюноотделение, а рвота тормозилась, чаще наблюдались лишь рвотные движения без рвоты; другой день слюноотделение было менее обильным и рвота осуществлялась в ранние сроки. Очевидно, на результатах этих опытов сказался прежний стереотип чередования дней, когда в дни применения дифференцировки слюноотделение тормозилось, а в дни применения положительного раздражителя оно было обильным.

Другое влияние условного слюнного рефлекса на рвотный наблюдалось в следующем периоде нашей работы, когда облучали этих животных ионизирующими радиацией. Для этих опытов мы смогли использовать только 3 собак, получавших морфий, так как 4-я собака погибла через полтора месяца после начала опытов с применением морфия (на такие же сроки гибели собак указывает в своих работах и В. А. Крылов).

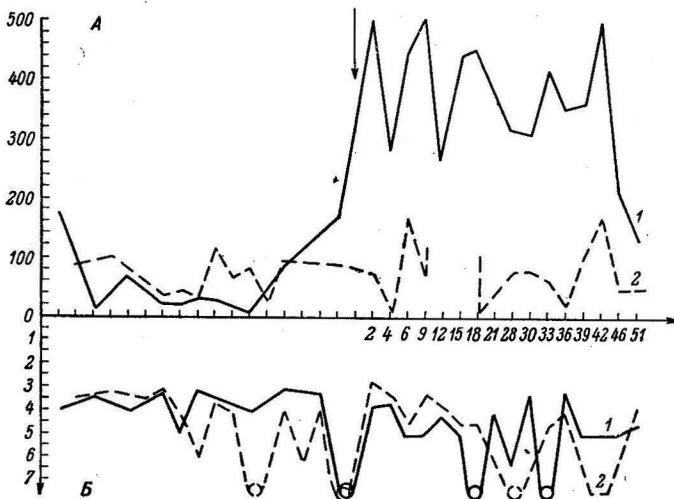
Двух собак мы подвергли общему облучению рентгеновыми лучами, дозой 400 г на аппарате РУМ-3 (расстояние 80 см без тубуса, фильтр 0.5 Си, напряжение 180 кВ, сила тока 15 мА, мощность дозы 17.1 г в 1 мин.), а одной собаке мы ввели внутривенно радиоактивный фосфор (P^{32}), активностью 10 мСи. До облучения в начале опытов у собак наблюдалось обильное слюноотделение, а возникавшие рвотные движения не сопровождались извержением рвотных масс. Слюноотделение за первые 2 мин. действия условного раздражителя мы считаем условным, так как при первых введениях морфия оно отсутствует.

На 2-й день после облучения у одной собаки слюнная реакция была резко повышена, а рвотный рефлекс на введение морфия наблюдался, но рвота была относительно слабой. На 4-й день после облучения отмечалось значительное уменьшение условного слюноотделения, рвотная же реакция наступала в более ранние сроки.

На 6—9-й день после облучения отмечалось резкое повышение условного слюноотделения у обоих собак (до 300 делений шкалы), рвота тоже наблюдалась, но в более поздние сроки после облучения (рисунок).

Как видно из этого рисунка, наиболее обильное слюноотделение после облучения отмечалось на 6-й и 42-й дни; торможение акта рвоты было более выражено в поздний период лучевой болезни.

У собаки, у которой условный рвотный рефлекс на морфий вырабатывался при свободном поведении в комнате, наблюдались те же изменения рефлекса на морфий, что и у других собак. В первом опыте рвота осуществлялась через 3 мин. после введения морфия, во 2-м и 3-м опытах она возникала через 2 мин., после 5-го опыта у собаки с первых секунд после прихода в комнату стала выделяться слюна, а рвота отодвинулась на четвертую и пятую минуты после введения морфия. Введение физиологического раствора вместо морфия



Условнорефлекторное слюноотделение (*A*) и рвотный рефлекс (*B*) до и после облучения у собаки Неон (1) и Беня (2). По оси ординат: *A* — суммарное слюноотделение в единицах шкалы; *B* — время (в мин.) наступления рвотной реакции после введения морфия. По оси абсцисс — дни после облучения. Стрелка — момент облучения. Кружки на *B* — отсутствие рвотной реакции на протяжении опыта.

в 7-м и 8-м опытах на этой собаке сразу вызывало слюноотделение, а через 8 мин. — рвоту. Этой собаке мы ввели внутривенно раствор Р³² в количестве 10 мСи. На следующий день условное слюноотделение возросло, но в противоположность прежним фактам при этом после введения морфия и рвота возникла быстро — через 1 мин. 50 сек. Это же иногда повторялось и в следующие дни. Когда же мы повторили опыт с введением физиологического раствора вместо морфия (на 8-й день после введения Р³²), то отмечалось обильное слюноотделение и полное отсутствие рвоты.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучение условных рвотных рефлексов, подкрепляемых безусловным рвотным рефлексом, вызванным подкожным введением морфия и апоморфина, особенно интересно в том отношении, что оно освещает вопрос о влиянии коры полушарий на гуморальную регуляцию деятельности центров продолговатого мозга, относящихся к рвотному акту. Наше внимание было привлечено фактом антагонистического отношения между слюноотделением и рвотой. При повторении опытов с введением животному морфия или апоморфина предшествующее рвоте слюноотделение, вначале небольшое, потом, делаясь условнорефлекторным, резко увеличивается количественно.

слюна становится густой и вязкой, а вместе с тем наступление безусловного рвотного рефлекса задерживается; в ряде случаев он вовсе не наступает, не выявляется также и наркотическое действие морфия.

Тормозимость этого рвотного рефлекса совпадает с тем, что он биологически нецелесообразен, ибо наркотик действует на рвотный центр гуморально, а не вводится в желудок, откуда его надо было бы удалять. В опытах Я. А. Талмуд (1930) с введением собаке сернокислой меди через фистулу желудка условный рвотный рефлекс легко выработался и оставался постоянным, что совпадает в этом случае с его биологической целесообразностью.

Мы предполагаем следующие физиологические основания нестойкости условного и даже безусловного рвотного рефлекса, вызываемого морфием и апоморфином. Морфийное отравление моилизует сложные компенсаторные функции организма. При повторных отравлениях эти компенсаторные функции усиливаются и создают «привыкание» к наркотику, нейтрализуя его наркотическое, а так же и ненужное для организма рвотное действие. Слюноотделение относится к компенсаторным функциям, оно помогает очищению ротовой полости от рвотных масс. Отсюда вытекает видимый антагонизм слюноотделения и рвоты. Для нас слюноотделение — наиболее удобный количественный показатель интенсивности всей компенсаторной реакции. Следя за этим показателем, можно видеть, что усиление компенсаторной реакции при повторных отравлениях осуществляется с помощью условнорефлекторного механизма, следовательно коре полушарий принадлежит главенствующая роль в «привыкании» организма к ядам, в компенсации их вредного действия.

Теперь обратимся к следующему вопросу: почему при попытке выработать условный рвотный рефлекс при помощи морфия или апоморфина часто бывает, что, вместо рвотного рефлекса, вырабатывается и закрепляется условный слюнной рефлекс?

Когда условный раздражитель одновременно совпадает с двумя безусловными рефлексами, тогда условный рефлекс вырабатывается на один из них. В. К. Федоров (1955) вырабатывал условный чихательный рефлекс у собак, чихающих от табачного дыма и в то же время вырывающихся, чтобы убежать от этой неприятности. При этом вырабатывалась не условная чихательная, а условная двигательная оборонительная реакция. Только когда специальными приемами тормозилась двигательная оборонительная реакция, удавалось получить условный чихательный рефлекс.

То же получается и при выработке условного рвотного рефлекса при подкожном введении морфия или апоморфина: условный раздражитель одновременно совпадает со рвотой и со сложной самоохранительной реакцией организма, нейтрализующей наркотическое действие вводимых веществ и вызываемую ими рвоту, в результате чего условный рефлекс чаще вырабатывается не на рвотное подкрепление, а на сложную компенсаторную реакцию организма с ее слюнным компонентом. В этом обстоятельстве мы усматриваем главную причину хорошо известных экспериментаторам неудач при выработке условного рвотного рефлекса.

Снижая самоохранительную реакцию различными способами (удлинением промежутков времени между опытами, выработкой дифференцировочного торможения и т. д.), удается устранить торможение безусловного рвотного рефлекса и выработать условный рвотный рефлекс.

Прежними нашими работами (Ломонос, 1955, 1957) было установлено, что облучения ионизирующей радиацией в известных фазах лучевой болезни ведут к новышению оборонительных реакций. Теперь, подвергая собак общему рентгеновскому облучению или действию вводимого в их организм радиоактивного фосфора, мы наблюдали усиление торможения рвотного рефлекса, что мы объясняем увеличением самоохранительной компенсаторной реакции, судя по увеличению условного слюноотделения в опытах с применением морфия и апоморфина. Однако в некоторых случаях, по-видимому, при максимальном повышении оборонительных реакций под влиянием облучения мы наблюдали, как вместе с увеличением слюноотделения повышалась и готовность животного к осуществлению рвотного рефлекса.

Изучение условных рефлексов на гуморальные раздражители показывает примеры высокой приспособляемости организма, его способности противодействовать вредному агенту, показывает важное значение коры больших полушарий головного мозга в выработке и организации реакций организма защитного характера.

ВЫВОДЫ

1. В опытах с подкожным введением морфия условный рвотный рефлекс вырабатывается после 7—8 сочетаний условного раздражителя с безусловным.

2. Условный рвотный рефлекс на морфий вскоре после его образования тормозится при повышении слюноотделительной реакции, которая, по нашему мнению, является компонентом вырабатываемой организмом защитной реакции против токсического агента.

3. После воздействия ионизирующей радиации в связи с общим повышением оборонительных реакций в опытах с введением животному морфия возрастает и слюноотделение, рвотный же рефлекс в поздние периоды лучевой болезни тормозится в большей степени, чем до облучения.

ЛИТЕРАТУРА

- Бакин Е. И., П. Н. Киселев, Л. Ф. Ларионов, С. Е. Манойлов, М. Н. Побединский и Г. С. Стрелин, Вестн. рентгенолог. и радиолог., № 4, 18, 1951.
- Горизонтов П. Д. В кн.: Радиационная медицина. Медгиз, М., 1955.
- Дубинин Ф. Г., Арх. биолог. наук, 33, в. 5—6, 733, 1933; 42, в. 3, 15, 1936.
- Зборовская И. И., Физиолог. журн. СССР, 27, в. 1, 3, 1939.
- Карапетская А. А. Тез. VIII Всесоюзн. съезда физиолог., биохим. и фармаколог., 274, Киев, 1955.
- Крылов В. А., Туркестанск. мед. журн., № 6, 463, 1922; Сб., посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова, 397, Л., 1924; Вестн. соврем. ветеринар., в. 13, 384, 1927а; Русск. физиолог. журн., 10, в. 3—4, 267, 1927б; 13, в. 3, 33, 1930; Физиолог. журн. СССР, 21, в. 5—6, 825, 1936; Фармаколог. и токсиколог., 1, в. 2—3, 15, 1938; 2, в. 1, 33, 1939.
- Лебединская С. И., Русск. физиолог. журн., 12, в. 6, 643, 1929.
- Лебединская С. И. и В. В. Савич, Арх. биолог. наук, 32, в. 1, 21, 1932.
- Ломонос П. И. В сб.: Вопр. рентгенолог. и радиолог., 36, М., 1955; Тез. докл. научн. конф. по радиобиолог., посвящ. 250-летию Ленинграда, 32, Л., 1957.
- Подкопаев Н. А., Тр. Физиолог. лабор. акад. И. П. Павлова, 1, в. 2—3, 195, 1926.
- Подлящук Л. Д., Вестн. рентгенолог. и радиолог., № 4, 9, 1951.
- Талмуд Я. А., Журн. экспер. биолог. и мед., 14, в. 38, 47, 1930.
- Федоров В. К. В кн.: Физиологические особенности двигательного анализатора собаки. Медгиз, Л., 1955.
- Borison H. L. a. S. C. Wang, Journ. neurophysiol., 12, 305, 1949.
- Borison H. L. et al., Journ. Pharmac. a. exp. Therap., 113, № 1, 6, 1955.
- Brizzee K. R., Anat. rec., 124, № 2, 264, 1956.
- Brizzee K. R. a. H. L. Borison, Anat. rec., 112, 315, 1952.
- Brizzee K. R., L. M. Neal a. P. M. Williams, Am. Journ. Physiol., 180, 659, 1955.
- Court Brown W. M. C. В кн.: Действие излучений и применение изотопов в биологии. Серия А, 2 (18), 69. Изд. ИЛ, М., 1954.
- Chinn H. I. a. S. C. Wang, Proc. soc. exper. Biol. a. Med., 85, № 3, 472, 1954.
- De Courcier E., Journ. Am. med. assoc., 151, 11, 904, 1953.
- Wang S. C. a. H. L. Borison, Arch. neurol. Psychiat., 63, 928, 1950.

Поступило 5 XI 1957.

ON CORTICAL CONTROL OF THE EMETIC REFLEX IN IRRADIATED ANIMALS

By P. I. Lomonos

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

A conditioned emetic reflex can be elaborated following 7-8 reinforcements of the conditioned stimulus by subcutaneous administration of morphine. Shortly after being established, morphine conditioned nausea may be inhibited by an enhanced salivatory reaction. The latter is regarded to be part of the defense response elaborated by the body against the toxic agent. Following exposure to ionizing radiation, defense reactions are generally increased, the salivatory response attaining a greater magnitude in experiments involving morphine administration. Accordingly, reflex emesis is subject to a greater degree of inhibition at later stages of radiation disease, than in unirradiated animals.

РОЛЬ ЧРЕВНЫХ НЕРВОВ И БРЮШНЫХ СИМПАТИЧЕСКИХ ЦЕПОЧЕК В РЕАКЦИИ КРЫС НА ОСТРУЮ И ХРОНИЧЕСКУЮ ГИПОКСИЮ

З. И. Барбашова

Институт эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова АН СССР, Ленинград

Известно, что симпатическая нервная система играет большую роль в приспособительных реакциях к снижению парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе (Орбели, 1940; Петров, 1947; Гельхорн, 1949). Многократно было показано, что в гипоксических условиях существования у животных наблюдается повышение возбуждения симпатической нервной системы, следствием чего является усиление работы сердечно-сосудистой системы, повышение кислородной емкости крови за счет выброса депонированных эритроцитов в кровяное русло и другие приспособительные реакции, направленные на улучшение доставки кислорода к тканям.

Было показано, что гипоксия оказывается гораздо более гибельной для симпатикотомированных, чем для нормальных животных. К таким результатам пришли Кэннон (Cannon, 1932) и Сойер с сотрудниками (Sawyer, Schlossberg, Bright, 1933) в работе на кошках, лишенных грудных и брюшных симпатических цепочек. Гипоксическим раздражителем в этих работах служило вдыхание газовой смеси, обедненной кислородом до 4—6%. К таким же результатам пришел и Мак-Донаф (McDonough, 1939) в опытах на собаках, но только при условии, если содержание кислорода во вдыхаемом воздухе снижалось еще более резко, чем в работах Кэннона. При содержании кислорода во вдыхаемом воздухе, равном 6%, реакция симпатикотомированных собак не отличалась от реакции контрольных животных. Н. А. Вержбинская (1946) показала, что активность карбоангидразы мозга изменяется под влиянием асфиксии не одинаково у животных нормальных и животных с предварительно удаленными верхними шейными симпатическими узлами. Аналогичные результаты получила Е. Ю. Ченыхаева (1954) в работе на кошках и кроликах с денервированным единственным надпочечником при подъеме их на «высоту» 7000 м на 2 часа. И. М. Хазен (1947), производя определения карбоангидразы у кроликов, поднимаемых в барокамере на высоту 8000 м, не обнаружил никаких отклонений от нормы, если «подъем» производился на фоне действия предварительно введенного адреналина.

При анализе всего фактического материала обращает на себя внимание то, что весь он посвящен изучению роли симпатической нервной системы в реакции организма только на острую гипоксию, действующую более или менее кратковременно. Что же касается роли симпатической нервной системы в механизме акклиматизации к гипоксии, то рассуждения по этому поводу основаны главным образом на умозрительных заключениях, вытекающих из неоспоримого признания за симпатической нервной системой адаптационно-трофической функции. Вместе с тем экспериментальной разработки этого вопроса почти нет. В упомянутой выше работе Е. Ю. Ченыхаевой указывается, что у кроликов с денервированным единственным надпочечником (второй предварительно удалялся) месячное пребывание в газовой камере, где содержание кислорода составляло 15%, вызывает нарастание карбоангидразы и количества эритроцитов в крови в той же степени, как и у нормальных животных. Известна работа Гранта и Рута (Grant a. Root, 1953), в которой показано, что у собак, полностью симпатикотомированных после месячного выдерживания в барокамере при барометрическом давлении в 400 и 260 мм рт. ст. содержание эритроцитов в крови увеличивается так же, как у собак нормальных.

В обеих работах, однако, авторы ограничились лишь приведением результатов подсчета количества эритроцитов и содержания гемоглобина в периферической крови

или активности карбоангидразы и ничего не пишут о том, стали ли животные более выносливыми к гипоксии, т. е. акклиматизировались они или нет. Наши прежние работы (Барбашова, 1941; Барбашова и Гинецинский, 1942), а также работы других авторов давно убедили нас в том, что полицитемия совсем еще не является непременным условием истинной акклиматизации к гипоксии. Известны случаи, когда подлинная акклиматизация наступала без признаков полицитемии и, напротив, значительная полицитемия может быть у организма наименее акклиматизированного к условиям измененной газовой среды. В силу этих обстоятельств данные Гранта и Рута, с нашей точки зрения, являются односторонними и не раскрывают еще значения симпатической нервной системы в механизме акклиматизации.

Наши исследования мы начали с последовательного выключения различных отделов симпатической нервной системы. В первой работе (Барбашова, 1957) мы показали, что экстерирация верхних шейных симпатических узлов и шейных симпатических нервов не изменяла реакцию белых крыс ни на острую, ни на длительно действующую гипоксию. Так, при быстром подъеме на высоту в 13 000 м реакция со стороны дыхательной системы, изменение мышечного тонуса, характеристика общего поведения и длительность переживания у ганглиэктомированных крыс были такими же, как до операции. Такой же подъем на высоту 13 000 м после месячной тренировки в барокамере (на высоте 7600 м, по 6 часов ежедневно) показал, что выносливость к гипоксии как у контрольных, так и у ганглиэктомированных крыс повысилась одинаково хорошо. Хорошо стимулированными у тех и у других крыс оказались кроветворная система (из работы Т. В. Калининой, неопубликованные данные), система дыхательная и ц. н. с. в целом. Словом, мы получили материал, свидетельствующий о том, что экстерирация шейного отдела симпатической нервной системы, выключающая в значительной мере симпатические влияния на высшие отделы ц. н. с., на сосуды головы, на гипофиз и щитовидный аппарат, не препятствует возникновению процесса акклиматизации к гипоксии.

Иные результаты были получены нами при удалении чревных нервов и брюшных симпатических цепочек, т. е. при выключении симпатической иннервации органов брюшной полости и задней половины туловища. Описание результатов этого исследования и составляет содержание настоящей статьи.

МЕТОДИКА

Работа проводилась на половозрелых белых крысах (самцах), весом 250—350 г. Двустороннее удаление чревных нервов и брюшных симпатических цепочек с пятью узлами (для краткости будем обозначать эту операцию как симпатэктомию) производилось под эфирным наркозом, одномоментно, через разрез по средней линии живота. С целью контроля на группе крыс (тоже под эфирным наркозом) была проделана лапаротомия с препаровкой чревных нервов и брюшных симпатических цепочек, но с сохранением их целостности. Всего симпатэктомированных было 28 крыс; контрольной операции было подвергнуто 18 животных. Реакция на острую гипоксию определялась не менее чем за неделю до операции и затем через 10—13 дней после нее. С этой целью животные поодиночке помещались под колпак вакуумного насоса, емкостью в 5 л, под которым в течение 38—40 сек. создавалось разрежение воздуха до 123 мм рт. ст., соответствующее «высоте» в 13 000 м. Подсчитывалась частота дыхания и протоколировалось общее поведение животного. В случае, если наступала длительная остановка дыхания или начинался судорожный припадок под колпак насоса немедленно впускался атмосферный воздух, т. е. производился «спуск» животного. Если указанных реакций не было, то крысы «спускались» по истечении 10-минутного пребывания в указанных условиях. Время от начала экспозиции на «высоте» до начала «спуска» являлось характеристикой выносливости к острой гипоксии.

Через 14—17 дней после операции часть симпатэктомированных и контрольных крыс помещалась в барокамеру и в течение 45 дней выдерживалась в условиях пониженного барометрического давления. Первоначальное разрежение атмосферы соответствовало 2500 м высоты, затем постепенно в течение 13—14 дней «высоту» доводили до 7600 м (280 мм рт. ст.). Вентиляция барокамеры равнялась более чем 5 л в минуту. Крысы находились в барокамере по 4 часа ежедневно 6 раз в неделю. После окончания тренировки в барокамере у животных снова определялась реакция на острую гипоксию (подъем на высоту 13 000 м) с целью характеристики степени акклиматизационного процесса. Такое же испытание производилось и на оставшейся группе симпатэктомированных крыс, не подвергавшейся воздействию длительной гипоксии и выдержанной в обычных условиях в течение тех же 2 месяцев после операции.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Операцию удаления чревных нервов и брюшных симпатических цепочек крысы переносили удовлетворительно и не было ни одного смертного случая.

Как правило, в послеоперационном периоде отмечалось падение веса тела, особенно заметное у симпатэктомированных крыс. В среднем вес после контрольной операции падал на 2—3% и к 10—12-му дню достигал дооперационных величин с дальнейшим нарастанием. У симпатэктомированных же крыс падение веса тела в среднем достигало 7—8%, а исходных величин вес достигал лишь недели через 3.

Результатом симпатэктомии явилось также значительное изменение обменных процессов в организме. Известно, что симпатическая нервная система принимает участие в регуляции окислительных процессов в мышцах (Орбели, 1924; Степанов, 1923; Стрельцов, 1924). В наших опытах потребление кислорода у большинства крыс претерпевало значительные

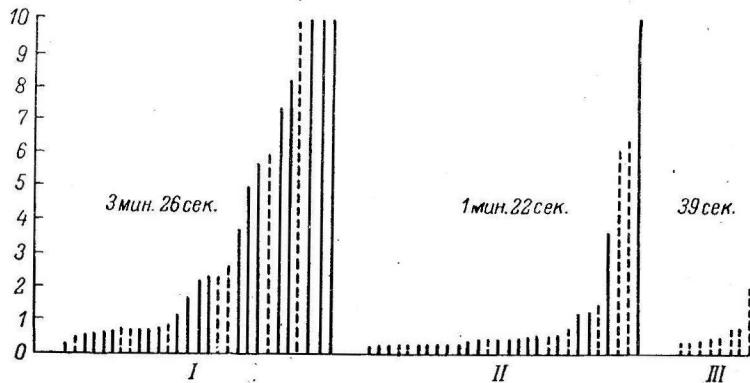


Рис. 1. Выносливость крыс к острой гипоксии на «высоте» 13 000 м.

I — в норме; *II* — на 10—13-й день; *III* — через 2 месяца после удаления чревных нервов и брюшных симпатических цепочек. Выносливость крыс *III* группы до операции и через 10—13 дней после нее отмечена пунктирными вертикальными линиями; вертикальные линии сплошные — длительность переживания на высоте 13 000 м для каждой отдельной крысы. По оси ординат — время (в мин.). Цифры над столбиками — средняя выносливость.

отклонения от нормы. Эти изменения у части крыс выражались в нарастании газообмена, доходящем у отдельных животных до 140—150% от исходного. У другой группы симпатэктомированных животных газообмен, напротив, претерпевал снижение до 80—75% от исходного. И, наконец, у незначительного числа крыс газообмен после операции оставался практически в пределах нормы. Эти изменения в количестве потребляемого кислорода с течением времени выравнивались и приблизительно через 2 месяца после операции газообмен становился близким к дооперационному. У животных, перенесших контрольную операцию, газообмен в послеоперационном периоде оставался практически в пределах нормы.

Не одинаково менялся и состав периферической крови. В полном соответствии с данными других авторов (Черниговский и Ярошевский, 1953) симпатэктомия вызывала в наших опытах стойкую анемию (Калинина Т. В.). У крыс с контрольной операцией такой анемии не отмечалось.

Реакция на острую гипоксию. При определении выносливости на «высоте» в 13 000 м мы обнаружили заметную разницу между контрольными и симпатэктомированными животными. Это касалось как длительности переживания на «высоте» 13 000 м и характера самой реакции, так и длительности восстановительного периода после спуска.

На рис. 1 показано время переживания каждой крысы до появления судорожного припадка или полной остановки дыхания. Вертикальными линиями максимальной высоты обозначаются те случаи, когда крысы «спускались» с высоты по истечении 10-минутной экспозиции без признаков судорожного припадка или остановки дыхания. Их выносливость на «высоте» 13 000 м, следовательно, была фактически больше чем 10 мин. Как видно из рис. 1 реакция крыс на острую гипоксию через 10—13 дней после симпатэктомии заметно меняется. Длительность переживания на «высоте» снижается в среднем (для 28 крыс) с 3 мин. 26 сек. до 1 мин. 22 сек. С течением времени выносливость к острой гипоксии снижается в еще большей степени, и через 2 месяца она в среднем (для 8 крыс) равняется лишь 39 сек. Доказательством того, что снижение устойчивости к острой гипоксии действительно является

следствием удаления симпатической иннервации служит неизменность реакции на гипоксию у крыс, перенесших контрольную операцию. На рис. 2 показано, что выносливость крыс до и после «контрольной» операции практически остается одинаковой (в среднем для 18 крыс — 3 мин. 07 сек. и 2 мин. 47 сек. соответственно).

Снижение выносливости к острой гипоксии у симпатэктомированных крыс проявляется также в более тяжелом протекании и удлинении восстановительного периода после «спуска» с «высоты» 13 000 м. Обычно после «спуска», если длительность переживания не превышала 2—3 мин., контрольные животные быстроправлялись. Сразу же с началом «спуска»

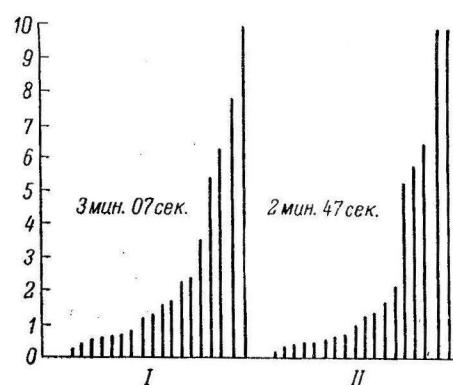
Рис. 2. Выносливость крыс к острой гипоксии.

I — в норме; II — на 10—13 день после «контрольной» операции.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

дыхание становилось очень частым, равномерным и обычным по типу. Крыс невозможно было удержать в боковом положении — одни тут же переворачивались. Правда, общая подвижность обычно была сильно ограничена. Если крысы были «спущены» после пребывания на «высоте» в пределах 1 мин., то они сразу же начинали активно передвигаться. Что же касается симпатэктомированных животных, то пребывание на «высоте» 13 000 м даже в пределах 1 мин., вызывало у них гораздо более тяжелое состояние, чем у контрольных. После полного прекращения дыхания восстанавливалось не всегда сразу, даже после «спуска», а если и возвращалось, то в течение некоторого периода времени было затрудненным, редким, иногда с элементами одышки типа «gaspings». Животное в первые секунды после «спуска» было в состоянии полной атонии и при переворачивании его в боковое положение часто сохраняло эту позу в течение некоторого времени, а если и переворачивалось, то собственные попытки к передвижению отмечались через более длительный период времени, чем у контрольных. Если на «высоте» начинался судорожный припадок, то он носил более затяжной характер. Были случаи, когда судороги продолжались и во время «спуска», и даже несколько секунд после достижения «уровня моря». Отмечалась какая-то инертность во всех реакциях восстановительного периода.

Таким образом, результаты нашего исследования реакции симпатэктомированных крыс на острую гипоксию полностью подтвердили материалы, полученные в лаборатории Кеннона на кошках и собаках, а именно,



что выносливость к острой гипоксии, в результате симпатэктомии, снижается.

Реакция на длительно действующую гипоксию. В первые 2–3 недели пребывания в барокамере симпатэктомированные крысы внешне ничем особенно не отличались от контрольных животных. Общая подвижность во время 4-часовой экспозиции была одинаково ограничена; частота дыхания по мере увеличения разрежения атмосферного воздуха нарастала, с тенденцией к нормализации в последующие (после 2–3 недель) сроки.

Вместе с тем были и существенные отличия. Так, у симпатэктомированных крыс в течение первых 3 недель отмечалась заметная задержка

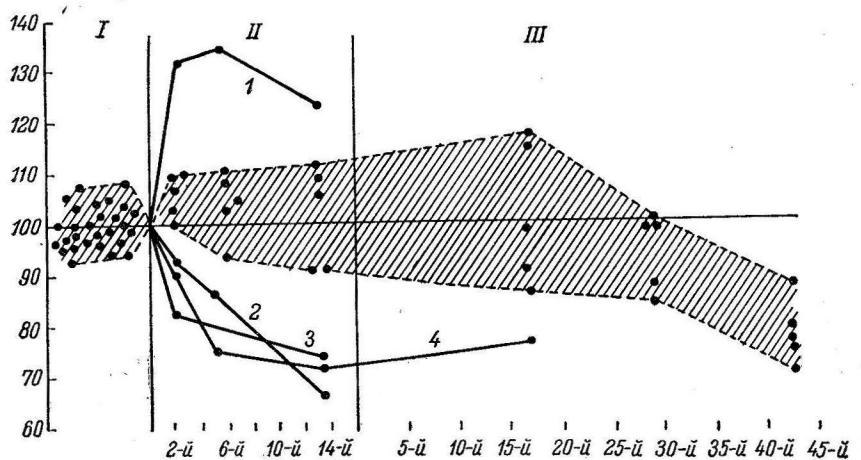


Рис. 3. Потребление кислорода у крыс в норме (I), после симпатэктомии (II) и в процессе тренировки в барокамере (III).

По оси ординат — количество O₂, потребленное крысой (в % от средней для нее нормы); по оси абсцисс — дни опытов. Каждая точка — количество кислорода, потребленное отдельной крысой. 1,2,3,4 — изменение газообмена у 4 крыс, погибших в дальнейшем при тренировке в барокамере. Заштрихованная зона — изменение газообмена у крыс, выдержавших 45-дневную тренировку в барокамере.

в приросте веса тела, тогда как вес контрольных крыс с самого начала тренировки прогрессивно нарастал. Существенное отличие заключалось также и в том, что для некоторых симпатэктомированных крыс «высота» в 7600 м оказалась чрезмерной и они вскоре погибли. Так, из 9 оперированных крыс погибли 4 (на 13-й, 14-й, 17-й дни от начала тренировки в барокамере; высота в 7600 м была достигнута на 13-й день). Контрольные животные все остались живы, как и в наших предыдущих работах. Интересно, что погибли как раз те крысы, у которых в послеоперационном периоде еще до начала тренировки в барокамере отмечалось значительное нарушение обменных процессов. Так, у одной из погибших крыс, как это показано на рис. 3, кривая I, потребление кислорода после операции возрастало на 35%, а у остальных 3 — было снижено на 26, 27 и 32% (кривые 2, 3 и 4) по сравнению с исходными величинами. Что же касается 5 выживших животных (см. заштрихованную зону), то у всех у них газообмен после операции колебался в пределах $\pm 10\%$, т. е. в пределах, свойственных нормальным животным.

Но все же и у этих 5 крыс обменные процессы оказались менее устойчивыми, чем в контроле. Так, под влиянием длительного гипоксического воздействия, к концу 45-дневной тренировки в барокамере, потребление

кислорода у симпатэктомированных крыс оказалось сниженным в среднем на 22% по сравнению с исходными дооперационными величинами (рис. 3, III). Такое же снижение газообмена в процессе тренировки к гипоксии было нами получено и на крысях с удаленными верхними шейными узлами, при условии если тренировку к гипоксии мы начинали вскоре после операции. У нормальных же крыс, согласно с литературными данными (Крепс с сотрудниками, 1956) и данными, полученными в наших экспериментах, газообмен, определяемый при нормальном атмосферном давлении, оставался неизменным.

Оставшиеся в живых 5 симпатэктомированных крыс приблизительно через 3 недели от начала тренировки в барокамере стали отличаться от контрольных еще и необычайной по интенсивности окраской ушей, носа, хвоста и лапок. Гораздо более яркий, чем у контрольных животных, красный цвет указанных частей тела наблюдался не только во время 6-часового пребывания в барокамере, но и на протяжении остальных 18 часов суток в обычных атмосферных условиях. Исследуя состав периферической крови, Т. В. Калинина показала, что количество эритроцитов и содержание гемоглобина в крови симпатэктомированных крыс за время тренировки в барокамере возросло в значительно более резкой степени, чем это обычно отмечалось у нормальных животных. Так, если у контрольных крыс содержание гемоглобина за время акклиматизации к гипоксии обычно возрастало на 20—30%, а количество эритроцитов на 2—3 млн, то у симпатэктомированных крыс содержание гемоглобина в среднем увеличилось на 100%, количество эритроцитов фактически тоже удвоилось (прибавилось на 5—6 млн).

И все же, несмотря на явное наличие компенсаторных изменений в системе крови, настойчивой акклиматизации к гипоксии у симпатэктомированных крыс, по существу, не произошло. В таблице показаны результаты испытаний этих крыс на выносливость к острой гипоксии. Для сравнения приведены также данные выносливости к острой гипоксии у контрольных животных. Как видно из таблицы, длительность переживания крыс на «высоте» 13 000 м после 45-дневной тренировки к гипоксии у симпатэктомированных крыс была небольшой и сильно отличалась от выносливости контрольных акклиматизировавшихся крыс. Максимальный срок для симпатэктомированных крыс был 4 мин. 20 сек., тогда как все контрольные акклиматизированные животные были «спущены на уровень моря» через 10 мин. без признаков остановки дыхания или наступления судорожного приступа.

Время переживания крыс на высоте 13 000 м до появления клонических судорог или до полной остановки дыхания

Номер крысы	Симпатэктомированные животные		Перенесшие контрольную операцию	
	исходные величины до операции	после тренировки в барокамере	исходные величины до операции	после тренировки в барокамере (в мин.)
1	5 мин. 00 сек.	1 мин. 36 сек.	6 мин. 20 сек.	> 10
2	0 » 53 »	0 » 32 »	2 » 05 »	> 10
3	0 » 43 »	0 » 40 »	1 » 45 »	> 10
4	0 » 50 »	1 » 25 »	0 » 55 »	> 10
5	1 мин. 57 сек.	4 мин. 20 сек.	0 мин. 30 сек.	> 10

Особенно интересно, что у симпатэктомированной крысы № 1 выносливость к острой гипоксии после тренировки в барокамере даже сни-

зилась, тогда как именно у нее стимуляция эритропоэза была выражена наиболее сильно: количество эритроцитов в крови возросло почти на 7 млн, а содержание гемоглобина составляло 250% от исходных величин перед тренировкой. Несоответствие высокой полицитемии и низкой выносливости к кислородному голоданию убедительно показывает, что стимуляция эритро- и гемопоэза иногда свидетельствует скорее о неполноте акклиматизационного процесса, чем о его полноте.

Одной из причин малой выносливости к гипоксии у симпатэктомированных крыс, несмотря на 45-дневную тренировку в барокамере, по всей видимости является обнаруженное нами отсутствие стимуляции дыхательной системы. При подъеме на «высоту» 13 000 м дыхание, так же как и до тренировки к гипоксии, у симпатэктомированных крыс сразу же останавливалась или же становилось очень редким и затрудненным. У крыс №№ 2 и 3 дыхание так и не восстановилось, а у крыс №№ 1, 4 и 5 хоть и появилось, но было очень редким (см. кружки и точечную кривую на рис. 4). Наличие резкого расстройства дыхательной ритмики при подъеме на 13 000 м, появление одышки типа «gasping», а также наличие резких клонических судорог, перемежающихся с полной атонией, чего мы никогда не наблюдали у контрольных акклиматизированных животных,— все это свидетельствует о том, что резистентность у симпатэктомированных крыс в процессе тренировки к гипоксии практически не повысилась. Механизм этого очень важного явления нам пока еще мало понятен.

Проделанная работа поставила множество вопросов, разрешению которых посвящены наши текущие исследования. Прежде всего должен быть решен вопрос: что является более ответственным за нарушение процесса акклиматизации — симпатическая нервная система или мозговой слой надпочечников? Однако полученные данные уже дают все основания полагать, что симпатическая нервная система играет важную роль в процессе акклиматизации к гипоксии.

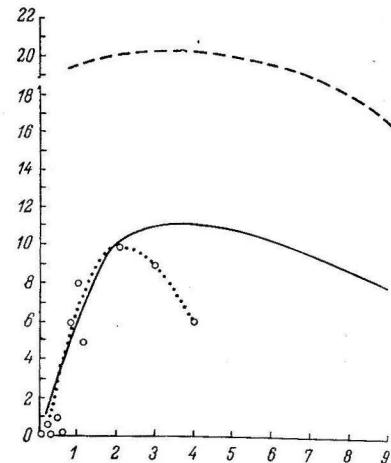


Рис. 4. Изменение частоты дыхания на высоте 13 000 м (средние данные).

По оси ординат — частота дыхания за 10 сек.; по оси абсцисс — длительность экспозиции (в мин.). Сплошная кривая — контрольные крысы до тренировки в барокамере; штриховая кривая — контрольные крысы после тренировки в барокамере; точечная кривая — симпатэктомированные крысы после тренировки в барокамере. Кружками обозначена частота дыхания для каждой отдельной крысы.

ЛИТЕРАТУРА

- Альперн Д. Е. и Э. Н. Бергер, Бюлл. экспер. биолог. и мед., 16, в. 1—2, 1943.
 Барашова З. И. Материалы к проблеме акклиматизации к низким парциальным давлениям кислорода. Изд. АН СССР, Л., 1941; ДАН СССР, 115, в. 2, 414, 1957.
 Барашова З. И. и А. Г. Гинецинский, Изв. АН СССР, № 5, 295, 1942.
 Вержбинская Н. А., Изв. АН СССР, № 1, 116, 1946.
 Гельхорн Э. Регуляторная функция автономной нервной системы. М., 1949.
 Крепс Е. М., Н. А. Вержбинская, Е. Ю. Ченыхаева, Е. В. Чирковская и Ц. К. Гавурина, Физиолог. журн. СССР, 42, № 1, 69, 1956.

- Орбели Л. А., Сб. в честь 75-летия И. П. Павлова, 403, Л., 1924; Сов. наука, № 10, 66, 1940.
- Петров И. Р., Кислородное голодание головного мозга. Л., 1949.
- Степанов Г. И., Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 6, 198, 1923.
- Стрельцов В. В., Русск. физиолог. журн., 7, 193, 1924.
- Хазен И. М., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 23, № 1, 46, 1947.
- Ченыкаева Е. Ю., Физиолог. журн. СССР, 49, № 1, 70, 1954.
- Черниговский В. И. и А. Я. Ярошевский. Вопросы нервной регуляции системы крови. Медгиз, 1953.
- Cannon W. G. The Wisdom of the Body. New York, 1932.
- McDonough F. K., Am. Journ. Physiol., 125, 530, 1939.
- Grant W. C. a. W. S. Root, Am. Journ. Physiol., 173, № 1, 324, 1953.
- Sawyer M. E. M., T. A. Schlossberg, E. M. Bright, Am. Journ. Physiol., 104, 172, 1933.

Поступило 9 XII 1957.

ROLE OF SPLANCHNIC NERVES AND OF THE ABDOMINAL SYMPATHETIC CHAINS IN THE RESPONSE OF RATS TO ACUTE¹ AND CHRONIC HYPOXIA

By Z. I. Barbashova

From the I. M. Setchenov Institute of Evolutionary Physiology, Leningrad

The part played by the sympathetic nervous system in the mechanism of acclimatization to lowered oxygen tension in the inspired air was studied in albino rats following ablation of the splanchnics and abdominal sympathetic chains with 5 to 6 ganglia. As a result of a month's training in a pressure chamber at 7600 m «altitude», it was shown that: 1) repeated exposure to simulated altitude could not be tolerated by all of the sympathectomized animals, some of them having died at various periods of pressure chamber training; 2) the surviving animals did not prove to be able to acclimatize to hypoxia. Training in the pressure chamber had not raised their altitude tolerance or general resistance, their respiratory system having remained unstimulated. Their red blood cell count and blood haemoglobin level only were found to have risen considerably. The discrepancy between a marked polycythaemia and low tolerance to oxygen want lends further support to the assumption that stimulation of erythro— and haemopoiesis may sometimes prove the inadequacy, rather than the efficiency of the process of acclimatization.

The sympathetic nervous system has been shown to play an important part in the processes underlying acclimatization to hypoxia.

О РАЗВИТИИ РЕФЛЕКТОРНОЙ РЕГУЛЯЦИИ МОЧЕИСПУСКАНИЯ У ЩЕНКОВ

К. Чапек

Физиологический институт Чехословацкой Академии наук, Прага

Крысенок, равно как и детеныши других незрелорождающихся животных, не способен после рождения опорожнить мочевой пузырь самостоятельно на основе раздражения интерорецепторов его стенки. Опорожнение происходит только в результате раздражения механорецепторов точно ограниченного участка кожи перинеальной и генитальной областей; это раздражение регулярно производит крыса-мать языком. Если новорожденного крысенка отнять от матери, то происходит огромное переполнение мочевого пузыря, приводящее к разрыву его стенки и к гибели животного вследствие уремии (Čapek, 1955; Čapek a. Jelínek, 1956a). Этот способ рефлекторной регуляции мочеиспускательного рефлекса был назван нами экстерорецепторным мочеиспускательным рефлексом. Интерорецепторный рефлекторный механизм регуляции мочеиспускания, позволяющий самостоятельное существование животного, начинает действовать у крыс с 14-го дня жизни (Čapek, 1955), т. е. тогда, когда у них открываются глаза (Koldovský, Křeček, Křečková, Mikuláš, 1953).

У щенков в процессе постнатального развития уменьшается рефлексогенная зона экстерорецепторного мочеиспускательного рефлекса, ограничивается его комплексная рефлекторная реакция и весь рефлекс постепенно исчезает (Čapek, 1955; Čapek, Jelínek, 1956b; Čapek, Hahn, Křeček, Martínek, 1956). Этот процесс протекает по этапам. После рождения детрузор сокращается в течение всего интервала раздражения механорецепторов кожной области; позже, в процессе постнатального развития, появляется типичное колеблющееся сокращение, которое в ходе дальнейшего развития постепенно ослабевает вплоть до полного исчезновения. Окончательный интерорецепторный механизм вступает в работу в тот период, когда начинается ослабевание первичного экстерорецептивного мочеиспускательного рефлекса.

Встает вопрос: в чем заключается сущность тесной взаимозависимости в процессе развития обоих типов рефлекторной регуляции мочеиспускания. Эта взаимозависимость, возможно, является выражением того, что интерорецепторный механизм в это время только созревает, а экстерорецепторный окончательно исчезает. Или здесь, может быть, играют роль сдвиги тормозного процесса, которые, с одной стороны, могут приводить к растормаживанию подготовленного с рождения интерорецепторного мочеиспускательного рефлекторного механизма, и, с другой стороны, — к затормаживанию экстерорецепторного. Взгляд, согласно которому первичный рефлекс находится лишь в заторможенном состоянии, подкрепляется данными Гольца (Goltz, 1874) о возможности опорожнения мочевого пузыря у миэлтомированных собак на основе механического раздражения области промежности.

Для рассмотрения поставленного выше вопроса мы решили изучать изменения регуляции мочеиспускания после перерезки спинного мозга у щенков и у взрослых собак.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на щенках и взрослых собаках (преимущественно суках). У четырех 5-дневных щенков была произведена миэлotomyя, у десяти 8-дневных щенков, кроме того, была одновременно введена в мочевой пузырь канюля. У взрослых собак спинной мозг перерезался примерно через месяц после введения канюли, вслед за тем как мы убедились в активности экстерорецепторного мочеиспускательного рефлекса при неповрежденном спинном мозге.

Канюли из дюра-крила, длиной в 17—22 мм, имели форму полого винта с гайкой (Čapek, Jelinek, 1956б). Операционная техника была аналогична той, которая принята при введении желудочночной фистулы у взрослых собак, по Басову.

Миэлotomyя производилась на уровне первого поясничного сегмента, так что крестцовые сегменты спинного мозга, в которых, согласно Бэрингтону (Barrington, 1928), происходит интерполяция спинномозговых мочеиспускательных рефлексов, оставались нетронутыми. Мы пользовались методикой скатия спинного мозга с помощью пинцета, благодаря чему удавалось избежать повреждения твердой спинномозговой оболочки. Полнота перерезки спинного мозга проверялась гистологически.

Оперированные животные находились под постоянным наблюдением и уходом. После операции мы не возвращали щенков к сухе, а кормили их искусственно коровьим молоком из бутылки. Подобно тому, как и в опубликованных раньше опытах, мы приучали их спать в положении на спине, которое вследствие неподвижности задней половины тела они сохраняли почти беспрерывно в течение первого месяца жизни.

У щенков без канюли осуществление акта испускания мочи изучалось путем наблюдения за вытеканием мочи из устья уретры. Об эффективности интерорецепторного мочеиспускательного рефлекса мы судили по максимальному количеству мочи, которое было обнаружено при опорожнении мочевого пузыря с помощью надавливания на стенку живота или раздражения промежности.

Введение канюли в мочевой пузырь позволило нам при помощи цистометрического метода исследовать сокращения мускулатуры стенки пузыря (Watkins, 1938; Mihigo, Donald, 1947; Хаютин, 1952). Показателем ее функционального состояния служили изменения внутривыпуклого давления, записываемые на ленте кимографа. Таким образом, нами изучалась реакция детрузора в ответ на механическое раздражение экстерорецепторной зоны, производимое с помощью кисточки, и на раздражение интерорецепторов стенки мочевого пузыря его содержимым. Наркоз в наших опытах никогда не применялся.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

После миэлotomyи у всех подопытных животных появились признаки спинномозгового шока (атония скелетной мускулатуры и исчезновение рефлекторной деятельности ниже уровня повреждения). Моча задерживалась в атоничном мочевом пузыре, который не удавалось опорожнить даже раздражением промежности и генитальной области, а только с помощью надавливания на стенку живота. При этом надо было применить значительное давление, чтобы преодолеть сопротивление сфинктеров уретры, которые находились в состоянии повышенного тонического сокращения. Количество мочи в пузыре у детенышей и взрослых достигало даже 5% всего тела, однако величины внутрипузырного давления не превышали 10 см водн. ст. Фаза спинномозгового шока длилась у щенят 24—48 часов, у взрослых собак 5—8 дней.

Восстановление тонуса мочевого пузыря и его сокращаемости с одновременной нормализацией функции сфинктеров у собак обеих возрастных групп подопытных животных протекало по-разному.

У взрослых собак в конце второй или в начале третьей недели после операции внутривыпуклое давление достигало величин около 30—40 см водн. ст., причем количество мочи в пузыре равнялось в среднем 1.0—1.5% веса тела. Время от времени появлялся ряд сокращений детрузора, на вершине которых происходило расслабление сфинктеров, сопровождающее частичным опорожнением мочевого пузыря. Аналогичная картина была описана у людей с поперечным повреждением спинного мозга (Hol-

mes, 1933; Denny-Brown, Robertson, 1933). У людей в этот период начинал действовать экстерорецепторный мочеиспускательный рефлекс, с помощью которого можно опорожнить пузырь также и в случае небольшого наполнения, которое является недостаточным для того, чтобы пустить в ход интерорецепторный спинномозговой автоматизм. На рис. 1 показана реактивация экстерорецепторного мочеиспускательного рефлекса. До миэлотомии (рис. 1, I) не наблюдалось никакого повышения внутрипузырного давления при раздражении промежности или имело место лишь незначительное повышение его при раздражении генитальной области.

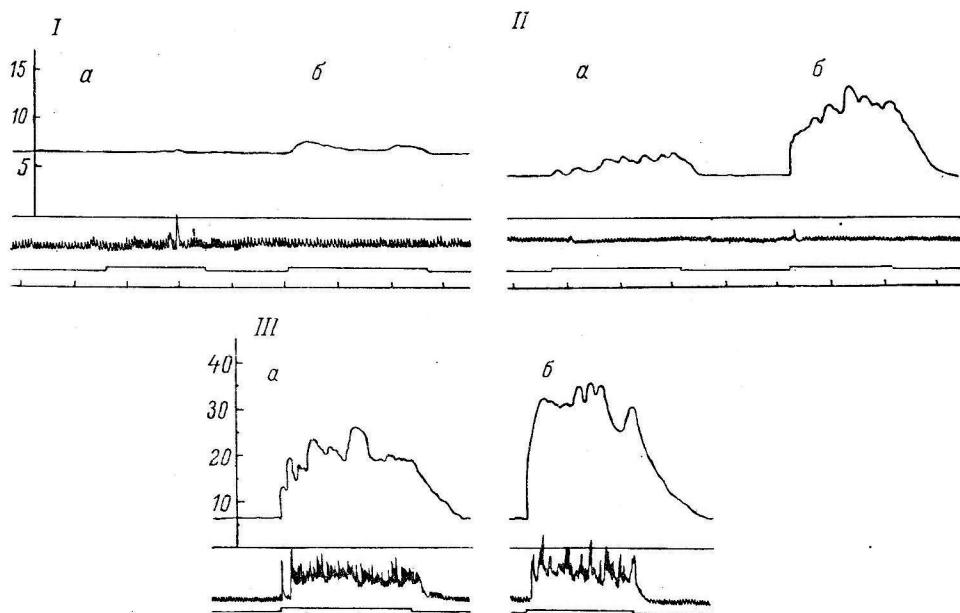


Рис. 1. Изменения внутрипузырного давления при раздражении промежности и генитальной зоны у взрослой собаки (возраст — 1 год).

I — до миэлотомии; II — через 12 дней, и III — через 1 месяц после миэлотомии. а — реакция на раздражение промежности; б — на раздражение генитальной области. По оси ординат — внутрипузырное давление в мм водн. ст. Сверху вниз: запись внутрипузырного давления, нулевая линия, дыхание, отметка раздражения рецепторной зоны и отметка времени (в минутах).

Здесь дело, по-видимому, во вторичном проявлении повышенного интрабрюминального давления в результате общего двигательного беспокойства, сопровождающего у некоторых собак раздражение генитальной зоны. Кривые II и III на рис. 1 показывают постепенную реактивацию рефлекса. Восстановление его активности является неполным и останавливается в стадии сильно выраженной колеблющейся реакции. При этом появляется значительная разница (по интенсивности и скорости возобновления реакции) между реакцией на раздражение промежности и генитальной области. В обоих случаях одновременно с реакцией детрузора осуществляются чередующиеся сгибания и разгибания задних конечностей (напоминающие бег). Это находило свое выражение в нарушении нормальной картины записи дыхания.

В отличие от взрослых собак, у щенков можно вызвать экстерорецепторный мочеиспускательный рефлекс уже на 2-й день или не позже чем на 3-й день после перерезки спинного мозга (рис. 2, I). При этом наблюдалось мощное сокращение детрузора, продолжающееся, так же как и у нормальных собак, в течение всего периода раздражения и приводя-

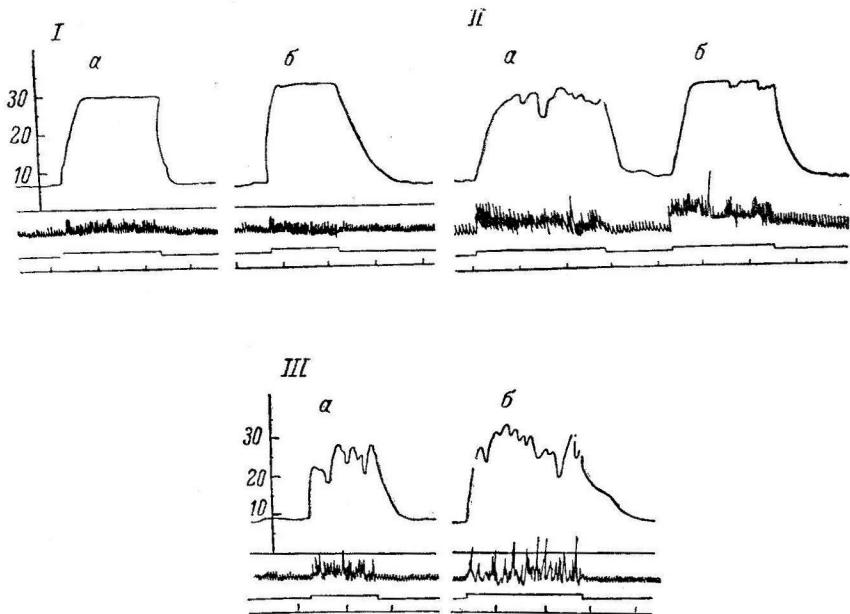


Рис. 2. Изменения внутрипузырного давления при раздражении промежности и генитальной зоны у щенков.

I — у 12-дневного щенка на 3-й день после миэлotomyи; II — у 24-дневного щенка на 15-й день после операции; III — у 4-месячного щенка (миэлotomyя проведена на 8-й день после рождения).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

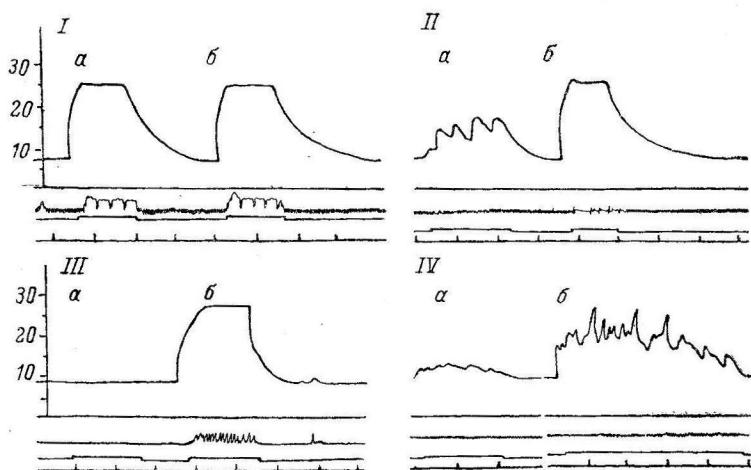


Рис. 3. Изменения внутрипузырного давления и дыхания при раздражении промежности и генитальной зоны у щенков различного возраста.

I — у щенков в возрасте 10 дней; II — 19; III — 23, и IV — 27 дней.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

щее к полному опорожнению мочевого пузыря (рис. 3, I). Напротив, спинномозговой рефлекторный автоматизм мочеиспускания оказывался в это время неэффективным. Так, в течение 10 часов не происходило спонтанного испускания мочи у группы щенков без канюли мочевого пузыря, которые лежали на спине для того, чтобы исключить возможность раздражения рефлексогенной зоны трением. При этом количество мочи в пузыре значительно возрастало, даже до 4% веса тела. Рефлекторный спинномозговой автоматизм появляется у щенков только на 3-й неделе жизни, независимо от того, была ли операция проведена на 5-й или 9-й день после рождения. Характер этой реакции был такой же, как и у взрослых собак. Несколько позже — на 3-й или 4-й неделе жизни — при раздражении рецепторной зоны первичного мочеиспускательного рефлекса появлялись колеблющиеся сокращения детрузора (рис. 2, II, III). В отличие от нормальных животных (рис. 1, I), после поперечной перерезки спинного мозга изменения реакции мускулатуры мочевого пузыря останавливались в стадии сравнительно резко выраженного колеблющегося сокращения (рис. 2, III). Реакция никогда не исчезала полностью. Точному исследованию развития интерорецепторного спинномозгового, автоматаизма мешали временные повышения тонуса детрузора, наблюдавшиеся в первые недели после операции у щенков с канюлей мочевого пузыря и приводящие к уменьшению емкости пузыря.

Возможность воспаления слизистой была исключена нами на основе клинических испытаний. Таким образом, дело, по-видимому, заключалось в повышенной возбудимости мочевого пузыря после миэлотории, которую после денервации наблюдал на других внутренних органах Канон (Cannon, Rosenbluth, 1949). У взрослых животных аналогичные явления отсутствовали, вероятно, потому, что поверхность канюли по сравнению с пузырем была гораздо меньшей, чем у щенят. Во время опыта животные часто засыпали.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Интерорецепторный спинномозговой мочеиспускательный автоматизм, «рефлекторный спинномозговой пузырь», по Бемингхаузу (Götzen, Boemiglhaus, 1954), у взрослых собак развивается вскоре после исчезновения спинномозгового шока. У миэлоторизованных щенков этот рефлекторный механизм появляется (независимо от того, когда производилась перерезка спинного мозга) только на 3-й неделе жизни, т. е. в тот период, когда в нормальных условиях начинает действовать интерорецепторная рефлекторная регуляция мочеиспускания. Этот факт нельзя объяснить длительной атонией мускулатуры мочевого пузыря, так как в это же время испускание мочи путем экстерорецепторного мочеиспускательного рефлекса осуществляется нормально. Более позднее наступление автоматического мочеиспускания обусловлено, по-видимому, более поздним созреванием спинномозговой рефлекторной дуги с интерорецепторов стенки мочевого пузыря к его мускулатуре. Такое объяснение согласуется с приведенными выше данными, полученными нами на щенках без миэлотории.

Что касается экстерорецепторного мочеиспускательного рефлекса, то поперечная перерезка спинного мозга воспрепятствовала у щенят полному его исчезновению. У взрослых же собак после этого вмешательства произошла частичная реактивация исчезнувшего ранее рефлекса.

В обоих случаях как у детенышей, так и у взрослых в конце концов устанавливается особый способ опорожнения мочевого пузыря, характеризующийся прерывистым током мочи. Его сущность заключается в ряде поочередных сокращений мускулатуры мочевого пузыря, которые периодически приводят к расслаблению сфинктеров уретры. Эта реакция осуществляется благодаря спинномозговому рефлексу, исходящему из стенки пузыря и имеющему место уже в нормальных условиях, как только внутривыпуклостью давление достигает определенной предельной величины (Barrington, 1928).

Можно было бы думать, что колеблющаяся реакция мускулатуры мочевого пузыря является результатом особого вида функционального состояния после поперечной перерезки спинного мозга. Однако и после миэлотории у детенышей при экстерорецепторном мочеиспускательном рефлексе мочевой пузырь реагирует длительным неколеблющимся сокращением. Напротив, колеблющаяся реакция появляется у животных с интактным спинным мозгом как проявление угасания этого рефлекса, причем в то же время можно наблюдать длительное сокращение под влиянием интерорецепторных

механизмов. Эти факты свидетельствуют о том, что реакция детрузора после миэлоромии не обусловлена изменением его функционального состояния в результате оперативного вмешательства на спинном мозгу.

У взрослых животных после миэлоромии наблюдается колеблющееся сокращение детрузора как при экстерорецепторном мочеиспускательном рефлексе, так и при интерорецепторном спинномозговом автоматизме, но его происхождение в обоих случаях различно. Колеблющаяся реакция интерорецепторного автоматизма, равно как и неполное опорожнение мочевого пузыря путем этого механизма после миэлоромии можно объяснить перерывом рефлекса с интерорецепторами уретры на мускулатуру мочевого пузыря. Согласно Беррингтону (Barrington, 1928), центр этого рефлекса находится в промежуточном мозгу. Благодаря этому рефлексу детрузор остается в состоянии длительного сокращения до тех пор, пока моча протекает через уретру. В случае экстерорецепторного мочеиспускательного рефлекса длительное сокращение мочевого пузыря не зависит от вышеупомянутого «уретро-вазикального рефлекса». Оно может осуществляться уже с рождения, т. е. в то время, когда «уретро-вазикальный» рефлекс не оказывается еще развитым (Čapek, 1955). По-видимому, колеблющаяся реакция в этом случае является результатом тормозных процессов в спинном мозгу.

Подводя общий итог полученным нами экспериментальным результатам, можно сказать, что сущность исчезновения первичного мочеиспускательного рефлекса в процессе постнатального развития заключается в его угасании, обусловленном возникновением процессов торможения в ц. н. с. Торможение, возникающее в процессе развития в высших отделах ц. н. с., приводит к полному исчезновению первичного мочеиспускательного рефлекса. Частичное угасание этого рефлекса, характеризующееся колеблющимся сокращением мускулатуры пузыря, вызвано тормозным процессом, развивающимся в спинном мозгу, и, вероятно, находится в причинной связи с развитием интерорецепторного спинномозгового мочеиспускательного рефлекса.

ЛИТЕРАТУРА

- Хаютин В. М., Вопросы физиологии интерорецепции, 1, 524, 1952.
 Barrington F. J. F., Brain, 51, 209, 1928.
 Cannon W. B., A. Rosenbluth. The supersensitivity of denervated structures. New York, 1949.
 Čapek K. Reflexní řízení mikce v raném postnátním údobi. Kandidátská disertační práce. Praha, 1955.
 Čapek K., P. Hahn, J. Křeček, J. Martinek. Studie o fysiologii novorozencích mládat. Rozpravy Čs. akademie věd, sesít 12, 1956.
 Čapek K., J. Jelínek, Physiol. Bohemoslov., 5, 91, 1956a; 5, 97, 1956b.
 Denney-Brown D., E. C. Robertson, Brain, 56, 397, 1933.
 Goltz F., Pflüg. Arch., 8, 460, 1874.
 Götz F. J., H. Boehmehaus, Z. Urologie, 47, 129, 1954.
 Holmes G., Brain, 56, 383, 1933.
 Koldovský O., J. Křeček, J. Křečková, I. Mikulás, Physiol. Bohemoslov., 2, 367, 1953.
 Munro D., J. Donald, New England Journ. Med., 263, 223, 1947.
 Watkins A. L., Am. Journ. Physiol., 121, 32, 1938.

Поступило 5 VI 1957.

ON THE DEVELOPMENT OF REFLEX CONTROL OF MICTURITION IN PUPPIES

By C. Čapek

From the Physiological Institute, Czechoslovakian Academy of Sciences, Prague

О МЕХАНИЗМЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПЛАВУЧЕСТИ У РЫБ

B. A. Соколов

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

Изучению морфологии и физиологии плавательного пузыря рыб в литературе посвящено значительное количество работ, которые дают возможность судить о самых различных направлениях этого многогранного в функциональном отношении органа.

В настоящем исследовании внимание было сосредоточено на изучении роли плавательного пузыря рыб в гидростатической функции. Последняя в конечном итоге сводится к изменению плавучести рыбы путем регуляции удельного веса тела. По вопросу о механизме этого процесса в литературе укоренилось представление, выдвинutое впервые Моро (Moreau, 1877). Оно заключается в следующем. Газ, находящийся в плавательном пузыре, в результате вскрытия или погружения рыбы, которое влечет за собой уменьшение или увеличение давления столба воды над рыбой, расширяется или сжимается. При этом изменяется объем плавательного пузыря, а вместе с ним пассивно изменяется и объем тела рыбы. При постоянном весе рыбы последнее обстоятельство приводит к изменению ее удельного веса.

Приведенная теория является чисто физической, так как не нуждается в учете каких-либо физиологических регуляторных приспособлений.

Однако к настоящему времени накопилось достаточное количество фактов, показывающих наличие сложных функциональных связей плавательного пузыря рыб с различными органами и системами (Bohr, 1894; Deincke, 1904; Baglioni, 1908, 1911; Frisch, 1929; Franz, 1937; Stefanelli, 1946, и др.). Особый интерес в указанном смысле представляют работы, вышедшие из лаборатории Х. С. Коштоянца (Василенко и Коштоянц, 1936; Василенко и Ливанов, 1936; Василенко, 1937; Коштоянц, 1937). В этих исследованиях было показано влияние раздражения плавательного пузыря на мышечный тонус, дыхание и сердечную деятельность, а также на изменение спонтанной электрической активности *n. intestinalis*. На основании этих работ Х. С. Коштоянц сделал вывод о рецепторной функции плавательного пузыря. Этой же точки зрения придерживается Н. В. Пучков (1954). В последнее время нами была показана возможность образования условных рефлексов на деятельность плавательного пузыря, а также условного интерцептивного рефлекса с плавательного пузыря (Соколов, 1953, 1955).

Приведенные данные послужили поводом для сомнений в справедливости физической теории изменения плавучести рыб и побудили предпринять настоящее исследование, конкретная задача которого сводилась к попытке образовать положительную плавучесть у рыбы в аквариуме глубиной около 1 м и выяснить роль нервной системы в этом процессе.

Плавучестью вообще называют способность тела плавать на заданную осадку. Тело обладает положительной плавучестью, когда его удельный вес несколько меньше удельного веса воды.

Указанная глубина аквариума была избрана не случайно; если бы в этих условиях удалось образовать положительную плавучесть у рыбы, то данное обстоятельство явилось бы наиболее серьезным аргументом

против физической теории плавучести рыб. Простой расчет, который приводится ниже, показал невозможность приращения объема тела рыбы за счет расширения плавательного пузыря на величину, необходимую для смены знака плавучести.

Для расчета измерялись объем плавательного пузыря, объем тела рыбы и его вес. В среднем у наших подопытных рыб вес равнялся 250—300 г, объем составлял 230—280 см³, объем плавательного пузыря 30—40 см³.

Применив уравнение Клапейрона, можно подсчитать насколько изменится объем плавательного пузыря при подъеме, например, на 1 м, т. е. можно определить, дает ли подъем рыбы на 1 м приращение объема пузыря, необходимое для приведения удельного веса рыбы к единице (для простоты расчета удельный вес воды принимается везде равным 1).

$$P_1 V_1 = P_2 V_2,$$

где P_1 — давление на рыбу, оказываемое в сумме атмосферным давлением и давлением столба воды в 1 м; P_2 — давление на рыбу у самой поверхности воды (атмосферное давление); V_1 — объем плавательного пузыря на глубине в 1 м; V_2 — объем плавательного пузыря у поверхности воды.

$$V_2 = \frac{P_1 V_1}{P_2}; \quad V_2 = \frac{1100 \cdot 40}{1000} = 44 \text{ см}^3,$$

т. е. $\Delta V = 4 \text{ см}^3$.

Как видно, при подъеме тела на 1 м плавательный пузырь увеличивает свой объем лишь на 4 см³, тогда как для приведения удельного веса тела к 1 и для вслывания рыбы объем тела должен был бы возрасти на величину более 20 см³. Это значит, что в указанных пределах расширение плавательного пузыря не может изменить знака плавучести. Теоретически необходимое для этого приращение объема плавательного пузыря могло бы иметь место лишь при подъеме рыбы на 5 м. Однако практически этого не может быть, так как значительно раньше начинается эвакуация газа из плавательного пузыря вследствие достижения пороговой степени растяжения стенки последнего.

МЕТОДИКА

В исследовании была применена следующая схема экспериментальной установки (рис. 1). Рыбы (карпы — *Cyprinus carpio* L., весом 200—300 г) на время опыта помещались в специальный аквариум (высотой в 80 см), на внутренних поверхностях двух противоположных стенок которого друг над другом помещались две пары пластиничатых электродов (рис. 1, *a, a'* и *b, b'*). Благодаря этим электродам, на которые подавался ток от индукционной катушки, питающейся от шестивольтового аккумулятора, можно было подвергать рыбь раздражению. При этом специальный переключатель давал возможность включать ток либо с верхней пары электродов (*a, a'*), либо с нижней (*b, b'*). Пороговая сила раздражения имела место только между той парой электродов, на которую подавалось напряжение. Таким образом, рыба, уходя из зоны тока, перемещалась в вертикальном направлении, что являлось в наших опытах безусловной реакцией. Раздражение рыбы электрическим током предварялось световым условным раздражителем на том уровне, где находилась рыба. С этого же уровня давалось и безусловное подкрепление током, если рыба на световой сигнал не переходила в зону без тока. В том же случае, когда рыба на световой сигнал уходила из зоны тока, электрического раздражения не давалось. В качестве условного раздражителя использовались две лампы мощностью в 75 вт. Лампы размещались на стенке аквариума — одна наверху, другая внизу (рис. 1, *e, e'*), и заключались в металлические цилиндры с тем, чтобы сконцентрировать свет на одном из уровней.

В этой методике мы исходили из представления, согласно которому животное должно иметь «выход» из неблагоприятных условий, которые сигнализируются условным раздражителем. Только в этом случае условный сигнал сохраняет свое биологическое значение. В наших опытах условные рефлексы у рыбы вырабатывались быстро и были очень прочными, так что после их укрепления не требовалось безусловного подкрепления в течение 4—7 дней.

Основным показателем, регистрируемым на ленте кимографа, было внутривыпирное давление, которое записывалось через фистулу задней камеры плавательного пузыря.¹ Фистульная трубка соединялась тонкой резиновой трубкой с одним коленом водяного манометра. Другой конец манометра соединялся с капсулой Марея (рис. 1).

¹ Операция наложения фистулы на заднюю камеру плавательного пузыря карпов производилась с незначительными изменениями по сравнению с тем, что было нами уже описано (Соколов, 1953).

Такая система записи обеспечивала необходимую чувствительность регистрации и в то же время ограничивала до нужных пределов размах колебаний уровня жидкости в манометре. На приводимых кривых значения масштаба относятся к показаниям ртутного манометра, как 3 : 1.

Запись движений рыбы, производимая в некоторых опытах (рис. 3), осуществлялась с помощью пневматической системы, состоящей из специально изготовленной

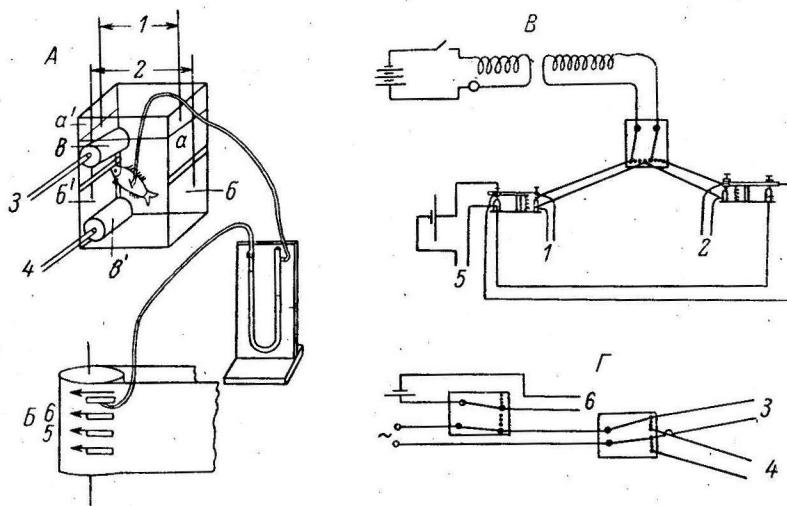


Рис. 1. Схема экспериментальной установки.

A — аквариум; *B* — кимограф; *B, Г* — электрическая схема; *a*, *a¹* и *b*, *b¹* — электроды; *e*, *e¹* — электрические лампы. Цифры обозначают соответствие звеньев схемы (*A, B, B, Г*).

капсулы, прикрепляемой на хвосте рыбы, записывающей капсулы Марея и резиновой трубки, соединяющей обе капсулы. Этот способ записи движений давал возможность регистрировать как горизонтальные перемещения животного (колебания хвоста), так и вертикальные.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Как было указано выше, в условиях используемой методики условные рефлексы на подъемы и спуски вырабатывались быстро. Первое проявление условного рефлекса на подъем (в начале опытов рыбы обычно находились внизу) наблюдалось на 3—8 сочетаний, хотя в начале работы рыбы большей частью не поднимались выше середины аквариума (рис. 2, *A*). Через 2—3 сочетания после первого проявления условного рефлекса на подъем рыбы начинали подниматься выше середины аквариума, но, несмотря на продолжающееся действие условного раздражителя, опускались опять в зону тока (рис. 2, *B*). По мере укрепления временной связи рыбы находились вне зоны тока на протяжении всего времени действия условного раздражителя.

Однако в дальнейшем — чаще на второй опытный день, реже в первый — наблюдались следующие явления. Рыбы все дольше и дольше задерживались в верхних слоях аквариума, все медленнее и медленнее опускались на дно после выключения условного раздражителя и, наконец, оставались наверху на протяжении всего интервала между раздражениями. При этом рыбы держались в верхних слоях воды без видимых мышечных усилий, часто совершенно не двигая плавниками. На условный сигнал, поданный сверху, они погружались путем энергичных движений всего тела, но после выключения света тотчас пассивно всплывали. То же самое происходило и тогда, когда рыбы погружались с помощью постороннего усилия. На

протяжении всего опыта количество воздуха в плавательном пузыре оставалось либо неизменным, либо уменьшалось в результате эвакуации при резких подъемах и спусках.

Наблюдаемый комплекс явлений представляет собой образование у рыб положительной плавучести. На рис. 2, В видно, что перед раздражением рыба держится у поверхности воды. На условный сигнал (сочетание

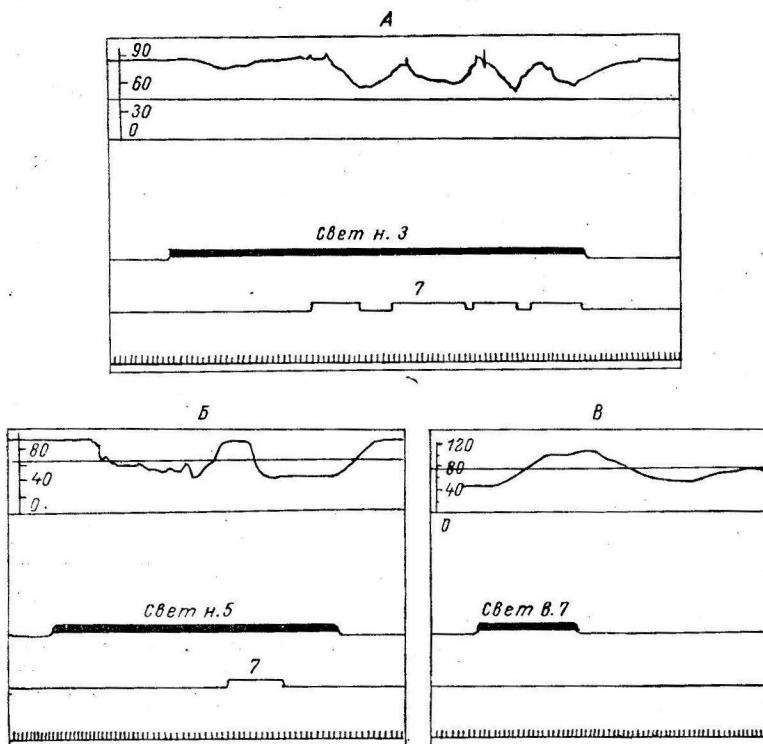


Рис. 2. Выработка условного рефлекса на подъемы и спуски и образование положительной плавучести (А, Б, В) (карп № 11а, опыт № 1, 3 XII 1954).

Сверху вниз: внутрипузырное давление; средняя линия обозначает уровень давления в пузыре, соответствующее давлению воды в середине аквариума; нулевое давление; отметка условного раздражителя (буквы означают место откуда давался свет; н. — низ, в. — верх, цифры — номера сочетаний); безусловный раздражитель; время (в сек.). На этом и последующих рисунках подъем линии внутрипузырного давления означает погружение рыбы, снижение линии — подъем. Цифры по вертикали слева — уровень внутрипузырного давления (в мм водн. ст.).

№ 7) она опускается на дно, но по выключении света тотчас же всплывает. Образование положительной плавучести удалось наблюдать у всех 27 рыб, бывших в экспериментах.

Особый интерес, как нам кажется, представляет следующий факт. В период стойкой положительной плавучести выкачивание газа из плавательного пузыря рыб не ведет к их немедленному погружению. Рыбы еще долгое время продолжали находиться у поверхности воды, а в ответ на условное или безусловное раздражение производили энергичные движения и очень медленно погружались, никогда, однако, не достигая дна аквариума, так как подъемная сила, по-видимому, оказывалась слишком большой (рис. 3).

Дальнейшие исследования касались выяснения роли нервных связей плавательного пузыря в процессе образования положительной плавучести. С этой целью производилась денервация плавательного пузыря. Эта операция вызывала у рыб сильное уменьшение моторной активности. Двигательные условные рефлексы вырабатывались с трудом и были очень нестабильными, вернее, даже летучими. Положительная плавучесть у рыб с денервированным плавательным пузырем никогда не образовывалась, даже если имели место всплытия. Характер движения рыб с денервированным пузырем показан на рис. 4, А. Как следует из рисунка, видны лишь колебания кривой с очень небольшой амплитудой, что соответствует слабым движениям общего характера.

В том, что полученные результаты не являются следствием операционной травмы, убеждают контрольные опыты на рыбах, у которых

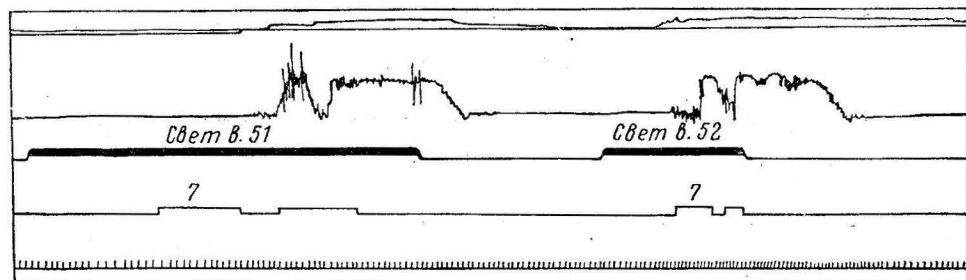


Рис. 3. Положительная плавучесть у рыбы при выкаченном воздухе из плавательного пузыря (карп № 3а). Опыт № 7, 20 XI 1954.

Третья линия сверху — движения рыбы. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

было сделано все то же, что и при обычной операции денервации плавательного пузыря, за исключением перерезки нервного ствола. Результаты, полученные на контрольных рыбах, ничем не отличались от таковых на интактных.

Опыты с денервацией плавательного пузыря имеют своим недостатком необратимость нарушения нервных связей. Поэтому были предприняты эксперименты, в которых нервные связи плавательного пузыря временно нарушались фармакологическим путем с помощью йодметилата пентафена, синтезированного в лаборатории органической химии 1-го Ленинградского медицинского института им. И. П. Павлова Н. В. Хромовым-Борисовым и А. М. Яновицкой.¹ Йодметилат пентафена представляет собой препарат, который в чрезвычайно малых дозах нарушает проведение в системе блуждающего нерва (0.01 мг/кг при внутривенном введении полностью снимает депрессорные эффекты от раздражения n. vagi). В дозе 0.2—0.3 мг/кг нарушается проведение в симпатических ганглиях. Имеются данные, что в дозах, в 5—10 раз больших тех, которые требуются для блокады симпатических ганглиев, блокируются рецепторы сосудистого ложа (Михельсон, Артемьев, Дардымов и др., 1955; Цирк, 1955).

В наших опытах йодметилат пентафена шприцем вводился в брюшную полость рыбы из расчета 2 мг/кг. Доза была подобрана эмпирически.

В начале этой серии опытов у рыб с fistулой плавательного пузыря вырабатывались световые условные рефлексы на подъемы и спуски, а также

¹ Этот препарат был любезно предоставлен нам Лабораторией токсикологии 1-го Ленинградского медицинского института им. И. П. Павлова, руководимой М. Я. Михельсоном.

констатировалась возможность образования положительной плавучести. На 2–3-й опытный день этим рыбам за 20–30 мин. до начала опыта вводился йодметилат пентафена. Действие препарата на организм рыб сохранялось в течение 3–5 дней и выражалось в следующем. В день введения препарата условные рефлексы сохранялись, однако моторная активность заметно падала и рыбы не поднимались выше середины аквариума. Второй день после введения препарата характеризовался еще

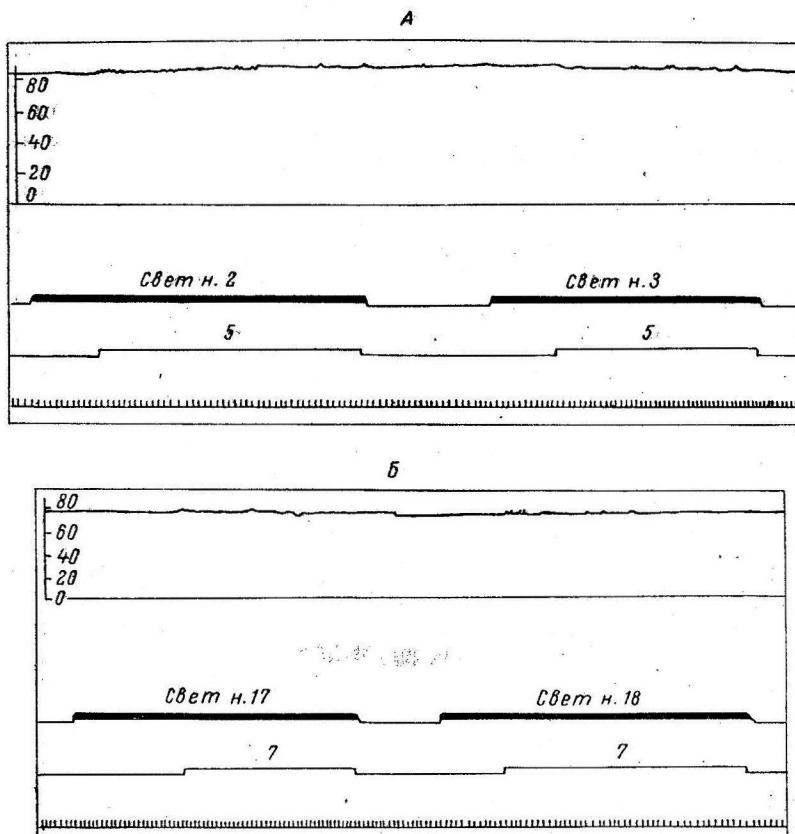


Рис. 4. Характер движения рыбы (карп № 13а) с денервированным плавательным пузырем (A) и в связи с действием йодметилата пентафена (B) на 2-й день после инъекции (карп № 11а).

Обозначения те же, что на рис. 2.

большим падением моторной активности и почти полным исчезновением условных рефлексов. Эта стадия проиллюстрирована на рис. 4, Б. Характерно, что эта кривая полностью совпадает с кривой, полученной на рыбе с денервированным пузырем (рис. 4, А).

С третьего дня после введения йодметилата пентафена начинался период восстановления моторной активности, а затем условнорефлекторной деятельности. Позже всего восстанавливалась способность к образованию положительной плавучести. Следует отметить, что период восстановления условнорефлекторной деятельности характеризовался стадией повышенной моторной активности (рис. 5).

Из разобранного фактического материала прежде всего следует, что положительная плавучесть у рыб закономерно образуется благодаря серии подъемов при глубине аквариума в 80 см.

То обстоятельство, что при денервации плавательного пузыря и при фармакологическом нарушении его иннервации положительная плавучесть не образуется, указывает на необходимость нервной импульсации с плавательного пузыря. При этом для создания нужного уровня возбуждения в соответствующих нервных центрах обязательна серия подъемов, т. е. речь идет о суммации возбуждения. Однако тогда, когда в центральной нервной системе благодаря серии подъемов уже создан стойкий очаг возбуж-

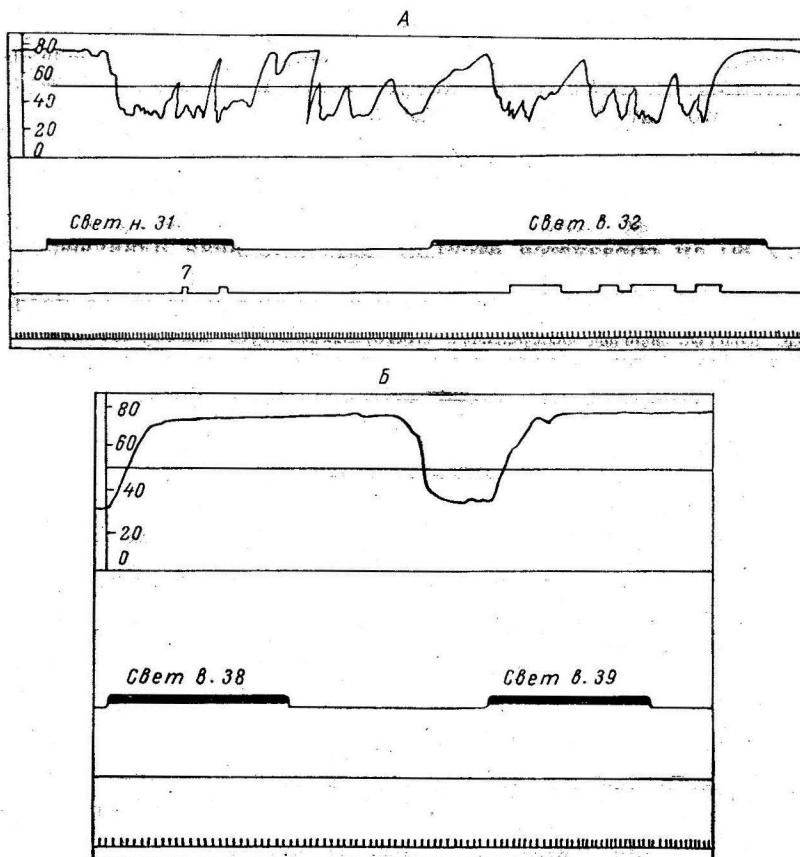


Рис. 5. Процесс восстановления условнорефлекторной деятельности (A) и способности к образованию положительной плавучести (B) (карти № 11а.)

Обозначения те же, что на рис. 2.

дения, импульсация с плавательного пузыря может быть прервана без немедленной смены знака плавучести, что объясняется инерцией нервного процесса в ц. н. с. рыб.

Полученные факты свидетельствуют о том, что плавательный пузырь в гидростатической функции у рыб не является эффектором, а выполняет роль рецепторного аппарата, воспринимающего давление. С нашей точки зрения, механизм изменения плавучести рыб следующий. Вследствие вслывания рыбы, что влечет за собой уменьшение давления воды на нее, газ, заключенный в пузыре, расширяется и растягивает стенку последнего. В стенке плавательного пузыря имеются специальные рецепторы (Deineka, 1904), которые посылают в ц. н. с. определенные сигналы, создающие там очаг возбуждения. Эффекторная роль в гидростатической

функции у рыб, по нашему мнению, принадлежит мышцам тела. Именно благодаря их сокращению или расслаблению меняется объем тела рыбы. Это явление в какой-то мере аналогично процессу изменения объема грудной клетки высших позвоночных. Однако сокращения мышц, изменяющих объем тела рыб, в отличие от мышц грудной клетки, имеют, видимо, тонический характер. Наше предположение подтверждается работами Х. С. Коштоянца (1937), где было показано влияние раздражения плавательного пузыря рыб на тонус скелетной мускулатуры.

Таким образом, плавательный пузырь в своей деятельности функционально связан с рядом анализаторов и, надо полагать, в особенности с двигательным, который и регулирует состояние мышц, изменяя в ту или другую сторону объем тела рыбы.

ВЫВОДЫ

1. У рыб (карпы) вследствие серии условнорефлекторных подъемов на высоту 80 см образуется стойкая положительная плавучесть.

2. В период стойкой положительной плавучести выкачивание газа из плавательного пузыря не влечет немедленной смены знака последней. Рыба еще долгое время сохраняет положительную плавучесть.

3. При денервации плавательного пузыря и при нарушении его иннервации йодметилатом пентафена положительная плавучесть не образуется.

ЛИТЕРАТУРА

- Василенко Ф. Д., Физиолог. журн. СССР, 23, № 2, 310, 1937.
 Василенко Ф. Д. и Х. С. Коштоянц, Физиолог. журн. СССР, 20, в. 2, 1936.
 Василенко Ф. Д. и М. Н. Ливанов, Бюлл. экспер. биолог. и мед., в. 2, 1936.
 Коштоянц Х. С. О соотношении функций вегетативных и анимальных органов в свете их эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л., 1937.
 Михельсон М. Я., В. С. Артемьев, И. В. Дардыков и др. VIII Все-созн. съезд физиолог., биохим. и фармаколог. Тез. докл. Изд. АН СССР, 1955.
 Пучков Н. В. Физиология рыб. М., 1954.
 Соколов В. А., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 2, 1953; К характеристике внутреннего анализатора рыб. Дисс. Л., 1955.
 Цирк К. Г. Действие ряда новых холинолитических веществ на проведение в вегетативных ганглиях. Дисс. Л., 1955.
 Baglioni S., Z. allg. Physiol., 8, 1, 1908; 11, 145, 1911.
 Bohr C., Journ. Physiol., 15, 1894.
 Deineka D., Z. Zool., 78, 1904.
 Franz G., Z. vergl. Physiol., 25, 2, 1937.
 Frisch K., Zool. Anz., 4, 1929.
 Moreau F. A. Memoires de Physiologie. Paris, 1877.
 Steffanelli A., Monitari Zool. Ital., 55, 1946.

Поступило 17 I 1957.

MECHANISM OF BUOYANCY VARIATION IN FISH

By *V. A. Sokolov*

From the laboratory of higher nervous system physiology, Leningrad University,
Leningrad

The method of conditioning was used in experiments upon fish (*Cyprinus carpio L.*) for obtaining positive buoyancy (body specific gravity becoming lower than that of water) in an 80 cm high aquarium. Positive buoyancy was established as a result of a series of upfloatings of the fish in response to a conditioned signal (light) based upon electric shock reinforcement (experimental set up shown in fig. I).

It has been calculated, that in terms of the physical theory of buoyancy (Moreau, 1877), positive buoyancy should not obtain at this depth.

Following denervation of the air bladder, or impairment of its innervation by pentaphen methylate iodide, positive buoyancy does not occur.

When positive buoyancy has been established, it is not reversed immediately on deflation of the air bladder, being maintained for a considerable time (no less than 1 hour).

Experimental data warrant the conclusion, that in the hydrostatic function of fish, the air bladder plays the part of a receptor, rather than that of an effector. When the fish floats up, its air bladder is stimulated by expanding gas; this evidently induces a generalized reflex tonic contraction of muscles which expands body volume, negative buoyancy being thereby reversed to positive.

ОСЦИЛЛОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

Т. Д. Джавришвили

Институт физиологии им. И. С. Бериташвили АН Грузинской ССР, Тбилиси

Известно, что состояние возбуждения в одном нервном волокне или группе волокон имеет определенное влияние на возбудимость соседних волокон. В физиологии накопилось громадное количество фактов, на основании которых можно сделать следующие выводы.

Прохождение импульсов по нервному волокну или группе волокон может изменить электрическую возбудимость соседних волокон.

Такие исследования на миэлиновых нервах провели Блэр и Эрлангер (Blair a. Erlanger, 1940), Фен и Ли (Feng a. Li, 1940), Реншоу и Терман (Renshaw a. Therman, 1941), Розенблут (Rosenblueth, 1941, 1944), Марракци и Лоренте де Но (Marrazzi a. Lorente de No, 1944).

К этой же группе явлений относится активность, которую можно отнести к взаимодействию соседних волокон: синхронизация спонтанных ритмических разрядов и изменения скорости проведения нервных импульсов (Katz a. Schmitt, 1940).

Импульсы, идущие в нервном волокне или группе волокон могут действовать как раздражители и вызывать импульсы в соседних волокнах. Это доказано опытами Д. Г. Квасова и А. И. Науменко (1936а, б), Реншоу и Термана (Renshaw a. Therman, 1941) и Тасаки (Tasaki, 1950) на миэлиновых нервах.

Активность в нейронах ц. н. с. может влиять на разряды соседних нейронов при отсутствии синаптических связей.

В настоящей работе было изучено взаимное влияние процессов возбуждения, протекающих в различных нервных волокнах, а именно, взаимодействие α - и β -волокон, находящихся в общем стволе.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на седалищном нерве лягушки *rana esculenta v. ridibunda*. Нерв раздражался через серебряные хлорированные электроды импульсами электрического тока от лампового стимулятора. Продолжительность раздражающих импульсов равнялась в одних опытах 0.2 мсек., в других — 0.5 мсек.

Потенциалы действия регистрировались посредством серебряных хлорированных электродов через усилитель переменного тока с несимметричным входом, соединенный с катодным двухлучевым осциллографом. Записывались потенциалы действия седалищного нерва, а также передних и задних спинальных корешков.

Каждая запись на фотопленку производилась с экспозицией в 40 мсек., следовательно, каждая осциллограмма соответствует изменениям в исследуемом нерве, которые происходили в течение 40 мсек. В одних опытах нерв находился в воздухе, в других был погружен в вазелиновое масло.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Потенциал действия смешанных нервов подробно изучен Эрлангером и Гассером (Erlanger a. Gasser, 1937). Этот потенциал слагается как из ответа наиболее быстро проводящих и наиболее возбудимых волокон, так и из ответа медленно проводящих волокон с низкой возбудимостью; при постепенном увеличении силы раздражения возбуждение наступает последовательно сперва в более возбудимых волокнах, а затем в менее возбудимых; на осциллограмме появляются все новые волны, которые

никогда не превышают первую волну, т. е. α -волну. Если сравнить высоту α - и β -колебаний в опубликованных до сего времени осциллограммах, то можно видеть, что β -колебание достигает половины высоты α -волны.

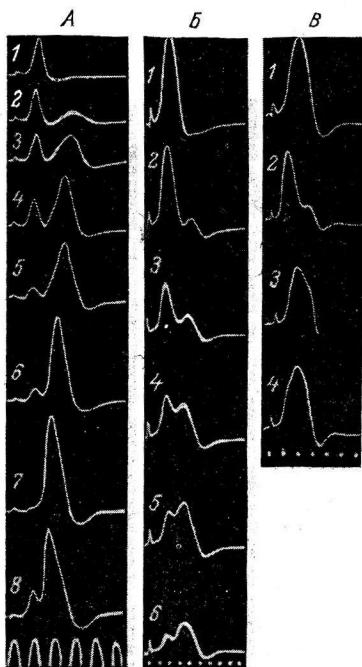


Рис. 1. Эффекты раздражения седалищного нерва (нерв находится в воздухе).

A — нерв раздражается импульсами, длительностью 0.5 мсек.; частота раздражения — 38 ударов в 1 сек.; сила раздражения (в в) постепенно увеличивается: 1 — 2, 2 — 2.2, 3 — 2.3, 4 — 2.4, 5 — 2.5, 6 — 6.5, 7 — 24, 8 — 24.1. *B* — нерв раздражается импульсами, длительностью 0.2 мсек.; частота раздражения — 90 ударов в 1 сек.; сила раздражения (в в): 1 — 9, 2 — 10.1, 3 — 12.1, 4 — 13.8, 5 — 15.2, 6 — 22.5. *В* — тот же нерв, что и *B*. Частота раздражения 30 ударов в 1 сек.; сила раздражения (в в): 1 — 10, 2 — 12.8, 3 — 17, 4 — 18. На этом и следующих рисунках отметка времени 1 мсек. Первое колебание на осциллограммах — артефакт раздражения.

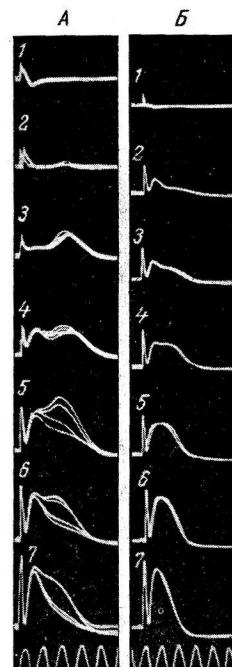


Рис. 2. Эффекты раздражения седалищного нерва (нерв находится в воздухе). Длительность импульсов 0.2 мсек. *A* — частота раздражения 150 ударов в 1 сек.; сила раздражения (в в): 1 — 0.1, 2 — 2.2, 3 — 3.5, 4 — 6.5, 5 — 10, 6 — 14, 7 — 23. *B* — частота раздражения 50 ударов в 1 сек.; сила раздражения (в в): 1 — 0.1, 2 — 4.5, 3 — 6, 4 — 7, 5 — 8.2, 6 — 9.8, 7 — 14.

В наших же опытах на седалищном нерве лягушки (после определения порога раздражения по признаку появления α -колебания) постепенное увеличение силы раздражающего тока вызывало характерные изменения регистрируемого потенциала. Оказалось, что при достижении раздражающим стимулом той величины, при которой начинает возбуждаться хотя бы часть β -волокон, высота α -колебания начинает падать. По мере дальней-

шего усиления раздражающих ударов возрастает β -колебание, а α -колебание угнетается (рис. 1, A, 3), иногда же вовсе сходит на нет (рис. 1, A); бывает и так, что при дальнейшем усилении раздражающих ударов снова появляется и увеличивается α -колебание при одновременном уменьшении β -колебания (рис. 1, A).

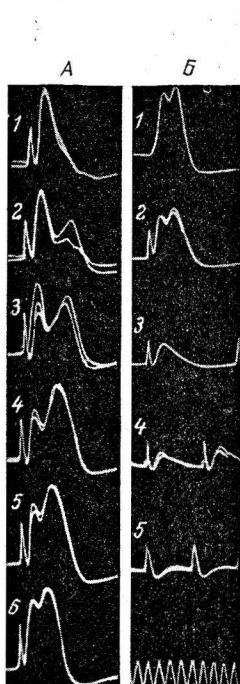


Рис. 3. Эффекты раздражения седалищного нерва (нерв находится в воздухе).

Длительность раздражающих ударов — 0,5 мсек. Частота раздражения (в ударах в 1 сек.) для А — 66; для Б 1—30, 2 — 60, 3 — 100, 4 — 150, 5 — 300. Сила раздражающих ударов (в в) для А 1 — 0,1, 2 — 5, 3 — 6, 4 — 7, 5 — 9, 6 — 20; сила раздражающих ударов для Б с самого начала раздражения максимальная и равняется 25 в.

(рис. 2, A).¹ На осциллограмме рис. 2 при пороговом раздражении вначале появилась β -волна, постепенно нарастающая, затем — α -волна, которая с увеличением силы раздражения начала увеличиваться, в то время как β -волна при этом стала уменьшаться.

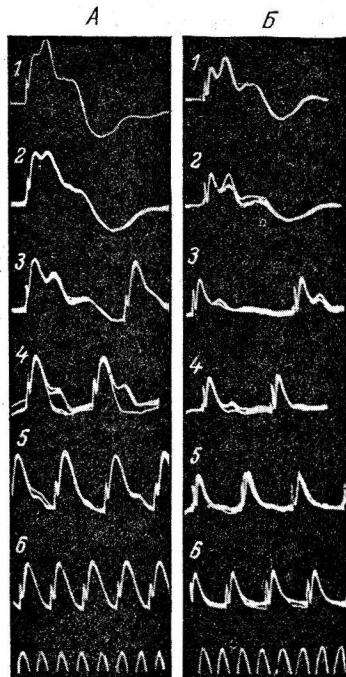


Рис. 4. Эффекты раздражения большеберцового нерва. Отводится X передний корешок. Препарат залит вазелиновым маслом.

Длительность раздражающих ударов: $A = 0.5$ мсек., $B = 0.2$ мсек. Сила раздражающих ударов 25 в. Частота раздражения (в ударах в 1 сек.): $1 = 48, 2 = 100, 3 = 200, 4 = 300, 5 = 400, 6 = 450$.

Как ни парадоксально, но мы должны отметить и такой факт, что при постепенном увеличении силы раздражения, начиная с подпорогового, с перва отводится сперва β -колебание, а затем α -колебание

¹ Объяснение аналогичному факту дано Чжаном (Chang, 1956). Порядок появления, также как и размер спайка, Чжан относит больше за счет относительного избытка волокон различного размера на стороне раздражения, чем за счет их размера или уровня возбудимости.

Во всех случаях, где имеется увеличение амплитуды β -волн (рис. 1, 2, 3), отмечается уменьшение латентного периода возникновения β -волн, т. е. увеличивается скорость проведения в β -волокнах. Бывает и так, что при определенной силе и частоте раздражения две раздельные волны — α и β сливаются в одну волну. Это продемонстрировано на рис. 2, *B*. В этом опыте нерв раздражается импульсами длительностью 0.2 мсек., частотой 50 гц. Как можно видеть на рис. 2, *B*, 5, при раздражении нерва ударами в 8.2 в, α - и β -волны начинают сливаться, а при раздражении ударами в 14 в (рис. 2, *B*, 7) они представлены единой волной.

При усилении раздражающих ударов может наблюдаться также одновременное, но не параллельное увеличение α - и β -волн (рис. 2, *A*, 3).

Согласно опытам Эрлангера и Гассера (Erlanger a. Gasser, 1937), кривые записи потенциалов действия седалищного нерва (порядок возникновения потенциалов при усилении раздражающих ударов, их диссоциация во времени и т. д.) заставляют думать, что записанные нами и обозначенные как α - и β -потенциалы, принадлежат к соответствующим структурным и функциональным единицам — α - и β -нервным волокнам. Но для большей убедительности и точного контроля мы провели дополнительные опыты. Они состояли в следующем.

1. На одном и том же препарате седалищного нерва при неизменной частоте и силе раздражающих ударов мы изменяли их длительность (с 0.5 на 0.2 мсек.), что существенно отражалось на соотношениях потенциалов действия (рис. 4).

2. На одном и том же препарате при неизменной силе и длительности раздражающих ударов изменяли частоту, постепенно увеличивая ее. Характерной чертой этой серии записей является тот факт, что с учащением раздражающих ударов электрические ответы нервных волокон выпадали в определенном порядке: вначале выпадали ответы наименее возбудимых волокон, затем более возбудимых (рис. 3, *B*, и 4, *A*, *B*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для того, чтобы понять природу взаимодействия между соседними нервными волокнами и объяснить результаты наших экспериментов нужно вспомнить особенности проведения возбуждения в первом стволе, где каждое нервное волокно образует часть внешнего проводника других смежных проводников.

Как известно, после возникновения потенциала действия в одном участке нервного волокна он становится источником раздражения для соседнего невозбужденного участка. Данные о способности местных токов увеличить возбудимость соседних участков представлены Ходкиным (Hodgkin, 1937). Он изучал проведение нервного импульса через зону блока в миэлиновом нерве лягушки. Ходкин показал, что за зоной блока можно обнаружить колебание потенциала, который обладает всеми свойствами электротонического потенциала, подобного возникающему при раздражении нерва постоянным электрическим током. Имеется много фактов, которые показывают, что потенциал действия проводящего волокна посредством электротонических токов влияет на соседние волокна и вызывает в них изменения возбудимости. Например, Катц и Шмитт (Katz a. Schmitt, 1940) исследовали возбудимость изолированного нервного волокна краба при прохождении импульса в соседнем волокне. Они нашли, что по мере приближения волны потенциала в активном аксоне возбудимость находящегося в состоянии покоя соседнего волокна понижается (анэлектротон), затем быстро возрастает выше нормы (катэлектротон), что совпадает с восходящей фазой спайкового потенциала проводящего волокна, и, наконец, опять понижается (анэлектротон).

Многим удалось демонстрировать передачу импульса от одного нервного волокна к другому. Реншоу и Терман (Renshaw a. Therma, 1941) удалось вызвать возбуждение одних интраспинальных аксонов кошки при раздражении соседних аксонов.

Анализируя эксперименты, демонстрирующие передачу импульса с активного нервного волокна на соседнее неактивное, многие отмечали, что эти эффекты получаются только при определенных условиях: при повышении возбудимости тестируемых аксонов, вызванном перерезкой или повреждением общего пучка аксонов; при обработке нервов веществами, нарушающими изолированное проведение возбуждения; при прохождении через нерв постоянного тока (повышение возбудимости на катоде) и т. д.

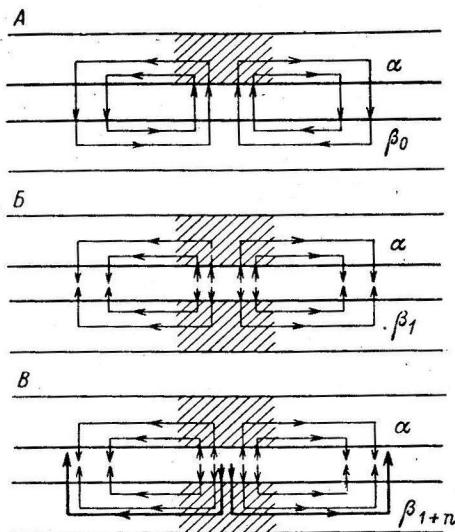


Рис. 5. Схема для объяснения механизма взаимодействия соседних волокон. α — α -волокна, β — β -волокна. *A* — возбуждены все α -волокна; β -волокна не возбуждены (β_0) и находятся под воздействием электротонических токов α -волокон. *B* — часть β -волокна возбуждена (β_1) и направление их электротонических токов противоположно направлению электротонических токов α -волокон, что вызывает интерференцию; цепи электротонических токов на схеме не замкнуты в целях наглядности. *C* — возбуждено максимальное количество β -волокон (β_{1+n}); электротонические токи β -волокон увеличились (жирная линия), а токи α -волокон стали меньше.

Остальные объяснения в тексте.

амплитуды биотока возбуждения из возбужденных α - и β -волокон, противоположно направлены, произойдет их интерференция, что вызовет уменьшение их действия, т. е. уменьшится анэлектротоническое действие токов, выходящих из β -волокон и входящих в α -волокна. Это может вызвать уменьшение α -волокон. Так как токи, выходящие из β -волокон, противоположно направлены, произойдет их уменьшение, т. е. уменьшится анэлектротоническое действие токов, выходящих из β -волокон и входящих в α -волокна. Если затем увеличить раздражение общего ствола до максимального для β -волокон (рис. 5, *B*), увеличится количество возбужденных β -волокон, и соответственно (в силу вышеизложенных причин) увеличится анэлектротоническое, блокирующее действие β -волокон на α -волокна.

Возникает вопрос, какой силы может достичь это блокирующее действие? Как видно из наших опытов, β -волокна в состоянии полностью блокировать α -волокна (рис. 1, *A*, 7).

По данным Д. С. Воронцова (1927) анод индукционного тока в состоянии вызвать частичное или полное торможение распространяющейся волны возбуждения.

Перечисленные выше факты заставляют думать, что обнаруженнное в наших опытах взаимодействие α - и β -волокон обусловливается поляризующим, электротоническим действием возбуждения одних волокон на другие. Попытаемся объяснить результаты наших экспериментов.

На рис. 5 дано схематическое изображение трех (*A*, *B* и *C*) моментов взаимодействия α - и β -волокон. В случае *A* возбуждены все α -волокна (α) — возбужденная область заштрихована. Как видно из рис. 5, *A*, ток, выходящий наружу в двух местах из α -волокон и входящий в β -волокна (β_0) не встречает на пути к β -волокнам противоположно направленного тока из-за отсутствия в них возбуждения. Но, как только возбуждается хотя бы часть нервных волокон β -подгруппы (β_1) (рис. 5, *B*), в них возникает электрический ток, выходящий наружу также в двух местах, и направляется в сторону α -волокон.

Таким образом, одновременно с возбуждением части волокон β -подгруппы начинается анэлектротоническое действие токов, выходящих из β -волокон и входящих в α -волокна. Это может вызвать уменьшение

По данным Тасаки (Tasaki, 1940), Тасаки и Такеучи (Tasaki a. Takeuchi, 1941) каждая насечка Ранвье в большом моторном нервном волокне жабы развивает токи действия, которые действуют на смежную насечку как раздражающие токи с силой в 5—6 раз больше пороговой. По данным Куртис и Колль (Curtis a. Cole, 1938) и Катца (Katz, 1942), во время активности нервного волокна уменьшается сопротивление мембранны.

Как показал Тасаки (Tasaki, 1950), токи действия изолированного нервного волокна в состоянии «перескочить» через проводящую среду к другому нервному волокну, находящемуся на определенном расстоянии от первого, и возбудить его.

Как мы отметили выше при перечислении полученных нами фактов, усиление раздражения нерва вызывало два как будто противоположных явления: 1) с увеличением потенциала β -волокон в них происходит увеличение скорости проведения, β -колебание постепенно продвигается влево, в сторону α -волн (рис. 1, A, 2, A и 3, A), а иногда даже сливаются с ним (рис. 2, B); 2) при усилении раздражения нерва происходит одновременное, но не параллельное увеличение α - и β -потенциалов (рис. 2, A, и 3, A).

В действительности в основе обоих явлений лежит механизм взаимодействия между нервными волокнами. Как отмечают Катц и Шмитт (Katz a. Schmitt, 1940), взаимодействие не может быть очень обширным, если скорости импульсов в одних нервных волокнах сильно различаются от скорости в других, так как более быстрый потенциал действия остается рядом с более медленным только очень короткое время. С другой стороны, чем меньше будет разница в скорости проведения импульсов, тем дольше они останутся вместе и, следовательно, тем лучше будут условия для полного взаимодействия.

Из опытов Эрлангера и Гассера (Erlanger a. Gasser, 1937), которые записывали электрические ответы нерва при пороговых раздражениях, можно заключить, что количество возбужденных волокон также имеет значение для процесса взаимодействия. На их осциллограммах видно, что одни импульсы начинаются раньше, другие позже, продолжительность некоторых больше, других — меньше. Но, когда сила раздражения увеличивается до половины максимальной для α -волокон, получается одна волна биотока с постоянной скоростью и продолжительностью. Подобную синхронизацию импульсов, проводящихся в различных волокнах нерва, наблюдали Катц и Шмитт (Katz a. Schmitt, 1940). В их опытах при последовательном раздражении двух волокон скорость проведения уменьшается в волокне, которое раздражалось первым, и увеличивается во втором. Это происходит тогда, когда импульс второго волокна несколько отстает от импульса первого волокна и фронт волны второго импульса совпадает с активной фазой первого. В этом случае электрический ток, который выходит из второго волокна и входит в первое, действует на первое волокно анэлектротонически, а на второе — катэлектротонически, и таким образом облегчается распространение второго импульса. Когда импульсы возникают одновременно в обоих волокнах, происходит взаимодействие, дающее различные сочетания ускорения и замедления в зависимости от фазовой связи между этими двумя импульсами. Если импульсы проникаются полностью «поступенно», их местные токи действия интерферируют и скорость распространения возбуждения уменьшается в обоих волокнах. При этом благодаря анэлектротоническому действию токов возбуждения возбудимость понижается также в обоих волокнах.

Итак, можно заключить, что при раздражении нерва электрическими ударами, следующими с очень небольшим интервалом один за другим, взаимодействие α - и β -волокон (и вследствие этого конечный рисунок потенциала возбуждения) зависят от многих факторов, а именно: от ко-

личества активных и неактивных волокон, от повышения или понижения их возбудимости, от соотношения числа одновременно возбужденных α - и β -волокон, от их топографического распределения в общем нервном стволе и, наконец, от частоты и продолжительности раздражающих импульсов.

ВЫВОДЫ

Проведен осциллографический анализ составного потенциала миэлинового нерва лягушки и изучено взаимодействие α - и β -волокон во время их возбуждения. При этом установлено:

1) при увеличении силы раздражающих ударов от пороговой до максимальной с момента возбуждения β -волокон уменьшается амплитуда α -потенциала;

2) максимальное возбуждение β -волокон может привести к полному угнетению α -волны;

3) взаимодействие α - и β -волокон может выражаться в синхронизации импульсов возбуждения и в возрастании скорости проведения в β -волокнах;

4) в основе механизма взаимовлияния α - и β -волокон лежит электротоническое действие биотропов возбуждения одних волокон на другие.

ЛИТЕРАТУРА

- Беритов И. С., Тр. Тбилисск. гос. унив., 17а, 29, 1945.
 Воронцов Д. С., Журн. экспер. биолог. и мед., 16, 101, 1927.
 Квасов Д. Г. и А. И. Науменок, Физиолог. журн. СССР, 20, 4, 1936а; Pflüg. Arch. ges. Physiol., 237, 576, 1936б.
 Arvanitaki A., Journ. Neurophysiol., 5, 89, 1942.
 Blair E. A. a. J. Erlanger, Am. Journ. Physiol., 131, 483, 1940.
 Chang H. T., Journ. Neurophysiol., 19, 224, 1956.
 Curtis H. I. a. K. S. Cole, Journ. gener. Physiol., 21, 757, 1938.
 Erlanger J. a. H. S. Gasser. Electrical signs of nervous activity. Philadelphia, Univ. of Pennsylvania Press, 1937.
 Feng T. P. a. T. H. Li, Proc. Soc. exp. Biol. a. Med., 45, 870, 1940.
 Hodgkin A. L., Journ. Physiol., 90, 183, 211, 1937.
 Katz B., Journ. Neurophysiol., 1, 169, 1942.
 Katz B. a. O. H. Schmitt, Journ. Physiol., 97, 471, 1940.
 Marrazzi A. S. a. R. Lorente de Nò, Journ. Neurophysiol., 7, 83, 1944.
 Renshaw B. a. P. O. Therman, Am. Journ. Physiol., 133, 96, 1941.
 Rosenbluth A., Am. Journ. Physiol., 132, 119, 1941; 140, 656, 1944.
 Tasaki I., Pflüg. Arch. ges. Physiol., 244, 125, 1940; Journ. Neurophysiol., 13, 177, 1950.
 Tasaki I. a. T. Takeuchi, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 244, 696, 1941.

Поступило 1 VII 1957.

AN OSCILLOGRAPHIC STUDY OF THE INTERACTION BETWEEN NERVE FIBERS

By T. D. Djavrishvili

From the I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian SSR Academy of Sciences,
Tbilisi

The complex action potential of a myelinated frog nerve has been submitted to oscillographic analysis and relationships between alpha and beta fibers during their excitation have been studied. It has been found, that if the intensity of stimulating shocks is raised from liminal to maximal, the

amplitude of the alpha-potential decreases with the onset of excitation in beta-fibers. Total suppression of the alpha-wave can be induced by maximal excitation of beta-libres.

The interplay between alpha- and beta-fibers may result in synchronization of excitatory impulses and in an increased conduction velocity by beta-fibers. The mechanism underlying the mutual effects between alpha- and beta-fibers is considered to depend upon an electrotonic action exerted by excitation potentials of one type of fibres upon those of another type.

ХАРАКТЕРИСТИКА И МЕХАНИЗМ ИСТИННОГО ПЕССИМУМА

(К АНАЛИЗУ ПРИРОДЫ ТОРМОЖЕНИЯ)

И. А. Аршавский и М. Н. Кондратова

Лаборатория возрастной физиологии и патологии Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР, Москва

Н. Е. Введенским было установлено, что при последовательном осуществлении процесса возбуждения в нерве в зависимости от ритма протекания его в одном случае вызывается деятельное состояние мышцы (оптимум), в другом — прекращение деятельности (действительное успокаивание — пессимум). Открыв явление пессимума, Н. Е. Введенский сблизил его с реакциями физиологического торможения. Едва ли не самым существенным в работе Н. Е. Введенского следует считать сформулированное им положение, согласно которому «во время состояния пессимума в мышце происходят сильные восстановительные процессы, она за это время может оправляться от утомления». Вместе с тем Н. Е. Введенский указывал: «Как бы совершенно ни было выражено состояние пессимума, хотя бы оно по внешнему эффекту было равнозначаще прекращению раздражения, однако с ним связано некоторое понижение способности мышцы к последующей деятельности, некоторое утомление». Отсюда такие характеристики пессимума, как относительное утомление, как утомление через скрытое раздражение, как утомление через недостаточный интервал.

Из приведенного очевидна противоречивость характеристик состояния пессимума. Причина, побудившая Н. Е. Введенского дать двойственную и в какой-то мере противоречивую характеристику пессимума, до сего времени не раскрыта, так же, впрочем, как нельзя считать еще полностью раскрытым механизм осуществления пессимума. Опыты Н. Е. Введенского были поставлены на изолированном нервно-мышечном препарате лягушки, лишеннем естественного кровоснабжения. Еще в 1932 г. один из нас обратил внимание на своеобразие некоторых характеристик пессимума, получаемого на нервно-мышечном аппарате у кошки — *in situ* в условиях ненарушенного кровообращения. С той поры мы неоднократно обращались к анализу природы пессимума, получаемого на нервно-мышечном аппарате теплокровных (Аршавский, 1938, 1956, 1957; Розанова, 1938).

В настоящей работе излагаются некоторые результаты этого анализа, характеризующие условия получения пессимума на нервно-мышечном аппарате теплокровных, изменение поляризации, возбудимости и некоторые биохимические изменения, проходящие в мышце, находящейся в состоянии пессимального торможения.

МЕТОДИКА

Опыты ставились на кошках и крысах в условиях эфирного наркоза. Объектом исследования служили икроножная мышца (*m. gastrocnemius*), полусухожильная мышца (*m. semitendinosus*), четырехглавая мышца (*m. quadriceps*). Сухожилия мышц через блочки соединялись с коротким плечом двухплечевого рычажка. Во всех опытах осуществлялась соответствующая фиксация конечности, исключавшая какую-либо возможность побочных влияний на регистрацию сокращавшейся мышцы. Раздражение нерва производилось либо индукционным током меняющейся частоты, либо от электронного стимулятора (ГРАХ-1) прямоугольными или пилообразными импульсами. Изменение возбудимости на прямое раздражение в самой мышце во время пессимума учитывалось с помощью индукционного тока (одиночными стимулами). Регистрация изменений демаркационного тока с помощью обычного компенсационного метода (зеркальный гальванометр) служила для характеристики состояния поляризации в мышце во время пессимума. При этом фитилек от одного неполяризующегося электрода располагался на поверхности средней части мускула, фитилек другого — на надрезе сухожилия. Для суждения о биохимических превращениях во время пессимума в мышце определялось содержание неорганического фосфора (после осаждения магнезиальной смесью по Фиске-Суббароу) и молочной кислоты (с пара-оксидафени-

лом). Биохимические изменения регистрировались в икроножных мышцах крыс. В ряде предварительных опытов было установлено, что в условиях так называемого покоя отсутствуют различия по исследовавшимся биохимическим показателям между правой и левой мышцами. Это позволяло использовать в качестве контрольной мышцы соответствующий симметричный мускул. Для оценки биохимических изменений во время пессимума икроножная мышца, предварительно частично отпрепарированная, быстро отсекалась, падая в подставленный сосуд с жидким азотом. Вся процедура занимала время в пределах около 1 сек.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

На изолированном нервно-мышечном препарате лягушки, лишенном естественного кровоснабжения, Н. Е. Введенский установил, что оптимальная реакция при раздражении нерва осуществляется при частотах 20—30 и не выше 40 в 1 сек. Для получения пессимальной реакции требующиеся частоты колеблются в пределах от 60—70 до 150 в 1 сек. Таким образом, для получения пессимума требовалось, чтобы частота раздражения превышала не менее чем в 2—3 раза частоту раздражения, необходимую для получения оптимума.

В условиях *in situ*, т. е. с сохраненным кровоснабжением, при раздражении соответствующего нерва индукционным током, как только достигается частота стимулов, вызывающая оптимальный тетанус, достаточно увеличить найденную оптимальную частоту всего лишь на 5—10 и в отдельных опытах даже на 3 в 1 сек., как тотчас же осуществляется переход к пессимальному ослаблению.

На рис. 1 демонстрируется сказное по отношению к четырехглавой и икроножной мышцам.

При раздражении индукционным током мы пользовались описанным нами прерывателем (1939), позволявшим весьма плавно осуществлять переход от одной частоты к другой без перерыва раздражения. Интенсивность раздражения соответствовала порогу максимума; она не менялась при изменении частоты раздражения.

Существенно отметить, что найденные нами оптимальные частоты для перечисленных нервов: *n. tibialis* около 40 в 1 сек., *n. cruralis* — 50—55 в 1 сек., *n. hamstring* около 75 в 1 сек. поразительно совпадают с той частотой импульсов, какая и в естественных условиях адресуется по указанным нервам в соответствующие мышцы (Adrian a. Bronk, 1929; Cooper a. Eccles, 1930).

Обнаруженное явление было обозначено нами названием острого оптимума или острого пессимума. Когда позднее при раздражении стали пользоваться импульсами от электронного стимулятора, было обнаружено, что для получения явления острого оптимума необходима совершенно определенная характеристика стимулов — по амплитуде, длительности и частоте. Так, по отношению к большеберцовому нерву и икроножной мышце у крысы было установлено, что амплитуда стимула также должна быть максимальной. При пороге раздражения, колебавшемся в пределах 0.7—0.8 в, используемая интенсивность раздражения не превышала

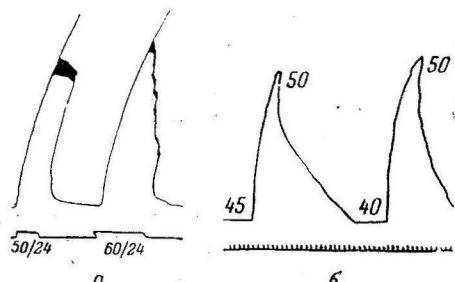


Рис. 1. Регистрация сокращений четырехглавой (а) и икроножной (б) мышц у кошки.

Сверху вниз: на а — миограмма, отметка раздражения *n. cruralis* индукционным током; цифры в числителе — частота раздражения, в знаменателе — сила раздражения в см р. к. На б — миограмма, отметка времени (в сек.); цифры внизу — оптимальная частота раздражений, сверху — пессимальная частота раздражений.

1.0—1.2 в, что соответствовало порогу максимума. Длительность импульса (пилообразного) 9—10 мсек., частота 50—52 гц.

При указанной характеристике силы и длительности раздражения достаточно повысить частоту на 5—8 гц, как мышца тотчас переходит в пессимальное расслабление. При изменении частоты раздражения интенсивность и длительность стимула, естественно, оставались неизменными. Важно отметить, что явление острого оптимума и пессимума лучше обнаруживается, когда нерв не перерезан и сохраняет естественную связь с нервными центрами. В этом случае импульсация в центростремительном направлении исключалась наложением временного холодового блока выше раздражающих электродов. В качестве едва ли не обязательного условия, способствующего получению явлений оптимума и пессимума на изолированном нервно-мышечном препарате лягушки, Н. Е. Введенский подчеркивал необходимость предварительного утомле-

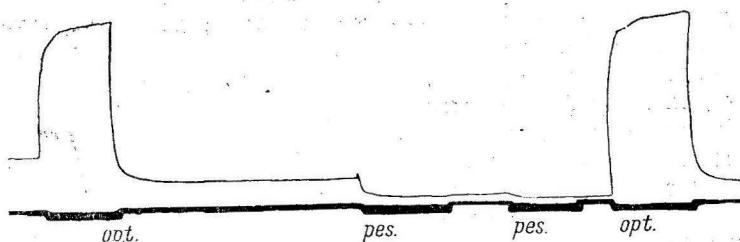


Рис. 2. Регистрация сокращений икроножной мышцы у крысы.
Сверху вниз: миограмма, отметка раздражения — оптимального (opt.) и пессимального (pes.).

ния препарата. Лабильность нервно-мышечного препарата должна быть предварительно нарочито снижена, так как на свежем препарате, как указывал Н. Е. Введенский, получить явления оптимума и пессимума трудно, а иногда и невозможно. В наших условиях опыта на теплокровных животных обязательным условием для получения явлений острого оптимума и пессимума является свежесть нервно-мышечного аппарата, обеспечиваемая сохранением кровоснабжения. Напротив, предварительное утомление нервно-мышечного аппарата препятствует получению явлений оптимума и пессимума на теплокровных животных.

Во многих опытах можно видеть, что при соответственно подобранных характеристиках раздражения переход к частоте, вызывающей пессимум, возвращает мышцу не к абсциссному уровню, а как бы активно вызывает в ней избыточное расслабление. Последнее более значительно выражено по сравнению с расслаблением в состоянии исходного покоя.

Во всех этих случаях амплитуда последующего оптимума более или менее значительно превышает величину исходного оптимума (рис. 1, б).

На рис. 2 приведены кривые, полученные на икроножной мышце у крысы при раздражении *n. tibialis*. Слева приводится оптимальное сокращение, вызванное раздражением от электронного стимулятора (50 гц, длительность стимула — 9.5 мсек.). Если на нерв подействовать сразу же пессимальной частотой, то после небольшого начального сокращения мышца как бы активно расслабляется. Избыточное расслабление длится столько времени, сколько длится пессимальное раздражение. Прекращение последнего, как можно видеть на кривой, уменьшает степень вызванного расслабления. Еще в опытах с раздражением индукционным током мы также обнаружили, что степень вызываемого пессимального расслабления может быть уменьшена наложением холодового блока

между разрывающими электродами и мышцей. Из сказанного естественно допустить, что более высокая амплитуда оптимума, следующего за пессимумом, может быть обуздана большей исходной длине мышечного волокна. Несколько более расслабленный или растянутый мускул характеризуется большей сократительной способностью. Необходимо, однако, отметить, что в ряде опытов можно наблюдать значительное последующее увеличение оптимума и в тех случаях, когда ему не предшествует избыточное пессимальное расслабление.

На рис. 3 приведен один из таких опытов, в котором нерв подвергался пессимальному раздражению (60 гц) в течение 1 мин. Последующее, весьма резко выраженное увеличение оптимума было вызвано на следах от предшествующего пессимального раздражения через 10 сек. после прекращения последнего.

В специальной серии осциллографических исследований нами было установлено, что во время пессимального расслабления, вызываемого указанными характеристиками раздражения, в мышце полностью прекращается генерация потенциалов действия, в то время как в нерве она продолжается в ритме, соответствующем наносимой частоте раздражения. В этих случаях также можно наблюдать, что полное блокирование импульсов в промежуточном мионевральном звене происходит как только оптимальная частота раздражения повышается на 5—10 гц. Данные осциллографических исследований будут сообщены отдельно.

Измеряя ток покоя в мышце с помощью зеркального гальванометра, Н. Е. Введенский обнаружил отрицательное колебание тока покоя не только во время оптимума, но и во время пессимума, названное им «остаточным отрицательным колебанием тока». Так как негативность является электрофизиологическим выражением диссимиляционных процессов, естественна в таком случае трудность совместить этот признак с выводом, что во время состояния пессимума в мышце происходят сильные восстановительные процессы.

По-видимому, было бы неправильным игнорировать то предубеждение, которое существовало у Н. Е. Введенского против допущения позитивности, как возможного признака, характеризующего процесс торможения в ткани. Как известно, Геринг (Hering, 1888) и Гаскел (Gaskell, 1886) оценивали позитивность как электрофизиологическое выражение ассимиляции, лежащей в основе процесса торможения, — процесса, якобы принципиально противоположного по своей природе процессу возбуждения. Между тем Н. Е. Введенский самый процесс торможения рассматривал лишь как модификацию процесса возбуждения. Как же обстоит дело в действительности?

У кошки на одной из перечисленных мышц (всего удобнее на икроножной) с помощью зеркального гальванометра измерялся ток покоя. Величина последнего колебалась в пределах 50—60 мв. В случае оптимальной реакции мышца отвечает отрицательным колебанием тока покоя. С прекращением раздражения и возвращением мышцы к состоянию покоя демаркационный ток, как правило, возвращается к первонач-

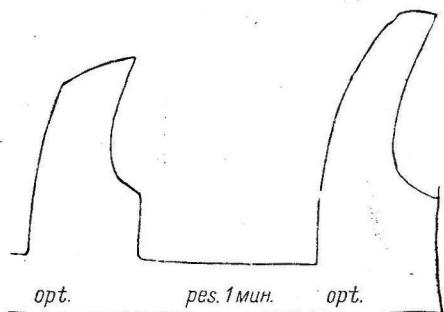


Рис. 3. Регистрация сокращений икроножной мышцы у крысы.
Оптимальное раздражение 50 гц, пессимальное 60 гц.
Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

чальной величине или даже несколько меньшей. Если незначительным увеличением частоты раздражения, как указывалось выше, оптимальную реакцию перевести в состояние пессимума, то в мышце на фоне пессимального расслабления развивается положительное колебание тока покоя, т. е. электропозитивность. Демаркационный ток при этом увеличивается на 5—10 в и в единичных опытах даже на 12—16 в. Если при переходе к пессимальному раздражению между раздражающими электродами и мышцей создать холодовой блок, то в расслабляющейся при этом мышце демаркационный ток возвращается к первоначальной величине и электропозитивность в ней не развивается.

Как меняется возбудимость в мышце во время ее пессимального расслабления? Н. Е. Введенский не мог не оценить огромного значения, какое может иметь этот показатель для понимания природы пессималь-

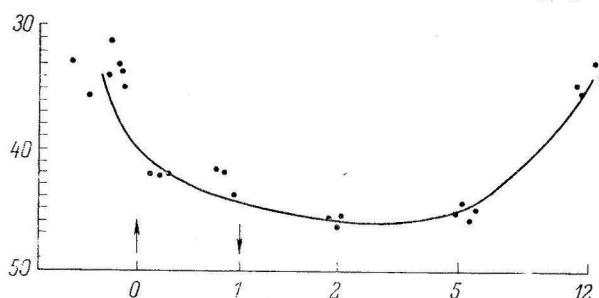


Рис. 4. Кривая изменений возбудимости во время пессимума в самой мышце (прямое раздражение).

По оси ординат — порог раздражения (в см р. к.); по оси абсцисс — время (в мин.). Стрелки: первая — включение, вторая — выключение пессимального раздражения.

ного состояния. Вот вывод, который был им сформулирован: «Во время пребывания мышцы в состоянии пессимума раздражительность ее сильно подавлена». Необходимо отметить, что этот вывод не совсем вытекает из фактов, полученных самим Н. Е. Введенским. Напротив, в книге «О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе» приведены многочисленные факты, свидетельствующие о том, что в связи с состоянием пессимума возбудимость мышцы повышается.

В отчетливой форме изменение возбудимости мышцы в состоянии пессимума можно наблюдать на указанных мышцах теплокровного животного в условиях сохраненного кровоснабжения. Возбудимость определялась одиночными размыкальными индукционными ударами через электроды, приложенные непосредственно к мышце. По прекращении раздражения, вызывающего оптимальную реакцию, мышца, расслабляясь и возвращаясь к покоя, почти тотчас же приобретает величину возбудимости, какую она имела до начала раздражения. Напротив, на фоне пессимального расслабления можно видеть весьма выраженное повышение возбудимости, характеризующееся снижением порога от 3 до 12 см р. к. На рис. 4 можно видеть, что после прекращения пессимального раздражения повышенная возбудимость регистрируется в течение многих минут и возвращается к исходному состоянию через 12 мин. В отдельных опытах возвращение к исходному состоянию возбудимости длится даже до 20 мин.

Регистрируемое повышение возбудимости, как правило, сочетается с положительным колебанием тока покоя, т. е. с электропозитивностью. Эти эффекты имеют место во всех тех случаях, когда пессимальное расслаб-

ление достигается лишь незначительным увеличением частоты, а именно, не выше 5—10 стимулов по сравнению с оптимальной. Пессимальное расслабление может быть вызвано в мышце и при увеличении частоты раздражений в 2—3 раза по сравнению с оптимальной, и при укорочении длительности стимула до 1 мсек. и меньше. Однако на фоне таким образом вызванного расслабления возбудимость мышцы не повышается, а снижается. Повышение порогов раздражения при этом сочетается не с электропозитивностью, а с электронегативностью.

На фоне постпессимальной следовой электропозитивности и повышенной возбудимости может быть получен ряд оптимальных сокращений, величина которых превосходит амплитуду исходного оптимума. Исходная величина оптимума устанавливается почти одновременно с возвращением возбудимости и демаркационного тока к исходным величинам. Если пессимальное расслабление вызывается неадекватными формами раздражения, при которых в мышце возникает негативность и сниженная возбудимость, то вызываемые на этом фоне последующие оптимальные сокращения либо ниже величины исходного оптимума, либо не отличаются от него. Адекватное пессимальное раздражение вызывает заметно выраженное положительное последействие при условии, если оно длится не более 30—60 сек. Продлить и усилить положительное последействие пессимума легче повторными кратковременными приемами пессимальной стимуляции, чем одним длительным. На фоне пессимальной и постпессимальной электропозитивности и повышения возбудимости лабильность мышцы повышается. При этом как в случае непрямого, так и прямого стимулов, необходимое для получения оптимума, повышается на 5—10 в 1 сек.

То состояние пессимума, которое характеризуется повышением возбудимости и электропозитивностью в мышце, мы обозначаем как истинный пессимум, в отличие от той формы пессимального расслабления, при которой в мышце развивается электронегативность и сниженная возбудимость. Каковы биохимические характеристики истинного пессимума? Впервые А. Н. Магницкий (1948, 1951) попытался дать биохимическую характеристику мышцы в состоянии оптимума и пессимума. А. Н. Магницкий с сотрудниками установили, что на изолированном первично-мышечном препарате лягушки при пессимуме потребление гликогена приблизительно в два раза меньше, чем при оптимуме, а количество молочной кислоты образуется во время оптимума приблизительно в 4 раза больше, чем во время пессимума.

Из опытов Магницкого и его сотрудников не следует, что во время пессимума увеличиваются восстановительные процессы и накопление энергетических ресурсов в мышце. Они свидетельствуют лишь о том, что энергетические затраты во время пессимума меньше, чем во время оптимума.

Нами установлено, что во время истинного пессимума содержание неорганического фосфора и молочной кислоты в мышце снижается по сравнению с симметричной, контрольной мышцей. Неорганический

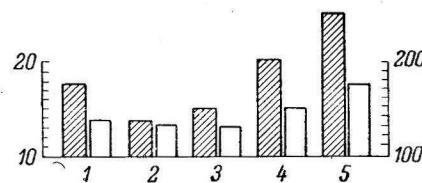


Рис. 5. Содержание неорганического фосфора и молочной кислоты (в мг%).
1 — в исходном состоянии покоя; 2 и 3 — во время истинного пессимума; 4 и 5 — при пессимуме, вызванном высокой частотой раздражения, обусловливающей утомление через скрытое раздражение. Столбики: заштрихованные — неорганический фосфор, белые — молочная кислота. По оси ординат: слева — неорганический фосфор (в мг%); справа — молочная кислота (в мг%).

фосфор при этом снижается на 15—30%. Этот положительный биохимический сдвиг, сопровождающийся аналогичными положительными сдвигами по физиологическим показателям, обнаружен по отношению к покоящейся мышце, а не находящейся в оптимальном состоянии, как это имело место в опытах Магнитского. Таким образом, во время истинного пессимального расслабления в мышце происходит не просто экономия трат на деятельность, но чистый прирост энергетических потенциалов. В случаях, когда при неадекватной форме раздражения пессимальное расслабление сопровождается снижением возбудимости, содержание неорганического фосфора и молочной кислоты в мышце увеличивается по сравнению с контрольной покоящейся (рис. 5).

При неистинном пессимуме траты потенциалов происходят не взирая на расслабленное состояние мышцы. Пользуясь формулами Н. Е. Введенского, мы можем сказать, что при неистинном пессимуме энергетические затраты в мышце вызываются через скрытое раздражение.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами данные являются подтверждением основных представлений Н. Е. Введенского о природе пессимума, как процесса, во время которого «в мышце происходят сильные восстановительные процессы». Вышеупомянутая двойственная и едва ли не противоречивая характеристика, какая с самого начала была дана пессимуму, может быть объяснена тем, что изучение этого явления производилось на изолированном нервно-мышечном препарате лягушки, лишенном естественного кровоснабжения. Тем более существенно подчеркнуть, что после 1886 г. Н. Е. Введенский перестает пользоваться понятием утомления для характеристики пессимума, обозначенная последнее как состояние торможения. Каков же механизм осуществления пессимального торможения? В 1892 г. Н. Е. Введенский писал: «Для того, чтобы мышца могла впасть в состояние торможения совершенно необходима физиологическая целостность нервных окончаний; следовательно, явления понижения возбудимости под влиянием раздражения, пессимум складываются именно в нервных окончаниях, а не в мышечных волокнах». Далее, в этой же работе: «Мышца, став недоступной для импульсов с нерва, полностью расслабляется и работает на восстановление своих сократительных сил». Наконец, Н. Е. Введенский пишет: «В отношении нервных окончаний, по всей вероятности, мы имеем дело со стойким электротоническим изменением, с временным прекращением электрических осцилляций, ... следствием чего является обнаруживаемая невозбудимость».

В 1901 г. Н. Е. Введенский вновь характеризует пессимальное торможение, как следствие возникновения в нервных окончаниях стойкой электронегативности, сопровождающейся снижением возбудимости и лабильности их. Если так, тогда естественно понять, почему в самой мышечной ткани во время истинного пессимума развивается прямо противоположное состояние, характеризующееся стойкой электропозитивностью, сопровождающейся повышением возбудимости и лабильности в ней. Это противоположное состояние мы рассматриваем как выражение сопряженного периэлектротонического контраста, по аналогии с тем, какой описан одним из нас на нервном проводнике и на сердечной мышце (Аршавский и Курмаев, 1935; Аршавский, 1936, 1956).

Мы полагаем, что, по-видимому, всего реальнее понять сопряженный периэлектротонический контраст между тканью мионевральной связи и собственно мышечной тканью, если допустить, что каждая из них функционирует по типу полупроводников с образованием между ними запорного слоя.

В последнее время Э. Эрнст (1956) обращает внимание на возможность построения новой концепции биологической «мембранны» — концепции, предусматривающей соприкосновение и контакт двух элементов, функционирующих, как два полупроводника различного типа.

Допуская, что контактирующие тканевые элементы характеризуются свойствами полупроводников, мы можем понять не только механизм образования сопряженного

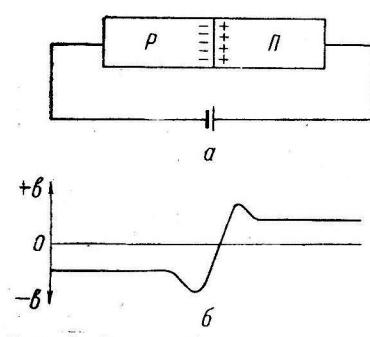


Рис. 6. Схема образования сопряженного контраста (а) и распределения потенциалов (б) в двух контактирующих друг с другом германиевых полупроводниках в результате подключения наружного источника напряжения в направлении запирания тока.

транегативности, сопровождающейся снижением возбудимости и лабильности их. Если так, тогда естественно понять, почему в самой мышечной ткани во время истинного пессимума развивается прямо противоположное состояние, характеризующееся стойкой электропозитивностью, сопровождающейся повышением возбудимости и лабильности в ней. Это противоположное состояние мы рассматриваем как выражение сопряженного периэлектротонического контраста, по аналогии с тем, какой описан одним из нас на нервном проводнике и на сердечной мышце (Аршавский и Курмаев, 1935; Аршавский, 1936, 1956).

Мы полагаем, что, по-видимому, всего реальнее понять сопряженный периэлектротонический контраст между тканью мионевральной связи и собственно мышечной тканью, если допустить, что каждая из них функционирует по типу полупроводников с образованием между ними запорного слоя.

В последнее время Э. Эрнст (1956) обращает внимание на возможность построения новой концепции биологической «мембранны» — концепции, предусматривающей соприкосновение и контакт двух элементов, функционирующих, как два полупроводника различного типа.

Допуская, что контактирующие тканевые элементы характеризуются свойствами полупроводников, мы можем понять не только механизм образования сопряженного

периэлектротонического контраста, но и механизм образования его на границе таких двух элементов, из которых масса одного в сотни и даже в тысячи раз меньше массы другого.

На рис. 6 приведена схема образования сопряженного контраста и распределения потенциалов в двух контактирующих друг с другом германиевых полупроводниках в результате подключения наружного источника напряжения в направлении запирания тока. Демонстрируемый сопряженный контраст возникает и в тех случаях, когда один из контактируемых германиевых полупроводников в десятки и даже в сотни раз меньше другого.

Принимая концепцию «контакта полупроводников», мы можем вместе с тем понять, почему в установленном нами механизме осуществления торможения в промежуточном звене реализуется негативность, в то время как в самой мышечной ткани реализуется позитивность, сочетаемая с асимиляционным резервированием в ней потенциальной энергии.

ВЫВОДЫ

1. Изучение механизма осуществления торможения на нервно-мышечном аппарате теплокровных позволяет выдвинуть понятие об истинном пессимуме, получаемом при соответствующем подборе адекватных характеристик раздражения в условиях обязательного сохранения кровоснабжения.

2. Возникновение истинного пессимума характеризуется острым переходом от оптимальной к пессимальной частоте всего лишь на несколько стимулов (от 5 до 10 гц).

3. При истинном пессимуме в мышце развивается электропозитивность, повышение возбудимости и лабильности. На этом фоне амплитуда оптимальных сокращений значительно увеличивается по сравнению с величиной исходного оптимума.

4. Во время истинного пессимума в мышце повышаются (по сравнению с уровнем покоя) энергетические резервы, что выражается в снижении содержания неорганического фосфора и молочной кислоты.

5. При неистинном пессимуме, вызываемом неадекватными характеристиками раздражения, в мышце развивается электронегативность, снижение возбудимости и повышение содержания неорганического фосфора и молочной кислоты.

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А., Физиолог. журн. СССР, 20, в. 3, 500, 1936; 25, в. 1—2, 1938; 26, в. 4, 438, 1939; Усп. совр. биолог., 41, в. 2, 193, 1956; Гагрские беседы, 2, 267, 1957.
 Аршавский И. А. и О. Курмаев, Физиолог. журн. СССР, 18, в. 4, 592, 1935.
 Введенский И. Е., Полн. собр. соч., 2, 11, Изд. ЛГУ, 1951; 3, 84, 1952; 4, 9, 1953.
 Магницкий А. Н., Усп. совр. биолог., 26, 875, 1948; Журн. высш. нервн. деят., 1, 128, 1951.
 Розанова В. Д., Физиолог. журн. СССР, 35, в. 4, 391, 1938.
 Эрист Э., Биофизика, в. 3, 1956.
 Adgian E. a. D. B. von k, Journ. Physiol., 67, 119, 1929.
 Cooper S. a. S. Eccles, Journ. Physiol., 69, 377, 1930.
 Gaskell W., Journ. Physiol., 7, 1, 1886.
 Hering E. Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. Lotos, N. F., 1888.

Поступило 2 IX 1957.

NATURE AND MECHANISM OF TRUE PESSIMUM

By *I. A. Arshavski and M. N. Kand rashova*

From the laboratory of developmental physiology, Institute of
Normal and Pathologic Physiology, Moscow

Research into the mechanism of inhibition in the nerve-muscle unit of homeotherms has led to the elaboration of the concept of a state of true pessimum, which obtains under conditions of uninterrupted circulation, and of stimulation involving a certain set of adequate characteristics. True pessimum is displayed as an acute transition from optimal to pessimal frequency occurring over a range restricted to a few stimuli (3 to 10 c/sec.). Electropositivity, as well as raised excitability and lability occur in muscle in true pessimum. Against such a background, the amplitude of optimal contractions becomes much greater, as compared to that of the initial optimum. The energy reserve of muscle rises (as compared to rest) during true pessimum, inorganic phosphorus and lactic acid contents being diminished. Pseudo-pessimum, brought about by stimuli having inadequate characteristics, involves electronegativity of muscle, diminished excitability and raised inorganic phosphorus and lactic acid contents. The properties displayed by muscle tissue in true pessimum are considered to be due to a coupled perielectrotropic contrast, induced by the establishment of electronegativity, decreased excitability and lability at the myoneural junction. The mechanism of coupled perielectronic contrast is suggested to depend upon the contact between muscle tissue and tissue of the myoneural junction functioning as a semi-conductor.

ВЛИЯНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОЛЕЙ ВЧ И УВЧ НА УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ И НЕКОТОРЫЕ БЕЗУСЛОВНЫЕ ФУНКЦИИ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

B. A. Бароненко и K. F. Тимофеева

Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны труда, Ленинград

В связи с внедрением в промышленность установок высокой частоты для нагрева металла, дерева и диэлектриков возникла необходимость в оценке физиологических условий работы на таких установках.

Доказано, что электромагнитное поле может вызывать серьезные функциональные и органические нарушения в нервной, сердечно-сосудистой, пищеварительной, выделительной, терморегуляционной, кроветворной и других системах организма. Что же касается характера действия поля, то данные различных авторов не совпадают. Одни авторы (Алиева, 1939; Бабаханов, 1948; Попов и Марконикова, 1938) наблюдали, что электрическое поле вызывает возбуждение нервной системы, повышение кровяного давления, усиление обмена веществ, увеличение секреции желудка, повышение температуры тела и т. п.; другие (Айзикович, 1937; Попов, 1940) отмечали, что электромагнитное поле оказывает противоположное действие.

Наблюдения Н. М. Андриашевой (1937) и других авторов, проведенные на людях, работающих с высокочастотными установками, при ориентации в основном на субъективные показатели (опрос) не давали ясной картины о действии электромагнитных полей на человека.

В связи с этим мы поставили задачу — исследовать влияние электрического поля высокой (20 мгц) и ультравысокой (50 мгц) частоты на условно-рефлекторную деятельность и ряд безусловных реакций (кровяное давление, пульс, ритм и характер дыхания, температура тела) человека и животных и установить степень физиологического действия поля в зависимости от его параметров: напряженности (E), частоты (f) и времени действия (T).

Опыты на животных

Исследование проводилось на кроликах. У животного регистрировались двигательные пищедобывательные условные рефлексы, кровяное давление, дыхание и температура тела.

Кровяное давление измерялось при помощи тонометра на сонной артерии, выведенной в лоскут. Дыхание животных регистрировалось с помощью обычной пневматической передачи и чернильной записи. Измерение температуры производилось ректумом максимальным термометром в течение 10 мин.

До «облучения» кролики предварительно исследовались в течение 4 месяцев. В этот период изучалась динамика кровяного давления, дыхания и ректальной температуры, а также производились выработка и упрочнение условных рефлексов.

Подопытные кролики подвергались воздействию электрического поля, созданного генератором ЛГД-3 промышленного образца, работающего на частоте в 20 мгц, и установки ВНИИ охраны труда, генерирующей электрическое поле с частотой в 50 мгц. Напряженность электрической составляющей поля определялась «измерителем напряженности поля», разработанным во Всесоюзном научно-исследовательском институте охраны труда (Франке, 1956). Для проведения «облучения» животные помещались в хорошо вентилируемую застекленную клетку, которая располагалась в поле конденсатора. Воздействию электрического поля животные подвергались в течение 2 час. ежедневно. Так же ежедневно после каждого пребывания в поле проводилось исследование животных по вышеотмеченным показателям. По прекращении серии «облучений» опыты на животных продолжались по той же схеме и в то же время дня до полного восстановления нарушенных функций.

Контрольные кролики содержались в тех же условиях, что и подвергавшиеся воздействию электрического поля и исследовались параллельно с ними по тем же показателям.

В опытах было использовано 11 кроликов, из них 5 служили в качестве контроля. Эксперименты на всех животных проводились с января по декабрь 1955 г.

Было проведено три серии опытов.

Первая серия. В данной серии выяснялась зависимость воздействия электрического поля ВЧ от его напряженности. Для сравнительной характеристики были взяты следующие напряженности поля: а) 60—25 в на 1 м,¹ б) 200—50 в на 1 м. Все другие показатели поля были постоянными: частота колебаний поля 20 мгц, время экспозиции 2 часа, количество экспозиций поля 10.

Опыты показали, что при воздействии поля с напряженностью 60—25 в на 1 м у 3 кроликов из 4 отмечались легкие нарушения наблюдаемых функций, у одного — тяжелые.

Легкая форма нарушений характеризовалась усилением положительных условных рефлексов и небольшим возбуждением животного вне эксперимента, наблюдавшимся не более часа. Одновременно с этим дыхание животных в период воздействия поля было более редким и менее устойчивым по сравнению с нормой; во время последействия отмечалось небольшое учащение дыхания. Условнорефлекторная деятельность восстанавливалась в течение 2—3 дней, нормализация дыхательной функции длилась в дни.

К тяжелой форме были отнесены следующие функциональные отклонения от нормы, наблюдавшиеся в данных условиях. В начальный период воздействия (3—4 дня) у кроликов отмечались фазовые изменения в условнорефлекторной деятельности, характеризовавшиеся периодическим растормаживанием дифференцировок. Начиная с 4-го облучения, наблюдалось торможение положительных условных рефлексов (дифференцировки в этот период были нормальными). Торможение рефлексов углублялось по мере повторения облучений.

Одновременно с этим отмечалась фазовость изменений кровяного давления подопытных животных. Как видно из рис. 1, кровяное давление волнообразно повышалось с каждым новым «облучением». При этом давление было чрезвычайно неустойчивым в период 7—9-го «облучения» (амплитуда колебаний давления в сутки достигала 80 мм рт. ст.). К концу серии «облучений» (9—10-е воздействие) давление резко упало.

После каждого воздействия поля отмечалось урежение ритма дыхания, а начиная с 5-го «облучения» урежение приобрело стойкий характер: дыхание стало редким (без изменения амплитуды).

После прекращения «облучения» возврат к норме происходил в течение 1—1.5 недели. Восстановление нарушенных функций шло волнами, повторяя в обратной последовательности фазы, отмечавшиеся во время «облучения». При этом нормализация кровяного давления и дыхания осуществлялась с некоторым запаздыванием по сравнению с восстановлением условнорефлекторной деятельности.

Факты, полученные в опытах на животных, подвергавшихся воздействию поля с напряженностью 200—50 в на 1 м показывают, что отклонения функций у животных по своему характеру имели много общего с наблюдаемыми в эксперименте с напряженностью поля в 60—25 в на 1 м.

Различие заключалось в том, что после «облучения» торможение условных рефлексов у животных, следовавшее после фазы возбуждения, наступало раньше (после 2—3-го «облучения»), нежели при воздействии поля с напряженностью в 60—25 в на 1 м. Кровяное давление этих животных на протяжении всего периода «облучений» в большинстве случаев имело тенденцию к понижению, лишь у одного животного наблюдался стойкий гипертензивный эффект. Третьей особенностью является характерное изменение в дыхательной функции, выражавшееся в значительном учащении дыхания (в 1.5—2 раза) и уменьшении амплитуды дыхательных движений.

Весьма показательным было и то, что при действии этого поля количество случаев тяжелых функциональных нарушений увеличилось в 2 раза. Возврат функций к норме длился 3—4 недели.

Вторая серия. Эксперименты были посвящены выяснению влияния на животного электрического поля в зависимости от длительности его воздействия. Для проведения исследования были оставлены неизменными все условия опытов первой серии и увеличено количество экспозиций поля (длительность воздействия) до 30.

Опыты показали, что у 5 кроликов из 6 наблюдалась тяжелая форма нарушений регистрируемых функций, у 1 — легкая.

Прежде всего, коснемся отклонений в условнорефлекторной деятельности. Несмотря на резко индивидуальный характер нарушений, их было два типа. Так, у преобладающего большинства животных в период всей серии «облучения» наблюдалось возбуждение. Это состояние выражалось в периодическом, а в некоторых случаях в постоянном растормаживании дифференцировок. Возбуждение длилось неделями и

¹ Две величины обозначают напряженность поля в наиболее близкой и дальней от источника поля частях камеры и характеризуют неравномерность поля.

систематически прерывалось такими же периодами нормального состояния. При этом на протяжении всего периода «облучения» очень редко наблюдались случаи выпадения положительных реакций.

У другой группы подопытных нарушения условнорефлекторной деятельности выражались в торможении рефлексов.

Прекращение «облучения» при всех случаях функциональных нарушений вызывало у подопытных стойкую fazу возбуждения (растормаживание дифференцировок), которая через неделю—месяц, также во всех случаях, переходила в стойкую fazу торможения (систематическое выпадение положительных рефлексов). Лишь после этого начинался возврат к норме.

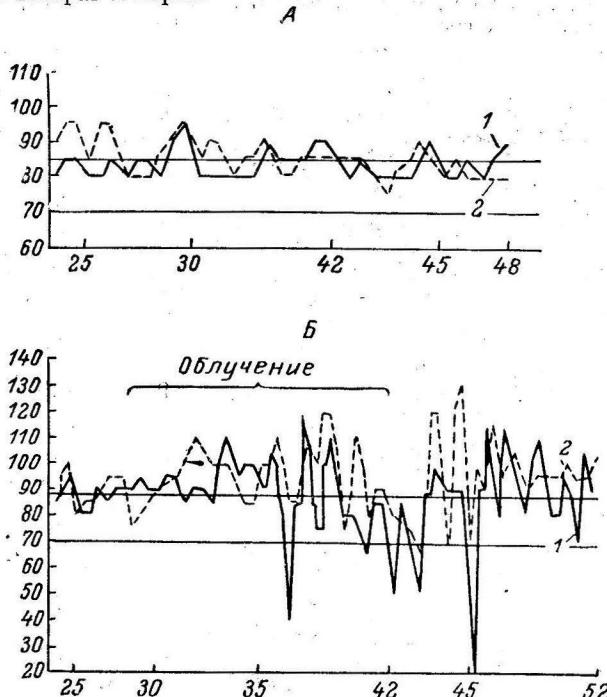


Рис. 1. Динамика кровяного давления у контрольных (A) и «облучаемых» (B) кроликов.

1 — до, 2 — после воздействия электрического поля. По оси ординат — кровяное давление (в мм рт. ст.), по оси абсцисс — дни опытов. На уровне 70 мм рт. ст. дана линия средней величины кровяного давления.

Кровяное давление в период воздействия поля у всех животных отличалось неустойчивостью. Особенно лабильным было оно в течение всей 2-й недели «облучения» (амплитуда колебаний 80 мм рт. ст. в сутки). На 3-й неделе «облучения» уровень давления повысился и был выше нормы (на 20—60 мм рт. ст.).

Весьма характерным для данной серии было то, что дыхательная функция в этот период почти не изменилась. Отмечалось лишь незначительное урежение ритма со второй половины воздействия.

Восстановление всех нарушенных функций затягивалось до 6 недель. При этом нормализация условнорефлекторной деятельности значительно отставала во времени от восстановления кровяного давления и дыхания, тогда как в предыдущей серии была обратная последовательность.

В третьей серии опытов разрешался вопрос о влиянии на животный организм электрического поля в зависимости от частоты колебаний. Для проведения этой работы частота поля была увеличена до 50 мГц, все другие показатели поля остались такими же, как и во второй серии исследования.

Анализ полученных данных показал, что в группе животных, подвергавшихся воздействию поля, не отмечалось случаев легких нарушений регистрируемых функций, все случаи были тяжелыми.

Со стороны условнорефлекторной деятельности нарушения выражались в резком угнетении выработанных реакций. После прекращения облучения условнорефлекторная деятельность была угнетена в течение 2 недель наблюдения.

Что касается кровяного давления, то у всех кроликов при воздействии поля наблюдался гипертензивный эффект с первого же воздействия поля. По прекращении воздействия поля кровяное давление характеризовалось неустойчивостью, но было по-прежнему высоким в течение 2 недель наблюдения.

Наблюдения на людях

Под наблюдением находились три человека (мужчины), в возрасте 18, 23 и 35 лет. В качестве показателей состояния организма наблюдавших были взяты условные сосудистые рефлексы, кровяное давление, пульс, дыхание, температура тела.

Регистрация условных сосудистых рефлексов человека производилась по методике плецизографии в модификации А. А. Рогова (1951). Кровяное давление, пульс и температура тела измерялись общепринятыми клиническими методами. Дыхание регистрировалось на кимографической ленте при помощи пневматической передачи. До «облучения» все наблюдавшие подвергались предварительноному исследованию в течение месяца с регистрацией кровяного давления, пульса, дыхания и температуры тела. Одновременно с этим вырабатывались положительные и дифференцированные условные сосудистые рефлексы на звуковые раздражители и команду «даю холодную воду» при холодовом подкреплении. В момент «облучения» человек сидел в кресле в непосредственной близости от генератора; облучению подвергался ежедневно, с перерывами в воскресные дни. Наблюдение проводилось с ноября 1955 г. по январь 1956 г. Всего было проведено более 200 исследований.

Первая серия. В данной серии применялось поле со следующими параметрами: напряженность поля 5—2 в на 1 м, время каждой экспозиции 4 часа, длительность воздействия — полтора месяца.

Результаты систематического исследования (после каждого пребывания человека в электрическом поле) показали, что в период воздействия у наблюдавших обнаружились некоторые изменения в функции сердечно-сосудистой системы. Изменения были отмечены в первые дни пребывания человека в поле и характеризовались неустойчивостью сосудистого тонуса (волнообразность плецизограммы) и небольшой лабильностью кровяного давления.

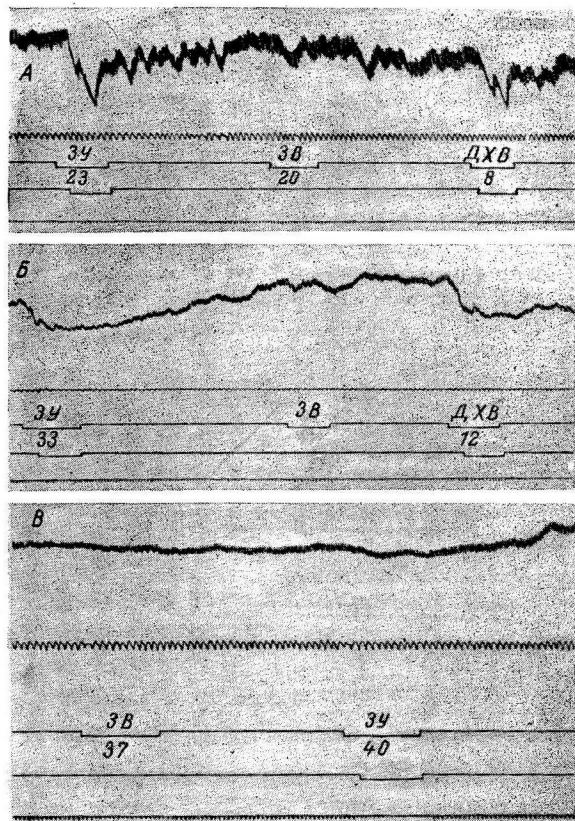
Рис. 2. Плецизограммы.

А — нормальная сосудистая реакция; *Б* — после 3-й, и *В* — после 9-й экспозиций электрического поля. Сверху вниз: плецизограмма, дыхание, отметка условного раздражителя (*ЗУ* — зуммер, *ЗВ* — звонок, *ДХВ* — команда «даю холодную воду»; цифры — порядковый номер применения раздражителя), безусловного (холод), отметка времени (в сек.).

Через неделю в период всех последующих «облучений» в сосудистой реакции наблюдавших людей отклонений от нормы не отмечалось.

Вторая серия. Параметры поля следующие: напряженность — 25—10 в на 1 м, время экспозиции 30 мин., 2 часа 30 мин., количество экспозиций поля — 10.

Как можно судить по данным наблюдения, электрическое поле вызывало угнетение наблюдавших функций у «облучаемых» людей уже при первоначальном воздействии. Дальнейшее систематическое пребывание в поле углушило этот эффект. В условно-



рефлекторной (сосудистой) деятельности это выражалось в значительном изменении функции высших регулирующих сосудов двигателевых механизмов, а затем в их полном торможении. Как следует из прилагаемых пletизмограмм (рис. 2), после третьей экспозиции величина условных рефлексов значительно уменьшилась и рефлексы приобрели ярко выраженный затяжной характер; при этом резко уменьшилась сосудистая пульсация. После 9 и 10-й экспозиций у наблюдавших уже не проявлялись условные и безусловные сосудистые реакции в ответ на действие соответствующих раздражителей. Одновременно с этим сосудистая пульсация характеризовалась очень низкой амплитудой («бисерная» пульсация).

Угнетающее действие электрического поля отразилось и на кровяном давлении. У всех «облучаемых» после пребывания в поле наблюдалось падение систолического и диастолического давления на 10—30 мм рт. ст. по сравнению с нормой. В период воздействия поля кровяное давление не только понизилось, но и утратило ту закономерную волнобразность изменений, которая свойственна норме.

Одновременно с этим у всех наблюдавших было зарегистрировано урежение дыхания и пульса на 15—25 ударов в 1 мин.

ВЫВОДЫ

1. Эффект действия полей ВЧ и УВЧ (волны 15 и 6 м) у животных находится в количественной и качественной зависимости от параметров поля (напряженности, частоты колебаний и времени действия) и типологических особенностей нервной системы «облучаемых» животных.

2. Электрические поля с частотой 20 и 50 мгц и напряженностью в 60—25 и 200—50 в на 1 м при систематическом двухчасовом воздействии после 10—30 экспозиций вызвали у большинства кроликов торможение положительных условных рефлексов, угнетение дыхательной функции и повышение кровяного давления.

3. Десятикратное ежедневное воздействие поля с частотой 50 мгц и напряженностью в 25—10 в на 1 м при экспозиции от 30 мин., до 2 ч. 30 м. вызывало у человека угнетение сложнорефлекторной сосудистой регуляции, уменьшение сосудистой пульсации с одновременным падением кровяного давления, а также урежение пульса и дыхания. Воздействие того же поля с напряженностью в 5—2 в на 1 м в течение полутора месяцев при четырехчасовой ежедневной экспозиции вызвало у человека непродолжительное (сроком до недели) увеличение сосудистой пульсации и незначительную неустойчивость кровяного давления.

4. Ввиду того, что в электрическом поле с частотой в 50 мгц и напряженностью до 5 в на 1 м при длительном пребывании человека в поле не отмечалось заметных физиологических нарушений, эта величина может быть учтена при определении норм в метровом диапазоне (при $f \leq 50$ мгц).

ЛИТЕРАТУРА

- Алиева В. А., Физиотерапия, 3, 50, 1939.
 Андряшева Н. М. В сб.: Биологическое действие ультравысокой частоты, 373, ВИЭМ, 1937.
 Азикович Е. А. В сб.: Биологическое действие ультравысокой частоты, 252, ВИЭМ, 1937.
 Баханов Б. В., Вопросы экспериментальной физиотерапии, в. 10, 95, 1948.
 Попов Н. А. О физиологическом действии физических агентов. 1940.
 Попов Н. А. и Е. Б. Марконикова, Бюлл. экспер. биолог. и мед., 6, 1, 59, 1938.
 Рогов А. А. О сосудистых условных и безусловных рефлексах человека. М., 1951.
 Франкен В. А. Разработка защитных мероприятий по обеспечению безопасности на промышленных установках УВЧ. ВНИИ охраны труда, Л., 1956.

Поступило 27 V 1956.

EFFECTS OF EXPOSURE TO HIGH AND ULTRA-HIGH FREQUENCY FIELDS UPON HUMANS

By V. A. Baronenko and K. F. Timofeeva

From the Institute of Occupational Hazards Control, Leningrad

НАУЧНЫЕ СЪЕЗДЫ И КОНФЕРЕНЦИИ

МЕЖДУНАРОДНЫЙ КОЛЛОКВИУМ ПО ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В Москве с 6 по 11 октября 1958 г. проходил Международный коллоквиум по электроэнцефалографии высшей нервной деятельности. Коллоквиум отразил то огромное место, которое начинает занимать в современнойнейрофизиологии изучение механизмов условных связей, и всеобщее признание того факта, что «условный рефлекс в его разнообразных формах, — как указал в своем докладе П. С. Купалов, — представляет собой основное явление во внешней деятельности головного мозга, а следовательно, и в поведении животных».

В коллоквиуме принимали участие 46 человек (нейрофизиологи 17 стран). На десяти заседаниях было заслушано 29 докладов. Активные дискуссии происходили за заседаниях, в перерывах, при многочисленных встречах и на специальном заседании 11 октября, посвященном общей дискуссии. Заседания происходили в Московском Доме ученых.

На первом заседании были заслушаны доклады П. С. Купалова «Организация нервных процессов головного мозга при условно-рефлекторной деятельности» и А. Гасто (Франция) «Нейрофизиологические основы высшей нервной деятельности».¹

Настоящий обзор я хотел бы начать с рассмотрения следующих вопросов, обсуждавшихся на коллоквиуме:

I. Локализация электрических изменений в разных отделах мозга в процессе выработки условных реакций.

II. Картина электрических разрядов отдельных нервных клеток.

III. Вызванные потенциалы и процессы в проекционной области условного раздражения и нижележащих отделах афферентной системы.

I. Исследование электрических изменений, происходящих в разных отделах нервной системы, в разные стадии выработки условных реакций и при протекании ориентировочных реакций, было осуществлено в ряде работ,ложенных на коллоквиуме [Н. Иоши и Д. Матсумото (Япония), Г. В. Мегоун (США), П. К. Анохин (СССР), К. Лишак (Венгрия), Л. Г. Трофимов, Н. Н. Любимов и Т. С. Наумова (СССР)]. Электрические явления регистрировались при отведении от различных отделов специфических афферентных систем (например, переднее и заднее двухолмия, наружное и внутреннее коленчатые тела, зрительная и слуховая кора) и от различных отделов неспецифических систем (ретикулярная формация продолговатого, среднего мозга и таламуса, область гиппокампа).

Несмотря на множество частных различий в данных отдельных исследователей, представленные факты не оставляют сомнения в том, что в разные стадии выработки условных реакций наблюдаются изменения, которые, помимо коры, охватывают огромные области ц. н. с., в частности ретикулярную формацию среднего мозга и гиппокамп. По мере выработки условных реакций эти изменения становятся все более ограниченными и локализуются в значительной мере в специфических системах и в их высших корковых отделах. Подобная картина была особенно отчетливо представлена в докладе Мегоуна. В этом докладе были изложены данные изучения электрической активности мозга при отведении от 3 областей, связанных со специфическими системами (наружное коленчатое тело, зрительная и слуховая кора), и от 3 областей, связанных с неспецифическими системами (ретикулярная формация среднего мозга, septum, гиппокамп) у кошек в процессе выработки оборонительных условных рефлексов. В качестве условного раздражителя применялся прерывистый свет, в качестве безусловного — электрическое раздражение лапы. При первом применении прерывистого света (до начала выработки) этот новый раздражитель вызывал заметные,

¹ Список докладов, в том порядке, в каком они были доложены на дальнейших заседаниях коллоквиума, дан в конце обзора.

синхронизированные с частотой раздражения (10 в 1 сек.) изменения электрической активности во всех 6 отведениях. Широкое распространение подобного рода электрических изменений по ц. н. с. при первом применении раздражителя автор рассматривал как выражение ориентированной реакции, двигательные проявления которой были отчетливо выражены у животного. После многократного применения прерывистого света без подкрепления, когда исчезали какие-либо двигательные проявления ориентированной реакции, прерывистый свет вызывал электрические изменения, которые наблюдались лишь в зрительной системе (главным образом в наружном коленчатом теле) и были очень малы по амплитуде. После первых подкреплений током обнаруживаются ответы большой амплитуды на прерывистый свет от всех специфических и неспецифических отделов мозга. Возрастание ответов и их генерализация находятся в резком контрасте с картиной, наблюдавшейся до начала подкрепления. После выработки (через ряд дней) прочной условной реакции электрические ответы опять ограничиваются лишь зрительной системой. Но в отличие от картины, наблюдавшейся после угасания ориентированной реакции, эти ответы значительно более выражены. Неспецифические системы в этой стадии не обнаруживают заметного участия в действии условного раздражителя. Как можно судить по данным доклада Л. Г. Трофимова, Н. Н. Любимова и Т. С. Наумовой, в картине развивающихся в ц. н. с. изменений при выработке условных реакций существенное значение имеет характер безусловного подкрепления, так при изменениях подкрепления (использование пищевого вместо оборонительного) не удается обнаружить в стадии упрочения условных реакций того резкого падения электрической активности неспецифических систем, которое наблюдается при оборонительном подкреплении. Значение используемой безусловной реакции в картине электрических изменений подчеркивал в своем докладе П. К. Анохин, описывая возникновение медленного ритма (4—6 в 1 сек.) в ретикулярной формации среднего мозга у кроликов при раздражениях, вызывающих оборонительные реакции («состояние тревоги»), и полное отсутствие подобных изменений при пищевых раздражениях. В связи с этим Анохиным было сделано заключение, что различные безусловные раздражители действуют на различный нервный субстрат ретикулярной формации.

Несмотря на все эти усложнения и ограничения, все же очевидно, что картина, описанная в докладах Мегоуна и других при использовании оборонительного подкрепления, отражает определенное общее направление изменения функциональных взаимоотношений различных структур мозга в разные стадии выработки условных реакций и при изучении ориентировочных реакций. Об этом также свидетельствуют данные Ф. Моррелла (США), полученные при использовании другой методики (см. ниже).

В докладе К. Лишака были приведены факты, свидетельствующие о весьма интересных изменениях электрической активности в области гиппокампа, возникающих в начальной стадии выработки различных условных реакций. Придавая гиппокампу важное значение в формировании временных связей, автор высказывает предположение о торможающем действии со стороны этого образования на активирующую систему ретикулярной формации среднего мозга, связанную с осуществлением ориентированной реакции. Роль системы «миндалевидное ядро — гиппокамп» в процессе образования временных связей подчеркивалась в докладе Н. Иоши и Д. Матсумото. Изменение условнорефлекторной деятельности, наблюдавшиеся при повреждении различных отделов ретикулярной формации, излагались в докладе А. Крейндлер (Румыния).

Как толковать все эти данные и, в частности, факты, свидетельствующие, что в начальной стадии выработки условных реакций в различных подкорковых структурах условный сигнал начинает вызывать электрические изменения, которые отсутствовали при его действии до начала выработки. А. Гасто (Франция), основываясь на фактах подобного рода, выдвинул положение, согласно которому «замыкание дуги рефлекса, ответственное за условнорефлекторную деятельность, происходит в основном в неспецифических формациях мозга и особенно в неспецифических структурах мозгового ствола». В результате активной дискуссии по докладу Гасто, в которой принимали участие 14 человек, и при обсуждении последующих докладов [Х. Т. Чанга (КНР), А. И. Ройтбака (СССР), А. Фессара (Франция) и др.] отчетливо выступила необоснованность подобного утверждения.

Конечно, в подкорковых неспецифических структурах должны происходить процессы, существенные для образования условных реакций. Несомненно, в этих отделах благодаря выраженной конвергенции на одном и том же невроне синапсов, возбуждаемых разными модальностями, должны быть резко выражены явления суммации и взаимодействия импульсов, возникающие при действии условного и безусловного раздражений (на это обращал особенное внимание в своем докладе Фессар). Все эти явления должны не только усиливать, но и в определенной степени организовывать стимуляцию, идущую из подкорки к коре, создавая условия, необходимые для процесса образования условной связи на уровне корковых клеток.

Подобное общее положение в различной форме высказывалось многими выступающими. Оно нашло очень отчетливое выражение в докладе Х. Т. Чанга. Рассматривая два типа синапсов в корковых клетках (одни на теле клетки — перикорпскулярный тип, другие на дендритах — парадендритный тип), Чанг связывал первый тип с окончаниями специфических афферентов, второй — с окончаниями ассоциативных волокон

различных корковых зон и неспецифических волокон, связанных с ретикулярной формацией среднего мозга и таламуса. Придавая особенное значение в образовании условных связей процессам, происходящим в дендритных сплетениях поверхностных слоев коры, Чанг высказал предположение, что «важная роль таламо-ретикулярной системы в образовании условных реакций... заключается в том..., что эти подкорковые структуры являются источником подпорогового возбуждения корковых дендритов. Конечную интегративную функцию осуществляет не ретикулярная формация сама по себе, а кора головного мозга».

В приведенных высказываниях Чанга содержатся два положения. Одно — о характере корково-подкорковых взаимоотношений в процессе образования условных связей. Эта мысль хорошо отражала ту общую точку зрения, которая, как уже говорилось, в той или другой форме высказывалась рядом участников коллоквиума и, в частности, была выражена в выступлениях И. С. Бериташвили и В. С. Русинова (СССР) на заключительном заседании. Другое, более частное положение, — о специальной роли дендритов. По вопросу о роли дендритной активности экспериментальные данные содержались также в докладе Моррелла, который подчеркивал особенное значение поверхностных слоев коры в замыкании временной связи. Однако в настоящее время вопрос этот ни в какой степени не может считаться ясным, ибо его изучение по существу лишь начинается.

Изложенные в этом разделе обзора данные приводят таким образом к заключению, что процессы, происходящие в подкорковых структурах (в частности в неспецифических системах среднего мозга и таламуса), отражают активную перестройку деятельности, организующую, очевидно, характер импульсации, поступающей из подкорковых структур в кору. Эти явления выражают, как можно думать, определенную подготовительную деятельность, создающую необходимые благоприятные предпосылки для выработки условных реакций. Процесс выработки условной реакции, как поведенческого акта, осуществляется у млекопитающих животных на уровне корковых невронов.

Необходимо также отметить, что функциональные взаимоотношения специфических и неспецифических систем выступают в значительной мере как взаимоотношения систем, срочно вызывающих деятельность, и систем адаптивно-регулирующих, создающих условия для осуществления этой деятельности. Весьма интересно, что подобные взаимоотношения, как это было видно из докладов Чанга, доводятся теперь до уровня единичного нервона, в котором перикорпулярным синапсам придается значение механизмов, быстро вызывающих активность, а парадендритным синапсам — механизмов, изменяющих состояние нервона. Совершенно очевидно, в какой степени интересны подобные взгляды в свете общих представлений о трофических и адаптивных функциях нервной системы, развивавшихся в отечественной физиологии И. П. Павловым, Л. А. Орбели и другими.

II. Данные систематического изучения разрядов отдельных корковых клеток различных областей в процессе выработки условных реакций были представлены в докладе Г. Джаспера, Ф. Рикчи и Б. Доана (Канада). Используя технику микроэлектродного (внеклеточного) отведения одновременно с регистрацией поверхностной электрокардиограммы, Джаспер и его сотрудники исследовали у обезьяны выработку условных оборонительных рефлексов на прерывистый световой сигнал (5 перерывов в 1 сек.). Безусловное раздражение (электрический ток) наносилося на поверхность кисти. Активность отдельных клеток исследовалась в лобной, двигательной, сенсорной и теменной областях коры. Исследование зрительной области не было закончено.

При первых пробах действия светового раздражителя до начала выработки обнаруживались изменения клеточных разрядов (как возрастание, так и уменьшение) во всех исследованных корковых областях. При повторных пробах большинство клеточных элементов моторной, сенсорной, лобной и теменной областей перестает давать постоянные реакции; таким образом, обнаруживается картина угасания ответов отдельных клеток (привыкания, по терминологии авторов), которая однако неоднородна в разных областях (большая выраженность угнетения в лобной и теменной областях).

При выработке условных реакций наиболее характерные изменения обнаруживаются в сенсо-моторных областях, с одной стороны, и в теменной, — с другой. Во всех областях при действии условного сигнала обнаруживается как возрастание, так и уменьшение импульсации отдельных клеток, т. е. эффекты возбуждения и торможения.

В моторной и сенсорной области (соответствующей представительству руки, на которую наносится безусловное раздражение) преобладает процесс усиления импульсации, который резко выражен во время осуществления условной реакции. В этих областях коры обнаруживается наиболее отчетливая связь клеточных разрядов с эффекторным звеном условно-рефлекторной реакции. Характеристика условного раздражителя мало сказывается на разрядах в этих областях. В теменной области более выражены тормозные явления (уменьшение импульсации), однако наиболее существенным для этой области является изменение конфигурации разрядов отдельных клеток во времени; так, при выработке условных реакций клеточные разряды начинают группироваться в отдельные залпы, соответственно частоте перерывов света, отражая, таким

образом, временную характеристику внешнего сигнала. В процессе выработки дифференцировки (отрицательный раздражитель — прерывистый свет большей частоты) вначале разряды клеток групируются в ритме как положительного, так и отрицательного сигналов, но тогда, когда дифференцировочный (более частый) раздражитель перестает вызывать двигательную реакцию, его действие сопровождается торможением разрядов клеток теменной области. Эти факты заставляют авторов обратить особое внимание на значение теменной области в механизмах образования условных связей. Сопоставление разрядов отдельных клеток с поверхностной электрокортикограммой приводит авторов к заключению, что состояния возбуждения и торможения в коре не могут быть просто соотнесены с наличием или отсутствием медленных волн или десинхронизации в ЭЭГ. Этот вывод авторов вполне соответствует заключению, сделанному в докладе А. Б. Когана (СССР), сопоставлявшего изменения ритмики ЭЭГ с изменением возбудимости при электрическом раздражении соответственных отделов коры в разные моменты действия условных раздражителей.

Данные исследования деятельности отдельных клеточных элементов ц. н. с. при использовании микроэлектродной техники содержались в докладе Моррелла. Попытки выработки условных связей при сочетании звука (тона) и прерывистого света, служившего в качестве безусловного раздражения, производилась автором в условиях острого опыта при куаризации и искусственном дыхании. В этих условиях электрические реакции, однако, претерпевали закономерные изменения в процессе сочетания. Одновременная запись разрядов клеточных элементов производилась для ряда отделов (зрительной коры, ретикулярной формации среднего мозга, гиппокампа).

До сочетания клетки зрительной коры и гиппокампа отвечали только на свет, а ретикулярной формации — на оба раздражителя (звук и свет). После сочетания звука со светом, когда в поверхностной кортиковограмме наблюдалась стадия десинхронизации, клетки зрительной коры и гиппокампа начинали отвечать также на звук. В следующей стадии сочетания, которая в поверхностной электрокортикограмме выражалась в появлении прерывистого ответа (с частотой световых мельканий) на звук (условный сигнал), в клетках зрительной коры возникало торможение. В ретикулярной формации среднего мозга в этой второй стадии оба раздражителя (звук и свет) вызывали торможение разрядов, а в противоположность этому в гиппокампе оба раздражителя вызывали увеличение частоты разрядов. В конечной стадии сочетания, при которой в поверхностной электрокортикограмме наблюдалась локальная десинхронизация в зрительной области, при действии как условного, так и безусловного раздражителя разряды зрительной коры усиливались; ни в ретикулярной формации среднего мозга, ни в гиппокампе клеточные элементы совсем не отвечали ни на звуковое, ни на световое раздражения, даже при их многократном применении.

Данные этих серий опытов Моррелла обнаруживают, несмотря на существенные отличия его методики, определенное общее направление динамики функциональных взаимоотношений специфических и неспецифических структур мозга в разные стадии выработки условных реакций, которые были описаны в докладах Мегоуна, Трофимова, Любимова и Наумовой, Лишака и других (см. выше).

В другой серии опытов Моррелл, используя в качестве безусловного подкрепления раздражение электрическим током лапы, обнаружил множественные ответы клеток зрительной области коры при подобного рода раздражении.

Результаты изучения разрядов отдельных нервных клеток в разных областях мозга, несмотря на то, что подобное исследование находится еще в самой начальной стадии своего развития, показывают сложность динамических отношений деятельности клеток, существующих еще до начала выработки условных реакций. Так, впервые даваемый животному раздражитель вызывает сложную картину возбуждения и торможения деятельности отдельных клеточных элементов не только в соответствующей проекционной области, но и в других областях коры и подкорки. Эта картина динамических отношений будет претерпевать существенные изменения в разных состояниях организма, например при действии новых раздражителей, вызывающих ориентировочную реакцию и угасание ее еще до начала выработки условных реакций. При выработке условных реакций новые отношения будут накладываться на уже существующие и видоизменять их в разной степени. В определенных областях коры (например, теменной) создаются такие временные (и, очевидно, пространственные) группировки возбужденных и заторможенных элементов, которые начинают отражать в значительно большей степени, чем это было до сочетания, характеристики воздействующего условного раздражителя.

В целом в различных областях коры создаются новые временно-пространственные отношения возбужденных и заторможенных элементов, изучение которых, очевидно, должно иметь существенное значение для понимания процесса образования временных связей. Существенно сопоставление этой картины с данными, полученными другими приемами, в частности с топоскопической картиной, описанной М. Н. Ливановым (СССР). Как подчеркивал в своем докладе Г. Джаспер, полученные факты в достаточной мере предостерегают от упрощенных моделей механизмов образования условных реакций.

III. Явления, происходящие при выработке условных реакций в проекционных областях условного раздражителя, как вытекает из материала коллоквиума, мало исследованы. Данные изучения разрядов отдельных клеток проекционных зон практически отсутствовали. Картина изменения вызванных (первичных) потенциалов проекционных зон при выработке условных реакций, которая описывалась в ряде докладов, оказалась недостаточно ясной. Как следовало из докладов Когана, Ройтбака, Джаспера и сотр., тогда, когда раздражитель (звуковой, тактильный, световой) становится условным сигналом оборонительной или пищевой реакции, амплитуда вызванных им первичных потенциалов в проекционной зоне оказывается значительно меньше, чем до выработки или после угашения. По данным Р. Эрнандец-Пеона и сотрудников (Чили), выработка условных реакций сопровождается возрастанием вызванных потенциалов в коре, а длительное подкрепление их — угасанием. Причина этих различий неясна. Можно думать, что вторая группа исследователей регистрировала не первичные потенциалы проекционных зон, а так называемые вторичные потенциалы; можно полагать, что эти потенциалы связаны с возбуждением волокон неспецифических систем, имеют более длительный скрытый период, — гораздо более широкую локализацию, и, согласно данным многих авторов, резко возрастают при выработке условных реакций [Бюзе (лабор. Фессара, Франция); Джаспер и сотр. (Канада); Русинов (СССР), и др.]. Может быть, однако, причины этих расхождений кроются в разных условиях наблюдений за динамикой первичных ответов (например, разные стадии выработки условных реакций).

Падение первичных потенциалов при действии условных раздражителей близко к картине падения первичных потенциалов, наблюдавшейся при действии посторонних раздражителей в условиях внешнего торможения, что было представлено в докладах А. И. Ройтбака Г. В. Гершунни, В. А. Кожевникова, Марусеевой А. М. и др. (СССР). Парадоксальный на первый взгляд факт падения ответов проекционных зон на раздражитель при выработке условных реакций представляется не таким уж парадоксальным, если учесть, что в процессе выработки условных реакций на простые раздражители переносимая информация падает, в условиях же выработки дифференцировок, особенно сложных, информация о раздражителе возрастает (Сагал, 1958).

Первичные потенциалы несомненно отражают определенные характеристики внешнего раздражения и в первую очередь его изменения во времени. Наблюдаемое при действии посторонних раздражений и при выработке условных реакций резкое угнетение первичных ответов, независимо от недостаточно ясных еще механизмов этого угнетения, позволяет думать, что в этих условиях в проекционных зонах наблюдается падение информации о внешнем раздражении, в частности об его временных характеристиках. Естественно, что для понимания динамики явлений, происходящих в проекционных зонах, т. е. динамики отражения в первом процессе свойств внешнего раздражения, дальнейшее систематическое изучение первичных вызванных потенциалов в разные стадии выработки условных реакций в сочетании с микроэлектродными исследованиями представляет большой интерес.

В докладе Эрнандец-Пеона были изложены данные, согласно которым даже на низких уровнях различных специфических афферентных систем (кохлеарное ядро, сетчатка, обонятельная луковица, ядро тройничного нерва) наблюдается при длительном действии раздражителя падение вызванных электрических ответов и их возрастание после подкрепления. Автор рассматривал подобные явления как угасание (привыкание) в специфических системах, выражющее некий единый тормозной процесс. Однако, как показали данные, представленные в нашем докладе (Гершунин и сотр.), падение амплитуды ответов при длительном раздражении наблюдается уже в первом слуховом невроне. Кроме того, оно требует непрерывного длительного раздражения (не менее 4—5 час.). Характеризовать подобное явление как угасательное торможение нет особых оснований. Речь идет, очевидно, о другом роде явлений, о каких-то центрально обусловленных явлениях утомления.

В целом регуляторные механизмы, определяющие изменение импульсации в специфических системах на разных уровнях, очевидно, весьма неоднородны. В настоящее время остро требуется их систематическое изучение.

В одном обзоре нет возможности не только обсудить, но даже изложить весь очень большой экспериментальный материал, представленный в 29 докладах, доложенных на коллоквиуме. Выделение трех вышеизложенных вопросов, иллюстрируемых лишь частью докладов, определяется в какой-то, вероятно не малой мере, характером интересов автора обзора. В нижеследующих строках я могу лишь упомянуть о содержании докладов, о которых не было сказано выше. Изложение содержания докладов, носящих обзорный характер (Купалов, Гасто), в нескольких строках не могло быть осуществлено.

А. Б. Коганом были представлены данные, приводящие автора к заключению, что изменение ЭЭГ, выражющееся в учащении и десинхронизации, с одной стороны, и замедлении и гиперсинхронизации волн, с другой, может в различных стадиях иметь в своей основе как возбужденное, так и тормозное состояние корковых невронов.

В докладе Ю. М. Конорского (Польша) были рассмотрены некоторые гипотезы о структуре дуги условного рефлекса и изложены факты влияния нарушения различ-

ных корковых и подкорковых (в частности гипоталамических) отделов мозга на образование пищевых и оборонительных условных рефлексов. В докладе А. И. Ройтбака были приведены факты изменения первичных ответов и медленных ритмов в проекционных областях коры при угасании ориентировочных и условных рефлексов и высказано предположение о значении в механизме угасания активности таламической ретикулярной системы (см. также выше).

В сообщении Ф. Бремера (Бельгия), посвященном анализу облегчающих и угнетающих электрические проявления деятельности коры влияний во время бодрствования и пробуждения, особенное внимание было обращено на новые, полученные в лаборатории докладчика факты развития облегчающих влияний, которые могут вызывать огромное увеличение ответов корковых проекционных зон.

В докладе А. Фессара рассматривалось возможное значение процессов, происходящих на уровне отдельного неврона, для образования условных связей. Были выделены три группы явлений: 1) конвергенция синапсов, связанных с волокнами, идущими от разных афферентных систем, на одной и той же клетке; 2) взаимодействие приходящих импульсов на уровне одного неврона; 3) следовые явления в нервной клетке и нервных сетях. Доклад иллюстрировался экспериментальным материалом, полученным в лаборатории автора.

В докладе М. Н. Ливанова была представлена общая картина динамики электрических ритмов коры мозга при выработке условных реакций (диффузные и локальные изменения, явления синхронизации). Обсуждались полученные при топоскопическом исследовании картины развития очагов в разных отделах мозга при выработке условных реакций. Был продемонстрирован кинофильм.

Г. Т. Сахиулина (СССР) сообщила об изменениях в ЭЭГ у собак в условиях образования стереотипа и переключения, т. е. при сложных формах условнорефлекторной деятельности. Было обращено внимание на возникновение в этих условиях постоянного ритма (25—30 в 1 сек.), который локализовался в передней части коронарной извилины, и было высказано предположение о происхождении этого ритма.

В докладе Дж. Моруцци (Италия) были представлены факты, свидетельствующие, что тоническая активность восходящей ретикулярной системы, вызывающая явления одностороннего в ЭЭГ, связана с деятельностью клеточных структур, находящихся в передней части моста; перерезка на препарате «изолированный мозг» на несколько миллиметров кпереди от этого уровня ведет к появлению сонного характера ЭЭГ; перерезка среднего мозга в средней части моста, т. е. ниже этих критических клеточных структур, после проходящего сонного характера ЭЭГ вызывает появление ЭЭГ, характерной для активного бодрственного состояния. Эти факты свидетельствуют о функциональной дифференциации структур ретикулярной формации среднего мозга.

В. С. Русиновым были изложены данные об общих и локальных изменениях в ЭЭГ при выработке условных реакций у человека. Исследовались неспецифический ответ, возникающий при отведении от темени на различные раздражения, и ответ со зрительной области коры на вспышки света. Было изучено условнорефлекторное возникновение обоих типов ответа. Исследовался вопрос о длительных медленных потенциалах при выработке условных реакций у животных. Обсуждалось значение диффузных и локальных изменений в процессе образования временной связи.

В докладе А. Юса и К. Юс (Польша) описывались изменения в ЭЭГ, наблюдаемые при длительном действии неподкрепляемых раздражений и при выработке условных реакций. Исследовалось влияние лягактила на эти изменения.

В докладе Л. Г. Воронина и Е. Н. Соколова (СССР) описывались изменения в ЭЭГ и ряде других реакций (кожно-гальванической, сосудистой, глазодвигательной, электромиографической) в процессе угашения действия раздражителя. Обсуждался вопрос о природе угашения ориентировочной реакции. Было описано характерное изменение в электроэнцефалограмме (резкое возрастание второй гармоники), наблюдаемое во время сна.

М. Бразье (США) были изложены новые методы исследования ЭЭГ (автокорреляция, кросскорреляция) и полученные с их помощью оценки изменений, наблюдавшихся после действия стимула.

Я. Буреш (Чехословакия) представил данные изучения влияний, оказываемых распространяющейся депрессией, вызываемой химическим воздействием на кору мозга, на условные реакции у крыс.

В докладе В. Грей Уолтера (Англия) подчеркивалась громадная сложность работы мозга и необходимость нахождения, помимо экспериментальной тактики изучения, общей стратегии исследования. Для этой задачи необходимы разные подходы: важным является создание моделей; автор использует статистическую модель, исходя из созданной им гипотезы, что «высшая нервная деятельность может рассматриваться как олицетворение механизмов для вычисления случайности и вероятности условных рефлексов». С этой точки зрения, используя различные методы регистрации реакций, в частности топоскопический метод, автор исследовал вопрос об индивидуальных особенностях условных реакций у разных испытуемых, в связи с вопросом о павловской теории типов. В докладе были приведены данные изучения многих функциональных показателей у разных испытуемых и была сделана попытка скоррелировать эти изме-

нения с темпераментом и общим состоянием (настроением) испытуемых. Подобное изучение продолжается, его осуществление представляет громадные трудности и «требует от ученых особого упорства и изобретательности».

В докладе Н. Н. Даса (Индия) была описана картина практических приемов «Иоги» и подчеркнута важность их физиологического исследования.

В Сторм ван Леувеном (Голландия) были приведены данные сопоставления характеристик ЭЭГ и типологических особенностей испытуемых, определяемых при использовании психологических тестов (Роршак и др.). Исследование проводилось на 24 здоровых людях. Испытуемые могли быть классифицированы в определенные группы по электроэнцефалографическим и психологическим тестам. В крайних группах электроэнцефалографические и психологические тесты очень хорошо коррелировали друг с другом.

Вступительный доклад П. С. Купалова на первом заседании заканчивался следующими словами: «Мы отчетливо сознаем, что многие и притом важнейшие вопросы, касающиеся механизма деятельности головного мозга, пока остаются не решенными. Они требуют дальнейших исследований и в этом отношении электроэнцефалографии будет принадлежать почетная роль». Эти слова оказались совершенно правильными и для заключительного заседания при окончании коллоквиума. Может быть, даже в еще большей степени стала очевидной как важность, так и грандиозность самой задачи изучения механизмов условных связей: необходимость многостороннего объединенного детального изучения, сочетания микрофизиологического исследования отдельных клеток со статистическим подходом, характеризующим типичную деятельность больших клеточных групп; сочетания работы физиологов, морфологов, математиков и психологов, объединенных усилий ученых многих стран. Эта необходимость достаточно ясно выявила, особенно на заключительном заседании. Выдвинутое на этом заседании предложение об организации международного года по изучению мозга (подобно геофизическому году) вызвало большой интерес. Были сделаны предложения об избрании Международного комитета по подготовке соответствующих предложений и координации работ в этой области.

Все это свидетельствовало о признаваемой всеми важности усиления работы в области изучения мозга на современном уровне развития науки. Несомненно, на этом новом этапе исследования высших функций мозга особенно должны возрасти усилия ученых нашей страны, в которой И. П. Павловым было создано учение о высшей нервной деятельности.

Коллоквиум происходил в рабочей, дружественной обстановке. Оргкомитетом (председатель Л. Г. Воронин, зам. председателя Г. Д. Смирнов, секретарь Г. Т. Сахулина) была проделана очень большая работа по созданию необходимых условий для плодотворной работы коллоквиума. В 1959 г. должны быть изданы труды коллоквиума на русском и английском языках.

Список докладов, заслушанных на коллоквиуме¹

- А. Б. Коган (СССР). Выражение процессов высшей нервной деятельности в электрических потенциалах коры мозга при свободном поведении животного.
- Ф. Моррелл (США). Активность дендритов и сдвиги постоянного потенциала коры, наблюдаемые в процессе выработки условнорефлекторных изменений в ЭЭГ.
- Х. Т. Чанг (КНР). Некоторые наблюдения над изменением возбудимости корковых и подкорковых нейронов и их роль в процессе выработки условного рефлекса.
- Ю. М. Конорский (Польша). О так называемом корковом представительстве безусловного рефлекса.
- А. И. Ройтбак (СССР). Анализ электрических влияний в коре больших полушарий при угасании ориентировочных и условных рефлексов.
- Р. Эрианде - Пеон (Чили). Нейрофизиологические корреляты привыкания и других видов процессов торможения, наблюдавшихся при образовании условных рефлексов.
- Г. В. Гершунин и сотр. (СССР). Изменение реактивности слуховой системы и ее электрофизиологическое выражение в различных состояниях высшей нервной деятельности.
- Ф. Бремер (Бельгия). Анализ внутрикорковых процессов состояния бодрствования.
- Г. Джаспер, Ф. Рикчи и Б. Доан (Канада). Анализ разрядов клеток коры с помощью микроэлектродов в процессе выработки условного оборонительного рефлекса у обезьян.
- А. Фессар (Франция). Анализ образования условного рефлекса на уровне нейронов.
- М. Н. Ливанов (СССР). О замыкании условных связей.

¹ Заглавия докладов П. С. Купалова и А. Гасто см. на стр. 208.

- Н. Иоши и Д. Матсумото (Япония). Электроэнцефалографическое изучение внутреннего торможения при слюнных и оборонительных условных рефлексах у собак.
- Г. Т. Сахулина (СССР). Энцефалограммы собак при некоторых сложных формах условнорефлекторной деятельности.
- Г. В. Мегуин (США). О подкорковых механизмах, имеющих значение для образования навыков.
- Дж. Моруцци (Италия). Тоническая деятельность восходящей ретикулярной системы.
- П. К. Апухин (СССР). О взаимоотношении коры и подкорки в процессе образования условного рефлекса.
- К. Лишак (Венгрия). Изменения электрической активности гиппокампса при формировании временной связи.
- А. Крейндлер (Румыния). Роль ретикулярной формации в формировании временной связи.
- Л. Г. Трофимов, Н. Н. Любимов, Т. С. Наумова (СССР). Взаимоотношения коры и подкорки при формировании оборонительных и пищевых условных рефлексов у собак.
- В. С. Русинов (СССР). Общие и местные изменения ЭЭГ при формировании условного рефлекса у человека.
- А. Юс и К. Юс (Польша). Исследования угасания при повторении электроэнцефалографических проявлений ориентировочного рефлекса и влияние внешнего торможения на реакции ЭЭГ при различных раздражениях.
- Л. Г. Воронин и Е. И. Соколов (СССР). Корковые механизмы ориентировочного рефлекса и его отношение к условному рефлексу.
- М. Бразье (США). Длительно сохраняющиеся электрические следы в головном мозгу человека и их отношение к высшей нервной деятельности.
- Я. Буреш и О. Бурешова (Чехословакия). Применение обратимого угнетения коры мозга (с помощью распространяющейся депрессии) для изучения условных рефлексов.
- В. Грей Уолтер (Англия). Статистический подход к теории образования условных рефлексов.
- Н. Н. Дас (Индия). Анализ Иоги в связи с развитием условных рефлексов в практике Иоги и в особенностях в связи с Пранайамой.
- В. Сторм ван Лейвен (Голландия). Корреляция между психологическими и электроэнцефалографическими данными.

Г. В. Гершуни.

INTERNATIONAL COLLOQUIUM ON ELECTROENCEPHALOGRAPHY
OF HIGHER NERVOUS ACTIVITY

By G. V. Gersuni

Leningrad

ЮБИЛЕЙНЫЕ ДАТЫ

ЛИНА СОЛОМОНОВНА ШТЕРН

(к 80-летию со дня рождения)

В 1958 г. исполнилось 80 лет со дня рождения и 55 лет научной, педагогической и общественной деятельности заслуженного деятеля науки, действительного члена АН СССР и АМН СССР Лины Соломоновны Штерн.

Круг научных интересов Лины Соломоновны чрезвычайно широк. Проблема окислительных процессов в животных тканях, значение внутренней среды для жизнедеятельности организма, проблема барьерных функций, вопросы нейро-гуморальной регуляции, физиология сердечно-сосудистой системы — вот далеко не полный перечень разделов физиологии и биохимии, которыми она занималась и занимается. Однако все ее исследования можно объединить в одно единое целое, фундаментом которого является изучение химических и физико-химических процессов, заложенных в основе жизнедеятельности организма.

Своими экспериментальными и теоретическими работами, начатыми еще в Женеве, Лина Соломоновна установила, что постоянство состава и свойств непосредственной питательной среды органов и тканей, т. е. тканевой жидкости, является необходимым условием для нормальной деятельности отдельных органов и физиологических систем. В этом плане ее работы явились прямым развитием идей Клод Бернара о значении общей внутренней среды — крови для жизни всего организма. Продолжением этих исследований явилось учение о гомеостазе, разработанное У. Кенномоном.

Исследования Л. С. Штерн показали, что переход веществ из крови в тканевую жидкость и из тканевой жидкости в кровь регулируется особыми механизмами, которые по ее предложению получили название гисто-гематических барьеров. Эти барьеры защищают отдельные органы и ткани от веществ, которые, циркулируя normally в крови или попадая в нее случайно, могут оказать вредное влияние на клеточные элементы. Одновременно они являются фактором, определяющим наряду с метаболизмом органа химический состав, физико-химические и физиологические свойства тканевой жидкости.

Учение о барьерах сыграло огромную роль в понимании физиологических и патологических явлений в организме. Можно считать доказанным, что действие любого вещества на орган возможно только в том случае, если оно проникло в данный орган, т. е. вошло в соприкосновение с его клеточными элементами. В тех случаях, когда нормальная противляемость барьера нарушена под влиянием тех или иных факторов (физических, химических, физиологических, инфекционных и др.) возникает возможность для проникновения патогенных агентов в непосредственную среду органа. Необходимо подчеркнуть, что гисто-гематические барьеры отличаются высокой пластичностью и легко изменяются под

влиянием не только патологических, но и физиологических воздействий. Они способны приспособляться к условиям как внешней, так и внутренней среды.

Среди гисто-гематических барьеров наиболее подробно изучен гемато-энцефалический барьер. Проблемой проницаемости мозговых сосудов и оболочек занимались многие исследователи и до работ Л. С. Штерн, но она явилась первой, кто провел всестороннюю систематическую разработку проблемы и поднял ее до уровня теории.

По представлению Л. С. Штерн, гемато-энцефалический барьер не только защищает нервные центры от чужеродных, циркулирующих в крови веществ, но и регулирует состав цереброспинальной жидкости. Он обладает определенной избирательной (селективной) проницаемостью, т. е. пропускает одни вещества и задерживает другие, близкие к ним по строению и свойствам. Следует подчеркнуть, что под цереброспинальной жидкостью Л. С. Штерн понимает не только жидкость подоболочечных пространств и желудочков мозга, но и всю тканевую (перицеллюлярную, перифиллярную и т. д.) жидкость ц. н. с.

Гемато-энцефалический барьер, обеспечивающий в физиологических условиях необходимую для нормальной жизни организма защиту ц. н. с. от вредного действия веществ, случайно проникших в кровь или образовавшихся в процессе обмена, может в определенных патологических условиях играть отрицательную роль. Не пропуская из крови в цереброспинальную жидкость различные лекарственные или лечебные вещества, он становится препятствием для их действия на нервные центры. Таким образом, гемато-энцефалический барьер может в некоторых случаях явиться препятствием для полезного действия различных метаболитов и введенных в кровь химических соединений, наличие которых в цереброспинальной жидкости и ткани мозга может быть необходимым для восстановления нормальной деятельности нервных центров при их нарушении.

Причиной недостаточной эффективности обычных терапевтических мероприятий является в значительной степени относительная непроницаемость барьера для применяемых лекарственных веществ (в том числе для антибиотиков и лечебных сывороток). Установлено, что попытки лечения некоторых заболеваний ц. н. с. путем введения лекарственных веществ в кровь не дают терапевтического результата из-за того, что гемато-энцефалический барьер препятствует переходу этих веществ из крови в ц. н. с.

В то же время искусственное нарушение барьера может иногда оказаться вредным, так как наряду с лекарственными веществами из крови в ц. н. с. могут проникать и вредные вещества. Исходя из этих соображений, Лина Соломоновна предложила другой способ для временного устранения препятствия, представляемого барьером. Таким способом является введение лекарственного вещества непосредственно в цереброспинальную жидкость, т. е. обход барьера. При этом, согласно представлениям Л. С. Штерн о движении цереброспинальной жидкости, наиболее эффективным является введение лекарственных веществ в желудочки мозга.

Разработанный Л. С. Штерн и ее сотрудниками метод непосредственного воздействия на нервные центры был широко использован не только в отношении веществ, для которых гемато-энцефалический барьер непроходим, но и в отношении многих гормонов, электролитов, медиаторов, которые в физиологических условиях достаточно легко проникают в ц. н. с. Эти вещества, как было установлено работами, проведенными в возглавляемом Л. С. Штерн Институте физиологии АН СССР, оказывают различное влияние на организмы в зависимости от того, действуют

ли они непосредственно на нервные центры или же на периферические отделы вегетативной нервной системы и их эффекторные органы.

Значительное число работ Л. С. Штерн и ее сотрудников посвящено изучению действия различных метаболитов и гормонов, медиаторов, витаминов, алкалоидов, солей и т. д. при введении их в желудочки мозга. Эти исследования имеют особо важное значение для фармакологии ц. н. с.



С проблемой барьерных механизмов тесно связан другой раздел физиологии, которому Лина Соломоновна посвятила ряд оригинальных исследований. Речь идет о проблеме гуморальной регуляции функций, о значении неспецифических продуктов обмена в координации физиологических процессов.

В своих исследованиях Л. С. Штерн исходит из положения, что в гуморальной регуляции участвуют не только эндокринные железы. Существенную роль играют и другие органы, выделяющие в общую циркуляцию продукты своего обмена. Даже роль внутрисекреторных образований не может быть сведена к действию одного или нескольких гормонов. При изучении взаимосвязей и взаимодействий между органами во внимание должны быть приняты все без исключения продукты метаболизма, выделяемые этими органами в общую циркуляцию. Экспериментальные исследования и клиническая практика показывают, что нельзя заменить любой орган внутренней секреции его очищенными, тем более кристаллическими гормонами. Действие гормона зависит от физиологической активности комплекса специфических и неспецифических веществ, образующихся в процессе метаболизма различных органов

Они показали, что существует своеобразная противоположность в отношении реакции нервных центров и периферических частей нервной системы на действие одного и того же химического вещества. Можно считать доказанным, что этот физиологический антагонизм является необходимой предпосылкой для нормальной деятельности организма, для ауторегуляции жизненных процессов и по новому освещает ту роль, которую ц. н. с. играет в координации функций организма. Работы эти получили дальнейшее развитие и подтверждение в исследованиях известного английского физиолога Фельдберга.

В последние годы Л. С. Штерн изучает состояние гемато-энцефалического барьера при воздействии на организм лучистой энергии. Полученные ею и возглавляемым ею коллективом данные представляют большой интерес для понимания патогенеза лучевой болезни и намечают пути патогенетической терапии.

и тканей. При изучении влияния, оказываемого отдельными органами на функции той или иной физиологической системы или организма в целом, следует иметь в виду всю совокупность веществ, поступающих в оттекающую от органов кровь, которым Л. С. Штерн дает общее название «метаболиты». В эту группу входят специфические и неспецифические продукты, образующиеся в процессе клеточного обмена.

Экспериментальный материал, полученный при изучении эффекта, вызываемого метаболитами ряда органов и тканей (мозга, мышц, кожи, печени, селезенки, различных отделов желудочно-кишечного тракта, почек и т. д.) показывает, что все они определенным образом влияют на деятельность отдельных органов, физиологических систем и организма в целом. Наибольший интерес в этой группе исследований представляют работы, посвященные действию метаболитов мозга на возбудимость и реактивность ц. н. с., на сердце и сосуды, нервно-мышечный аппарат, химические процессы в печени и пр.

Одним из интереснейших разделов физиологии, которому Л. С. Штерн уделила немало внимания и сил, является вопрос о влиянии токов высокого напряжения на организм. Работы Женевской лаборатории по восстановлению деятельности пораженного электрическим током сердца были продолжены и углублены в руководимом ею Институте физиологии АН СССР. Ее сотрудниками был разработан метод снятия фибрилляций сердца мощным конденсаторным разрядом. Изготовленный в Институте еще в 1947 г. дефибриллятор давал возможность восстановить нормальную деятельность сердца, пораженного электрическим током, не прибегая к вскрытию грудной клетки.

В краткой статье нет возможности охватить все разделы физиологии, в которых работала и работает Л. С. Штерн. Ею опубликовано 403 научных работы. Научные исследования Лина Соломоновна всегда связывает с запросами жизни социалистической Родины. Л. С. Штерн постоянно сочетает научную работу с педагогической. В течение 20 с лишним лет она руководила кафедрой физиологии Второго Московского медицинского института им. Н. И. Пирогова. Под ее руководством выполнено свыше пятидесяти докторских и кандидатских диссертаций. Многие ее ученики являются руководителями кафедр физиологии или научных лабораторий.

Л. С. Штерн, член КПСС с 1938 г., принимает активное участие в общественной жизни, неоднократно избиралась членом Правления Всесоюзного и Московского общества физиологов, биохимиков и фармакологов. При ее участии были созданы «Реферативный биологический журнал иностранной литературы» и «Бюллетень экспериментальной биологии и медицины», редактором которого она состояла свыше десяти лет.

Мы сердечно поздравляем Лину Соломоновну с ее славным юбилеем и желаем ей еще много лет работать на славу советской физиологии!

G. N. Kassil, S. Y. Rapoport, Y. A. Rosin.

LINA SOLOMONOVNA STERN

(On her 80-th birthday)

By *G. N. Kassil, S. Y. Rapoport and Y. A. Rosin*

БИБЛИОГРАФИЯ

АЛФАВИТНЫЙ И ПРЕДМЕТНО-СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛИ

*К ТОМАМ XXI—XL (1936—1954 гг.) «ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА
СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА»*

Составитель Е. Н. Лебедев, редактор — проф. Д. Г. Квасов

ВВЕДЕНИЕ

На страницах «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова» с 1917 г., когда вышел его первый номер, опубликована весьма ценная и обширная литература по разным вопросам физиологической науки, почти целиком принадлежащая первым советским ученым. Эта литература представляет интерес не только для историков. Она имеет весьма большое значение для современных исследователей, работающих во многих областях физиологии человека и животных, биологической химии, фармакологии, психологии. Золотые россыпи фактов, содержащиеся на страницах журнала, а также ценные теоретические концепции, рекомендации методов исследования, исторические материалы не могут не учитываться каждым специалистом, который стремится к возможно более полному и глубокому освещению и решению различных вопросов физиологической науки в настоящее время.

Ориентироваться в большом количестве статей, напечатанных в «Физиологическом журнале СССР» за годы его существования, получить необходимые справки по существу интересующих исследователей вопросов, уточнить транскрипцию фамилий авторов, названия статей, даты их публикации — нелегкая задача. Для первых 20 томов журнала (1917—1936) этому существенно помогают алфавитный и предметный указатели статей, содеряжащихся в указанных 20 томах, изданные в 1937 г. («Физиологический журнал СССР», т. XXII, в. 3). В последующие годы выходили указатели к тт. XXI—XXIII, XXIV—XXV, XXVI—XXVII, XXVII—XXVIII, XXVIII—XXIX.

С 1945 г. ежегодно публиковались указатели к отдельным томам.

Учитывая трудности пользования разрозненными указателями и идя навстречу запросам читателей, Редколлегия журнала вынесла решение издать алфавитный и предметно-систематический указатели к XXI—XL томам «Физиологического журнала СССР» (1936—1954 гг.) в дополнение к указателям, изданным в 1937 г.

Настоящие указатели, которые печатаются во 2-м, 3-м и 4-м номерах журнала за 1959 г., раскрывают содержание 20 томов (XXI—XL) и состоят из двух частей: алфавитного и предметно-систематического. В предметно-систематическую часть указателя вошли все статьи, содержащиеся в алфавитном указателе под теми номерами, которые они имеют в последнем. Это позволило весьма значительно уменьшить его объем. Систематика специальных разделов указателя была разработана совместно с группой авторитетных специалистов.

Большой труд по составлению указателей выполнила опытный и заслуженный библиограф Е. Н. Лебедев. Существенную помощь ей оказали зав. библиотекой Института физиологии им. И. П. Павлова библиограф В. В. Соловьева, канд. биолог. наук В. Б. Павлов и Ц. Л. Янковская. Ценная консультативная помощь в составлении указателей была любезно оказана докторами биолог. и мед. наук Е. К. Жуковым, П. А. Киселевым и Р. П. Ольянинской; кандидатами биолог. наук Н. Ф. Бараповой, Л. И. Двиняновым, Т. Н. Ивановой, В. А. Лебедевой, Л. И. Леушиной и Л. А. Чистович. Всем им выражается сердечная благодарность.

Д. Квасов.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

1. А б р и к о с о в И. А. и Д а р к ш е в и ч В. Н. «Фактор времени при оценке возбудимости тканей». (По поводу статьи Д. Н. Насонова и Д. Л. Розенталь). *XL*, 4, 504, 1954.
2. А б у л а д з е К. С. Деятельность коры больших полушарий головного мозга у собак, лишенных трех дистантных рецепторов: зрительного, слухового и обонятельного. *XXI*, 5—6, 784, 1936.
3. А в е р б а х М. С. и Н а с о н о в Д. Н. Закон саморегуляции распространяющегося возбуждения («все или ничего»). *XXXVI*, 1, 46, 1950.
4. А в е р б а х М. С., см. Ушаков Б. П. и др. *XXXIX*, 2, 218, 1953.
5. А в т о р с к и й у к а з а т е л ь к томам I—ХХ. *XXIII*, 3 (после стр. 384), 1, 1937.
6. А г а п о в а М. Д., К о в ы р е в И. Г., Т и м о ф е е в Н. В. при уч. Ч у б е н к о Н. В. Материалы к сравнительной физиологии пищеварения. Сообщ. VI. Методика исследования желудочных желез черепахи и влияние механических раздражений на их секрецию. *XXV*, 77, 1—2, 1938.
7. А г а р к о в Ф. Т. Аппарат для записи динамики мочеотделения у экспериментальных животных. *XXXVIII*, 4, 515, 1952.
8. А д о А. Д., Г и н е ц и н с к и й А. Г. и Ш а м а р и н а Н. М. Аллергическая реакция скелетной мышцы. *XXXII*, 1, 76, 1946.
9. А з а р я н ц С. М. Изменение секреторной и эвакуаторной деятельности желудка собаки при недостаточности клапанов сердца. *XXXV*, 3, 310, 1949.
10. А з и м о в Г. И. Проблемы физиологии лактации. *XXI*, 5—6, 757, 1936.
11. А й р а п е т ья н ц Э. Ш. и Б а л а к ш и н а В. Л. Осуществление сопряженных торможений через посредство гуморальной системы. *XXI*, 5—6, 863, 1936.
12. А й р а п е т ья н ц Э. Ш. и С т е ф а н о в и ч Е. В. Интероцептивная сигнализация и симпатическая нервная система. Сообщ. I. Характер интероцепции при удаленных верхних шейных симпатических ганглиях. *XXXV*, 5, 481, 1949.
13. А й р а п е т ья н ц Э. Ш. и Ф е л ь б е р б а у м И. М. К методике изучения интероцептивных условных рефлексов: маточная fistula. *XXXVII*, в. 2, 240, 1951.
14. А к и м о ч к и н а В. А. Об электрическом возбуждении зрительного прибора после операции энуклеации глаза. *XXVIII*, 1, 104, 1940.
15. А к у л о в И. А. Речь [на открытии XV Международного физиологического конгресса]. *XXI*, 5, 6, 676, 1946.
16. А л е е в А. М. Рентгенологическое исследование процессов жвачки. *XXXVIII*, 4, 485, 1952.
17. А л е к с а н д р и А. К. и К оч н е в а Н. П. Органостомия у кроликов. *XXIII*, 6, 692, 1937.
18. А л е к с а н д р о в В. Я., см. Насонов Д. Н. *XXI*, 5—6, 976, 1936.
19. А л е к с а н д р о в В. Я., см. Насонов Д. Н. *XXXVI*, 6, 666, 1950.
20. А л е к с а н д р о в В. Я. и П а р и б о к В. П. Влияние алкогольного наркоза на всасывание красителя из кишечника. *XL*, 4, 466, 1954.
21. А л е к с а н д р о в И. С. Изменение глазо-сердечного рефлекса под влиянием наркотических веществ. *XXXVII*, 1, 64, 1951.
22. А л е к с а н д р о в И. С. Изменения слюноотделения при хроническом отравлении свинцом. *XXIV*, 5, 996, 1938.
23. А л е к с а н и я А. М. Влияние пониженного барометрического давления на зрительные последовательные образы. *XXXI*, 5—6, 260, 1945.
24. А л е к с а н и я А. М. К анализу механизмов регуляции кровообращения глаза и внутриглазного давления. *XXVIII*, 1, 88, 1940.
25. А л е к с а н и я А. М. О некоторых методах изучения эволюции функций в онтогенезе. *XXXIV*, 1, 27, 1948.
26. А л е к с а н и я А. М. Одновременная запись биоэлектрических явлений коры и подкорковых ядер головного мозга. *XXXVI*, 3, 283, 1950.
27. А л е к с а н и я А. М. Регуляция кровообращения глаза. *XXVIII*, 1, 73, 1940.
28. А л е к с а н и я А. М. и Л и в ш и ц Н. Н. Влияние темновой адаптации на критическую частоту слияния мельканий. *XXVI*, 2—3, 183, 1939.
29. А л е к с е е в В. А. Модель высотомера для практических занятий. *XL*, 4, 500, 1954.
30. А л е к с е е в М. А. и Ш а п и р о К. М. Электронный стимулятор (электронный ритмический хронаксиметр). *XXXIV*, 4, 537, 1948.
31. А л е к с е е в С. Г., В л а д и м и р о в Г. Е., К у н ц е в и ч М. А. и П а н и н А. Ф. О специфически динамическом действии белков на высотах. *XXXI*, 5—6, 349, 1945.
32. А л е к с е е в а М. С. О явлениях переключения в анализаторных системах животного. *XXXVII*, 5, 572, 1951.

33. Алексеева М. С. О явлениях переключения в высшей нервной деятельности после удаления верхних шейных симпатических узлов. *XXXVIII*, 5, 593, 1952.
34. Алексеева Т. Т., Грачева Л. С. и Усиевич М. А. Материалы к вопросу о скорости восстановления функции регенерирующего нерва. *XXVIII*, 5, 444, 1940.
35. Алексеева Т. Т., см. Усиевич М. А. и др. *XXV*, 4, 487, 1938.
36. Александрова Э. С. Изменение количества молочной кислоты в слюне околоушной железы при длительной секреции и после нее. *XXIX*, 3, 211, 1940.
37. Александрова Э. С. Изменения количества сахара и молочной кислоты в артериальной крови под влиянием введения глюкозы, адреналина и инсулина. *XXX*, 5, 637, 1941.
38. Александрова Э. С. Колебания сахара и молочной кислоты в артериальной крови. *XXVII*, 1, 132, 1939.
39. Александрова Э. С. и Фольборт Г. В. Количественные изменения азота в слюне околоушной железы при длительной секреции и после нее. *XXIV*, 1—2, 15, 1938.
40. Алоян Ш. А., см. Бахромеев И. Р. *XXIV*, 4, 770, 1938.
41. Алтухов Г. В. Изменение хронаксии мышц при нарушении целостности коры головного мозга у белых крыс. *XXVII*, 5, 564, 1939.
42. Альфавитный указатель авторов докладов, сообщений и демонстраций, сделанных на XV Международ. физиолог. конгрессе. *XXI*, 5—6, 1092, 1936.
43. Альбов Н. А. О влиянии фосфорных соединений на изолированную мышцу сердца теплокровных. *XXV*, 1—2, 36, 1938.
44. Альперн Д. Е. Гуморальные факторы вегетативно-нервной регуляции. *XXIV*, 1—2, 25, 1938.
45. Альперн Д. Е. О нейро-гуморальных соотношениях в тканевом обмене. *XXI*, 5—6, 773, 1936.
46. Альперн Д. Е. и Фесенко Т. Е. Ацетилхолин в различных сосудистых областях при рефлекторной деятельности вегетативной нервной системы. *XXIX*, 4, 249, 1940.
47. Андреев А. М., Арапова А. А. и Гершунин Г. В. О потенциалах улитки у человека. *XXVI*, 2—3, 205, 1939.
48. Андреев А. М., Арапова А. А. и Гершунин Г. В. Об электрической возбудимости слухового прибора при его различных функциональных состояниях. *XXV*, 5, 618, 1938.
49. Андреев А. М., Бронштейн А. И. и Гершунин Г. В. О воздействии переменных токов на слуховой прибор, лишенный барабанной перепонки. *XXII*, 1, 53, 1937.
50. Андреев Б. В. Исследование динамики естественного сна у человека методом регистрации движения век. *XXXVI*, 4, 429, 1950.
51. Андреев Б. В. Методика регистрации движения век. *XXIII*, 1, 105, 1937.
52. Андреев Б. В. и Иванов Б. И. Методика регистрации движения век при помощи нового катодного прибора. *XXXVI*, 2, 243, 1950.
53. Андреев Б. В. и Майоров Ф. П. Изменения моторной хронаксии у человека при алкогольном наркозе. *XXIX*, 3, 151, 1940.
54. Андреев Л. А. Характеристика звукового анализатора собаки на основании экспериментальных данных, полученных по методу условных рефлексов. *XXI*, 5—6, 965, 1936.
55. Андреева Е. И., см. Замычкина К. С. *XXVI*, 1, 83, 1939.
56. Андреева Е. И., см. Шароватова О. Ф. *XXVI*, 1, 61, 1939.
57. Анидья А., Лиссак К. и Мартин И. Новые данные о механизме действия симпатомиметических веществ и, в частности, алайдрина. *XXXIV*, 6, 727, 1948.
58. Аничков С. В. Действие кураре на каротидные клубочки. (Фармакологический анализ каротидных химиорецепторов). *XXXIII*, 3, 267, 1947.
59. Аничков С. В. Н. Е. Введенский и общество физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова. *XXXIX*, 2, 257, 1953.
60. Аничков С. В. Нейрогуморальная регуляция в эндокринологии. *XXXVI*, 1, 64, 1950.
61. Аничков С. В. Некоторые итоги фармакологического анализа химической чувствительности каротидного клубочка. *XXXVII*, 1, 28, 1951.
62. Аничков С. В. Николай Павлович Кравков. (К 25-ти летию со дня смерти). *XXXV*, 4, 367, 1949.
63. Аничков С. В. О действии цитизина и коинина на рецепторы каротидных синусов. *XXI*, 1, 27, 1936.
64. Аничков С. В. Рефлексы с химиорецепторов на эндокринные железы. *XL*, 4, 420, 1954.
65. Аничков С. В. Фармакология условных рефлексов. *XXXVIII*, 1, 3, 1952.

66. Аничков С. В. и Белоус А. А. Механизм антидиуретического действия ганглионарных ядов. *XXXIII*, 6, 787, 1947.
67. Аничков С. В., Закусов В. В., Кузнецов А. И. и Поляков Н. Г. Рефлексы на дыхание, возникающие при циркуляции ядов по сосудам. *XXI*, 5—6, 809, 1936.
68. Анохин П. К. Единство центра и периферии. *XXI*, 5—6, 864, 1936.
69. Анохин П. К. О принципиальной сущности моих ошибок в развитии учения И. П. Павлова и о путях их преодоления. *XXXVIII*, 6, 758, 1952.
70. Анохин П. К. Рефлекс и функциональная система как факторы физиологической интеграции. *XXXV*, 5, 491, 1949.
71. Анохин П. К. и Шумилина А. И. Анализ афферентной функции аортального нерва в условиях изменяющегося кровяного давления. *XXXIII*, 3, 275, 1947.
72. Анохина А. П. Влияние центральных факторов на изменчивость периферических возбуждений. *XXXII*, 1, 120, 1946.
73. Антелидзе Б. Ф. и Барбашова З. И. Сравнительная характеристика дыхательной функции некоторых копытных животных. *XXV*, 4, 467, 1938.
74. Антонова И. Г. О значении чувствительных волокон подъязычного нерва низших животных для ритмической деятельности дыхательного центра. *XL*, 6, 704, 1954.
75. Антошкина Е. Д. Онтогенетическое развитие терморегуляции. Сообщ. I. *XXVI*, 1, 3, 1939.
76. Антошкина Е. Д. Онтогенетическое развитие терморегуляции. Сообщ. II. *XXVI*, 1, 16, 1939.
77. Антошкина Е. Д. Онтогенетическое развитие терморегуляции. Сообщ. III. О возрастных особенностях реакции крыс на тепловой укол. *XXX*, 2, 160, 1941.
78. Антошкина Е. Д. Терморегуляция в условиях теплового укола. *XXVIII*, 2—3, 256, 1940.
79. Аполлонов А. П., см. Миролюбов В. Г. *XXIV*, 3, 604, 1938.
80. Арапова А. А., см. Андреев А. М. и др. *XXV*, 5, 618, 1938.
81. Арапова А. А., см. Андреев А. М. и др. *XXVI*, 2—3, 205, 1939.
82. Арапова А. А. и Гершунин Г. В. О соотношении между частотой колебаний переменного тока и высотой тонов при электрическом раздражении улитки. *XXV*, 4, 430, 1938.
83. Арапова А. А. и Гершунин Г. В. По поводу замечаний В. А. Петрова о соотношении между частотой колебаний переменного тока и высотой тонов при электрическом раздражении улитки. *XXVII*, 5, 632, 1939.
84. Арапова А. А. и Клаас Ю. А. О последовательных ощущениях (образах) в слуховом приборе. Сообщ. I. *XXXII*, 4, 405, 1946.
85. Рубузов С. Я. Антагонизм и синергизм между наркотиками и симпатомиметическими аминами в действии на центральную нервную систему позвоночных животных. Сообщ. I. Пробуждающее действие симпатомиметических аминов по отношению к хлоралгидрату и медиану. *XXII*, 6, 695, 1946.
86. Рубузов С. Я. Антагонизм и синергизм между наркотиками и симпатомиметическими аминами в действии на центральную нервную систему позвоночных животных. Сообщ. II. Изменение скрытого периода рефлекса и температуры тела под влиянием симпатомиметических аминов и пробуждающее действие последних по отношению к наркотикам. *XXXV*, 5, 645, 1948.
87. Рубузов С. Я. Антагонизм и синергизм между наркотиками и симпатомиметическими аминами в действии на центральную нервную систему позвоночных животных. Сообщ. III. Роль симпатической нервной системы в действии наркотиков и фенилалкиламинов на центральную нервную систему холоднокровных животных. *XXXVI*, 4, 496, 1950.
88. Рубузов С. Я. Антагонизм и синергизм между наркотиками и симпатомиметическими аминами в действии на центральную нервную систему теплокровных животных. *XXXVI*, 6, 704, 1950.
89. Рубузов С. Я. Антагонизм фенамина, коразола и их смеси по отношению к метиловому и этиловому спиртам и этиленгликолю (антифризу). *XXXVII*, 3, 337, 1952.
90. Рубузов С. Я. Всесоюзная конференция фармакологов, посвященная памяти основоположника отечественной фармакологии — академика Военно-Медицинской Академии Н. П. Кравкова, в связи с 25-летием со дня его смерти. *XXXVI*, 2, 258, 1950.
91. Рубузов С. Я. Значение работ Н. П. Кравкова для развития отечественной фармакологии. (К 30-летию со дня кончины). *XL*, 4, 515, 1954.
92. Ринчин Н. И. Бескровный способ определения сосудистого тонуса конечности человека. *XXXVIII*, 6, 748, 1952.
93. Ринчин Н. И. Об усовершенствовании бескровного способа определения сосудистого тонуса конечности человека. *XL*, 4, 480, 1954.

94. А ринчин Н. И. и К арм анова И. Г. Условнорефлекторное изменение венозного давления и тонуса венозных сосудов. *XXXIX*, 5, 594, 1953.
95. А рт емьев В. В. Электрическая реакция коры мозга при действии звуковых раздражений у наркотизированных и ненаркотизированных животных. *XXXVII*, 6, 688, 1951.
96. А рт емьев В. В. и Б а б с к и й Е. Б. Электрофизиологический анализ действия ацетилхолина на нервные центры. Сообщ. I. *XXXV*, 6, 623, 1949.
97. А рт емьев В. В. и Б а б с к и й Е. Б. Электрофизиологический анализ действия ацетилхолина на нервные центры. Сообщ. II. О действии эзерина, простигмина и атропина на электрическую активность зрительных долей лягушки. *XXXVI*, 2, 151, 1950.
98. А рт емьев В. В., Кан И. Л. и Л о г у н о в а К. С. Центральное суммирование в нервной системе анодонты. *XXX*, 1, 55, 1941.
99. А рт емьев Е. И., см. Усевич М. А. и др. *XXV*, 4, 487, 1938.
100. А ру тюнова А. Г. Экспериментальное исследование о переходе возбуждения из специфической мускулатуры в миокард. *XXIII*, 1, 3, 1937.
101. А рхангельская М. Ф., см. Базанова Н. У. и др. *XXXIX*, 5, 632, 1953.
102. А рхангельская Н. А. Регуляция обмена веществ в организме недоношенного ребенка после приема пищи. *XL*, 4, 431, 1954.
103. А рхангельский В. М. О влиянии щитовидной железы на процессы возбуждения и торможения в коре больших полушарий. *XXX*, 1, 19, 1941.
104. А рхангельский В. Н., Гольц Е. П. и Раева Н. В. Роль автономной нервной системы в ретиномоторных явлениях у млекопитающих. *XXI*, 5—6, 918, 1936.
105. А ршавская Э. И. К механизму возникновения экспериментального шока при иоцицептивном раздражении в различные возрастные периоды. Сообщ. II. *XXXVI*, 3, 333, 1950.
106. А ршавская Э. И. К механизму развития анафилактического шока у собак в различные возрастные периоды. *XXXVII*, 6, 1952.
107. А ршавская Э. И. К механизму устойчивости организма к действию гистамина в различные возрастные периоды. *XXXIV*, 4, 495, 1948.
108. А ршавская Э. И. Рефлекс Lovén в онтогенезе. *XXXIV*, 2, 277, 1948.
109. А ршавская Э. И. Рефлексы дыхательной и сердечно-сосудистой систем при раздражении слизистой оболочки трахеи и бронхов в различные возрастные периоды. *XXXII*, 3, 388, 1946.
110. А ршавская Э. И. Рефлексы сердечно-сосудистой и дыхательной систем при раздражении афферентных нервов различных рецептивных полей в онтогенезе. *XXXII*, 2, 229, 1946.
111. А ршавская Э. И. и А ршавский И. А. К механизму возникновения экспериментального шока при иоцицептивном раздражении в различные возрастные периоды. Сообщ. I. *XXXV*, 6, 699, 1949.
112. А ршавская Э. И., см. Аршавский И. А. и др. *XXXVII*, 4, 468, 1951.
113. А ршавский И. А. Децеребрационная ригидность у котят в онтогенезе. *XXVIII*, 5, 476, 1952.
114. А ршавский И. А. Значение учения Н. Е. Введенского в разработке проблем эволюционной и возрастной физиологии. *XXXVIII*, 2, 160, 1952.
115. А ршавский И. А. К эволюции вазомоторного центра в онтогенезе. *XXX*, 1, 65, 1941.
116. А ршавский И. А. Нервная регуляция деятельности дыхательного аппарата в онтогенезе. Сообщ. III. К механизму возникновения первого внеутробного дыхания. *XXIX*, 5, 417, 1940.
117. А ршавский И. А. Нервная регуляция деятельности дыхательного аппарата в онтогенезе. Сообщ. IV. К эволюции дыхательного центра в онтогенезе. *XXIX*, 6, 517, 1940.
118. А ршавский И. А. О механизме перехода дыхательных движений от внутриутробных к внеутробным. *XXXIV*, 1, 61, 1948.
119. А ршавский И. А. О физиологическом значении и механизме регуляции внутриутробных дыхательных движений. *XXXII*, 4, 495, 1946.
120. А ршавский И. А. Параметр лабильности в эволюционной физиологии. *XXV*, 3, 199, 1938.
121. А ршавский И. А. Письмо в редакцию «Физиологического журнала СССР». *XXVII*, 1, 143, 1939.
122. А ршавский И. А. Последовательность возникновения в слюнной железе вазомоторной и «адаптационно-трофической» функции симпатикуса в онтогенезе. *XXIX*, 1—2, 33, 1940.
123. А ршавский И. А. Различия в величине хронаксии вдоль нервной цепочки у полихет как выражение так называемого «градиента» (по Чайльду). *XXXV*, 1, 34, 1949.
124. А ршавский И. А. Ритмический прерыватель гальванического тока переменного направления. *XXVI*, 4, 438, 1939.

125. А р ш а в с к и й И. А. Секретиновый механизм регуляции деятельности поджелудочной железы в онтогенезе. *XXVII*, 5, 540, 1939.
126. А р ш а в с к и й И. А. С. Прикладовицкий. Учебник физиологии человека для фельдшерских школ. Медгиз, 1939. (Рец.). *XXVIII*, 5, 561, 1940.
127. А р ш а в с к и й И. А. Физиологическая характеристика нервно-мышечного аппарата (кожно-мускульного мешка) у аннелид. *XXV*, 5, 631, 1938.
128. А р ш а в с к и й И. А. Физиологический градиент Чайльда как выражение периэлектротона Н. Е. Введенского. *XXXV*, 2, 199, 1949.
129. А р ш а в с к и й И. А. Явления ан- и катэлектротона на поджелудочной железе. *XXIX*, 1—2, 38, 1940.
130. А р ш а в с к и й И. А., см. Аршавская Э. И. *XXXV*, 6, 699, 1949.
131. А р ш а в с к и й И. А., Аршавская Э. И., Еникеева С. И., Оганесян А. А. и Розанова В. Д. Механизмы осуществления и физиологическое значение скелетно-мышечных двигательных реакций млекопитающих в пренатальном периоде. *XXXVII*, 4, 468, 1951.
132. А р ш а в с к и й И. А. и Крючкова А. П. Физиологическая характеристика и механизмы регуляции слюнных желез в онтогенезе. *XXV*, 3, 208, 1938.
133. А р ш а в с к и й И. А. и Розанова В. Д. Рефрактерная фаза скелетной мускулатуры в онтогенезе. *XXVI*, 6, 629, 1939.
134. А спи с о в П. Н., см. Пучков Н. В. и др. *XXIV*, 6, 1139, 1938.
135. А с р а т я н С. Н. О влиянии атропина и физостигмина на чувствительность каротидных синусов к углекислоте и цианистому калию. *XXIV*, 5, 982, 1938.
136. А с р а т я н С. Н. О действии тетраметиламмония на химические рецепторы каротидных синусов. *XXIV*, 1—2, 33, 1938.
137. А с р а т я н С. Н. и Кузнецов А. И. Действие наркотических веществ на синусо-каротидную зону. *XXIV*, 5, 964, 1938.
138. А с р а т я н Э. А. К теории и практике охранительной и целебной роли торможения. *XXXII*, 1, 34, 1946.
139. А с р а т я н Э. А. Кора большого мозга и приспособительные явления в поврежденном организме. Сообщ. IV. Опыты с деафферентацией конечностей. *XXXIV*, 1, 3, 1948.
140. А с р а т я н Э. А. Кора большого мозга и приспособительные явления в поврежденном организме. Сообщ. V. Опыты с разрушением лабиринтов. *XXXIII*, 3, 289, 1947.
141. А с р а т я н Э. А. Кора большого мозга и приспособительные явления в поврежденном организме. Сообщ. VI. Опыты с перерезкой задних корешков первых трех пар шейных нервов. *XXXIV*, 2, 175, 1948.
142. А с р а т я н Э. А. Некоторые наблюдения над собаками, лишенными коры большого мозга. *XXIV*, 1—2, 36, 1938.
143. А с р а т я н Э. А. О лабильности нервных процессов больших полушарий головного мозга. *XXI*, 5—6, 780, 1936.
144. А с р а т я н Э. А. Последствия поперечной перерезки задней половины спинного мозга у собак. (К физиологии спинального шока). *XXXIX*, 3, 300, 1953.
145. А с р а т я н Э. А. Предварительные результаты и перспективы применения нового способа анемического поражения центральной нервной системы высших животных. *XXXV*, 5, 504, 1949.
146. А с р а т я н Э. А. Принцип «переключения» в условнорефлекторной деятельности. *XXX*, 1, 13, 1941.
147. А с р а т я н Э. А. и Барсегян Р. Влияние шейного симпатического нерва на лабиринтные тонические рефлексы. *XXVI*, 5, 497, 1939.
148. А та е в М. М. Методика одновременной регистрации зрачковых реакций и электроэнцефалограммы при выработке зрачковых условных рефлексов у человека. *XXXIX*, 5, 622, 1953.
149. А тл е т о в а З. Г. и Раевский В. С. Газообмен и реакция сердечно-сосудистой системы при длительном пребывании в противогазе и защитном костюме. *XXI*, 2, 255, 1936.
150. А ш б е л ь С. И. Динамика выделения акрихина из организма и его влияние на функциональную способность почек. Сообщ. II. *XXV*, 1—2, 171, 1938.

Б

151. Б а б а д ж а н я н М. Г., см. Раевский В. С. *XXVIII*, 5, 461, 1940.
152. Б а б к и н М. П., см. Войнар А. О. *XXIX*, 4, 345, 1940.
153. Б а б к и н М. Н., см. Вагнер А. О. *XXX*, 1, 134, 1941.
154. Б а б с к и й Е. Б. Новая методика регистрации объемного пульса и кровенаполнения руки и пальца. *XL*, 3, 347, 1954.
155. Б а б с к и й Е. Б. О гуморальных влияниях раздражения центральной нервной системы. *XXI*, 5—6, 697, 1936.
156. Б а б с к и й Е. Б. Об образовании физиологических активных веществ в нервных стволах. Сообщ. I. *XXIV*, 3, 536, 1938.

157. Б а б с к и й Е. В., см. Артемьев В. В. *XXXV*, 6, 623, 1949.
158. Б а б с к и й Е. В., см. Артемьев В. В. *XXXVI*, 2, 151, 1950.
159. Б а б с к и й Е. В., В и н о д а р о в В. Е. и Л а м п е р т Ф. М. Материалы о физиологическом значении симпатической нервной системы человека. Сообщ. II. *XXV*, 1—2, 41, 1938.
160. Б а б с к и й Е. В. и К и с л ю к Б. М. Об образовании физиологически активных веществ в нервных стволах. Сообщ. II. *XXIV*, 4, 746, 1938.
161. Б а б с к и й Е. В. и Л а м п е р т Ф. М. Материалы о физиологическом значении симпатической нервной системы человека. Сообщ. III. О влиянии раздражения симпатического нерва на дыхание человека. *XXV*, 1—2, 49, 1938.
162. Б а б с к и й Е. В. и М а р к о с я н А. А. О гуморальном влиянии раздражения головного мозга на хронаксию двигательной зоны мозговой коры. *XXIII*, 6, 656, 1937.
163. Б а б с к и й Е. В. и М и н а е в Ф. П. Влияние аденоцинтрифосфата и продуктов его расщепления на чувствительность мышц к ацетилхолину и холину. *XXXIII*, 6, 773, 1947.
164. Б а б с к и й Е. В. и М и н а е в Ф. П. Влияние тиамина и его фосфорилированных производных на чувствительность мышц к ацетилхолину. *XXXIV*, 3, 389, 1948.
165. Б а б с к и й Е. В. и С к у л о в Д. К. Влияние адреналина на световую чувствительность и темновую адаптацию глаза. *XXXII*, 2, 169, 1946.
166. Б а б с к и й Е. В. и Ш е й х о н Ф. Д. К вопросу о механизме эффектов, возникающих при анодной поляризации синуса сердца. *XXXII*, 2, 259, 1946.
167. Б а д р у т д и н о в М. Г., см. Б у л а в и н ц е в а А. И. и др. *XXXVIII*, 3, 362, 1952.
168. Б а е в А. А. О зависимости между превращениями аммиака и дыханием в эритроците. *XXI*, 5—6, 789, 1936.
169. Б а з а н о в а Н. У., С т е п а н к и н а М. К. и А р х а н г е л с к а я М. Ф. К методике изучения деятельности пищеварительного тракта верблюда. *XXXIX*, 5, 632, 1953.
170. Б а й ч е н к о И. П. К вопросу о пределах устойчивости лабиринтного анализатора. *XXXIII*, 2, 211, 1937.
171. Б а й ч е н к о И. П., см. Крестовников А. Н. и др. *XXI*, 5—6, 744, 1936.
172. Б а й ч е н к о И. П., К р е с т о в н и к о в А. Н. и Л о з а н о в Н. Н. Дальнейшие наблюдения над влиянием вегетативной нервной системы на центр вестибулярного нерва. *XXI*, 3, 353, 1936.
173. Б а к е е в а Е. Н., см. Утехин Б. П. *XL*, 2, 235, 1954.
174. Б а к и н Е. И. Анализ судорожных процессов у лягушки при облучении эмбриацией радия центральной нервной системы. *XXX*, 5, 568, 1941.
175. Б а к и н Е. И. Проникаемость кожи лягушки по отношению к NaCl при отравлении вератрином. *XXVI*, 6, 665, 1939.
176. Б а к у р а д з е А. Н. К методике постоянной fistуллы панкреатического протока. *XXX*, 6, 791, 1941.
177. Б а к у р а д з е А., см. Б е р и т о в И. *XXVII*, 4, 387, 1939.
178. Б а к у р а д з е А., см. Б е р и т о в И. *XXVII*, 4, 387, 1940.
179. Б а к у р а д з е А., см. Б е р и т о в И. *XXVIII*, 1, 18, 1940.
180. Б а к у р а д з е А., см. Б е р и т о в И. *XXX*, 1, 45, 1941.
181. Б а к у р а д з е А., Б е р и т о в И. и Р о й т б а к А. Об электрических проявлениях процесса торможения в спинном мозгу. *XXXIII*, 6, 737, 1947.
182. Б а л а б а т я Я. Влияние тиреоглобулина на образование витамина А из каротина. *XXIX*, 4, 318, 1940.
183. Б а л а к и н С. Л. Высшая нервная деятельность и желчеотделительная функция печени. *XXIX*, 6, 505, 1940.
184. Б а л а к и н а В. Л., см. Айрапетянц Э. Ш. *XXI*, 5—6, 863, 1936.
185. Б а л а н д и н а О. А. Интеррецепция грудной железы женщины. *XXXII*, 4, 505, 1946.
186. Б а л а н д и н а О. А. Материалы о физиологическом значении симпатической нервной системы человека. Сообщ. IV. *XXV*, 1—2, 59, 1938.
187. Б а л и н с к а я Е. В., см. Радзимовская В. В. и др. *XXII*, 6, 863, 1937.
188. Б а м Л. А. 8-е совещание по физиологическим проблемам. (Хроника). *XXX*, 5, 664, 1941.
189. Б а м Л. А. Нарушения условнорефлекторной деятельности у обезьяны-кастриата, вызванные большими дозами брома. *XXVII*, 1, 31, 1939.
190. Б а м Л. А. О влиянии хлористого кальция на высшую нервную деятельность собак слабого типа нервной системы. *XXVII*, 6, 711, 1939.
191. Б а м Л. А. VI совещание по физиологическим проблемам. (Хроника). *XXVIII*, 6, 707, 1940.
192. Б а м Л. А. VII совещание по проблемам высшей нервной деятельности, посвященное памяти И. П. Павлова. (Хроника). *XXIX*, 5, 469, 1940.
193. Б а н т и н Е. В. Изменение функции желудка при задержке желчи в организме. *XXVII*, 5, 599, 1939.

194. Баранов В. Г., Пышнина С. П. и Сперанская Е. Н. О нарушении высшей нервной деятельности при экспериментальной инсулиновой гипогликемии. Сообщ. I. *XXXIV*, 6, 665, 1948.
195. Баранов В. Г., Пышнина С. П. и Сперанская Е. Н. О нарушении высшей нервной деятельности при экспериментальной инсулиновой гипогликемии. Сообщ. II. *XXXIV*, 6, 673, 1948.
196. Баранова Н. Ф. О разрушении ацетилхолина в организме в условиях эпинефрэктомии. Сообщ. I. Разрушение ацетилхолина печенью после удаления надпочечных желез. *XXXVI*, 5, 566, 1950.
197. Барановская С. Я., Капитанаки К. Г. и Манойлова О. С. Изменение ферментативной функции крови у здоровых людей. *XXI*, 1, 96, 1936.
198. Барбас М. И. и Панашенко А. Д. Влияние витаминов и пластических веществ (фосфорных солей и рыбьего жира) на содержание липоидного фосфора в крови и печени кроликов. *XXXIV*, 6, 739, 1948.
199. Барбашова З. И., см. Антелидзе Б. Ф. *XXV*, 4, 467, 1938.
200. Барковская О. В. Определение скорости образования желтка в яйце кур. *XL*, 6, 722, 1954.
201. Барсегян Р. К физиологии расщепленного спинного мозга. Сообщ. I. *XXIV*, 6, 1043, 1938.
202. Барсегян Р., см. Асратян Э. А. *XXVI*, 5, 497, 1939.
203. Бархударова Т. С. К методике плетизмографии. (Модификация плетизмографа). *XL*, 5, 606, 1954.
204. Барышников И. А. Влияние фенамина на утомленную скелетную мышцу. *XXXVI*, 6, 687, 1950.
205. Барышников И. А. Влияние экстирпации мозжечка на газообмен. *XXXII*, 2, 213, 1946.
206. Барышников И. А. Современные задачи физиологии сельскохозяйственных животных. *XL*, 2, 137, 1954.
207. Батинков Е. Л. Влияние приема холодной и горячей воды на динамику изменения температуры в желудке и кишечнике. *XXVII*, 1, 108, 1939.
208. Батуренко Т. И. Пентонный шок у собак с нарушенными функциями вегетативной нервной системы. *XXIV*, 3, 586, 1938.
209. Батуренко Т. И., см. Петровский Ю. А. и др. *XXV*, 4, 530, 1938.
210. Бахромеев И. Р. и Алоян Ш. А. О «периодической» деятельности изолированного сердца холоднокровных. *XXIV*, 4, 1938.
211. Бахтиозин А. И., см. Нехорошев Н. П. и др. *XXIV*, 6, 1089, 1938.
212. Бахтиозин А. И., см. Нехорошев Н. П. и др. *XXIV*, 6, 1107, 1938.
213. Бахтиозин А. И., см. Нехорошев Н. П. и др. *XXIV*, 6, 1099, 1938.
214. Бахтиозин А. И., см. Нехорошев Н. П. *XXVII*, 4, 407, 1939.
215. Бахтиозин А. И. и Нехорошев Н. П. Измерения некоторых тонических реакций скелетной мышцы по методу Henderson с сотрудниками. *XXVII*, 4, 419, 1939.
216. Башмаков В. И., Раевский В. С. и Морачевская Е. В. Изменения хронаксии в процессе первично-мышечного труда. *XXV*, 3, 283, 1938.
217. Баяндурин Б. И. и Пегель В. А. К вопросу о трофической функции головного мозга. Влияние частичного, половинного и тотального удаления обоих полушарий головного мозга на рост цыплят. *XXIII*, 2, 225, 1937.
218. Безносиков Б. О. К вопросу о физиологическом механизме тренировки угасательного торможения. *XL*, 6, 653, 1954.
219. Безуэвская Р. А., см. Слоним А. Д. *XXVIII*, 4, 330, 1940.
220. Бекаури Н. В. О влиянии УКВ на рефлекторную возбудимость лягушки. *XXX*, 2, 173, 1941.
221. Бекаури Н. В. О влиянии УКВ на электродвижущие силы (ЭДС) покоя нерва. *XXX*, 2, 184, 1941.
222. Бекаури Н. В., Ильина А. И. и Тонких А. В. К физиологии легочного кровообращения. (Прямое наблюдение легочного кровообращения у теплокровных животных). *XL*, 3, 295, 1954.
223. Бекаури Н. В., Тонких А. В. и Шенгер И. Ф. Нейроэндокринные факторы в происхождении пневмоний. Сообщ. III. О гуморальном факторе в развитии пневмонии при раздражении верхних шейных симпатических узлов. *XXXII*, 1, 63, 1946.
224. Бекбулатов Т. И., см. Зубков А. А. *XXV*, 3, 297, 1938.
225. Беленков Н. Ю. Влияние инсулина и гипогликемии на моторную деятельность желудочно-кишечного тракта. *XXXI*, 3—4, 211, 1945.
226. Беленков Н. Ю. Действие адреналина на активность холинэстеразы. *XXXIV*, 2, 223, 1948.
227. Беленков Н. Ю. К вопросу о влиянии глюкозы на моторную деятельность желудка и кишки. *XXX*, 6, 704, 1941.
228. Беленков Н. Ю. К методике удаления коры больших полушарий (неокортекса) у копек. *XL*, 2, 230, 1954.

229. Беленков Н. Ю. О механизме действия глюкозы на моторную деятельность желудочно-кишечного тракта. *XXXI*, 3—4, 218, 1945.
230. Беленков Н. Ю. и Лосев Г. Значение механического фактора в желудочной секреции у свиней. Сообщ. I. *XXVII*, 1, 95, 1939.
231. Беленков Н. Ю. и Сперанская Е. Н. Влияние внутривенных введений глюкозы на рефлекторную возбудимость сердечно-сосудистой системы. *XXXIV*, 2, 285, 1948.
232. Беленькая С. Э., Зеликин И. Ю., Зимкин Н. В. и Каплан А. Е. О регуляции функционального состояния спинного мозга. Сообщ. III. Роль различных отделов головного мозга лягушки в регуляции функционального состояния спинного мозга при действии адреналина, иохимбина, алкоголя и хлоралгидрата. *XXXV*, 3, 270, 1949.
233. Беленский М. Л. Анализ действия цианидов на дыхание лягушки. (К вопросу о роли каротидных телец лягушки). *XXXIV*, 1, 113, 1948.
234. Беленский М. Л. К вопросу о механизме возбуждения каротидных хеморецепторов. *XXXVII*, 2, 169, 1951.
235. Белицер В. А. Анаэробные химические реакции в мышце. *XXIV*, 3, 475, 1938.
236. Белицер В., см. Гродзенский Д. *XXIX*, 3, 225, 1940.
237. Белицкий Г. Ю. Особенности нервного проведения в альтерированном мионевральном аппарате. *XXX*, 3, 297, 1941.
238. Белкин Р. И. Обмен веществ и морфологенные процессы. *XXI*, 5—6, 764, 1936.
239. Белова С. Н., см. Тимофеев Н. В. и др. *XXIV*, 6, 1114, 1938.
240. Белова Т. И. Значение суставно-мышечного чувства и тактильной чувствительности в щеточном производстве. *XXI*, 2, 251, 1936.
241. Белова Т. И. и Кекчеев К. Х. О возрастных изменениях проприорецепции. *XXI*, 1, 14, 1936.
242. Беловинцева М. Ф. О влиянии симпатических нервных волокон на постперчинополосатые мышцы после эпинефроэктомии. *XXXIV*, 3, 361, 1948.
243. Белоус А. А., см. Анчиков С. В. *XXXIII*, 6, 787, 1947.
244. Белоус А. А. и Гребенкина М. А. Условные рефлексы с каротидных хеморецепторов. *XXXIX*, 5, 591, 1953.
245. Белоусов И. Н. Видоизменение способа эзофаготомии для минимого кормления. *XXXIX*, 1, 100, 1953.
246. Белоусов И. Н. и Тенцоне Л. В. Новый метод получения изолированной петли кишечника. *XL*, 6, 742, 1954.
247. Белоусов П. И. Прибор для определения опорности культей в динамике (динамограф). *XL*, 1, 96, 1954.
248. Беляев П. М. О биологической роли солей элементов, находящихся в организме в минимальных количествах. Сообщ. IV. *XXV*, 5, 741, 1938.
249. Бентлев А. М. К характеристике тонических рефлексов спинных мышц амфибий. *XXXIX*, 2, 192, 1953.
250. Бентлев А. М. Об условиях, влияющих на мозговое кровообращение у человека. *XL*, 3, 274, 1954.
251. Бергауз А. Влияние хлороформа на распределение аминоазота между эритроцитами и плазмой крови. *XXVII*, 2, 239, 1939.
252. Беренштейн Ф. Я. К вопросу о влиянии микроэлементов на активность гормонов. *XXXIII*, 2, 209, 1947.
253. Беренштейн Ф. Я. К вопросу о влиянии некоторых алкалоидов на агглютинабельность эритроцитов под влиянием Н-ионов. *XXII*, 6, 856, 1937.
254. Беренштейн Ф. Я. и Школьник М. И. К вопросу о влиянии солей цинка на углеводный обмен. *XXXVII*, 1, 120, 1951.
255. Беренштейн Ф. Я. и Школьник М. И. К вопросу об антагонистическом влиянии ионов на кислотную агглютинацию эритроцитов. *XXII*, 6, 848, 1937.
256. Беритов И. Нейропиль спинного мозга и его физиологическое значение. *XXIV*, 1—2, 63, 1938.
257. Беритов И. Нейропиль стволовой части головного мозга и его физиологическое значение. *XXII*, 6, 755, 1937.
258. Беритов И. О действии ацетилхолина на скелетную мышцу лягушки. *XXVII*, 6, 667, 1939.
259. Беритов И. О психонервных основах установочного действия внешней обстановки в индивидуальном поведении. *XXXIII*, 3, 301, 1947.
260. Беритов И. О физиологических свойствах безнервного участка скелетной мышцы. *XXVII*, 2, 147, 1939.
261. Беритов И. Отчет о работе VI Всесоюзного физиологического съезда. *XXIII*, 6, 801, 1937.
262. Беритов И. Развитие мышечной и нервной физиологии в СССР. *XXIII*, 4—5, 438, 1937.

263. Беритов И. Характеристика и происхождение индивидуального поведения высших позвоночных животных. *XXI*, 5—6, 820, 1936.
264. Беритов И., см. Бакурадзе А. и др. *XXXIII*, 6, 737, 1947.
265. Беритов И. и Бакурадзе А. О действии ацетилхолина на спинной мозг. *XXVIII*, 1, 3, 1940.
266. Беритов И. и Бакурадзе А. О действии механического раздражения на спинной мозг. *XXVIII*, 1, 18, 1940.
267. Беритов И. и Бакурадзе А. О нервных процессах в спинном мозгу при раздражении задних корешков. *XXVII*, 4, 387, 1939.
268. Беритов И. и Бакурадзе А. Общее торможение при раздражении передних корешков. *XXX*, 1, 45, 1941.
269. Беритов И. С. и Дэвидзиншили Н. Н. Отношение сознательной деятельности человека к автоматизированным двигательным реакциям. *XXI*, 5—6, 826, 1936.
270. Беритов И. и Ройтбак А. Характеристика и происхождение биотоков передних корешков спинного мозга лягушки. *XXXIII*, 2, 157, 1947.
271. Беритов И. и Ройтбак А. Характеристика и происхождение электрических потенциалов задних корешков спинного мозга лягушки. *XXXIII*, 1, 29, 1947.
272. Беритов И. и Ройтбак А. Характеристика и происхождение электрических потенциалов спинного мозга лягушки. *XXXIII*, 1, 49, 1947.
273. Беритов И. и Цкипуридзе Л. О биоэлектрических явлениях нервных стволов. *XXXII*, 4, 423, 1946.
274. Беритов И. и Цкипуридзе Л. Об изменении тетанического сокращения под влиянием одиночных вздрагиваний. *XXII*, 5, 575, 1937.
275. Беркович Е. М. Ацетилхолин плаценты. *XXXVI*, 2, 214, 1950.
276. Беркович Е. М. Влияние тренировки к быстрым ритмическим сокращениям мышц на хронаксию мышц и температуру кожи. *XXV*, 3, 292, 1938.
277. Беркович Е. М. Режим дыхания человека в покое и при работе. *XXVI*, 4, 408, 1939.
278. Беркович Е. М. Характеристика CO_2 — емкости артериальной и смешанной венозной крови. *XXVII*, 2, 190, 1939.
279. Бернштейн Н. А. Исследования по физиологии и патологии движений. *XXI*, 5—6, 1017, 1936.
280. Бернштейн Н. А. Назревшие вопросы современной нервной физиологии. *XXXI*, 5—6, 298, 1945.
281. Бернштейн Н. А. и Ливанов М. Н. К вопросу о структурном анализе биоэлектрических кривых. (По поводу статьи проф. Л. Слепяна «Частотный анализ биоэлектрических процессов»). *XXXII*, 2, 259, 1947.
282. Берхин Е. Б. О влиянии снотворных веществ на мочеотделение. *XXXIX*, 4, 482, 1953.
283. Бессонов Н. А. и Волошина М. И. Особенности окисления витамина С. *XXII*, 3—4, 284, 1937.
284. Библиография. Список работ по физиологии и биохимии, напечатанных в 1938 г. в советских периодических и непериодических изданиях, кроме специальных журналов. Составлено библиографическим отделом Гос. центр. медицинск. б-ки под ред. В. М. Боровской. *XX*, 3, 396, 1941.
285. Биксон Я. М. О воздушно-водяному динамометре Л. П. Розанова. *XXXVIII*, 1, 115, 1952.
286. Бирюков Д. А. Влияние выключения вкусовых ощущений (кофеином и гимнемой) на рефлекторное слюноотделение человека. *XXV*, 1—2, 119, 1938.
287. Бирюков Д. А. Главнейшие физиологические данные о секреции слюнных желез человека. *XXI*, 5—6, 882, 1936.
288. Бирюков Д. А. Депрессорный рефлекс кровяного давления при механических раздражениях твердой мозговой оболочки. *XXXIV*, 6, 689, 1948.
289. Бирюков Д. А. К анализу феномена асимметрии слюнных рефлексов. *XXII*, 1, 62, 1937.
290. Бирюков Д. А. Конференция по кортико-висцеральной регуляции в Германской Демократической Республике. *XL*, 3, 379, 1954.
291. Бирюков Д. А. О работе XIX международного конгресса физиологов. *XL*, 1, 129, 1954.
292. Бирюков Д. А. О субъективистских ошибках академика Л. А. Орбелли. *XXXIX*, 2, 135, 1953.
293. Бирюков Д. А. Общие явления, возникающие при механическом повреждении головного мозга собак. *XXX*, 1, 26, 1941.
294. Бирюков Д. А. Учение И. П. Павлова о взаимодействии первой и второй сигнальных систем в свете трудов И. В. Сталина по вопросам языкоznания. *XXXVII*, 1, 6, 1951.
295. Благовещенская В. П., см. Долин А. О. *XXIV*, 5, 859, 1938.

296. Блинов Н. И. и Заславский Л. Д. О групповых ферментах слюны. *XXII*, 6, 878, 1937.
297. Блинова А. М. Анализ механизма нарушений в сердечно-сосудистой системе при перегревании. *XXI*, 5—6, 992, 1936.
298. Блинова А. М. К вопросу о роли кровообращения в деятельности подчелюстной и поджелудочной желез. *XXVIII*, 5, 542, 1940.
299. Блинова А. М. и Магницкий А. Н. Утомление и торможение. Сообщ. VI. Потребление кислорода мышцей теплокровного животного при пессимуме и оптимуме. *XXX*, 3, 308, 1941.
300. Блинова А. М., см. Северин С. Е. и др. *XXI*, 5—6, 830, 1936.
301. Блох Э. Л. Работа окоулочных и подчелюстных желез у крупного рогатого скота. *XXVII*, 2, 200, 1939.
302. Блохин Н. Н. Влияние глюкозы на газовый обмен отдельных органов. *XXIX*, 4, 353, 1940.
303. Блохин Н. Н. К вопросу о распределении этилового алкоголя в живом организме. *XXIV*, 6, 1169, 1938.
304. Боброва Л. В., см. Чебышева Н. А. *XXXVIII*, 5, 655, 1952.
305. Богданов В. А., см. Брюхоненко С. С. и др. *XXI*, 5—6, 1039, 1936.
306. Боговарова Е. Ф. Влияние центробежных импульсов задних корешков спинного мозга на сокращение скелетных мышц. *XXIX*, 1, 77, 1953.
307. Боговарова Е. Ф., см. Венчиков А. И. *XXIV*, 3, 581, 1938.
308. Богомолец А. А. О специфической цитотоксической стимуляции и блокаде клеточных функций. *XXI*, 5—6, 1037, 1936.
309. Богомолов Н. А. Газообмен, дыхание и кровообращение у телят тагильской породы в онтогенезе и при развитии процессов пищеварения. *XXXVIII*, 1, 82, 1952.
310. Богомолова Т. П., см. Жуков Е. К. *XXXV*, 1, 73, 1949.
311. Богословский А. И. Влияние зрительной работы на некоторые сенсорные функции глаза в связи с анализом зрительного утомления. *XXVIII*, 4, 292, 1940.
312. Богословский А. И. Вопрос о соотношении различия, узнавания и дифференцировочного торможения. *XXVIII*, 4, 283, 1940.
313. Бодрова Н. В. и Краюхин Б. В. К методике применения хронических фистул на пищеварительном тракте рыб. *XXXVIII*, 5, 640, 1952.
314. Бодрова Н. В. и Краюхин Б. В. Творческий путь Александра Васильевича Леонтиевича. *XXXI*, 5—6, 229, 1945.
315. Болдырева Н. В. О содержании фосфорных соединений в мозгу голубей при авитаминозе В₁. *XXIX*, 6, 582, 1940.
316. Бондарев Н. И. Влияние адреналина и тиреоидина на возбудимость мозговой коры. *XXV*, 6, 926, 1938.
317. Борисова Е. И. и Русинов В. С. Электрофизиологический анализ продольной диссоциации однокамерного желудочка сердца. *XXXV*, 2, 216, 1949.
318. Боровик С. А. и Ковальский В. В. Микро- иультраэлементы мозга. *XXVI*, 6, 692, 1939.
319. Боровкова М. Ф., см. Чубинский С. М. и др. *XXX*, 2, 261, 1941.
320. Боровская В. М. Происхождение гистамина в животном организме. *XXVII*, 6, 643, 1939.
321. Боровская В. М. Происхождение гистамина в животном организме. Сообщ. II. Гистидин-декарбоксилаза животных тканей и способы определения гистамина. *XXIX*, 1—2, 96, 1940.
322. Борсук В. Н., Вержбинская Н. А., Крепс Е. М., Михельсон Н. И. и Стрельцов В. В. О переоценке некоторых физиологических фактов. (К вопросу о влиянии симпатического нерва на химические процессы в скелетной мышце). *XXXIV*, 1, 71, 1948.
323. Буоман К. М., см. Гимович Г. Е. и др. *XXIX*, 4, 271, 1940.
324. Брандис С. А. Изменения зрительных функций при разных видах работы. Сообщ. I. Изменения устойчивости ясного видения при работе. *XXIII*, 2, 202, 1937.
325. Брандис С. А. Изменение зрительных функций при разных видах работы. Сообщ. II. Изменение световой чувствительности глаза в связи с разными типами выполняемой человеком работы. *XXIX*, 5, 424, 1940.
326. Браунштейн А. Е., Э. Болдуин. Введение в сравнительную биохимию. С предисл. проф. Ф. Г. Гопкинса. *XV*, 112. Кэмбридж, 1937. (Ред.). *XXIII*, 2, 347, 1937.
327. Браунштейн А. Е., Э. Холмс. Обмен веществ в живых тканях. С предисл. проф. Ф. Г. Гопкинса. Кэмбридж, 1937. (Ред.). *XXIII*, 2, 348, 1937.
328. Браунштейн А. Е. и Капланский С. Я. Пути развития биохимии животных в СССР и ее дальнейшие задачи. *XXIII*, 4—5, 570, 1937.

329. Браунштейн А. Е., Северин В. А. и Левитов М. М. О роли нуклеотид-полифосфорных кислот в переносе фосфора и энергии при сопряженных процессах десмозиса. *XXI*, 5—6, 789, 1936.
330. Брегадзе И. Л., см. Собиева О. Б. *XL*, 5, 604, 1954.
331. Брейтбург А. М. Нейро-гуморальная регуляция процессов обмена веществ. Сообщ. V. Особенности развития процессов гликогенолиза изолированной печени и в печени *in situ*. *XXIX*, 1—2, 83, 1940.
332. Брейтбург А. М. Нейро-гуморальная регуляция процессов обмена веществ. Сообщ. IX. Зависимость процессов гликогенолиза от наличия свободного гликогена в печени. *XXX*, 5, 613, 1941.
333. Брейтбург А. М. и Брейтбург Л. С. Влияние систематических инъекций адреналина и пилокарпина на содержание сахара в крови. *XXIII*, 6, 723, 1937.
334. Брейтбург А. М., Зиберт А. С. и Мирер М. Л. Нейро-гуморальная регуляция процессов обмена веществ. Сообщ. III. Зависимость процессов гликогенолиза в печени от видовых и возрастных особенностей печеночной ткани. *XXIX*, 1—2, 68, 1940.
335. Брейтбург А. М. и Мирер М. Л. Нейро-гуморальная регуляция процессов обмена веществ. Сообщ. IV. Влияние глюкозы на развитие процессов гликогенолиза в печеночной ткани. *XXIX*, 1—2, 73, 1940.
336. Брейтбург А. М., Писарев С. И. и Раевский В. С. Адреналиновая и пилокарпиновая гипергликемия на фоне кислой диеты. *XXIII*, 6, 735, 1937.
337. Брейтбург Л. С. Влияние пилокарпина и эрготоксина на развитие гипергликемии. *XXIII*, 6, 744, 1937.
338. Брейтбург Л. С., см. Брэйтбург А. М. *XXIII*, 6, 723, 1937.
339. Бресткин А. П. И. М. Сеченов — создатель теории состава альвеолярного воздуха. *XL*, 5, 540, 1954.
340. Бресткин М. П., Егоров П. И. и Лемешкова М. И. Влияние аноксемии на секреторную деятельность желудка. *XXI*, 5—6, 879, 1936.
341. Бродская Е. А. Некоторые интeroцептивные влияния на экскреторную функцию желудка. *XXXVII*, 6, 715, 1952.
342. Бронштейн А. И. Временные дифференциальные пороги возбуждения кожного анализатора. *XXXII*, 3, 311, 1946.
343. Бронштейн А. И. О явлениях сенсибилизации при определении порогов чувствительности органов чувств. *XXVI*, 6, 587, 1939.
344. Бронштейн А. И., см. Андреев А. М. и др. *XXII*, 1, 53, 1937.
345. Бронштейн А. И. и Лебединский А. В. К вопросу об обнаружении явлений взаимодействия между отдельными элементами сетчатки. *XXVI*, 6, 596, 1939.
346. Бронштейн А. И., Лебединский А. В. и Ситенко В. М. К вопросу о чувствительности внутренних органов. *XXXV*, 1, 80, 1949.
347. Бронштейн А. И. и Мильштейн Г. И. Влияние различных факторов на временные дифференциальные пороги зрительного и тактильного анализаторов. *XXXV*, 2, 154, 1949.
348. Бронштейн А. И. и Мильштейн Г. И. Исследование функциональной подвижности зрительного анализатора методом измерения временных дифференциальных порогов адекватных раздражений. *XXXVI*, 3, 304, 1950.
349. Бронштейн А. И. и Чурилова Е. А. О зависимости времени восстановления первоначальной возбудимости слухового прибора от высоты воздействовавшего тона. *XXI*, 4, 557, 1936.
350. Брудный М. Л. и Лейбсон Л. Г. Влияние диатермии области поджелудочной железы на регуляцию углеводного обмена. Сообщ. I. *XXV*, 4, 515, 1938.
351. Брук А. В. О гемолитическом действии постоянного тока на эритроциты *in vitro*. *XXIV*, 6, 1133, 1938.
352. Брусловская А. И. Исследования сорбции летучих наркотиков кровью. Сообщ. I. Сорбция паров бензола кровью. *XXIII*, 6, 772, 1937.
353. Брусловская А. И. К вопросу о сравнительной чувствительности различных животных к наркотикам. *XXI*, 2, 315, 1936.
354. Брусловская А. И., см. Лазарев Н. В. *XXI*, 5—6, 807, 1936.
355. Брюхоненко С. С., Марцинкевич М. К. и Богданов В. А. О связи лихорадочной реакции со свертываемостью крови. *XXI*, 5, 1039, 1936.
356. Будлин В. Г. Модифицированный способ получения желчи. *XXX*, 6, 795, 1941.
357. Буйя Рамон Альваред. Физиологический анализ афферентной функции аортального нерва (n. depressoris). Сообщ. I. Реакция вазомоторной системы на раздражение аортального нерва стимулами различной частоты. *XXXIV*, 5, 583, 1948.

358. Бу́ков В. А. Влияние гипервентиляции на функцию дыхательного центра. *XXXIV*, 5, 599, 1948.
359. Бу́креева Е. И., см. Тимофеев Н. В. и др. *XXI*, 4, 563, 1936.
360. Булавинцева А. И. и студенты Селезнев С. А. и Бадрутдинов М. Г. Регистрация артериального давления бескровным способом. *XXXVII*, 3, 362, 1952.
361. Булыгин И. А. Некоторые данные о кортикальной регуляции безусловных иннервационных рефлексов с желудка. *XXXIX*, 5, 580, 1953.
362. Булыгин И. А. О закономерностях влияний с иннерваторами на спинальные кожно-мышечные рефлексы. *XXXVII*, 5, 587, 1951.
363. Булыгин И. А. Рефлекторные влияния с ротовой полости на движение желудка и двенадцатиперстной кишки. *XXVI*, 3, 331, 1939.
364. Булыгин И. А. и Голодов И. И. Пятидесятилетие учения о высшей нервной деятельности. (К итогам 15 совещания по проблемам высшей нервной деятельности, посв. пятидесятилетию учения акад. И. П. Павлова об условных рефлексах. 2—5 апреля 1952 г. Ленинград). *XXXVIII*, 3, 404, 1952.
365. Бунин К. В. Материалы к истории изучения в России нервной регуляции сердечно-сосудистой системы (XIX в.). *XXXIX*, 4, 516, 1953.
366. Бунягин Г. Х., Кечек Ю. А. и Матияни Г. В. Влияние безусловного и условного болевых раздражений на некоторые стороны обмена аскорбиновой кислоты в животном организме. *XXXVII*, 2, 225, 1954.
367. Буракова Е., см. Рубинштейн Д. Л. и др. *XXI*, 5—6, 723, 1936.
368. Бызов А. Л. и Смирнов Г. Д. Физиологический анализ механизма колебаний кровяного давления, возникающих при анемии центральной нервной системы. *XXXVII*, 5, 621, 1951.
369. Бызов А. Л., см. Смирнов Г. Д. и др. *XL*, 4, 424, 1954.
370. Быков К. М. В редакцию Физиологического журнала СССР. *XXXVII*, 4, 515, 1951.
371. Быков К. М. К 15-летней годовщине со дня смерти великого физиолога И. П. Павлова. *XXXVII*, 1, 3, 1951.
372. Быков К. М. На путях павловской физиологии. *XXXVII*, 4, 389, 1951.
373. Быков К. М. Новые пути в изучении деятельности внутренних органов. *XXXII*, 1, 14—27, 1946.
374. Быков К. М. О химической передаче возбуждения в центральных нервных аппаратах. *XXI*, 5—6, 694, 1936.
375. Быков К. М. Памяти Николая Евгеньевича Введенского. *XXXVIII*, 2, 135, 1952.
376. Быков К. М. Учение об условных рефлексах и рефлекторная теория. *XXXVI*, 4, 394, 1950.
377. Быков К. М. и Васюточкин В. М. О биохимическом субстрате нервной трофики. *XL*, 5, 555, 1954.
378. Быков К. М. и Пшоник А. И. О природе условного рефлекса. *XXXV*, 5, 509, 1949.
379. Быков К. М. и Черниговский В. Н. Иннерваторы желудка. *XXXIII*, 1, 3, 1947.
380. Быков К. М. и Черниговский В. Н. О принципе временной связи и его значении в физиологии. *XXXIII*, 6, 689, 1947.
381. Быков К. М. и Шевелева В. С. Возбудимо-тормозная система симпатического ганглия. *XXXIII*, 3, 313, 1947.
382. Быстро́в Е. Д. и Васильева Л. С. Хроническое применение брома в целях ускорения выработки системы условных рефлексов. *XXXVI*, 5, 530, 1950.
383. Быховская Г. Х. и Эйдинова М. Л. Адаптационная роль симпатической нервной системы в болевой чувствительности. *XXI*, 5—6, 968, 1936.

В

384. В правлении Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов. *XXXIX*, 3, 402, 1953.
385. Вагнер Г. Ф., Ксендзовская Н. Г. и Разумов Н. П. Об эндогенных С-субвитаминозах. *XXVII*, 5, 604, 1939.
386. Вадимова М. А., см. Попов Н. А. и др. *XXX*, 5, 581, 1941.
387. Вайс С. И. Об анафилактической реакции слюнных желез собаки. Сообщ. I. *XXXIV*, 4, 505, 1948.
388. Вайс С. И. Об анафилактической реакции слюнных желез собаки. Сообщ. II. *XXXIV*, 4, 515, 1948.
389. Вальдман А. Р. К биохимическому методу определения витамина С у животных. *XXI*, 4, 533, 1936.
390. Вальдман А. Р. и Гужва О. Г. К вопросу о синтезе витамина С у животных. *XXI*, 4, 539, 1936.

391. Вальдман В. А. Ножной плеизограф. *XL*, 3, 344, 1954.
392. Вартапетов Б. А. Новый метод графической регистрации кровяного давления в хронических опытах (сфигмотензиография). *XXXIV*, 3, 415, 1948.
393. Вартапетов Б. А. Сравнительная оценка эвакуаторной функции резированного желудка. *XXIX*, 6, 560, 1940.
394. Вартапетов Б. А., Кузьменко Е. С. и Судакова А. Д. Метод графической регистрации движений рога матки в хроническом опыте (кожноматочный мостик). *XXXIX*, 6, 738, 1953.
395. Василенко Ф. Д. К вопросу о восстановлении сердечной деятельности после фибрилляции желудочков. *XXXVI*, 6, 691, 1950.
396. Василенко Ф. Д. Роль плавательного пузыря в координации движений рыб. *XXIII*, 2, 310, 1937.
397. Васильев Г. А. Некоторые особенности высшей нервной деятельности лошадей. *XXXV*, 5, 525, 1949.
398. Васильев Л. Л. Николай Петрович Резяков. (Некролог). *XXXV*, 1, 137, 1949.
399. Васильев Л. Л. Электронаркоз и его теория в свете учения Н. Е. Введенского о парабиозе. *XXXVIII*, 2, 171, 1952.
400. Васильев Л. Л., Лапинский Д. А. и Петров Ф. П. Электротоническое восстановление деятельности жизненно важных органов. *XXI*, 5—6, 983, 1936.
401. Васильева В. В. Влияние вращения на мышечный баланс глаза. *XXVII*, 4, 470, 1939.
402. Васильева Л. С., см. Быстров Е. Д. *XXXVI*, 5, 530, 1950.
403. Василькова Т. А., см. Гефтер Ю. М. и др. *XXIV*, 1—2, 111, 1938.
404. Васюточкин В. М., см. Быков К. М. *XL*, 5, 555, 1954.
405. Вацуро Э. Г. Новый способ выработки дифференцировки. Сообщ. I. *XXVII*, 6, 724, 1939.
406. Вацуро Э. Г. О некоторых новых принципах в учении о высшей нервной деятельности. *XXXIII*, 3, 327, 1947.
407. Вацуро Э. Г. О неправомерности некоторых толкований сложных форм индивидуального поведения. *XXXVI*, 6, 639, 1950.
408. Вацуро Э. Г. Принцип ведущей эfferентации в учении о высшей нервной деятельности. *XXXV*, 5, 535, 1949.
409. Вацуро Э. Г. и Шибанов А. А. О субъективистских ошибках академика Л. А. Орбели в трактовке учения И. П. Павлова о корковых сигнальных системах. *XXXIX*, 3, 375, 1953.
410. Вацуро Э. Г. и Шибанов А. А. Об ошибках акад. Л. А. Орбели в трактовке учения И. П. Павлова о сигнальных системах. *XXXVII*, 5, 528, 1951.
411. Вашетко Н. П. и Козловский В. С. Влияние глубокого наркоза на содержание кальция в сыворотке крови, коже и хряще при внутривенном введении хлористого кальция. *XL*, 1, 76, 1954.
412. Веденеева З. И. Действие тетраэтиламмония бромида на каротидные хеморецепторы. *XXXVII*, 6, 732, 1951.
413. Веденеева З. И. Научная конференция, посвященная памяти Николая Павловича Кравкова в связи с 30-летием со дня его кончины. *XL*, 6, 766, 1954.
414. Ведрашко В. Ф., Милovidов М. К. и Озерецковская Н. Е. Зависимость между содержанием витамина B_1 в диете и выведением его из организма у детей дошкольного возраста. *XXXIV*, 2, 293, 1948.
415. Ведяев Ф. П. Методика двигательных пищевых условных рефлексов у крысиков. *XL*, 6, 748, 1954.
416. Вейнгер Р. А. К возникновению кожно-гальванического рефлекса при зрительных и звуковых раздражениях у детей в постнатальном онтогенезе. *XXXVI*, 6, 653, 1950.
417. Вейс Р. А. и Карасик В. М. О центральном и периферическом антагонизме между куаре и простигмином. *XXXIII*, 2, 229, 1947.
418. Веллер Н. С., Генес С. Г. и Дементий Н. Т. Усиливает ли инсулин потребление углеводов? *XXXVI*, 6, 716, 1950.
419. Венгерова Ф. М., см. Стеркин Э. Я. *XXIV*, 6, 122, 1938.
420. Венчиков А. И. Электрогастроографические исследования на эзофаготомированных собаках. *XXV*, 4, 478, 1938.
421. Венчиков А. И. и Богорадова Е. Ф. Электрические явления в желудке при раздражении блуждающего нерва. *XXIV*, 3, 581, 1938.
422. Верещагин С. М. Влияние различных фармакологических агентов на тонусоподобные сокращения мышцы лягушки. *XXXIV*, 1, 81, 1948.
423. Верещагин С. М. Способность к развитию тонусоподобных сокращений в различных мышцах лягушки. *XXXIV*, 1, 73, 1948.
424. Верещагин С. М., см. Жуков Е. К. и др. *XXXVIII*, 2, 217, 1952.
425. Верещагин С. М. и Жуков Е. К. Новые данные об иннервации тонуса скелетных мышцах лягушки. *XXXIII*, 3, 335, 1947.

426. В е р е щ а г и н С. М. и Ж у к о в Е. К. Потенциалы действия скелетной мышцы во время тонусоподобных сокращений. *XXXV*, 1, 64, 1949.
427. В е р е щ а г и н С. М. и Ж у к о в Е. К. Тонический компонент сокращения в скелетной мышце лягушки. *XXXIV*, 2, 207, 1948.
428. В е р е щ а г и н С. М., Ж у к о в Е. К. и Л е у ш и н а Л. И. К вопросу о роли парабиотического возбуждения в тоническом сокращении поперечнополосатой мышцы. *XXXVI*, 6, 673, 1950.
429. В е р ж б и н с к а я Н. А. Природа фосфагена в мускулатуре щетинкочелюстных и брахиоподийфилогенетическое положение этих животных. *XXI*, 3, 413, 1936.
430. В е р ж б и н с к а я Н. А. Цитохромная система мозга в филогенезе позвоночных животных. *XXXIX*, 4, 17, 1953.
431. В е р ж б и н с к а я Н. А., см. Борсук В. Н. и др. *XXXIV*, 1, 71, 1948.
432. В е р з и л о в а О. В. Влияние анилина на спинномозговые рефлексы лягушки. *XXI*, 4, 513, 1936.
433. В е р з и л о в а О. В. Влияние ионов кальция на парабиоз. *XXVI*, 4, 421, 1939.
434. В е р з и л о в а О. В. и М а г н и ц к и й А. Н. Влияние центральной нервной системы на пессимум нервно-мышечного аппарата. *XXXIV*, 6, 703, 1948.
435. В е р з и л о в а О. В. и М а г н и ц к и й А. Н. К вопросу о влиянии сеченовского торможения на собственный ритм спинного мозга. *XXXIV*, 4, 465, 1948.
436. В е р з и л о в а О. В. и Ю р м а н М. Н. Влияние адекватного раздражения центральной нервной системы на хронаксию мышцы. *XXV*, 3, 252, 1938.
437. В е р т г е й м е р Е. О значении и регуляции глукогенеза. *XXIX*, 4, 296, 1940.
438. В е с е л к и н Н. В. и В е с е л к и н а В. М. Влияние денервации и тендотомии на способность мышц к фосфорилированию. *XXXIII*, 3, 345, 1947.
439. В е с е л к и н Н. В. и В е с е л к и н а В. М. Образование гексозофосфата в работающей диабетической мышце, отравленной монойодацетатом. *XXII*, 3—4, 300, 1937.
440. В е с е л к и н П. Н. В редакцию Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова. По поводу статьи Н. А. Штакельберг «Развитие лихорадочной реакции у животных при различной локализации введения пирогенных веществ». *XXXVIII*, 3, 391, 1952.
441. В е с е л к и н П. Н. Еще раз о принципах павловской физиологии в перестройке теории регуляции дыхания. *XXXIX*, 6, 742, 1953.
442. В е с е л к и н П. Н. О влиянии колебаний давления в сосудах на вазомоторный и дыхательный центры. *XXII*, 5, 622, 1937.
443. В е с е л к и н П. Н. О теплорегуляции при лихорадке и перегревании. Сообщ. I. *XXVI*, 6, 672, 1939.
444. В е с е л к и н П. Н. Об исторической оценке русской патологии 70—80 годов. (Из истории физиологической науки). *XXXIX*, 5, 662, 1953.
445. В е с е л к и н а В. М., см. Веселкин Н. В. *XXXIII*, 3, 345, 1947.
446. В е с е л к и н а В. М., см. Веселкин Н. В. *XXII*, 3—4, 300, 1937.
447. В е т о х и н И. А. Вальвулографограммы при совместной работе атриовентрикулярных и полулунных клапанов сердца. *XXXIII*, 6, 673, 1937.
448. В е т о х и н И. А. Оптическая регистрация движения сердечных клапанов на препарате Gad. *XXIII*, 2, 255, 1937.
449. В и д е р л и н М. Аппарат для автоматической и графической регистрации капель перфузата «гуттометрограф». *XXIX*, 6, 589, 1940.
450. В и к т о р о в В. Ф. и Х у д о р о ж е в а А. Т. К вопросу об экспериментальном гипертиреозе. Сообщ. IV. *XXVI*, 6, 617, 1939.
451. В и к т о р о в К. Р. О физиологическом значении цитотоксинов. *XXI*, 5—6, 1038, 1936.
452. В и н а р Х. Л. Сульфидин как стимулятор желудочной секреции. *XXXVIII*, 1, 111, 1952.
453. В и н и н и к о в а Б. Г. О влиянии фтористого натрия на возбудимость мозгового слоя надпочечников. *XXXVI*, 6, 723, 1950.
454. В и н о г р а д о в М. И. Научная деятельность Н. Е. Введенского и ее значение для развития павловской физиологии. *XXXVIII*, 2, 137, 1952.
455. В и н о г р а д о в М. И. Некоторые физиологические предпосылки организации рабочих движений. *XXI*, 5—6, 1025, 1936.
456. В и н о г р а д о в а М. И. и М а к а р о в П. О. Проблема градации возбудимости и возбуждения в микрофизиологии. Сообщ. VI. Динамическая хронаксия, рефрактерность и экзальтация одиночного изолированного моторного нервного волокна. *XXX*, 3, 267, 1941.
457. В и н о д а р о в В. Е., см. Бабский Е. Б. и др. *XXV*, 1—2, 41, 1938.
458. В и н о к у р о в В. А. К вопросу о иrrадиации возбуждений из дыхательного центра по центральной нервной системе. Сообщ. I. Дыхательные сокращения мышц конечности. *XXXI*, 5—6, 283, 1945.
459. В и н о к у р о в В. А. К вопросу об иrrадиации возбуждений из дыхательного центра по центральной нервной системе. Сообщ. II. К вопросу о возникновении дыхательных сокращений мышц конечности. *XXXII*, 3, 351, 1946.

460. Винокуров В. А. К вопросу об иррадиации возбуждения с дыхательного центра по центральной нервной системе. Сообщ. III. Влияние чихания на иррадиацию возбуждения. *XXXIV*, 2, 253, 1948.
461. Винокуров В. А. К вопросу об иррадиации возбуждения с дыхательного центра по центральной нервной системе. Сообщ. IV. Влияние стрихнина, эзеприна и морфия на иррадиацию возбуждения с дыхательного центра. *XXXIV*, 2, 257, 1948.
462. Винокуров В. А. К вопросу об иррадиации возбуждения с дыхательного центра по центральной нервной системе. Сообщ. V. Влияние афферентных импульсов, передаваемых по блуждающим нервам, на иррадиацию возбуждения с дыхательного центра. *XXXIV*, 4, 435, 1948.
463. Виталь Д. А. Нервная и гуморальная регуляция функции нервно-мышечного препарата тонкой кишki кролика. Сообщ. I. *XXVII*, 1, 49, 1939.
464. Владимиrow Г. Е. А. Я. Данилевский — основоположник отечественной биохимии. *XXXIX*, 4, 509, 1953.
465. Владимиrow Г. Е. Газово-электролитное равновесие в крови куриного эмбриона. *XXIX*, 3, 215, 1940.
466. Владимиrow Г. Е. М. В. Ненцкий и его научная деятельность. *XXXVII*, 6, 672, 1951.
467. Владимиrow Г. Е. Регуляторные изменения химизма крови и обмен веществ в условиях разреженной атмосферы. *XXV*, 6, 779, 1938.
468. Владимиrow Г. Е. Функциональная биохимия мозга. *XXXIX*, 1, 3, 1953.
469. Владимиrow Г. Е., см. Алексеев С. Г. и др. *XXXI*, 5—6, 349, 1945.
470. Владимиrow Г. Е., см. Галвяло М. Я. *XXIX*, 5, 476, 1940.
471. Владимиrow Г. Е., Григорьев Н. Ф., Дедюлин И. М., Островергская Л. И. и Федоров И. И. Опыт выработки пищевого режима для высокогорного климата. *XXXI*, 5—6, 356, 1945.
472. Владимиrow Г. Е., Дедюлин И. М., Островергская Л. И. и Федоров И. И. Об изменениях в обмене жиров у людей, находящихся на высотах. *XXXIV*, 3, 381, 1948.
473. Владимиrow Г. Е., Дмитриев Г. А., Некрасов П. А., Савченко Н. С. и Уринсон А. П. Изменения обмена веществ при повторной мышечной работе. *XXI*, 5—6, 707, 1936.
474. Владимиrow Г. Е., Пелишепко И. А. и Уринсон А. П. Ход обновления фосфорсодержащих веществ в человеческих эритроцитах. *XXXIII*, 3, 351, 1947.
475. Владимиrow Г. Е., Савченко Н. С. и Уринсон А. П. Влияние повторной мышечной работы на газообмен и на сдвиги уровня молочной кислоты крови у людей. *XXII*, 3—4, 305, 1937.
476. Владимиrow Г. Е. и Эпштейн Я. А. Органические кислоты крови и способ определения их. *XXVI*, 2—3, 287, 1939.
477. Владимиrowа Е. А. Изменение содержания аммиака и рН мозговой ткани при возбуждении и угнетении центральной нервной системы некоторыми фармакологическими агентами. *XXV*, 6, 930, 1938.
478. Владимиrowа Е. А. К вопросу об образовании аммиака в мозгу. *XXIV*, 5, 915, 1938.
479. Владимиrowа Е. А., Гордон Б. Г., Мартинсон Э. Э. и Потапова В. М. Обмен веществ при метгемоглобинемии и восстановление метгемоглобина. Сообщ. II. Сравнительное изучение глюкозы лактата и метиленовой сини как восстановителей метгемоглобина. *XXXI*, 3—4, 200, 1945.
480. Владимиrowа Е. А., Мартинсон Э. Э., Потапова В. М. и Уринсон А. П. Обмен веществ при метгемоглобинемии и восстановление метгемоглобина. Сообщ. I. Изменение углеводного обмена газового состава и рН крови при метгемоглобинемии. *XXXI*, 3—4, 191, 1945.
481. Вовк Н. К. и Макаренко М. Д. К вопросу о физиологической характеристике силажа. *XXI*, 4, 623, 1936.
482. Воеводина О. Н. Методика сортирования слюны для химического анализа в опытах по условным рефлексам. *XXXIX*, 3, 373, 1953.
483. Войнара А. О. и Бабкин М. П. О влиянии щавелевой кислоты на содержание калия, кальция и магния в сыворотке крови. *XXIX*, 4, 345, 1940.
484. Войнара А. О. и Бабкин М. П. О свободных фенолах крови. *XXX*, 1, 134, 1941.
485. Войно-Ясенецкий А. В. Регуляторная функция ганглиев улитки. *XXXI*, 1—2, 43, 1945.
486. Войтекевич А. А. Биологическая активность щитовидной железы и передней доли гипофиза. *XXXI*, 5—6, 332, 1945.
487. Войтекевич А. А. Биологическая активность щитовидных желез голубей, подвергнутых тиреоидизации в различном возрасте. *XXVII*, 1, 101, 1939.

488. Войткевич А. А. Видовые и возрастные различия в реакции основных эндокринных органов на тиоурацил. *XXXIII*, 6, 791, 1947.
489. Войткевич А. А. Влияние веществ различных зон передней доли гипофиза на развитие цыплят. *XXVI*, 6, 640, 1939.
490. Войткевич А. А. К вопросу о названии гормонов железистой доли гипофиза. *XXXIV*, 1, 151, 1948.
491. Войткевич А. А. Модификация светом реакции щитовидной железы на антитиреоидный фактор. *XXXIV*, 6, 722, 1948.
492. Войткевич А. А. О наличии тироксина в органах голубей при искусственном гипертиреозе и гиперфункции собственной щитовидной железы. *XXI*, 4, 605, 1936.
493. Войткевич А. А. Опыт теории действия сульфамидов и тиоуреатов. *XXXV*, 4, 428, 1949.
494. Войткевич В. И. Влияние сна на насыщение артериальной крови кислородом. *XL*, 3, 269, 1953.
495. Войткевич А. А. Об условнорефлекторной регуляции насыщения крови кислородом. *XXXVIII*, 4, 452, 1952.
496. Волкова В. Д. О некоторых особенностях образования условных рефлексов на речевые раздражители у детей. *XXXIX*, 5, 540, 1953.
497. Волкова И. Н. О значении ацетилхолина в развитии центрального торможения. *XXXVII*, 4, 422, 1951.
498. Волкова И. Н. О роли ацетилхолина в развитии центрального торможения. *XL*, 6, 691, 1954.
499. Волкова И. Н. и Кибяков А. В. О взаимоотношении между надпочечниками и симпатической нервной системой. *XXXII*, 1, 130, 1946.
500. Волкова И. Н. и Кибяков А. В. О гуморальной переносимости торможения в спинном мозгу лягушки. *XXV*, 4, 380, 1949.
501. Волл М. М. Восстановление температурной чувствительности и температуры кожи после повторных воздействий местного холода и тепла. *XXVIII*, 2—3, 235, 1940.
502. Волл М. М. Прибор для измерения температурного чувства. *XXVIII*, 2—3, 245, 1940.
503. Волохов А. А. Анализ некоторых форм рефлекторной деятельности в эмбриогенезе. *XXXIII*, 3, 361, 1947.
504. Волохов А. А. Изменение кожной чувствительности у животных в онтогенезе. Сообщ. I. Исследование хронаксии рецепторных аппаратов в постнатальный период. *XXX*, 2, 147, 1941.
505. Волохов А. А. и Гершунин Г. В. Дальнейшее изучение электрической возбудимости органа слуха. *XXI*, 5—6, 966, 1936.
506. Волохов А. А. и Дионесов С. М. IV совещание по физиологическим проблемам, посвященное вопросам физиологии органов чувств. *XXV*, 5, 753, 1938.
507. Волохов А. А. и Образцова Г. А. Влияние выключения зрительного прибора в раннем онтогенезе на последующее развитие рефлекторной деятельности. *XXXVII*, 4, 453, 1951.
508. Волохов А. А. и Образцова Г. А. Влияние пониженного парциального давления кислорода на деятельность нервной системы в онтогенезе. Сообщ. I. Стадия функциональных нарушений нервной системы при гипоксии. *XXXVI*, 3, 294, 1950.
509. Волохов А. А. и Образцова Г. А. Влияние пониженного парциального давления кислорода на деятельность нервной системы в онтогенезе. Сообщ. II. Нарушение локомоторной функции при гипоксии. *XXXVI*, 4, 450, 1950.
510. Волохов А. А. и Образцова Г. А. Влияние пониженного парциального давления кислорода на деятельность первичной системы в онтогенезе. Сообщ. III. Изменение дыхательной функции при гипоксии. *XXXVI*, 5, 545, 1950.
511. Волохов А. А. и Стакалич Е. П. Данные о рефлекторной деятельности животных в период эмбрионального развития. *XXXII*, 1, 90, 1946.
512. Волошина М. И., см. Бессонов Н. А. *XXII*, 3—4, 284, 1937.
513. Волгянская Т. Я. Тканевой протеолиз и аутолитический аминогенез при действии некоторых адекватных раздражителей. *XXXIII*, 1, 117, 1937.
514. Вольпе В., см. Каминский С. *XXVI*, 5, 487, 1939.
515. Воробьев А. М. Пилорическая часть желудка как зона образования экзцитосекреторных веществ. *XXI*, 5—6, 878, 1936.
516. Воробьев В. Е. Опыт исследования консервированной в растворе сахарозы человеческой крови. *XXVI*, 6, 708, 1939.
517. Воронин Л. Г. К вопросу о развитии безусловных и условных рефлексов у новорожденных детенышей макаков-резусов (*Macacus rhesus*). *XXXIV*, 3, 333, 1948.
518. Воронин Л. Г. К вопросу об анализе и синтезе условных раздражителей у животных и их двигательной ответной деятельности. *XXXV*, 6, 631, 1949.

519. Воронин Л. Г. К вопросу об имитационных способностях у низших обезьян. *XXXIII*, 3, 373, 1947.
520. Воропин Л. Г. Против антипавловской концепции акад. И. С. Беритацвили. *XXXVII*, 3, 261, 1951.
521. Воропин Л. Г. и Зимкина А. М. Влияние электрического раздражения мозжечка на двигательную функцию кишечника. *XXI*, 5—6, 743, 1936.
522. Воронцов Д. С. К вопросу о механизме периферического торможения скелетной мышцы. *XXIV*, 3, 502, 1938. *XXV*, 4, после 577, 1938.
523. Воронцов Д. С. О механизме периферического торможения скелетной мышцы. *XXII*, 3—4, 317, 1937.
524. Воронцов Д. С. О торможении первого импульса анодом и усилии его катодом кратковременного тока. *XXXVIII*, 2, 179, 1952.
525. Воронцов Д. С. О тормозящем действии катода. *XXXIV*, 5, 573, 1948.
526. Воронцов Д. С. Об анзелектрогонической реакции спинномозговых корешков. *XXXVI*, 2, 152, 1951.
527. Воронцов Д. С. Токи действия скелетных мышц лягушки. *XXXIII*, 1, 81, 1947.
528. Воронцов Д. С. Физиологические отношения между двигательным первом и скелетной мышцей. *XXI*, 5—6, 853, 1936.
529. Воронцов Д. С. Электрическая реакция переднего спинномозгового корешка на антидромный импульс в нем. *XXXVIII*, 4, 471, 1952.
530. Воскресенская А. К. О «симпатической» иннервации скелетных мышц у насекомых. *XXVI*, 2, 176, 1950.
531. Воскресенская А. К. Функциональные особенности нервно-мышечного прибора крыльев у насекомых. *XXXIII*, 3, 381, 1947.
532. VII сессия Начального Совета по проблемам физиологического учения акад. И. П. Павлова при Президиуме Академии наук СССР. *XXXIX*, 2, 261, 1953.
533. Вул И. М. О функциональных особенностях нервно-мышечной системы в онтогенезе. Сообщ. I. Исследования на крысах. *XXII*, 1, 35, 1937.
534. Вул И. М. О функциональных особенностях нервно-мышечной системы в онтогенезе. Сообщ. II. Исследования на кроликах. *XXII*, 2, 166, 1937.
535. Вул И. М. и Коников А. Л. О субординации периферических приборов. Сообщ. I. Влияние разъединения периферии и центров на реобазу и хронаксию двигательного нерва. *XXX*, 3, 290, 1941.
536. Вул И. М. и Уфлянд Ю. М. К вопросу о влиянии зрительного рецептора на уровень моторной хронаксии. *XXXIII*, 1, 52, 1937.
537. Вул И. М. и Уфлянд Ю. М. Сдвиги моторной и сензорной хронаксии при охлаждении. *XXXIII*, 1, 46, 1937.
538. Высотский Н. Н. и Наумов С. Ф. К вопросу об особенностях ассоциаций у собак. *XXXVI*, 4, 416, 1950.

Г

539. Гаврилова Л. Н. Данные к вопросу о раздельности гормонов задней доли гипофиза. *XL*, 1, 60, 1954.
540. Гаврилова Л. Н. Исследования по нейрогуморальной регуляции деятельности задней доли гипофиза. *XXXIX*, 3, 352, 1953.
541. Гаврилова Л. Н. Роль щитовых симпатических нервов в секреторной деятельности задней доли гипофиза. *XXXVIII*, 4, 465, 1952.
542. Гадаскина И. Д. Абсорбция раздражающих газов в дыхательных путях. *XXXIII*, 6, 782, 1937.
543. Гадаскина И. Д. Выделение летучих паркотиков через верхние дыхательные пути. *XXXVIII*, 4, 493, 1952.
544. Гаевская М. С., см. Шустер М. И. и др. *XXVI*, 5, 552, 1939.
545. Гайсинская М. Ю. Отношение липазы панкреатической железы к ядам при выходе ее из органа. *XXII*, 5, 692, 1937.
546. Гайсинская М. Ю. и Шлейфер К. М. Обмен углеводов в поджелудочной железе при повышении ее функциональной деятельности. *XXV*, 3, 377, 1938.
547. Гаккель Л. Б. Методика исследования направленных речевых реакций. *XXXVII*, 5, 547, 1951.
548. Гаккель Л. Б. и Зинина Н. В. Изменения высшей нервной деятельности у людей в возрасте свыше 60 лет. *XXXIX*, 5, 533, 953.
549. Галвяло М. Я. Влияние высоких и низких температур на каталазные и диастатические ферментативные системы. *XXII*, 2, 224, 1937.
550. Галвяло М. Я. и Владимиров Г. Е. Письмо в редакцию. *XXIX*, 5, 476, 1940.
551. Галвяло М. Я. и Горюхина Т. А. Ферментативные системы развивающегося куриного эмбриона. *XXXII*, 2, 215, 1937.

552. Галеева Л. С. Влияние голодания в разные сроки беременности на рост и развитие зародышей кролика. *XXXVI*, 6, 734, 1950.
553. Галеева Л. С. Изменения устойчивости к полному голоданию собак на разных этапах внеутробного развития. *XXXVIII*, 1, 67, 1952.
554. Галицкая Н. А. Влияние выключения различных компонентов иннервации скелетной мышцы на ее функциональные свойства. *XXXIX*, 6, 710, 1953.
555. Галицкая Н. А. К анализу механизма тономоторного феномена и его торможения. Сообщ. I. Условия развития тормозных влияний с моторного нерва на эффекты моторно-дегенерированной мышцы языка. *XXXV*, 2, 210, 1949.
556. Галицкая Н. А. К анализу механизма тономоторного феномена и его торможения. Сообщ. II. Влияние атропина. *XXXV*, 6, 693, 1949.
557. Галишникова М., см. Широкий В. Ф. *XXIII*, 3, 359, 1937.
558. Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н. Влияние возбуждения интрапараситоров на работу слюнных желез и высшую нервную деятельность. *XXI*, 5—6, 783, 1936.
559. Ганике Е. А. Методика изучения условных рефлексов в применении к мышам. Сообщ. II. *XXVII*, 4, 477, 1939.
560. Ганике Е. А. Сравнительная характеристика методики лабиринтов и методики условных рефлексов в применении к мышам. *XXX*, 2, 207, 1941.
561. Гарбузова Н. А. Зонная природа слуховых восприятий. Сообщ. I. Зонная природа интервального слуха. *XXXI*, 3—4, 177, 1945.
562. Гарбузова Н. А. Зонная природа слуховых восприятий. Сообщ. II. Зонная природа абсолютного слуха. *XXXII*, 3, 329, 1946.
563. Гарильян Р. Б. Н. А. Рожанский (30 лет научно-педагогической деятельности). *XXX*, 1, 3, 1941.
564. Гарильян Р. Б. О некоторых особенностях образования условных рефлексов ротовых движений. *XXX*, 1, 34, 1941.
565. Гарильян Р. Б. О пищевых и оборонительных двигательных реакциях у собаки. Сообщ. I. Методика регистрации ротовых движений. *XXII*, 1, 71, 1937.
566. Гарильян Р. Б. О пищевых и оборонительных реакциях у собаки. Сообщ. II. Сопоставление секреторных и двигательных проявлений в пищевых и оборонительных реакциях у собаки. *XXII*, 2, 178, 1937.
567. Гарильян Р. Б. О пищевых и оборонительных секреторных и двигательных безусловных реакциях у собаки. Сообщ. III. *XXIV*, 3, 563, 1938.
568. Гарильян Р. Б. О пищевых и оборонительных секреторных и двигательных безусловных реакциях у собаки. Сообщ. IV. *XXIV*, 4, 715, 1938.
569. Гарильян Р. Б., см. Рожанский Н. и др. *XXVI*, 5, 569, 1939.
570. Гаске О. Д. К симптоматологии анафилактического шока у кошек. *XXXV*, 4, 419, 1949.
571. Гасионас Г., см. Лашас В. *XXX*, 5, 589, 1941.
572. Гвишиани Г. С. К вопросу о проходимости гематоэнцефалического барьера для ацетилхолина. *XXXIV*, 1, 123, 1948.
573. Гвишиани Г. С. Фармакология сальсолина. *XXIV*, 6, 1174, 1938.
574. Гедевани Д. М. О локализации процессов общего торможения мышц-антагонистов и изолированного облегчения агониста в нейронных элементах спинного мозга. *XXVI*, 4, 374, 1939.
575. Гедевани Д. М. О характере центральных нервных процессов при одиночном раздражении чувствительного нерва. *XXI*, 5—6, 736, 1936.
576. Гедевани Д. М. Об условиях возникновения общего облегчения без предшествующего торможения. *XXVI*, 4, 384, 1939.
577. Гедевани Д. М. Рефлекторные реакции с мышечной веточки нерва *gamus muscularis*. *XXVI*, 4, 369, 1939.
578. Гейман Е. Я. Изменения общего азота и преформированного аммиака в органах кролика в онтогенезе и при беременности. Сообщ. I. Вода и общий азот в мозгу, сердце, легких, мышцах, печени и почках кроликов в эмбриональном и постнатальном периодах. *XXVIII*, 6, 657, 1940.
579. Гейман Е. Я. Изменения общего азота и преформированного аммиака в органах кролика в онтогенезе и при беременности. Сообщ. II. Преформированный аммиак и отношение $\frac{N - NH_2}{\text{общ. } N}$ в мозгу, сердце, легких, мышцах, печени и в почках кролика в эмбриональном и постнатальном периодах. *XXVIII*, 6, 665, 1940.
580. Гейман Е. Я. Изменения общего азота и преформированного аммиака в органах кролика в онтогенезе и при беременности. Сообщ. III. Общий азот, преформированный аммиак и отношение $\frac{N - NH_3}{\text{общий } N}$ в органах кролика при беременности. *XXVIII*, 6, 674, 1940.
581. Гейман Е. Я. Об аммиаке у беспозвоночных. Сообщ. II. *XXVI*, 1, 110, 1939.

582. Гейман Е. Я. Образование амиака в мышце лягушки под влиянием нагрузки. Сообщ. II. Влияние нагрузки на отщепление амиака в мышце при отравлении монойодатометром. *XXI*, 1, 139, 1936.
583. Гейман Е. Я. и Мужеев В. А. Влияние раздражения симпатического нерва на содержание амиака в мышце. *XXVI*, 1, 103, 1939.
584. Гейнисман Я. И. и Жирмунская Е. А. О механизме действия лучей Рентгена на рефлекторную возбудимость. *XXXVIII*, 3, 312, 1952.
585. Генес С. Г. О гомеостатической реакции печени в отношении сахара крови. *XXX*, 4, 534, 1941.
586. Генес С. Г., см. Веллер Н. С. и др. *XXXVI*, 6, 716, 1950.
587. Генес С. Г. и Керцман Р. Ю. Гликоген в легких, печени, мышцах и селезенке у нормальных и диабетических собак. *XXV*, 5, 731, 1938.
588. Генес С. Г. и Липкинд Э. Л. О взаимоотношении уровня сахара и холестерина крови при нарушениях функции щитовидной железы. *XXIV*, 5, 927, 1938.
589. Генес С. Г., Липкинд Э. Л., Левина В. Б., Москаленко А. Ф., Черная П. М. и Якушева Т. С. О происхождении гипергликемии и гиперлактациемии при эфирном наркозе и лапаротомии. *XXX*, 2, 236, 1941.
590. Генес С. Г. и Шевцова Е. С. Об обмене углеводов между кровью и селезенкой. Сообщ. I. *XXIV*, 4, 784, 1958.
591. Георгадзе В. Н. Фармакология алкалоидов Sophora. *XXV*, 1, 179, 1938.
592. Георгиевская Е. Ф., см. Северин С. Е. и др. *XXI*, 5—6, 830, 1936.
593. Герасимов И. Н., см. Нехорошев Н. П. и др. *XXIV*, 6, 1099, 1938.
594. Герасимов И. Н., см. Нехорошев Н. П. и др. *XXIV*, 6, 1107, 1938.
595. Герберт Д., см. Остерн П. и др. *XXIX*, в. 4, 276, 1940.
596. Гершович А. Е., см. Синельников Е. И. и др. *XXVII*, 5, 583, 1939.
597. Гершуни Г. В. Изучение субсensзорных реакций при деятельности органов чувств. *XXXIII*, 4, 393, 1947.
598. Гершуни Г. В. К вопросу о взаимоотношениях между ощущением и условным рефлексом. *XXXII*, 1, 43, 1946.
599. Гершуни Г. В. Рефлекторные реакции при воздействии внешних раздражений на органы чувств человека в их связи с ощущениями. *XXXV*, 5, 541, 1949.
600. Гершуни Г. В. Электрофизиологический анализ деятельности слуховой системы. Сообщ. I. *XXIX*, 5, 369, 1940.
601. Гершуни Г. В. Электрофизиологический анализ деятельности слуховой системы. Сообщ. II. *XXIX*, 5, 380, 1940.
602. Гершуни Г. В., см. Андреев А. М. и др. *XXII*, 1, 53, 1937.
603. Гершуни Г. В., см. Андреев А. М. и др. *XXV*, 5, 618—630, 1938.
604. Гершуни Г. В., см. Андреев А. М. и др. *XXVI*, 2—3, 205, 1939.
605. Гершуни Г. В., см. Арапова А. А. *XXV*, 4, 430, 1938.
606. Гершуни Г. В., см. Арапова А. А. *XXVII*, 5, 632, 1939.
607. Гершуни Г. В., см. Волохов А. А. *XXI*, 5—6, 966, 1936.
608. Гершуни Г. В., Князева А. А. и Короткин И. И. Об изменениях качества слухового ощущения при длительном действии звука. *XXXII*, 3, 293, 1946.
609. Гершуни Г. В., Князева А. А. и Федоров Л. Н. Об изменениях слуховой чувствительности при действии звука во время гипнотического сна. *XXXII*, 5, 557, 1946.
610. Гершуни Г. В., Литвак И. М. и Рубель Г. А. Методика регистрации электрических потенциалов, возникающих в улитке и в слуховом нерве. *XXVI*, 2—3, 200, 1939.
611. Гетман Ф. Ф. Компенсатор к струнному гальванометру. *XXVII*, 2, 264, 1939.
612. Гетман Ф. Ф. Модификация балансного усилителя к струнному гальванометру. *XXXII*, 5, 659, 1946.
613. Гетман Ф. Ф. Увеличение диапазона чувствительности струнного гальванометра типа Эдельман. *XXX*, 2, 254, 1941.
614. Гетман Ф. Ф. Фотоиндикатор. *XXXIX*, 1, 104, 1953.
615. Гефтер Ю. М. Влияние покоя и работы на продукты белкового обмена. *XXI*, 5—6, 997, 1936.
616. Гефтер Ю. М. и Сильд И. Я. при уч. Васильковой Т. А. Влияние мышечной работы на содержание глютатиона в крови. *XXIV*, 1—2, 111, 1938.
617. Гэгзян Д. М. Анализ изменения высшей нервной деятельности после наложения ягута. *XL*, 4, 396, 1954.
618. Гэгзян Д. М. Влияние кортина на периодическую деятельность голодного желудка. *XXXIII*, 2, 221, 1947.
619. Гэгзян Д. М. Влияние частичной экстирпации надпочечников на высшую нервную деятельность у собак. *XXXV*, 6, 637, 1949.

620. Г з г з я н Д. М. Влияние частичной экстирпации надпочечников на высшую нервную деятельность собак. Сообщ. II. Однодневное голодание, кофеин и мышечная работа. *XXXVI*, 3, 261, 1950.
621. Г з г з я н Д. М. Влияние частичной экстирпации надпочечников на двигательную хронакцию нерва и мышцы у собак. *XXXIV*, 5, 555, 1948.
622. Г з г з я н Д. М. Влияние частичной экстирпации надпочечников на моторную функцию голодного желудка. *XXXIII*, 2, 225, 1947.
623. Г им м и ч Г. Е., Б о у м а н К. М., Г о л ю д ф а р б В. и Ф а ц и к е с И. Температура и обмен мозга. *XXIX*, 4, 271, 1940.
624. Г и н е ц и н с к и й А. Г. Холинергическая структура мышечного волокна. *XXXIII*, 4, 413, 1947.
625. Г и н е ц и н с к и й А. Г. Электрический и химический факторы в процессе нервно-мышечного проведения. *XXXIII*, 6, 763, 1947.
626. Г и н е ц и н с к и й А. Г., см. Адо А. Д. и др. *XXXII*, 1, 76, 1946.
627. Г и н е ц и н с к и й А. Г., З а к с М. Г., И т и на Н. А. и С о к о л о в а М. М. Функциональные особенности растущего вне организма соматического мышечного волокна. *XXXVI*, 1, 69, 1950.
628. Г и н е ц и н с к и й А. Г. и И т и на Н. А. Холинергические свойства мускулатуры лимфатического сердца лягушки. *XXXIV*, 5, 617, 1948.
629. Г и н е ц и н с к и й А. Г. и М и х е ль с о н Н. И. О соотношении процессов в мионевральном соединении и в мышце при раздражении токами пессимальной частоты и силы. *XXI*, 5—6, 904, 1936.
630. Г и н е ц и н с к и й А. Г., М и х е ль с о н Н. И. и Ч е н ы к а е в а Е. Ю. Тономогорный феномен при раздражении частично перерезанного п. hypoglossi. *XXVIII*, 1, 25, 1940.
631. Г и н е ц и н с к и й А. Г. и Ч е н ы к а е в а Е. Ю. Электрическая реакция при непрямом раздражении куарализованной мышцы. *XXVIII*, 1, 29, 1940.
632. Г и н е ц и н с к и й А. Г. и Ш а м а р и н а Н. М. Гуморальная передача нервного импульса от матери к плоду. *XXV*, 5, 655, 1938.
633. Г и з з у б р у г Д. А., см. Охлянская Л. Г. *XXXVIII*, 1, 105, 1952.
634. Г и р ш а в и ч у с И. В. и Х е й ф е ц А. П. Химический механизм активирования глиоксалазы глютатионом. *XXI*, 5—6, 922, 1936.
635. Г л а с с о н Б. и Щ у м и л и н а Н. Изучение динамики высшей нервной деятельности. Сообщ. I. Переделка двигательных условных рефлексов при неизменяющемся безсловном подкреплении. *XXX*, 4, 449, 1941.
636. Г л а т е н о к В. С., см. Чубинский С. М. и др. *XXX*, 2, 261, 1941.
637. Г л е з е р В. Д. Зрачковорасширятельная реакция. *XXXVIII*, 5, 604, 1952.
638. Г л е з е р В. Д. Условнорефлекторное сужение зрачка. *XXXIX*, 5, 571, 1953.
639. Г л е з е р В. Д. Приспособление для записи слюноотделения собаки, свободно передвигающейся по лабораторной комнате. *XXXV*, 4, 476, 1949.
640. Г л и к и н М. И., см. Парин В. В. и др. *XXI*, 5—6, 956, 1936.
641. Г л и н к а - Ч е р н о р у ц к а я Е. Влияние ацидоза, вызванного голоданием и мышечным угомлением, на экспериментальный суплевомый нефрит у кроликов. *XXIX*, 5, 460, 1940.
642. Г л и н к а - Ч е р н о р у ц к а я Е. Влияние кислотного и щелочного питания на изменения крови у кроликов при физическом угомлении. *XXVII*, 2, 219, 1939.
643. Г л и н к а - Ч е р н о р у ц к а я Е. К вопросу о значении пищевого ацидоза при экспериментальном гепатите. *XXII*, 5, 677, 1937.
644. Г л и н к а - Ч е р н о р у ц к а я Е. К вопросу о значении пищевого ацидоза при экспериментальном гепатите. Сообщ. II. *XXVII*, 2, 225, 1939.
645. Г л и н к а - Ч е р н о р у ц к а я Е. К вопросу о значении ацидоза и алкалоза в развитии и течении экспериментального нефрита. *XXII*, 1, 100, 1937.
646. Г л и н к а - Ч е р н о р у ц к а я Е. К вопросу о влиянии ацидоза и алкалоза на окислительные процессы в организме. *XXXVI*, 6, 741, 1950.
647. Г о в о р о в Н. П., С е н ю ш к и н а А. Ф. и Ж у л е н к о В. Н. О влиянии фармакологических средств на секреторно-моторную деятельность кишечника. *XXXVII*, 6, 738, 1951.
648. Г о л е в а Н. Г. О регистрации дыхательных движений у птиц. *XL*, 3, 360, 1954.
649. Г о л и к о в Н. В. Учение Н. Е. Введенского о возбуждении и торможении и его дальнейшее развитие. *XXXVIII*, 2, 194, 1952.
650. Г о л и к о в Н. В. и Г о л ю д б у р т С. Н. Научная сессия, посвященная 100-летию со дня рождения Н. Е. Введенского, в Ленинграде. *XXXVII*, 4, 530, 1951.
651. Г о л и к о в Н. В. и К и с е л е в П. А. Гуморальный и рефлекторный моменты в вегетативных влияниях на мускулатуру. *XXI*, 5—6, 698, 1936.
652. Г о л о в и н А., см. Сергиевский М. и др. *XXV*, 5, 685, 1938.
653. Г о л о д е ц Г. Г. и П у ч к о в Н. В. Изменения хронаксии при гиповитамино-зах у человека. *XXXII*, 6, 757, 1946.

654. Голодец Г. Г. и Пучков Н. В. О влиянии медиаторов на фагоцитарную деятельность лейкоцитов. Сообщ. I. *XXXIV*, 1, 135, 1948.
655. Голодец Г. Г. и Пучков Н. В. О влиянии медиаторов на фагоцитарную деятельность лейкоцитов. Сообщ. II. *XXXIV*, 1, 143, 1948.
656. Голодов И. И. Значение принципов павловской физиологии для успешной перестройки теории регуляции дыхания. О книге М. В. Сергиевского «Дыхательный центр млекопитающих животных». Медгиз, 1950. (Рец.). *XXXVIII*, 3, 376, 1952.
657. Голодов И. И. К анализу эfferентных влияний афферентных нервов на спинной мозг. *XXXIV*, 2, 189, 1948.
658. Голодов И. И. Регуляция просвета зрачка при дыхании газовой смесью, богатой углекислотой. *XXXII*, 4, 479, 1946.
659. Голодов И. И., см. Булыгин И. А. *XXXVIII*, 3, 404, 1952.
660. Гольбер Л. М. К вопросу о гуморальном влиянии селезенки на содержание гликогена, жира и холестерина в печени. *XXXVI*, 5, 600, 1950.
661. Гольбер Л. М. Кетоновые тела в мышцах при изменении их функционального состояния (охлаждение и отравление стрихнином). *XXII*, 5, 689, 1937.
662. Гольбер Л. М., см. Лейтес С. М. и др. *XXIX*, 5, 447, 1940.
663. Гольбер Л. М., см. Лейтес С. М. и др. *XXIX*, 5, 455, 1940.
664. Гольдбурт С. Н., см. Голиков Н. В. *XXXVII*, 4, 530, 1951.
665. Гольденберг Е. Э. и Логинов А. В. К кинетике осаждения сывороточных коллоидов электролитами на различных возрастных ступенях. Сообщ. II. Зависимость между концентрацией коллоидов сыворотки и их коагуляцией. *XXII*, 2, 204, 1937.
666. Гольденберг Е. Э. и Островская В. А. К кинетике осаждения сывороточных коллоидов электролитами на различных возрастных ступенях. Сообщ. I. *XXI*, 2, 263, 1936.
667. Гольдфарб В., см. Гимович Г. Е. и др. *XXIX*, в. 4, 271, 1940.
668. Гольдштейн Б. О биохимии тканевых протеиназ (катепсина). *XXI*, 5—6, 927, 1936.
669. Гольц Е. П. Влияние различных адекватных раздражений обонятельного органа на работу сердца у холоднокровных. *XXI*, 5—6, 970, 1936.
670. Гольц Е. П., см. Архангельский В. Н. и др. *XXI*, 5—6, 918, 1936.
671. Гончаров П. П. Об изменении функции слюнных желез при рефлексах с кишечника. *XXXIV*, 1, 33, 1948.
672. Гончарова О. Ф., см. Тимофеев Н. В. *XXXIII*, 1, 73, 1937.
673. Горбачевич А. Б. О различных степенях гипнотического торможения и методике их определения. *XL*, 2, 148, 1954.
674. Гордиенко А. И., см. Пучков Н. В. и др. *XXIV*, 6, 1139, 1938.
675. Гордон Б. Г., см. Владимира Е. А. и др. *XXXI*, 3—4, 200, 1945.
676. Горев В. П. Влияние лучистой энергии на кожно-гальванический рефлекс. *XXVI*, 6, 687, 1939.
677. Горелов И. И. Изменения минерального состава крови в условиях пониженного атмосферного давления. *XXVII*, 4, 490, 1939.
678. Горкин З. Д. Влияние ультрафиолетовой радиации на скорость диссоциации CO—Нв. *XXII*, 3—4, 329, 1937.
679. Горкин З. Д., Горкин М. Я. и Тесленко Н. Е. Влияние облучения ультрафиолетовыми лучами на тренировку в беге на 100 м. *XXV*, 5, 695, 1938.
680. Горкин М. Я., см. Горкин З. Д. и др. *XXV*, 5, 695, 1938.
681. Городисская Г. Я. и Каган Л. А. Влияние хлороформа на химический состав некоторых корковых полей большого мозга кошки. *XXII*, 3—4, 340, 1937.
682. Горская А. А., Грачева Л. С. и Усевич М. А. Материалы к вопросу о механизме возникновения и процессе протекания периодической деятельности (голодных движений) желудка. *XXXV*, 6, 647, 1949.
683. Горшенин К. М., см. Тимофеев Н. В. и др. *XXI*, 4, 563, 1936.
684. Горшков С. И. и Гусева Е. А. Сдвиги хронаксии в двигательном нерве в зависимости от частоты раздражения его токами хронаксиметра — тетанизатора. *XXI*, 5—6, 907, 1936.
685. Горшкова С. М. Влияние илеоцеальной области кишечника на желчеобразовательную функцию печени. *XL*, 5, 589, 1954.
686. Горохина Т. А., см. Галвяло М. Я. *XXII*, 2, 215, 1937.
687. Гофман Л. Н. Колебания содержания хлоридов в цельной крови. *XXX*, 2, 245, 1941.
688. Годирдзе А. М. Исследование волнобразного течения тетануса при песчаном раздражении. Сообщ. I. Об общих условиях возникновения данного феномена Введенского. *XXIV*, 6, 1078, 1938.
689. Граменицкий М. И. Изолированная брыжейка как переживающий сосудистый препарат. *XXII*, 6, 890, 1937.

690. Граменицкий М. И. К вопросу о механизме остановки кровотечений. *XXII*, 6, 901, 1937.
691. Граменицкий М. И. О влиянии гипертонических и гипотонических растворов на структуру мышц и работу изолированных предсердий лягушки. *XXIII*, 1, 141, 1937.
692. Граменицкий М. И. О влиянии гипертонических растворов на остановленное дигиталисом сердце. *XXIII*, 1, 146, 1937.
693. Граменицкий М. И. О зыблениях и трепетаниях сердца теплокровных, наблюдавшихся под микроскопом. *XXIII*, 1, 149, 1937.
694. Граменицкий М. И. Эпикония и микроскопия живого сердца теплокровных животных. *XXII*, 6, 885, 1937.
695. Грачева Л. С., см. Алексеева Т. Т. и др. *XXVII*, 5, 444, 1940.
696. Грачева Л. С., см. Горская А. А. и др. *XXXV*, 6, 647, 1949.
697. Гращенков Н. И. Условнорефлекторный механизм неврогенной гипертонии. *XXXV*, 5, 561, 1949.
698. Гребенкина М. А. Библиография к статье С. В. Аничкова «Фармакология условных рефлексов». Ред. С. В. Аничков. *XXXVIII*, 3, 395, 1952.
699. Гребенкина М. А. Действие ацетилхолина и ганглионарных ядов на спинной мозг лягушки. *XXXIV*, 3, 393, 1948.
700. Гребенкина М. А., см. Белоус А. А. *XXXIX*, 5, 591, 1953.
701. Григорович Т., см. Рожанский Н. и др. *XXVI*, 5, 569, 1939.
702. Григорьев Н. Ф., см. Владимиров Г. Е. и др. *XXXI*, 5—6, 356, 1945.
703. Григорьев Н. Ф. и Самохвалов Н. В. Самодвижущийся третбан (топчак) для изучения ходьбы в экспедиционных и лабораторных условиях. *XXVII*, 4, 511, 1939.
704. Григорьева О. Г., см. Нехорошев Н. П. и др. *XXIV*, 6, 1089, 1938.
705. Григорьева О. Г., см. Нехорошев Н. П. *XXIV*, 6, 1099, 1938.
706. Григорьева О. Г., см. Нехорошев Н. П. *XXIV*, 6, 1107, 1938.
707. Гринберг А. В. О венозном кровообращении при дыхании. *XXVII*, 4, 445, 1939.
708. Гринштейн А. М. Локализация трофических функций в нервной системе. *XXI*, 5—6, 861, 1936.
709. Гродзенский Д. Irvine H. Page. Chemistry of the Brain. M. D. Charles and Thomas, 1937. (Рец.). *XXVIII*, 4, 406, 1940.
710. Гродзенский Д. и Белицер В. А. В. Палладин. Учебник биологической химии. Медгиз, 1939, 10-е перераб. изд. (Рец.). *XXIX*, 3, 225, 1940.
711. Гродзенский Д. и Ильина Л. Исследование фосфорного обмена при физиологических и патологических условиях с помощью радиоактивного фосфора. Сообщ. I. Метод работы и распределение радиоактивного фосфора в различных органах крыс. *XXIX*, 4, 341, 1940.
712. Громова К. Г., см. Шапот В. С. и др. *XXIX*, 5, 614, 1953.
713. Грудзев К. Д. Роль аfferентных импульсов в интеграции дыхательного акта. Сообщ. I. Общие изменения дыхательной моторики в ответ на локальное раздражение верхних дыхательных путей. *XXXIV*, 5, 605, 1948.
714. Губарева Н. А. и Лерман И. А. К вопросу о влиянии хлороформа и снотворных групп барбитуровой кислоты на количество восстановленного глютатиона крови. *XXII*, 6, 920, 1937.
715. Губарева Н. А. и Лерман И. А. О происхождении гипергликемии при действии больших доз хлоралгидрата. *XXXIV*, 1, 119, 1948.
716. Губенко В. К. Фиксатор для закопченных лент. *XXX*, 5, 662, 1941.
717. Гублер Е. В. Интрапракеальный наркоз с кислородом в эксперименте на животных. *XL*, 6, 737, 1954.
718. Губль С., см. Остерн П. и др. *XXIX*, 4, 276, 1940.
719. Гугель-Морозова Т. П., см. Синельников Е. И. *XXI*, 5—6, 866, 1936.
720. Гугель-Морозова Т. П., см. Синельников Е. И. *XXII*, 6, 795, 1937.
721. Гужва О. Г., см. Вальдман А. Р. *XXI*, 4, 539, 1936.
722. Гузеев О. Е. Балансный усилитель биоэлектрических потенциалов. *XXXIX*, 2, 240, 1953.
723. Гузеев О. Е. Электрический онкограф. *XL*, 6, 729, 1954.
724. Гуляев П. И. Решение задачи Ухтомского. *XXVII*, 3, 275, 1939.
725. Гуляев П. И. и Евдокимов С. А. Высокочувствительный усилитель для физиологических исследований с полным питанием от сети переменного тока. *XXXIV*, 4, 541, 1948.
726. Гуляев П. И. и Евдокимов С. А. Тиратронный раздражитель для физиологических исследований. *XXXIV*, 4, 544, 1948.
727. Гуляк П. З. Изменение дифференциальной фагоцитарной способности лейкоцитов при физической нагрузке. *XXV*, 5, 702, 1938.
728. Гуменюк И. Г. О влиянии вегетативной нервной системы на рефлекс «отдачи». *XXXVI*, 5, 552, 1950.
729. Гурович А. Г. О макро- и микрофотобиологии. *XXIX*, 4, 243, 1940.

730. Гуревич Р. И., см. Левина Р. И. *XXX*, 2, 249, 1941.
 731. Гуревич Б. Х. Запись электроэнцефалограммы в хронических опытах на собаке. *XL*, 4, 484, 1954.
 732. Гуревич Б. Х. Метод хронических электрокортикографических исследований на животных при точечном отведении био-потенциалов с двух зон коры. *XXXIV*, 2, 299, 1948.
 733. Гуревич Б. Х. О коррелятивной связи кортикального α -ритма с дыхательным ритмом у нормального кролика. *XXXV*, 4, 373, 1949.
 734. Гуревич Б. Х. Об условиях возникновения и поддержания доминантной дыхательной ритмики в электрокортикограмме нормального кролика. *XXXIV*, 3, 339, 1948.
 735. Гуревич Д. И. Тирозин и триптофан в белках мышц у птиц «белый леггорн» в зависимости от возраста и пола. *XXVII*, 5, 615, 1939.
 736. Гуреева Н. М., см. Данилов И. В. и др. *XXXIX*, 5, 673, 1953.
 737. Гуреева Н. М. и Назаров Ф. С. Пребывание И. П. Павлова в Военно-Медицинской Академии, 1875—1889. (Материалы к биографии). *XL*, 5, 631, 1954.
 738. Гуровский Н. Н. и Космополитский Ф. П. К вопросу о периодической секреции кишечника у собаки. *XXXIX*, 4, 451, 1954.
 739. Гусева Е. А., см. Горшков С. И. *XXI*, 5—6, 907, 1936.
 740. Гусельников В. И. О некоторых особенностях условно-рефлекторной деятельности рыб. *XXXVIII*, 5, 612, 1952.

Д

741. Давыдов И. Н. Рецепторная роль сосудов нижних конечностей лягушки. *XXVII*, 5, 524, 1940.
 742. Давыдов И. Н. и Кроль Н. Г. Новая методика экспериментального изучения реагентов на изолированном сердце лягушки. *XXVII*, 5, 635, 1939.
 743. Давыдова А. Н. Конференция по проблеме чувствительности института мозга им. Бехтерева. *XXX*, 5, 668, 1941.
 744. Дайховский Я. И. Механографическое изучение автоматии желудка. *XXVII*, 5, 552, 1939.
 745. Дайховский Я. И. Электрографическое изучение автоматии двенадцатиперстной кишки. *XXVII*, 5, 559, 1939.
 746. Дамири А. И. О возможности получения одиночного тетанизированного сокращения нервно-мышечного препарата в нормальных физиологических условиях. *XXXI*, 5—6, 324, 1945.
 747. Данилов А. Совещание по проблемам высшей нервной деятельности. *XXII*, 5, 743, 1937.
 748. Данилов И. В. Об одной американской попытке ревизовать учение И. П. Павлова. *XXXVIII*, 3, 368, 1952.
 749. Данилов И. В., Гуреева Н. М. и Назаров Ф. С. К характеристике педагогической деятельности И. П. Павлова. (Материалы к биографии И. П. Павлова). *XXXIX*, 5, 673, 1953.
 750. Данилов И. В. и Чебышева Н. А. Об одной неизвестной речи акад. И. П. Павлова. *XXXVIII*, 6, 677, 1952.
 751. Данилов Н. В. Двойной пружинный манометр. *XXVII*, 5, 623, 1939.
 752. Данилов Н. В. Некоторые стороны кровообращения при высокой температуре внешней среды. *XXX*, 1, 87, 1941.
 753. Данилов Н. В., Павуле А. П. и Межулис И. П. Оптический полиграф. *XL*, 4, 497, 1954.
 754. Данько Ю. И. К вопросу о влиянии раздражения больших полушарий и промежуточного мозга лягушки на вегетативную нервную систему сердца. *XXIX*, 3, 174, 1940.
 755. Даршкевич В. Н., см. Абрикосов И. А. *XL*, 4, 504, 1954.
 756. XXII годовщина Великой Октябрьской Социалистической Революции. (Передовая). *XXVII*, 5, 517, 1939.
 757. XXI год Великой Октябрьской Социалистической Революции. *XXV*, 5, 583, 1938.
 758. Дедюлин И. М., см. Владимиров Г. Е. и др. *XXXI*, 5—6, 356, 1945.
 759. Дедюлин И. М., см. Владимиров Г. Е. *XXXIV*, 3, 381, 1948.
 760. Делов В. Е. Электрографическое исследование пессимума Введенского в зависимости от силы раздражения. *XXI*, 5—6, 908, 1936.
 761. Делов В. Е. и Филистович В. И. Пессимальное торможение депрессорного эффекта. *XXXVIII*, 2, 206, 1952.
 762. Делов В. Е. и Шевелева В. С. О факторе силы раздражения (по опытам на нервно-мышечном препарате с изолированным нервным волокном). *XXV*, 6, 786, 1938.
 763. Дементий Н. Т., см. Веллер Н. С. и др. *XXXVI*, 6, 716, 1950.
 764. Денисенко М. М. К вопросу о нервной регуляции сердечной деятельности. *XXXV*, 3, 305, 1949.

765. Денисов П. К. Анализаторная и синтетическая функция больших полушарий шимпанзе. *XXI*, 5—6, 821, 1936.
766. Деревягин М. П. Дневные колебания уровня сахара в крови у белых крыс. *XXI*, 1, 124, 1936.
767. Дерновская М. Л. О содержании гликогена в легочной ткани при флоридзинной глюкозурии и панкреатическом диабете. *XXII*, 5, 725, 1937.
768. Дерябин В. С. В редакцию «Физиологического журнала СССР». *XXXVII*, 5, 664, 1951.
769. Дерябин В. С. Влияние бульбокапнина на оборонительные (кислотные и двигательные) условные рефлексы. *XXIX*, 5, 401, 1940.
770. Дерябин В. С. Влияние повреждения thalami optici и гипоталамической области на высшую нервную деятельность. *XXXII*, 5, 533, 1946.
771. Дерябин В. С. Действие ацетилхолина на шагательные движения задних конечностей собак. *XXXIX*, 3, 319, 1953.
772. Дерябин В. С. О путях развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. *XXXVII*, 2, 140, 1951.
773. Джаксон И. К научной конференции, посвященной 20-летнему юбилею Отдела общей физиологии Института экспериментальной медицины. *XXXVII*, 5, 663, 1951.
774. Джамусова Т. А. и Пономаренко В. В. Соотношение возбудимости и ритмической активности при парабиозе попечечно-полосатой мускулатуры. *XL*, 2, 198, 1954.
775. Джанелидзе Г. Ю. О приложении теорий упруговязких сред к крутильным колебаниям мышц. *XXXIII*, 4, 429, 1947.
776. Джаракьян Т. К. Влияние тройничного нерва на проницаемость гемато-гигантоматического барьера. *XXXII*, 4, 465, 1946.
777. Джаракьян Т. К. О спонтанных сокращениях моторно денервированного языка лягушки. *XXXIV*, 2, 185, 1950.
778. Джорджикян В. Д., см. Дзидзигури Т. Д. *XXXIX*, 1, 105, 1953.
779. Дзидзигури Т. Д. и Джорджикян В. Д. Упрощенный способ длинейной графической регистрации в физиологическом эксперименте. *XXXIX*, 1, 105, 1953.
780. Дзицишили Н. Н. О взаимодействии возбуждения и торможения при кожных раздражениях. *XXVI*, 4, 354, 1939.
781. Дзицишили Н. Н., см. Беритов И. С. *XXI*, 5—6, 826, 1936.
782. Дильтон Я. Г. Дыхательная функция пищеварительного тракта. *XXVII*, 2, 170, 1939.
783. Дионесов С. М. Влияние удаления слюнных желез на содержание сахара в крови у собак. *XXXVIII*, 3, 326, 1952.
784. Дионесов С. М. К истории организации «Общества российских физиологов имени И. М. Сеченова». *XXXVI*, 2, 249, 1950.
785. Дионесов С. М. Материалы к биографии академика Ивана Петровича Павлова. (И. П. Павлов в Петербургском университете). *XXXV*, 5, 614, 1949.
786. Дионесов С. М. Новые материалы к вопросу о механизме торможения желудочной секреции адреналином и препаратом задней доли мозгового придатка. *XXIV*, 3, 575, 1938.
787. Дионесов С. М. О гормональной регуляции желудочной секреции при «болевом» раздражении. Сообщ. I. *XXVI*, 5, 470, 1939.
788. Дионесов С. М. О синергетическом влиянии адреналина и питуитрина на секрецию желудочного сока. *XXIV*, 5, 871, 1938.
789. Дионесов С. М. О стимулирующем влиянии либиховского мясного экстракта на гликогенолитические процессы при гипогликемии. *XXXII*, 1, 137, 1946.
790. Дионесов С. М. Об уходе акад. И. П. Павлова из Военно-Медицинской Академии в 1913 г. *XXXVII*, 5, 647, 1952.
791. Дионесов С. М. Очерк развития представлений о функции мозгового придатка (II—XIX вв.). *XXXI*, 5—6, 364, 1945.
792. Дионесов С. М. Русский физиологический журнал — Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова (1917—1937). *XXIII*, 4—5, 612, 1937.
793. Дионесов С. М. Совещание биологической группы Академии наук СССР по физиологическим проблемам. *XXII*, 5, 739, 1937.
794. Дионесов С. М., см. Волохов А. А. *XXV*, 5, 753, 1938.
795. Дионесов С. М., Загорулько Л. Т. и Лебединский А. В. К вопросу о динамике координационного акта в сенсорной сфере. *XXIII*, 6, 627, 1937.
796. Дионесов М. М., Загорулько Л. Т. и Лебединский А. В. Материалы к учению о взаимоотношениях афферентных систем. *XXI*, 5—6, 917, 1936.
797. Дионесов С. М. и Михайлов В. П. О назначении И. П. Павлова профессором Томского университета. *XXXIX*, 3, 386, 1953.

798. Дмитриев А. С. К вопросу о механизме кровообращения в селезенке. *XXXIV*, 5, 591, 1948.
799. Дмитриев А. С. О действии вератрина на первично-мышечный препарат. Сообщ. I. *XXVIII*, 5, 451, 1940.
800. Дмитриев А. С. О торможении спинномозговых рефлексов при сверхмаксимальных раздражениях чувствительного нерва. *XXXIX*, 2, 204, 1953.
801. Дмитриев В. Д. Выработка условных рефлексов на изменение моторной хронаксии под влиянием раздражения обонятельного рецептора. *XXXIV*, 3, 315, 1948.
802. Дмитриев В. Д. Об устойчивости восстановленных рефлекторных функций. *XXXIX*, 3, 293, 1953.
803. Дмитриев В. Д. Особенности компенсации двигательных функций в онтогенезе. *XL*, 5, 582, 1954.
804. Дмитриев Г. А., см. Владимиров Г. Е. и др. *XXI*, 5—6, 707, 1936.
805. Добровольская-Завадская Н. О конституции организма и о роли экзогенных факторов в происхождении различных раковых опухолей. *XXIX*, 4, 265, 1940.
806. Доброму слова О. П. К вопросу о секреторной и экскреторной функции желез тонкого кишечника. *XL*, 4, 458, 1954.
807. Добрынина В. К вопросу о возрастных изменениях аминокислотного состава белков мозга человека. *XXIX*, 3, 220, 1940.
808. Добрых В., см. Хренов И. *XXIX*, 6, 571, 1940.
809. Добрякова О. А параллелизм и изменениях электрической чувствительности органов зрения и вкуса под влиянием оптических и вкусовых раздражителей. *XXVI*, 2—3, 192, 1939.
810. Довинер Д. Г. Выдающийся отечественный физиолог Н. О. Ковалевский. *XXXVII*, 6, 748, 1951.
811. Долгачев И. П. О реакции слизистой оболочки носа на локальное охлаждение при повреждениях центральной нервной системы. *XXXIX*, 3, 334, 1953.
812. Долгачев И. П. О функциональном изменении слизистой оболочки носа под влиянием раздражений с внутренних органов. *XXXVIII*, 4, 459, 1952.
813. Долгачев И. П. Рефлекторные влияния с пищевода на деятельность дыхательного центра. *XXXVII*, 3, 298, 1951.
814. Долгачев И. П. и Пребраженская Т. Н. Электрические потенциалы слизистой оболочки носа у человека в норме и патологии. *XL*, 1, 34, 1954.
815. Долин А. О. Анализ некоторых биологических моментов, изменяющих высшую нервную деятельность животных. *XXI*, 4, 581, 1936.
816. Долин А. О. Дальнейший физиологический анализ природы ошибок по методике двух и множества лабиринтов. *XXIV*, 4, 668, 1938.
817. Долин А. О. и Благовещенская В. П. Исследование угасательного торможения и его последствия по методике двух лабиринтов. *XXIV*, 5, 859, 1938.
818. Долин А. О., см. Зборовская И. И. *XXVII*, 1, 13, 1939.
819. Долин А. О. и Конорский Ю. М. Анализ функций головного мозга в процессе ошибочных перебежек крысы в лабиринте. *XXII*, 2, 187, 1937.
820. Долин А. О. и Яковлева В. В. Проба анализа отдельных физиологических закономерностей поведения собаки в лабиринте. *XXIV*, 3, 547, 1938.
821. Долинская А. Т. Влияние желудочного сока и акта еды на секреторную функцию желудка у эзофаготомированных больных, оперированных по поводу рака гортани. *XL*, 5, 597, 1954.
822. Донская Л. В. О перестройке иннервационных отношений антагонистических мышц (электромиографическое исследование). *XXXIX*, 6, 685—688, 1953.
823. Дородницына А. А. Влияние кокаинизации слизистой рта на безусловные слюнные рефлексы у собак. *XXV*, 1—2, 127, 1938.
824. Дородницына А. А. Влияние охлаждения и нагревания на безусловные слюнные рефлексы человека. *XXIII*, 1, 111, 1937.
825. Дородницына А. А. Пищевая и оборонительная двигательные реакции у собаки в условиях анестезии слизистой рта кокаином. *XXX*, 1, 40, 1941.
826. Дорошенко И. Т. Влияние мацестинской воды различной концентраций на активность мерцательного эпителия. *XXX*, 4, 533, 1941.
827. Драпкина С. Е. Н. Г. Чернышевский и И. М. Сеченов. *XXVIII*, 2—3, 147, 1940.
828. Дробинцева А. В. Магний в слизистой оболочке желудка и изменения его содержания при пищеварении. *XXX*, 6, 798, 1941.
829. Дродзенко Н. П. Эффекторный путь условного рефлекса второго порядка. *XXXVI*, 5, 519, 1950.
830. Дубашинская С. М. и Левин Я. А. Питание и чувствительность организма к ядам. Сообщ. I. Влияние различных пищевых рационов на изменения крови при отравлении нитрохлорбензолом. *XXIII*, 1, 91, 1937.
831. Дуклер Н. Е. Роль витаминов комплекса В в процессах образования жира из белка. *XXX*, 5, 608, 1941.

832. Думова А. М., см. Жуков Е. К. и др. *XXXVIII*, 2, 217, 1952.
 833. Дурмийшян М. Г. и Худорожева А. Т. К вопросу об экспериментальном гипертиреозе. Сообщ. II. *XXVI*, 5, 463, 1939.
 834. Душечкина О. Я. О содержании железа в мозговой ткани. Сообщ. I. Ультрафильтруемая и неультрафильтруемая форма железа в сером и белом веществе больших полушарий головного мозга собаки. *XXXV*, 3, 284, 1949.
 835. Душкин Д. Н., см. Файтельберг Р. О. *XL*, 3, 338, 1954.
 836. Душкин Д. Н. и Файтельберг Р. О. Всасывание глюкозы в желудке при выключении отдельных участков вегетативной нервной системы. *XXXIV*, 3, 367, 1948.
 837. Дяблова П. Е. Влияние вератрина на калийную контрактуру поперечно-полосатой мышцы. *XXXII*, 5, 647, 1946.
 838. Дяблова П. Е. Влияние денервации скелетной мышцы на сенсибилизацию ее к ионам калия, вызываемую гуанидином, тетраэтиламмонием, аминоциридином и вератрином. *XXXVII*, 3, 354, 1951.
 839. Дядюша Г. Г., см. Ермаков Н. В. *XXXIX*, 1, 89, 1953.

E

840. Евдокимов С. А., см. Гуляев П. И. *XXXIV*, 4, 541, 1948.
 841. Евдокимова С. А., см. Гуляев П. И. *XXXIV*, 4, 544, 1948.
 842. Егоров К., см. Шелагуров А. *XXIII*, 1, 136, 1937.
 843. Егоров П. И., см. Бресткин М. П. и др. *XXI*, 5—6, 879, 1936.
 844. Елизарова М. М. О работе лимфатических сердец лягушки. *XXV*, 5, 679, 1938.
 845. Елизарова М. М. Рефлекторное влияние на деятельность мерцательного эпителия пищевода лягушки. *XXX*, 1, 121, 1941.
 846. Елин В. О содержании гликогена в органах и в крови нормальных, сенсибилизованных и погибших от анафилактического шока морских свинок. *XXIV*, 5, 921, 1938.
 847. Еловских А. С. Данные о влиянии со стороны рубца на слюноотделение околоушной железы. *XXIII*, 3, 377, 1937.
 848. Еловских А. С. Материалы о секреции околоушной железы у телят. *XXIII*, 3, 366, 1937.
 849. Емельянов П. А. и Скипин Г. В. Прием для укрепления тормозного процесса у собак возбудимого типа. *XXI*, 3, 333, 1936.
 850. Емельянова А. В. Множественный характер гормональной секреции мозгового слоя надпочечника при его возбуждении. *XL*, 1, 53, 1953.
 851. Еникеева С. И. Лабильность сердца (предел усвоения ритма) в онтогенезе. *XXX*, 3, 331, 1941.
 852. Еникеева С. И. О функциональной устойчивости изолированного сердца в различные возрастные периоды. *XXXIX*, 3, 346, 1953.
 853. Еникеева С. И. Роль иннервационных механизмов в изменении лабильности сердца на разных этапах онтогенеза. *XXX*, 3, 339, 1941.
 854. Еникеева С. И. Симпатическая иннервация сердца в онтогенезе. *XXV*, 1—2, 102, 1938.
 855. Еникеева С. И., см. Аршавский И. А. и др. *XXXVII*, 4, 468, 1954.
 856. Еременко Ф. И. Чернила для кимографической регистрации. *XL*, 1, 104, 1954.
 857. Еренков В. А. Интероцептивные влияния с желудка и тонкого кишечника на функции диафрагмы, грудной дыхательной мускулатуры и кровяное давление. *XL*, 3, 330, 1954.
 858. Ермаков Н. В. Метод автоматической регистрации мочеотделения у животных в условиях их полной изоляции. *XL*, 4, 501, 1954.
 859. Ермаков Н. В. и Дядюша Г. Г. Роль иннервации в ритмической деятельности скелетной мышцы. *XXXIX*, 1, 89, 1953.
 860. Ермаков Н. В. и Медведева Н. Б. Влияние различных факторов на ритмическую деятельность скелетной мышцы в растворе хлористого бария. *XL*, 2, 191, 1954.
 861. Ерошкин И. Г. И. В. Сталин о партийности науки. *XXXVI*, 1, 19, 1950.

Ж

862. Жаботинский Ю. М. I Всесоюзное совещание по нейроморфологии. *XXXVIII*, 6, 778, 1952.
 863. Жданов Ю. Некоторые итоги сессии по физиологии. *XXXVI*, 4, 387, 1950.
 864. Жижинов В. А. и Жиронкин А. Г. К вопросу о хроническом влиянии дыхания повышенными концентрациями кислорода на организм животных. *XXVI*, 6, 657, 1939.
 865. Жила Е. С. Материалы к сравнительной физиологии и терморегуляции. Терморегуляция у новорожденных животных (грызуны, хищники, приматы). *XXVIII*, 4, 335, 1940.

866. Жилюв Д. С., см. Федотов Г. В. *XXVII*, 1, 82, 1939.
867. Жирмунская Е. А. Влияние некоторых механических и нервных факторов на систолический показатель сердца и форму электрограммы. *XXVI*, 1, 89, 1939.
868. Жирмунская Е. А. О формировании и нервной регуляции тонуса запирательных мускулов *Anodonta cygnea*. Сообщ. I. Тонус и его нервная регуляция. *XXIX*, 6, 536—543, 1940.
869. Жирмунская Е. Н. О формировании и нервной регуляции тонуса запирательных мускулов *Anodonta cygnea*. Сообщ. II. Взаимоотношения между тонусом и тетанусом. *XXX*, 3, 321, 1941.
870. Жирмунская Е. Л. Электрофизиологический анализ влияния симпатической нервной системы на кожную рецепцию. *XXVIII*, 5, 491, 1940.
871. Жирмунская Е. А., см. Гейнисман Я. И. *XXXVIII*, 3, 312, 1952.
872. Жиронкин А. Г., см. Жижинов В. А. *XXVI*, 6, 657, 1939.
873. Жук Д. А. О влиянии болевого раздражения на электрическую чувствительность глаза. *XXX*, 5, 653, 1941.
874. Жуков Е. К. К вопросу об иннервационном механизме тонусоподобных сокращений. Сообщ. I. *XXXIV*, 4, 485, 1948.
875. Жуков Е. К. О соотношении между тонусоподобным эффектом и тоническим компонентом сокращения. *XXXIV*, 2, 217, 1948.
876. Жуков Е. К. Следовые изменения поляризации нерва под влиянием тетанизации редкими и частыми раздражениями. *XXI*, 5—6, 857, 1936.
877. Жуков Е. К. и Богоолова Т. П. О тетанических и тонических нейромоторных единицах. *XXXV*, 1, 73, 1949.
878. Жуков Е. К., см. Верещагин С. М. *XXXIII*, 3, 335, 1947.
879. Жуков Е. К., см. Верещагин С. М. *XXXIV*, 2, 207, 1948.
880. Жуков Е. К., см. Верещагин С. М., *XXXV*, 1, 64, 1949.
881. Жуков Е. К., см. Верещагин С. М. и др. *XXXVI*, 6, 673, 1950.
882. Жуков Е. К., Думова А. М. и Верещагин С. М. К вопросу о центрально-нервных механизмах контрактур. *XXXVIII*, 2, 217, 1952.
883. Жуков Е. К., см. Шарипова Р. Р. *XL*, 4, 445, 1954.
884. Жуленко В. Н., см. Говоров Н. П. и др. *XXXVII*, 6, 736, 1954.

3

885. За быстрейшее выполнение решений XVIII съезда ВКП(б). *XXVI*, 4, 327, 1939.
886. За новый подъем советской физиологической науки. (Передовая). *XXXVIII*, 6, 673, 1952.
887. Завадовская Е. В., см. Мацко С. Н. *XXXVII*, 2, 233, 1951.
888. Завадовский Б. М. Произвольное управление процессами размножения у сельскохозяйственных животных. *XXI*, 5—6, 794, 1936.
889. Завадовский Б. М. и Несмейнова-Завадовская Е. Г. Антагонистическое влияние адростерона на гипертиреоидную линьку у кур. *XXIV*, 1—2, 152, 1938.
890. Завадовский Б. М. и Несмейнова-Завадовская Е. Г. О сравнительном действии пролана мочи и сыворотки крови жеребых кобыл на половую систему цыплят. *XXII*, 3—4, 347, 1937.
891. Завадовский М. М. О взаимно-противоречивом взаимодействии органов в теле животного. *XXI*, 5—6, 710, 1936.
892. Заводская И. С. Влияние гистамина на ферментативные свойства желудочного сока. *XXXIX*, 4, 456, 1953.
893. Заводская И. С. Влияние дифенина на каломелевую гиперсекрецию и водный диурез. *XXXVII*, 6, 739, 1951.
894. Загорулько, Л. Т. Анализ некоторых фоторефлексов с кожи у лягушки. *XXVII*, 5, 519, 1939.
895. Загорулько Л. Т. Анализ роли симпатической нервной системы в фотопротивоакциях лягушки. *XXIII*, 6, 636, 1937.
896. Загорулько Л. Т. Критика субъективного метода в физиологии нервной системы и органов чувств. *XXXIX*, 4, 498, 1953.
897. Загорулько Л. Т. О механизме взаимодействий и взаимоотношений афферентных систем. *XXXIII*, 4, 433, 1947.
898. Загорулько Л. Т. О монокулярном развитии и течении зрительных последовательных образов в условиях светового раздражения другого глаза. *XXXV*, 2, 143, 1949.
899. Загорулько Л. Т. О течении зрительных последовательных образов Геринга и Пуркинье при изменении функционального состояния нервной системы. *XXXV*, 1, 16, 1949.
900. Загорулько Л. Т. Фоторецепторная функция кожи лягушки и некоторые механизмы ее регуляции. *XXVII*, 5, 530, 1939.

901. Загорулько Л. Т., см. Дионесов С. М. и др. *XXI*, 5—6, 917, 1936.
902. Загорулько Л. Т., см. Дионесов С. М. *XXIII*, 6, 627, 1934.
903. Загорулько Л. Т., Клаас Ю. А. и Федоров Л. Н. О течении слуховых последовательных ощущений после пробуждения от гипнотического сна. *XXXII*, 5, 567, 1946.
904. Загорулько Л. Т. и Лебединский А. В. О механизме изменения функционального состояния центральной нервной системы под влиянием действия света на кожу лягушки. *XXI*, 5—6, 867, 1936.
905. Заикина М. Г. К вопросу об эфферентных функциях задних корешков. Сообщ. I. Роль задних корешков в симпатическом феномене Орбели—Гинецинского у холоднокровных. *XXXV*, 4, 384, 1949.
906. Заикина М. Г. К вопросу об эфферентных функциях задних корешков. Сообщ. II. Влияние задних корешков на течение симпатического феномена Орбели—Гинецинского у теплокровных. *XXXV*, 4, 390, 1949.
907. Зайко Н. Н. и Минц С. М. О центральной регуляции внутриглазного давления. *XL*, 5, 572, 1954.
908. Зак Б. Р. О влиянии электролитов на характер раздражающего действия гормонов. *XXX*, 5, 656, 1941.
909. Закарая Е. П. К проблеме трофической функции симпатической нервной системы и симпатической иннервации скелетной мускулатуры. *XXI*, 5—6, 696, 1936.
910. Закс М. Г. О механизме стимуляции щитовидной железы самки во время беременности. *XXVIII*, 1, 132, 1940.
911. Закс М. Г. О функциональных изменениях щитовидной железы при ложной беременности кролика. *XXVIII*, 1, 123, 1940.
912. Закс М. Г. Об изменениях антитиреоидических свойств крови при беременности. *XXVIII*, 1, 139, 1940.
913. Закс М. Г. Участие щитовидной железы в изменениях основного обмена при беременности. *XXII*, 5, 717, 1937.
914. Закс М. Г., см. Гинецинский А. Г. и др. *XXXVI*, 1, 69, 1950.
915. Закс М. Г. и Замкова М. А. Роль щитовидной железы в эмбриогенезе позвоночных. *XXXIII*, в. 4, 449, 1947.
916. Закс М. Г., Керсанов М. Э., Харшан М. Э. и Чернова К. С. О реакции Манойлова на вегетативные вещества. *XXXIII*, 1, 111, 1947.
917. Закс М. Г. и Михельсон Н. И. О выделении гонадотропных веществ передней доли гипофиза под влиянием болевого раздражения. *XXX*, 3, 378, 1941.
918. Закс М. Г. и Тверской Г. Б. О влиянии тиомочевины на метаморфоз бесхвостых амфибий. *XXXIII*, 2, 235, 1947.
919. Закусов В. В. Изменение времени рефлекса при действии некоторых веществ, возбуждающих центральную нервную систему. *XXVI*, 6, 668, 1939.
920. Закусов В. В. Изменение времени рефлекса при действии некоторых наркотических веществ. *XXIII*, 2, 276, 1937.
921. Закусов В. В. Изменение времени рефлекса при действии некоторых удущающих и раздражающих газов. *XXIII*, 6, 763, 1937.
922. Закусов В. В. О влиянии некоторых веществ с наркотическим и стимулирующим типом действия на последовательные разряды в результате афферентных и пирамидных (нисходящих) путей. *XXXVI*, 2, 184, 1950.
923. Закусов В. В. Об анестезирующем действии некоторых производных тропина и тропидина. *XXIV*, 6, 1150, 1938.
924. Закусов В. В. Об изменении кровообращения в почках при химическом раздражении синусо-каротидных рецепторов. *XXV*, 4, 569, 1938.
925. Закусов В. В., см. Аничков С. В. и др. *XXI*, 5—6, 809, 1936.
926. Замкова М. А., см. Закс М. Г. *XXXIII*, 4, 449, 1947.
927. Замычкина К. С. и Андреева Е. И. О дополнительных регуляторах организма (эксcretорные пути) при условии воздействия высокой температуры на организм животных. *XXVI*, 1, 83, 1939.
928. Зариковский Г. И. и Левин С. В. Влияние различной силы раздражения симпатических и спинальных ганглиев на связывание ими прижизненных красителей. *XXXIX*, 1, 81, 1953.
929. Зарифьянов В. А. Электрокардиография при подкожных инъекциях CO_2 у кроликов с экспериментальной миодегенерацией сердца. *XXV*, 1—2, 146, 1938.
930. Заседание Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова, посвященное памяти проф. В. В. Савича. *XXXVII*, 6, 752, 1951.
931. Заседание Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова, посвященное памяти проф. А. И. Кузнецова. *XXXVII*, 6, 752, 1951.
932. Заславский Л. Д., см. Блинов Н. И. *XXII*, 6, 878, 1937.
933. Захаров С. В. Распределение аминоазота между плазмой и эритроцитами при хранении консервированной крови. *XXVII*, 1, 139, 1939.

934. З б а р с к и й Б. И. Распределение аминокислот и полипептидов между эритроцитами и плазмой у спленэктомированных собак. *XXVII*, 2, 236, 1939.
935. З б а р с к и й Б. И. Роль эритроцитов в промежуточном обмене белков. *XXI*, 5—6, 996, 1936.
936. З б о р о в с к а я И. И. К вопросу об условных корковых связях на введение морфина в организм. *XXVII*, 1, 3, 1939.
937. З б о р о в с к а я И. И. Особенности выработки дифференцировок на компоненты последовательных комплексных условных раздражителей. *XXXV*, 3, 263, 1949.
938. З б о р о в с к а я И. И. и Д о л и н А. О. Условная одышка токсического происхождения. *XXVII*, 1, 13, 1939.
939. З в о р ы к и н В. Н. Изменения высшей нервной деятельности в условиях разреженного воздуха. *XXXIX*, 6, 677, 1953.
940. З е л е н ы й Г. П. К вопросу о влиянии экстирпаций различных отделов коры головного мозга у собак на функции размножения и потомство. *XXXV*, 5, 566, 1949.
941. З е л е н ы й Г. П. и Ч е р е д к о в В. Н. Особый способ наложения желудочной fistулы у лошади. *XXXII*, 6, 777, 1946.
942. З е л и к и н И. Ю., см. Беленькая С. Э. и др. *XXXV*, 3, 270, 1949.
943. З е р н о в а М., см. Платонов Г. *XXIII*, 1, 133, 1937.
944. З е ф и р о в Л. Н. и К и б я к о в А. В. О роли ацетилхолина в механизме тонусоподобного сокращения скелетных мышц. *XL*, 2, 183, 1954.
945. З и б е р т А. С., см. Брейтбург А. М. и др. *XXIX*, 1—2, 68, 1940.
946. З и л ь б е р Д. А. Влияние больших яркостей на восстановление видимости. Сообщ. I. Роль привыкания и времени облучения. *XXIII*, 6, 702, 1937.
947. З и л ь б е р Д. А. Влияние больших яркостей на восстановление видимости. Сообщ. II. *XXVI*, 2—3, 135, 1939.
948. З и л ь б е р Д. А., З о н о в а А. В. и Л е б е д и н с к и й А. В. Об устойчивости ясного видения. *XXV*, 4, 447, 1938.
949. З и м к и н Н. В. О регуляции головным мозгом функционального состояния спинного мозга. Сообщ. I. Длительная фиксация в спинном мозгу исходного функционального состояния после декапитации или разрушения головного мозга. *XXXIII*, 2, 147, 1947.
950. З и м к и н Н. В. О функциональной структуре рефлекса. Сообщ. I. Изменение функциональной структуры рефлекса после экстирпации надсегментарных аппаратов головного мозга. *XXXII*, 2, 175, 1946.
951. З и м к и н Н. В. О функциональной структуре рефлекса. Сообщ. II. Значение симпатической нервной системы для формирования и стабилизации функциональной структуры рефлекса. *XXXII*, 3, 337, 1946.
952. З и м к и н Н. В. О функциональной структуре рефлекса. Сообщ. III. Изменения функциональной структуры рефлекса при действии ядов вегетативно-нервной системы. *XXXII*, 5, 599, 1946.
953. З и м к и н Н. В. О функциональной структуре рефлекса. Сообщ. IV. Значение составаafferентного потока импульсов, поступающего в центральную нервную систему, для функциональной структуры рефлекса. *XXXII*, 6, 711, 1946.
954. З и м к и н Н. В. О функциональной структуре рефлекса. Сообщ. V. Особенности функциональных структур рефлекса при действии ядов, нарушающих нормальную координацию (стрихнин, алкоголь), и снотворных веществ. *XXXIII*, 1, 61, 1947.
955. З и м к и н Н. В., см. Беленькая С. Э. и др. *XXXV*, в. 3, 270, 1949.
956. З и м к и н Н. В., см. Зимкина А. М. *XXXVI*, 1, 83, 1950.
957. З и м к и н Н. В. и Л е б е д и н с к и й А. В. О влиянии новокаина на эффект раздражения тройничного нерва в отношении зрачка кролика. *XXXII*, 2, 163, 1946.
958. З и м к и н Н. В. и Л е б е д и н с к и й А. В. О движении зрачка при раздражении периферического отрезка тройничного нерва. *XXVI*, 6, 603, 1939.
959. З и м к и н Н. В. и М е д в е д е в В. И. О регуляции головным мозгом функционального состояния спинного мозга. Сообщ. I. Стимулирующие и угнетающие влияния продолговатого мозга на спинной мозг лягушки. *XXXIII*, 2, 129, 1947.
960. З и м к и н а А. М. Влияние раздражения мозжечка на проницаемость сосудовuveального тракта. *XXXI*, 5—6, 294, 1945.
961. З и м к и н а А. М. Влияние раздражения мозжечка на размер зрачка. *XXXI*, 3—4, 151, 1945.
962. З и м к и н а А. М. Мозжечок и сон. *XXXII*, 2, 207, 1946.
963. З и м к и н а А. М., см. Воронин Л. Г. *XXI*, 5—6, 743, 1936.
964. З и м к и н а А. М. и З и м к и н Н. В. О динамике нервных процессов в последовательных опущениях и образах. *XXXVI*, 1, 83, 1950.
965. З и н и н а Н. В., см. Гаккель Л. Б. *XXXIX*, 5, 533, 1953.

966. З оли на З. М. Влияние центральной блескости на различную чувствительность глаза. *XXVIII*, 4, 303, 1940.
 967. З оли на З. М. Исследование хода затухания последовательных образов. *XXVIII*, 4, 307, 1940.
 968. З ольнико ва Н. К. Влияние на изолированное сердце лягушки быстрого и медленного изменения концентраций хлористого кальция и хлористого калия в питающем растворе. *XXV*, 5, 708, 1938.
 969. З ольнико ва Н. К. Изменения отдельных азотистых фракций в смешанной сплюне подчелюстной и подъязычной желез при истощении и в период восстановления. *XXX*, 5, 642, 1941.
 970. З ольнико ва Н. К., см. Фольборт Г. В. *XXIX*, 6, 481, 1940.
 971. З онова А. В., см. Зильбер Д. А. и др. *XXV*, 4, 447, 1938.
 972. З орькин А. А., см. Петров И. Р. *XL*, 3, 356, 1954.
 973. З убков А. А. Сравнительно-физиологическое исследование роли иннервации сердца. *XXI*, 5—6, 950, 1936.
 974. З убков А. А. и Бекбулатов Т. И. О влиянии центральной нервной системы на вязкость ноги и на локомоцию виноградной улитки. *XXV*, 3, 297, 1938.
 975. З ыкина Е. С. Развитие лихорадочной реакции при введении пирогенных веществ в нормальную и деафферентированную конечности. *XXXVII*, 2, 186, 1951.
 976. З юриков П. В., см. Троицкий И. А. *XXVIII*, 4, 389, 1940.

И

977. И ванов Б. И., см. Андреев Б. В. *XXXVI*, 2, 243, 1950.
 978. И ванов В. А., Сапронин М. И. и Чекулаев Г. Н. Изменения в периферической крови и в костном мозгу после физической нагрузки. *XXXVI*, 5, 594, 1950.
 979. И ванов Г. Н. О зависимости раздражения от знака поля. *XXVII*, 5, 577, 1939.
 980. И ванов Г. Н. Определение напряженности электромагнитного поля, необходимой для получения порога раздражения. *XXIII*, 2, 295, 1937.
 981. И ванов К. П. О нервных механизмах реакции дыхания и кровообращения на пониженное барометрическое давление у амфибий. *XL*, 3, 310, 1954.
 982. И ванов К. П. Регистрация дыхательных движений у грызунов. *XL*, 3, 363, 1954.
 983. И ванов Н. М. О периодических сокращениях двенадцатиперстной кишки. *XXVI*, 5, 520, 1939.
 984. И ванов-Смоленский А. Г. О взаимодействии первой и второй сигнальных систем при некоторых физиологических и патологических условиях. *XXXV*, 5, 571, 1949.
 985. И ванов-Смоленский А. Г. Об особом виде растормаживания в головном мозгу. *XXIV*, 1—2, 162, 1938.
 986. И ванов-Смоленский А. Г. Попытка экспериментального подчинения вегетативных реакций кортикульному импульсу. *XXI*, 5—6, 818, 1936.
 987. И ванова З. И. Фиксаж для заключенных лент, приготовляемый из испорченных граммофонных пластинок. *XXIV*, 6, 1198, 1938.
 988. И ванова М. Т., см. Косилов С. А. и др. *XXXIX*, 3, 279, 1953.
 989. И ванькович В. А. К вопросу о механизме поступления воздуха в желудочно-кишечный тракт. *XXX*, 6, 788, 1941.
 990. И влев В. С. Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела. *XL*, 6, 717, 1954.
 991. И конников С. А. Влияние различных факторов на сорбцию наркотиков кровью. *XXIV*, 3, 636, 1938.
 992. И льев И., см. Ханне П. и др. *XL*, 5, 579, 1954.
 993. И льин В. С. О влиянии гормонов коры и мозговой части надпочечников на содержание глютатиона в тканях и крови. *XXVIII*, 6, 642, 1940.
 994. И льина А. А. Пропускание лучей ближней инфракрасной части спектра тканями человеческого тела. *XXXV*, 3, 338, 1949.
 995. И льина А. И., см. Бекаури Н. В. и др. *XL*, 3, 295, 1954.
 996. И льина Л., см. Гродзенский Д. *XXIX*, 4, 341, 1940.
 997. И линский Д. А. Воздушный плетизмограф с оптической регистрацией. *XL*, 3, 349, 1954.
 998. И менной указатель за 1946 г. *XXXII*, 6, 779, 1946.
 999. И менной указатель за 1947 г. *XXXIII*, 6, 804, 1947.
 1000. И менной указатель за 1948 г. *XXXIV*, 6, 757, 1948.
 1001. И менной указатель за 1949 г. *XXXV*, 6, 728, 1949.
 1002. И менной указатель авторов статей, помещенных в т. *XXXVI* за 1950 г. *XXXVI*, 6, 755, 1950.

1003. Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XXXVII за 1951 г. *XXXVII*, 6, 753, 1951.
1004. Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XXXVIII за 1952 г. *XXXVIII*, 6, 787, 1952.
1005. Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XXXIX за 1953 г. *XXXIX*, 6, 763, 1953.
1006. Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XL за 1954 г. *XL*, 6, 768, 1954.
1007. Информационное сообщение № 1 Оргкомитета VI Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов, созываемого в Тбилиси 12—18 X 1937. *XXII*, 1, 139 и 2, 267, 1937.
1008. Информационное сообщение № 2 Оргкомитета VI Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов, созываемого в Тбилиси 12—18 X 1937. *XXII*, 1, 139 и 2, 267, 1937.
1009. Иохельсон Д. Б. Новый метод объемного определения железа в крови. *XXII*, 2, 236, 1937.
1010. Иргер И. М., Корейша Л. А. и Толмасская Э. С. Исследование электрической активности филогенетически разных отделов мозжечка у человека и животных. *XXXVII*, 3, 273, 1951.
1011. Иржанская К. Н. и Фельберbaum Р. А. Некоторые данные об условнорефлекторной деятельности недоношенных детей. *XL*, 6, 668, 1954.
1012. Исаченко В. Б. Влияние алкалоидов пуринового ряда на псевдоавтоматию скелетной мышцы, вызванную гуанидином. *XXXVII*, 3, 358, 1951.
1013. Исащенко Н. А., см. Лейтес С. М. *XXXVIII*, 4, 500, 1952.
1014. Итина Н. А. Влияние денервации на реaktivность лимфатического сердца к некоторым ядам. *XXXIV*, 5, 621, 1948.
1015. Итина Н. А. Влияние подпорогового раздражения центростремительного нерва на характер мышечного сокращения и хронаксию мышц. *XXXIII*, 6, 664, 1931.
1016. Итина Н. А. Действие вегетативных ядов на мышцы внутренних органов червя *Arenicola grubii*. *XXX*, 6, 772, 1941.
1017. Итина Н. А. Передача возбуждения в мионевральном синапсе скелетной мышцы черепахи. *XXV*, 5, 664, 1936.
1018. Итина Н. А. Реактивность локомоторных мышц беспозвоночных на парасимпатомиметические вещества. *XXXIII*, 1, 101, 1947.
1019. Итина Н. А., см. Гинецинский А. Г. *XXXIV*, 5, 617, 1948.
1020. Итина Н. А., см. Гинецинский А. Г. и др. *XXXVI*, 1, 69, 1950.

К

1021. Кабанов А. Н. Новые данные по вопросу о механизме действия лучистой энергии на организм. *XXI*, 5—6, 771, 1936.
1022. Каган Д. Э. и Троицкий Ю. А. Микрометод определения ацетоновых тел в тканях. *XXVII*, 2, 252, 1939.
1023. Каган Л. А., см. Городисская Г. *XXII*, 3—4, 340, 1937.
1024. Каган Э. М. Биоэнергетика и режим труда. *XXI*, 5—6, 1021, 1936.
1025. Каган Э. М. Этапы развития и основные достижения физиологии труда в СССР за 20 лет. *XXIII*, 4—5, 537, 1937.
1026. Казаков И. Н. Действие продуктов глубокого гидролиза на больной и здоровый организм. *XXI*, 5—6, 1041, 1936.
1027. Какушкина Е. А. и Ментова В. Н. О химических факторах нервного возбуждения при экспериментальной гипертонии. *XXXIX*, 3, 324, 1953.
1028. Какушкина Е. [А.] и Петкевич Л. Влияние фенамина на содержание ацетилхолина и активность холинэстеразы в центральной нервной системе. *XXXVII*, 1, 81, 1951.
1029. Календаров Г. С. и Лебединская Е. И. Аппарат для электро- наркоза и методика применения его в терапии сном. *XXXVIII*, 6, 751, 1952.
1030. Календаров Г. С. и Лебединская Е. И. Физиологический механизм и стадии развития электрического наркоза. *XXXIX*, 2, 146, 1953.
1031. Калинский И. И., см. Широкий В. Ф. *XXIV*, 4, 739, 1938.
1032. Калинин И. И. Влияние солей калия и кальция на рефлекторную деятельность спинного мозга. *XXIV*, 4, 727, 1938.
1033. Каминский С. и Вольпе В. с уч. Бам Л. А. Тренировка торможения у возбудимых типов. Сообщ. II. *XXVI*, 5, 487, 1939.
1034. Каминский С. Д. и Майоров Ф. П. Влияние различных доз брома на высшую нервную деятельность возбудимых собак. *XXVII*, 1, 22—30, 1939.
1035. Каминский С. Д. и Майоров Ф. П. О динамическом стереотипе у обезьян. *XXVII*, 6, 701, 1939.
1036. Каминский С. Д. и Майоров Ф. П. Тренировка коркового торможения у возбудимых типов. Сообщ. I. *XXVI*, 5, 478, 1939.

1037. Каминский С. Д., Минцев А. И. и Лебединская Г. А. Материалы к химической характеристике цереброспinalной жидкости в норме у обезьяны (павианы и макаки). *XXX*, 4, 535, 1941.
1038. Кан И. Л. Дыхательный обмен и электрические явления в безмиеотном нерве моллюска. *XXI*, 5—6, 910, 1936.
1039. Кан И. Л. Курс нормальной физиологии. Е. Б. Бабский, Н. К. Верещагин, А. А. Зубков, Н. И. Гращенков, Н. В. Тимофеев. Учебник для студентов медицинских вузов под ред. проф. Е. Б. Бабского. Медгиз, 1938. (Рец.). *XXVI*, 5, 576, 1939.
1040. Кан И. Л., см. Артемьев В. В. и др. *XXX*, 1, 55, 1941.
1041. Канаев И. И. К изучению нервных процессов при двигательных реакциях рук у детей. *XL*, 1, 9, 1954.
1042. Кандель А. П. К характеристике сосудистых реакций на растяжение артерий. *XL*, 3, 289, 1954.
1043. Кандрович И. С. и Шик Л. Л. при уч. Протасовой М. Г. Определение выделения азота из организма человека после пребывания под повышенным атмосферным давлением. *XXVI*, 6, 650, 1939.
1044. Канторович И. Н. Изменения возбудимости центральной нервной системы при инсулиновой интоксикации. *XL*, 6, 697, 1954.
1045. Канторович И. Н. О выключении симпатической иннервации сосудов новокаином. *XXXVI*, 4, 488, 1950.
1046. Канторович М. Конференция, посвященная применению натурального желудочного сока. *XXXVIII*, 4, 537, 1952.
1047. Капитанаки К. Г., см. Барановская С. Я. и др. *XXI*, 1, 96, 1936.
1048. Каплан Е., см. Беленькая С. Э. и др. *XXXV*, 3, 270, 1949.
1049. Каплан П. М. Мозжечок и углеводный обмен. Сообщ. II. *XXV*, 3, 322, 1938.
1050. Каплан П. М. Мозжечок и эвакуаторная функция желудка. *XXV*, 3, 315, 1938.
1051. Капланский С. Я. Изменчивость аминокислотного состава белков мозга позвоночных животных. *XXI*, 5—6, 1056, 1936.
1052. Капланский С. Я. Об учебниках и практических пособиях по биологической химии. *XXVI*, 2—3, 319, 1939.
1053. Капланский С. Я. Проф. В. С. Асатиани. Руководство по биохимической методике. Тбилиси, 1939; В. Е. Предтеченский, В. М. Боровская, Л. Т. Марголина. Методы лабораторных исследований. Медгиз, 1938; А. М. Петрункина и М. Л. Петрункин. Практическая биохимия. М.—Л., 1939; Н. Ф. Толкачевская. Химический состав крови, секретов, экскретов и жидкостей нормального человеческого организма. Медгиз, 1940; R. Williams and T. Spies. Vitamin B₁ (Thiamin) and its use in medicine. (Рец.). *XXIX*, 6, 591, 1940.
1054. Капланский С. Я., см. Браунштейн А. Е. *XXIII*, 4—5, 570, 1937.
1055. Капран С. Влияние гипофизэктомии на рост и развитие организма. *XXI*, 5—6, 715, 1936.
1056. Карапев А. И. Значение углеводов для электрогенеза мышц. *XXIII*, 2, 241, 1937.
1057. Карапян А. И. Кора больших полушарий головного мозга и вегетативные функции организма. Сообщ. I. *XXXIV*, 1, 11, 1948..
1058. Карапян А. И. О некоторых вопросах эволюционной физиологии в свете учения И. П. Павлова. *XXXIX*, 1, 107, 1953.
1059. Карапян А. И. Об особенностях патологии высшей нервной деятельности у низших позвоночных. *XXXIX*, 5, 561, 1953.
1060. Карапян А. И. Русская материалистическая физиология в борьбе с идеализмом. *XXXVI*, 1, 32, 1950.
1061. Карапян А. И. Эволюция функциональных взаимоотношений мозжечка и полушарий головного мозга. Сообщ. I. О функциональных взаимоотношениях мозжечка и переднего мозга у костистых рыб. *XXXV*, 2, 167, 1949.
1062. Карапян А. И. Эволюция функциональных взаимоотношений мозжечка и полушарий головного мозга. Сообщ. II. О функциональных взаимоотношениях мозжечка и переднего мозга у амфибий. *XXXV*, 6, 653, 1949.
1063. Карасик В. М. Жизнь и труды А. А. Лихачева. *XXXI*, 1—2, 5, 1945.
1064. Карасик В. М. и Н. В. Лазарев. «Неэлектролиты. Опыт биолого-физико-химической их систематики». Л., ВМА, 1944. (Рец.). *XXXII*, 5, 665, 1946.
1065. Карасик В. М. Фармакологический анализ автоматии. *XXXIII*, 4, 463, 1947.
1066. Карасик В. М., см. Вейс Р. А. *XXXIII*, 2, 229, 1947.
1067. Карасик В. М. и Лихачев М. М. Зависимость биологической активности ароматических и гетероциклических арсониевых оснований от строения их молекулы. *XXI*, 5—6, 806, 1936.
1068. Карлик Л. Н. О корреляции гипофиза и поджелудочной железы. *XXI*, 5—6, 714, 1936.
1069. Карапина М. И., см. Карагина М. К. *XXIX*, 6, 576, 1940.

1070. Карманова И. Г., см. Аринчин Н. И. *XXXIX*, 5, 594, 1953.
1071. Карманова И. Г., см. Фанарджян В. В. *XXXIX*, 6, 729, 1953.
1072. Капревич А. Ф. Об изменении реакции пищеварительных соков во время пищеварения у морских рыб. *XXI*, 1, 100, 1936.
1073. Карпенко К. Н. Изменение газового состава крови при рефлекторном раздражении дыхательных путей. *XXXVI*, 6, 712, 1950.
1074. Карпенко К. Н. К вопросу о защитной роли метгемоглобина. Сообщ. I. Защитная роль метгемоглобина при воздействии некоторых соединений мышьяка и наркотиков на изолированное сердце и кишку. *XXXIV*, 3, 407, 1948.
1075. Карпинский А. П. Речь [на открытии XV Международного физиологического конгресса]. *XXI*, 5—6, 678, 1936.
1076. Карагина М. К. и Карлиса М. И. Образование ацетилхолина в ткани мозга при авитаминозе В₁ у голубей. *XXIX*, 6, 576, 1940.
1077. Касаткин Н. И. Условные рефлексы и хронаксия кожи детей. *XXXVIII*, 4, 434, 1952.
1078. Кассиль Н. Г. и Плотицына Т. Г. Действие метаболитов и синтетических гормонов щитовидной железы на вегетативные центры. *XXXII*, 6, 681, 1946.
1079. Кассиль Г. Н. и Плотицына Т. Г. Обмен веществ в мозгу и гематоэнцефалический барьер при различных функциональных состояниях центральной нервной системы. *XXI*, 5—6, 740, 1936.
1080. Касьянов В. М. и Фруктов А. Л. Влияние силы звукового сигнала на скорость двигательных актов человека. *XXXVIII*, 6, 681, 1952.
1081. Кахана М. К вопросу о влиянии слюнных желез на углеводный обмен. *XXXIX*, 3, 403, 1953.
1082. Кашпур А. М., см. Клименко В. Г. *XXVI*, 6, 697, 1939.
1083. Квасницкий А. В. Методика маточных fistул у свиней. *XXXVII*, 2, 244, 1951.
1084. Квасницкий А. В. Хронические анастомозы пищеварительных органов. *XXXVI*, 2, 241, 1950.
1085. Квасов Д. Г. Материалы по истории физиологии пищеварения в России. (О забытой диссертации Н. М. Якубовича). *XXXIX*, 1, 122, 1953.
1086. Квасов Д. Г. С. И. Гальперин и А. М. Васюточкин. Курс анатомии и физиологии человека. Л.—М., Учпедгиз, 1950. (Рец.). *XXXVII*, 4, 500, 1951.
1087. Квасов Д. Г. Новые данные о функциональной устойчивости нервной системы и мыши. *XXXVIII*, 2, 226, 1952.
1088. Квасов Д. Г. О развитии автоматизированных движений руки. (Электрофизиологическое исследование). *XXXVIII*, 4, 423, 1952.
1089. Квасов Д. Г. Физиологические идеи Е. О. Мухина (1766—1850). (К истокам концепции нервизма). *XL*, 1, 115, 1954.
1090. Квасов Д. Г. Функциональная резистентность нервной ткани и ее отношение к лабильности. Сообщ. II. *XXXIV*, 4, 471, 1948.
1091. Квасов Д. Г. Функциональная резистентность нервной ткани и ее отношение к лабильности. Сообщ. III. *XXXIV*, 4, 479, 1948.
1092. Квасов Д. Г. (ред.). Письма И. П. Павлова М. Н. Шатерникову, С. И. Чечулину и Г. Кованько. *XL*, 5, 618, 1954.
1093. Кедр-Степанова И. А. и Удельнов М. Г. Ацетилхолин как стабилизатор потенциала пояса сердца. *XXXVII*, 2, 180, 1951.
1094. Кедров А. А. и Науменко А. И. Действие некоторых фармакологических агентов на внутричерепное кровообращение. *XL*, 3, 280, 1954.
1095. Кедров А. А. и Науменко А. И. О некоторых особенностях регуляции внутричерепного кровообращения. *XXXVII*, 4, 431, 1951.
1096. Кедров А. А. и Науменко А. И. Об определении и измерении пульсовых колебаний электропроводности тела животных и человека, как методе исследования центрального и периферического кровообращения. *XXXV*, 3, 293, 1949.
1097. Кекчеев К. Х. И. М. Сеченов и физиология труда. *XXI*, 3, 375, 1936.
1098. Кекчеев К. Х. Кинофильмы по физиологии. *XXVI*, 5, 582, 1939.
1099. Кекчеев К. Х. О рефлекторном изменении адаптационно-трофических влияний вегетативной нервной системы на возбудимые ткани человеческого организма. *XXXIII*, 4, 475, 1947.
1100. Кекчеев К. Х. Проприорецепция и ее участие в двигательном акте. *XXI*, 5—6, 1019, 1936.
1101. Кекчеев К. Х. Условные сенсорные связи. *XXXII*, 2, 157, 1946.
1102. Кекчеев К. Х. С. С. Коштоянц. Основы сравнительной физиологии. ч. 1. М., 1940. (Рец.). *XXX*, 6, 805, 1941.
1103. Кекчеев К. Х., см. Белова Т. И. *XXI*, 1, 14, 1936.
1104. Кекчеев К. Х. и Шустин Н. А. К уходу И. М. Сеченова из Медико-хирургической академии в 1870 г. (Архивные материалы). *XXI*, 1, 3, 1936.
1105. Кельман Х. Б., см. Черниговский В. Н. *XXIX*, 1—2, 26, 1940.

1106. Керсанов М. Э., см. Закс М. Г. и др. *XXXIII*, 1, 111, 1947.
 1107. Керцман Р. Ю., см. Генес С. Г. *XXV*, 5, 731, 1938.
 1108. Кечек Ю. А., см. Буняян Г. Х. и др. *XXXVII*, 2, 225, 1951.
 1109. Кибадин С. А. К методике определения витамина Е в биологическом материале. *XXXV*, 4, 472, 1949.
 1110. Кибяков А. В. О гуморальной передаче возбуждения в симпатическом ганглии. *XXI*, 5—6, 698, 1936.
 1111. Кибяков А. В., см. Волкова И. Н. *XXXII*, 1, 130, 1946.
 1112. Кибяков А. В., см. Волкова И. Н. *XXXV*, 4, 380, 1949.
 1113. Кибяков А. В., см. Зефиров Л. Н. *XL*, 2, 183, 1954.
 1114. Кибяков А. В. и Малкина Д. И. О влиянии надпочечников на симпатическую иннервацию слюнных желез. *XXXV*, 6, 687, 1949.
 1115. Киверин М. Д. и Киверина А. А. Влияние степени обеспеченности организма витамином С на адреналиновую гипергликемию. *XXXVI*, 5, 624, 1950.
 1116. Киверина А. А., см. Киверин М. Д. *XXXVI*, 5, 624, 1950.
 1117. Кипершлак Э. З. см. Логунова К. С. *XXXIX*, 1, 71, 1953.
 1118. Кирзон М. В. Гуморальный и экскитаторный момент в вегетативных влияниях на мышцу. *XXI*, 5—6, 733, 1936.
 1119. Киселев П. А. Рефлекторные реакции антагонистических мышц в зависимости от раздражения проприоцепторов экстензора симметричной конечности. *XXI*, 5—6, 742, 1936.
 1120. Киселев П. А. О значении фактора времени в характеристике возбудимости. (По поводу статьи Д. Н. Насонова и Д. Л. Розенталь). *XL*, 4, 510, 1954.
 1121. Киселев П. А., см. Голиков Н. В. *XXI*, 5—6, 698, 1936.
 1122. Киселев П. А. и Майоров Ф. П. Изменения моторной хронаксии в течение естественного сна у здорового человека. *XXVII*, 3, 309, 1939.
 1123. Киселев П. А. и Майоров Ф. П. Измерение моторной хронаксии как метод исследования динамики сонного торможения у человека. *XXVII*, 3, 290, 1939.
 1124. Киселев П. А. и Майоров Ф. П. Феномен выравнивания хронаксии антагонистов во время сна у человека. *XXVII*, 3, 299, 1939.
 1125. Кислинский А. Н., см. Рубель В. М. и др. *XXVII*, 1, 58, 1939.
 1126. Кислюк Б. М., см. Бабский Е. Б. *XXIV*, 4, 746, 1938.
 1127. Кисляков В. А. при уч. Шейкина Р. Л. Методика изучения влияний с вестибулярного аппарата на высшую нервную деятельность. *XXXIX*, 4, 486, 1953.
 1128. К. Л. Совещание по координации научно-исследовательских работ в области дальнейшего развития физиологического учения И. П. Павлова. *XXXIX*, 3, 400, 1953.
 1129. Клаас Ю. А., см. Арапова А. А. *XXXII*, 4, 405, 1946.
 1130. Клаас Ю. А., см. Загорулько Л. Т. и др. *XXXII*, 5, 567, 1946.
 1131. Клебанова Е. А. Возрастные изменения в потреблении кислорода печенистой тканью. *XXV*, 4, 426, 1938.
 1132. Клебанова Е. А. и Лейбсон Л. Г. Развитие моторной функции коры головного мозга. Электрическая возбудимость моторной зоны новорожденных щенят и котят. *XXV*, 4, 418, 1938.
 1133. Клейтман Е. И. Всасывание жира при С-авитаминозе. *XXV*, 4, 536, 1938.
 1134. Клещов С. К вопросу об обобщении отношения раздражителей в тормозных условиях. *XXI*, 5—6, 823, 1936.
 1135. Клименко В. Г. Влияние тренировки на каталазную активность мышц кроликов. *XXVI*, 6, 705, 1936.
 1136. Клименко В. Г. Влияние тренировки на содержащие серу вещества мышечной ткани. *XXX*, 5, 647, 1941.
 1137. Клименко В. Г. Титрометрическое определение общей серы в биологическом материале. *XXVII*, 2, 259, 1939.
 1138. Клименко В. Г. и Кашир А. М. К вопросу о влиянии тренировки на содержание фосфокреатина в мышцах. *XXVI*, 6, 697, 1939.
 1139. Клименко В. Г., см. Харченко Н. С. *XXX*, 6, 802, 1941.
 1140. Климов В., см. Макаревич-Гальперин Л. М. *XXIV*, 3, 620, 1938.
 1141. Климов Н. М. Сезонные особенности секреторной и моторной функции желудка у северных оленей. *XXXIX*, 4, 460, 1953.
 1142. Клосовский Б. Н. Развитие щенков с удаленными в первые дни после рождения полушариями мозга. *XXI*, 5—6, 862, 1936.
 1143. Клосовский Б. Н. и Космарская Е. Н. Новая методика изолированной анемии продолговатого мозга. *XXXVIII*, 3, 356, 1952.
 1144. Князева А. А. Об изменениях слуховой чувствительности под влиянием воздействия сильных звуков. *XXXII*, 3, 303, 1946.
 1145. Князева А. А., см. Гершун Г. В. и др. *XXXII*, 3, 293, 1946.
 1146. Князева А. А., см. Гершун Г. В. *XXXII*, 5, 557, 1946.

1147. Кобакова Е. М. Влияние электрического раздражения мозжечка на двигательную функцию тонкого кишечника в онтогенезе. *XXXVIII*, 1, 53, 1952.
1148. Кобакова Е. М. Изменение pH сетчатки глаза лягушки. *XXXII*, 3, 385, 1946.
1149. Ковалева М. Т., см. Синельников Е. И. и др. *XXVII*, 5, 583, 1939.
1150. Коваленков К. М. К вопросу о фармакологическом действии некоторых симпатомиметических аминов в зависимости от их химической структуры. Сообщ. I. Действие на нервную систему кольчатых червей. *XXXIV*, 3, 397, 1948.
1151. Кovalьский В. В. Буферные свойства нервной ткани. *XXII*, 3—4, 365, 1937.
1152. Кovalьский В. В., см. Боровик С. А. *XXVI*, 6, 692, 1939.
1153. Kovшарь Ф. В. Резервная щелочность и газы крови при остром отравлении хлорпрокрином. *XXI*, 3, 485, 1936.
1154. Kovрев И. Г. Гуморальное влияние раздражения chordae tympani на внешнюю секрецию поджелудочной железы. *XXX*, 3, 366, 1941.
1155. Kovрев И. Г. Материалы к сравнительной физиологии пищеварения. Сообщ. VII. *XXV*, 4, 458, 1938.
1156. Kovрев И. Г., см. Агапова М. Д. и др. *XXV*, 1—2, 77, 1938.
1157. Коган А. Б. Исследование подкорковой электроэнцефалограммы методом хронических вживленных электродов с применением усилителя. *XXIII*, 2, 231, 1937.
1158. Коган А. Б. Следовые потенциалы нерва как электрическое проявление процесса раздражения. *XXX*, 1, 73, 1941.
1159. Коган А., см. Рожанский Н. и др. *XXVI*, 5, 569, 1939.
1160. Кожевников В. А. Метод автоматического анализа биотоков. (Электронный анализатор биотоков головного мозга). *XL*, 4, 487, 1954.
1161. Кожевников В. А. Приборы для исследования кожно-гальванических рефлексов в лаборатории и клинике. *XL*, 2, 226, 1954.
1162. Козенко Т. М. Образование сердечно-сосудистых условных рефлексов при некоторых условиях острого эксперимента. *XXXVII*, 6, 697, 1952.
1163. Козенко Т. М. при уч. Луценко Г. М. Прибор для регистрации артериального пульса и кровяного давления в хроническом опыте. *XXXIX*, 3, 365, 1953.
1164. Козлов П. И. и Косяков К. С. Влияние ингаляции кислорода при некоторых заболеваниях внутренних органов на аскорбиновую кислоту, глютатион и каталазу крови. *XXXVI*, 3, 354, 1950.
1165. Козлова Н. А. и Михельсон М. Я. Влияние прозерина на карбоколиновую контрактуру мышцы. *XXXVII*, 3, 362, 1951.
1166. Козловский В. С. Влияние удаления селезенки и последующей ее пересадки на содержание натрия и кальция в коже, мышцах и сыворотке крови. *XXXV*, 3, 349, 1949.
1167. Козловский В. С. Влияние удаления селезенки на содержание кальция и натрия в коже и мышечной ткани у животных. *XXXVIII*, 6, 734, 1952.
1168. Козловский В. С., см. Вашетко Н. П. *XL*, 1, 76, 1954.
1169. Козьмина-Соколова В. Н. Непрерывная запись температуры у людей с помощью термографа. *XL*, 3, 365, 1954.
1170. Кока Т., см. Шарикова А. и др. *XXI*, 5—6, 875, 1936.
1171. Кольцова М. М. О развитии внутреннего торможения у ребенка. *XXXVIII*, 1, 27, 1952.
1172. Кольцова М. М. Роль гипофиза в регуляции световой чувствительности глаза у амфибий. *XXXII*, 5, 621, 1946.
1173. Колюцкая О. Д., см. Снякин П. Г. *XXXVIII*, 1, 60, 1952.
1174. Комендантov Г. Л. Проприоцептивные поясничные рефлексы на глаза и голову кроликов. *XXXI*, 1—2, 62, 1945.
1175. Комендантov Г. Л. Проприоцептивные рефлексы, осуществляющие компенсаторные движения третьего века. *XXXIV*, 4, 449, 1948.
1176. Кометиани П. А. О величине потребления кислорода нервыми участками мышц сравнительно с безнервными. *XXII*, 5, 587, 1937.
1177. Кондратьева Е. М., Корниман И. Е., Лиховецкий Е. О., Черткова Э. И. и Шпанир Ф. Л. Экспериментальный паралич диафрагмы и влияние его на желудок собаки. *XXI*, 1, 77, 1936.
1178. Коников А. Л. Влияние стрихнинной алтарации нерва на пессимум длительности отдельного стимула. *XXX*, 3, 283, 1941.
1179. Коников А. Л., см. Вул И. М. *XXX*, 3, 290, 1941.
1180. Коников А. Л. и Локшина Р. А. Изменение содержания глютатиона в опухолях в зависимости от их роста. *XXXV*, 5, 934, 1938.
1181. Конорский Ю. М., см. Долин А. О. *XXII*, 2, 187, 1937.
1182. Конради Г. П. Д. И. Шатенштейн. Регуляция физиологических процессов при работе. Медгиз, 1939. (Рец.). *XXXIX*, 5, 644, 1953.
1184. Конференция по вопросам сравнительной биохимии. (Киев, 4—6 V 1939). *XXVII*, 5, 637, 1939.

1185. Копылов Г. Е. Анизокория при раздражении нервов брюшной полости и стенки кишечника. *XXVIII*, 5, 1940.
1186. Корейша Л. А. Генез зубцов электрокардиограммы. *XXI*, 5—6, 953, 1936.
1187. Корейша Л. А., см. Иргер И. М. и др. *XXXVII*, 3, 273, 1951.
1188. Коржев П. А. Влияние высокой температуры на трипсин теплокровных и холоднокровных позвоночных животных. *XXI*, 3, 433, 1936.
1189. Корнакова Е. В., Франк Г. М. и Штейнгауз Л. Н. О структурных процессах в нерве. *XXXIII*, 4, 483, 1947.
1190. Корниан И. Е., см. Кондратьева Е. М. и др. *XXI*, 1, 77, 1936.
1191. Коропов В. М. Влияние удаления якобсона нерва и верхнего шейного симпатического узла на секреторную функцию околоушной слюнной железы собаки. *XXVII*, 2, 156, 1939.
1192. Короткин И. И. Дальнейшие материалы о физиологическом механизме последовательной звуковой иллюзии на частоту ритма у человека. *XXVIII*, 5, 411, 1940.
1193. Короткин И. И. К методике изучения мигательных условных рефлексов у человека. *XXXV*, 4, 467, 1949.
1194. Короткин И. И. О динамике индукционных отношений в коре головного мозга при возникновении звуковой иллюзии на частоту ритма. *XXVIII*, 5, 421, 1940.
1195. Короткин И. И. О физиологических условиях исчезания и восстановления последовательной звуковой иллюзии на частоту ритма у человека. *XXVIII*, 1, 58, 1940.
1196. Короткин И. И. О физиологическом механизме последовательной звуковой иллюзии на частоту ритма у человека. *XXVIII*, 1, 43, 1940.
1197. Короткин И. И. О физиологическом механизме так называемого феномена «отношения» в физиологии высшей нервной деятельности. *XXIV*, 4, 696, 1938.
1198. Короткин И. И., см. Гершун Г. В. и др. *XXXII*, 3, 293, 1946.
1199. Короткин И. И. и Крышева Н. А. Изменения моторной хронаксии в процессе сна у младенцев. *XXIX*, 3, 127, 1940.
1200. Короткин И. И. и Крышева Н. А. Изменения моторной хронаксии в процессе сна у младенцев. Сообщ. II. Изменения моторной хронаксии у младенцев в возрасте от двух недель до двух месяцев. *XXXI*, 5—6, 312, 1945.
1201. Короткин И. И. и Крышева Н. А. Изменения моторной хронаксии во время сна у двух одновозрастных близнецов. *XXIV*, 2, 229, 1948.
1202. Короткин И. И. и Суслова М. М. Исследование высшей нервной деятельности в сомнамбулической фазе гипноза при различной глубине гипнотического сна. *XXXIX*, 4, 423, 1953.
1203. Короткин И. И. и Яковлева В. В. Сравнительное исследование угасательного торможения и его последействия по методике двух лабиринтов. *XXIV*, 4, 681, 1938.
1204. Коротков А. Г., см. Мещеряков А. М. *XXXIX*, 4, 443, 1953.
1205. Корсунский С. Г. Зоны интервалов при воспроизведении их на инструменте со свободной интонацией. *XXXII*, 6, 769, 1946.
1206. Косилов С. А. О выработке движений при обучении пользованию протезами. *XL*, 1, 3, 1954.
1207. Косилов С. А., Юсевич М. С. и Иванова М. Т. Физиологические условия пользования протезом плеча. *XXXIX*, 3, 279, 1953.
1208. Космарская Е. Н., см. Клосовский Б. Н. *XXXVIII*, 3, 356, 1952.
1209. Космоловский Ф. П., см. Гуровский Н. Н. *XXXIX*, 4, 451, 1953.
1210. Коссовская Э. Б., Крестовников А. Н. и Терлякова Л. С. Изменение резервной щелочности рысаков при испытании на различные дистанции. *XXXV*, 4, 453, 1949.
1211. Коссовская Э. Б., см. Крестовников А. Н. *XXXVIII*, 4, 413, 1952.
1212. Костенецкая Н. А. Деятельность коркового пищевого центра и безусловная секреторная пищевая реакция. *XXX*, 4, 431, 1941.
1213. Костенецкая Н. А., см. Купалов П. С. *XXXVII*, 5, 553, 1951.
1214. Костюк П. Г. Влияние антидромных импульсов на рефлекс растяжения. *XL*, 2, 174, 1954.
1215. Костюк П. Г. Торможение и суммация в дуге рефлекса растяжения. *XXXIX*, 2, 173, 1953.
1216. Косяков К. С. Глютатион крови при некоторых аноксемических состояниях. *XXXIII*, 2, 301, 1937.
1217. Косяков К. С. О взаимосвязи между состоянием нервной системы и колебаниями содержания хлоридов в крови. *XXXVII*, 1, 93, 1951.
1218. Косяков К. С. Содержание аскорбиновой кислоты в гонадах тритона в связи с их функциональной активностью. *XXXV*, 1, 124, 1949.
1219. Косяков К. С. Содержание серы в волосах. *XXXII*, 5, 651, 1946.
1220. Косяков К. С., см. Козлов П. И. *XXXVI*, 3, 354, 1950.
1221. Котляревская Е. И., см. Красуский В. К. и др. *XXVIII*, 4, 372, 1940.

1222. Котляров И. И. Влияние моногидратата на гладкую мускулатуру изолированной тонкой кишки теплокровных. *XXI*, 3, 421, 1936.
1223. Котляров И. И. Влияние надпочечных желез на активность протеолитических ферментов печени. *XXIX*, 3, 185, 1940.
1224. Котляров И. И. Влияние надпочечных желез на тканевую амилазу. *XXIX*, 3, 192, 1940.
1225. Котляров И. И. Влияние щитовидной железы на активность гликогеназы печени. *XXXII*, в. 3, с. 395—403.
1226. Котляров И. И. К определению азота по ACEL. *XXI*, 2, 317, 1936.
1227. Котляров И. И. Колориметрический микрометод определения азота. *XXXIII*, 1, 123, 1947.
1228. Котляров И. И. Коэффициент CN мочи и крови у животных после удаления надпочечников. *XXI*, 3, 469, 1936.
1229. Котляров И. И. Применение метода Nicloux-Osuka к определению остаточного углерода крови и углерода мочи, содержащей белок. *XXI*, 2, 321, 1936.
1230. Кочнева Н. П. Творческий путь Ефима Семеновича Лондона. *XXIX*, 4, 233, 1940.
1231. Кочнева Н. П., см. Александри А. К. *XXIII*, 6, 692, 1937.
1232. Кочнева Н. П., Крыжанская Л. И., Лондон Е. С. и Ривош Ф. И. Влияние внутривенного введения аскорбиновой кислоты на адреналиногенную функцию надпочечников и на их роль в межточном обмене глютатиона и витамина С. *XXIV*, 1—2, 212, 1938.
1233. Кочнева Н. П. и Лондон Е. С. Действие тиреотропного гормона передней доли гипофиза на инсулиновую функцию поджелудочной железы и на инкрецию адреналина. *XXII*, 3—4, 372, 1937.
1234. Коштоянц Х. С. Алексей Филомафитский — основоположник Московской физиологической школы. *XXXI*, 3—4, 109, 1945.
1235. Коштоянц Х. С. К вопросу об истории открытия центростремительного пути рефлекса Гольца. *XL*, 2, 257, 1954.
1236. Коштоянц Х. С. К эволюции форм координации движений животных (роль полостных органов при этом). *XXI*, 5—6, 1055, 1936.
1237. Коштоянц Х. С. Материалы к докладу Н. Е. Введенского по истории развития сеченовского учения о торможении. *XXXVII*, 2, 248, 1951.
1238. Коштоянц Х. С. Трофическое влияние нервной системы в онтогенезе животных. *XXIV*, 1—2, 221, 1938.
1239. Коштоянц Х. С. Эволюционная физиология в СССР. *XXIII*, 4—5, 523, 1937.
1240. Коштоянц Х. С. Энзимохимическая гипотеза возбуждения. *XXXVI*, 1, 92, 1950.
1241. Кравицкая П. С. Механический раздражитель желудка в свете онтогенеза. *XXX*, 6, 675, 1941.
1242. Кравицкая П. С. Физиологические механизмы периодической деятельности пищевого центра в периоде грудного вскармливания. *XXXVII*, 1, 47, 1951.
1243. Кравицкая П. С. и Крючкова А. П. Периодическая деятельность желудка вне пищеварения в различные возрастные периоды. *XXXVII*, 3, 329, 1951.
1244. Кравков С. В. Влияние запахов на цветное зрение. *XXVIII*, 4, 313, 1940.
1245. Кравков С. В. О влиянии побочных раздражений на функции зрения. *XXI*, 5—6, 916, 1936.
1246. Кравченко А. Г., см. Петровский Ю. А. и др. *XXV*, 4, 530, 1938.
1247. Кравчинский Б. Д. Эволюция рефлекторных связей дыхательного центра у позвоночных животных. Сообщ. I. Роль жаберных нервов в регуляции дыхания у рыб. *XXXI*, 1—2, 11, 1945.
1248. Кравчинский Б. Д. Эволюция рефлекторных связей дыхательного центра у позвоночных животных. Сообщ. II. Роль аортальной рефлексогенной зоны в регуляции дыхания у амфибий (лягушек). *XXXI*, 1—2, 25, 1945.
1249. Кравчинский Б. Д. Эволюция рефлекторных связей дыхательного центра у позвоночных животных. Сообщ. III. Рефлекторные связи дыхательного центра у рептилий (черепах). *XXXI*, 3—4, 120, 1945.
1250. Кравчинский Б. Д. Эволюция рефлекторных связей дыхательного центра у позвоночных животных. Сообщ. IV. Рефлекторные связи дыхательного центра у млекопитающих. *XXXI*, 3—4, 137, 1945.
1251. Кравчинский Б. Д. и Шистовский С. П. Влияние дыхания кислородом на десатурацию тканей от азота в условиях повышенного атмосферного давления. Сообщ. I. *XXI*, 3, 381, 1936.
1252. Кравчинский Б. Д. и Шистовский С. П. Влияние дыхания кислородом на десатурацию тканей от азота в условиях повышенного атмосферного давления. Сообщ. II. *XXI*, 3, 397, 1936.
1253. Красильникова В. И. К методике определения функционального состояния тканей по количеству связанного красителя. *XL*, 4, 476, 1954.

1254. Красногорский Н. И. В вызывание судорожного припадка условным раздражителем и развивающийся при этом экспериментальный психоз у собак. *XXI*, 5—6, 821, 1936.
1255. Красуский В. К. К вопросу о методике изучения движения изолированной кишечки. *XXVIII*, 4, 367, 1940.
1256. Красуский В. К. Физиология человека. (Учебник для институтов физической культуры). Составил проф. А. Н. Крестовников при уч. доц. Н. И. Тавастшерна. Гос. изд. «Физкультура и спорт», 1938, 507. (Рец.). *XXVI*, 5, 579, 1939.
1257. Красуский В. К. и Крымская М. К. с уч. Котляревской Е. И. Некоторые биологические особенности работы околоушиных желез у жвачных. Сообщ. I. *XXVIII*, 4, 372, 1940.
1258. Красуский В. К. и Мартынова В. Н. Влияние кислот, содержащихся в сиалосе (молочной, уксусной и масляной), на движение изолированной кишки. *XXVIII*, 4, 360, 1940.
1259. Кратинова Е. Р. и Ушакова А. С. Влияние мочи беременных животных на развитие растущего организма. *XXII*, 5, 698, 1937.
1260. Крачковская М. В., см. Штейнгарт К. М. *XXXVII*, 1, 86, 1951.
1261. Краюхин Б. В., см. Бодрова Н. В. *XXXI*, 5—6, 229, 1945.
1262. Краюхин Б. В., см. Бодрова Н. В. *XXXVIII*, 5, 640, 1952.
1263. Краюхин Б. В. и Щербаков Н. М. Моторная хронаксия у долголетних стариков. *XXXV*, 4, 397, 1949.
1264. Крендаль Л. А. Изучение углеводного обмена печени. *XXIX*, 4, 303, 1940.
1265. Крепс Е. М. Карбоангидраза в нервной системе. *XXXVI*, 1, 97, 1950.
1266. Крепс Е. М. О физиологической регуляции активности угольной ангидразы в крови и тканях. *XXXII*, 5, 589, 1946.
1267. Крепс Е. М., см. Борсук В. Н. и др. *XXXIV*, 1, 71, 1948.
1268. Крестовников А. Н. Магнусовский проприоцептивный рефлекс на диафрагму у человека. *XXIV*, 4, 757, 1938.
1269. Крестовников А. Н., см. Байченко И. П. и др. *XXI*, 3, 353, 1936.
1270. Крестовников А. Н., Байченко И. П. и Лозанов Н. Н. Лабиринтная функция и вегетативная нервная система. *XXI*, 5—6, 744, 1936.
1271. Крестовников А. Н., см. Коссовская Э. Б. и др. *XXXV*, 4, 453, 1949.
1272. Крестовников А. Н. и Коссовская Э. Б. Физиологический анализ двигательной деятельности спортсмена на основе учения И. П. Павлова. *XXXVIII*, 5, 413, 1952.
1273. Крестовников А. Н. и Мазниченко В. Д. О секреции слюнных желез у человека в высокогорном климате. *XXV*, 3, 330, 1938.
1274. Крестовников А. Н. и Яродкий А. И. К вопросу о взаимоотношении между большими полушариями и вестибулярным аппаратом, *XXV*, 3, 341, 1938.
1275. Криницын Д. Я. Материалы о непрерывной секреции околоушиных желез у жвачных. *XXVIII*, 4, 384, 1940.
1276. Криницын Д. Я. О роли нервного и гуморального механизмов регуляции непрерывной секреции слизистых желез. *XXX*, 4, 496, 1941.
1277. Криницын Д. Я. и Родькин А. А. Влияние корковых импульсов на желудочную железистую клетку в условиях спонтанной секреции. *XXX*, 6, 735, 1941.
1278. Крицман М. Г. М. С. Левинсон. Клиника экспериментального В-авитаминоза. Ростиздат, 1939, 247 стр. (Рец.). *XXX*, 2, 263, 1941.
1279. Кроленко С. А., см. Ушаков Б. П. *XL*, 2, 208, 1954.
1280. Кроль Н. Г., см. Давыдов И. Н. *XXVII*, 5, 635, 1939.
1281. Кронгейм Г. К вопросу об обмене углеводов при пребывании в высокогорных местностях. *XXI*, 5—6, 1008, 1936.
1282. Кростев К., см. Ханне Н. и др. *XL*, 5, 579, 1954.
1283. Круглый А. Н. Двигательная функция желудочно-кишечного тракта в условиях пониженного барометрического давления. *XXV*, 3, 304, 1938.
1284. Крыжановская Л. М., см. Кочнева Н. П. и др. *XXIV*, 1—2, 212, 1938.
1285. Крылов В. А. Условные реакции животных на некоторые ядовитые вещества. *XXI*, 5—6, 825, 1936.
1286. Крымская М. К., см. Красуский В. К. и др. *XXVIII*, 4, 372, 1940.
1287. Крышова Н. А. Изменения моторной хронаксии в процессе сна у младенцев. Сообщ. III. Изменения моторной хронаксии у младенцев в возрасте от одного до десяти дней. *XXXI*, 5—6, 317, 1945.
1288. Крышова Н. А., см. Короткин И. И. *XXIX*, 3, 127, 1940.
1289. Крышова Н. А., см. Короткин И. И. *XXXI*, 5—6, 312, 1945.
1290. Крышова Н. А., см. Короткин И. И. *XXXIV*, 2, 229, 1448.
1291. Крюкова А. П. Амилаза и липаза как показатели меняющегося функционального состояния поджелудочной железы в онтогенезе. *XXVII*, 4, 437, 1939.

1292. Крючкова А. П. К механизму возникновения необратимой фибриляции сердца в онтогенезе. *XXVI*, 2—3, 253, 1939.
1293. Крючкова А. П. Нервная регуляция деятельности дыхательного аппарата в онтогенезе. Сообщ. I. *XXIV*, 3, 523, 1938.
1294. Крючкова А. П. Нервная регуляция деятельности дыхательного аппарата в онтогенезе. Сообщ. II. *XXIV*, 4, 761, 1938.
1295. Крючкова А. П. Птиалин в слюне собаки как показатель меняющегося функционального состояния слюнных желез в онтогенезе. *XXVII*, 3, 366, 1939.
1296. Крючкова А. П. Роль симпатикуса в регуляции функционального состояния слюнной железы в онтогенезе. *XXIX*, 1—2, 47, 1940.
1297. Крючкова А. П., см. Аршавский И. А. *XXV*, 3, 208, 1938.
1298. Крючкова А. П., см. Кравицкая П. С. *XXXVII*, 3, 329, 1951.
1299. Кряжев В. Я. Последовательное торможение у обезьян в зависимости от типа нервной системы и тренировки условных связей. *XXXVII*, 4, 439, 1951.
1300. Кряжев В. Я. Роль проприоцептивных импульсов в судорожном припадке. *XXX*, 2, 169, 1941.
1301. Кряжев В. Я. Слюнные условные рефлексы у обезьян. *XXX*, 4, 490, 1941.
1302. Кряжев В. Я. Экспериментальный невроз на почве эмоционального шока. *XXXI*, 5—6, 236, 1945.
1303. Ксендзовская Н. Г., см. Вагнер Г. Ф. и др. *XXVII*, 5, 604, 1939.
1304. Куватов Г. Г. Действие вегетативных ядов на зрачок в высокогорных условиях. *XXX*, 2, 221, 1941.
1305. Кудрин А. Н. О распределении хлоралгидрата в различных отделах центральной нервной системы под влиянием аналгетиков. *XL*, 1, 65, 1954.
1306. Кудрин А. Н. Сравнительное влияние спонторных веществ на рефлекторную деятельность при анемии. *XXXIX*, 3, 309, 1953.
1307. Кудрицкая Т. Е., см. Шапот В. С. и др. *XXXIX*, 5, 614, 1953.
1308. Кудрявина Н. А. Физиологические явления при реакции растяжения и тонического сокращения мышц беспозвоночных животных (*Helix pomatia L.*) под воздействием KCN, CO и H₂S. *XXVI*, 4, 432, 1939.
1309. Кудрявцев А. А. Кишечное сокоотделение у лошади. *XXIII*, 2, 339, 1937.
1310. Кудрявцев А. А. и Якушев В. И. Органостомия лошадей. *XXV*, 1—2, 154, 1938.
1311. Кудрявцев А. А. и Якушев В. И. Церебростомия у лошадей и собак. *XXIX*, 4, 365, 1940.
1312. Кудрявцева А. И. и Куприянова А. А. К биохимии земляной груши (топинамбура). Сообщ. II. Земляная груша как пищевое средство. *XXI*, 3, 451, 1936.
1313. Кудрявцева Н. Г. Влияние гормонов надпочечников на содержание аскорбиновой кислоты в мозгу. *XXXIX*, 3, 357, 1953.
1314. Кузнецов А. И., см. Аничков С. В. и др. *XXI*, 5—6, 809, 1936.
1315. Кузнецов А. И., см. Асратян С. Н. *XXIV*, 5, 964, 1938.
1316. Кузнецов Г. С., см. Меньшаков П. Г. *XXXIX*, 4, 496, 1953.
1317. Кузнецов М. И. Влияние pH, PCO₂ и осмотической концентрации на положение диссоциационных кривых оксигемоглобина. *XXXV*, 1, 106, 1949.
1318. Кузьменко Е. С., см. Вартапетов Б. А. и др. *XXXIX*, 6, 738, 1953.
1319. Кузьмина Ю. Л. Буферность крови по отношению к капиллярно-активным веществам. *XXVII*, 1, 121, 1939.
1320. Кузьмина Ю. Л., см. Рубинштейн Д. Л. *XXVII*, 1, 129, 1939.
1321. Кумиров Д. К. Методика наложения хронической fistулы на проток поджелудочной железы и желчный пузырь у овец. *XXXVIII*, 5, 633, 1952.
1322. Кумиров Д. К. Приспособляемость работы поджелудочной железы к виду корма у тонкорунных овец. *XL*, 6, 711, 1954.
1323. Кумиров Д. К. Секреторная деятельность поджелудочной железы у тонкорунных овец. *XXXIX*, 4, 468, 1953.
1324. Кумиров Д. К., см. Усиевич М. А. *XXIII*, 2, 216, 1937.
1325. Кулиева Р. Х. и Юзбашинская П. Х. Влияние температуры на сахарообразовательную функцию изолированной печени холоднокровных и теплокровных животных. *XXI*, 2, 311, 1936.
1326. Куликов С. И. Акустические условия обеденного перерыва и функции слуха у рабочих «шумовых» профессий. *XXVIII*, 1, 113, 1940.
1327. Культеина О. С. О деятельности желудка у детей грудного возраста. *XXXIX*, 4, 432, 1953.
1328. Куневич В. Г., см. Уфлянд Ю. М. *XXIII*, 1, 58, 1937.
1329. Куневич М. А., см. Алексеев С. Г. и др. *XXXI*, 5—6, 349, 1945.
1330. Купалов П. С. Внешняя среда и деятельность коры больших полушарий. *XXIV*, 1—2, 228, 1938.
1331. Купалов П. С. О деятельности корковых центров по данным анализа криевых условной секреции. *XXXIII*, 4, 495, 1947.

1332. Купалов П. С. О механизме замыкательной функции головного мозга. *XXXIII*, 6, 699, 1947.
1333. Купалов П. С. О механизме процесса условного возбуждения. *XXXV*, 5, 582, 1949.
1334. Купалов П. С. О порочных идеологических установках акад. Л. А. Орбели. *XXXVII*, 4, 397, 1951.
1335. Купалов П. С. и Костенецкая Н. А. Явления суммационной взрывчатости. *XXXVII*, 5, 553, 1951.
1336. Купалов П. С. и Науменко А. И. Сократительная способность и длительность переживания работающей и находящейся в покое поперечно-полосатой мышцы. *XXI*, 5—6, 817, 1936.
1337. Купалов П. С. и Пышнина С. П. Тонические рефлексы спинного мозга. *XXXVII*, 6, 713, 1951.
1338. Купалов П. С. и Ярославцева О. П. Образование пищевых условных рефлексов при подкреплении вливианием в полость рта раствора сахара. *XXIX*, 6, 491, 1940.
1339. Курриanova A. A., см. Кудрявцева A. I. *XXI*, 3, 451, 1936.
1340. Курвицкий В. И. Физиология внушенных в гипнозе (и истерических) симптомов в свете учения об адаптационной роли симпатической нервной системы. *XXIX*, 5, 413, 1940.
1341. Курцин И. Влияние афферентных импульсов пищеварительного тракта на течение корковых процессов. *XXV*, 6, 885, 1938.
1342. Курцин И. Развитие идей И. П. Павлова в области физиологии и патологии пищеварения. (К совещанию по проблемам физиологии и патологии пищеварения, организованному Институтом физиологии им. И. П. Павлова АН СССР совместно с Институтом экспериментальной медицины АМН СССР в мае—июне 1951). *XXXVII*, 4, 508, 1951.
1343. Курцин И. Третье совещание по проблемам кортико-висцеральной физиологии и патологии. *XL*, 3, 372, 1954.
1344. Курцин И. и Рогов А. Гуморальная регуляция моторики желудка и кишечника. *XXV*, 6, 877, 1938.
1345. Кутчак Е. Н. и Ульянова А. А. Изменение электропроводности кожи человека в онтогенезе. *XL*, 1, 82, 1954.
1346. Кученко Н. А. и Нечаева Г. А. Влияние различных нарушений иннервации мышцы на содержание в ней аденоинтрифосфорной кислоты, фосфокреатина, гликогена и молочной кислоты. *XXIX*, 6, 719, 1953.

Отдельные выпуски некоторых томов журнала посвящены известным ученым в связи с датами их юбилеев. И. П. Павлову посвящены вып. 1—2 т. *XXIV*; А. В. Пальдину — в. 3—4, т. *XXII*, К. М. Быкову — в. 6, т. *XXV*; Е. Л. Лондону — в. 4, т. *XXVIII*; Л. А. Орбели — в. 3, т. *XXXIII*. В вышеупомянутых выпусках напечатаны статьи не только советских, но и иностранных ученых, на языках зарубежных стран.

XV Международному физиологическому конгрессу, заседания которого проходили в Ленинграде и Москве в августе 1935 г., посвящен объединенный выпуск 5—6 т. *XXI* (1936), где помещено краткое содержание докладов, сообщений и демонстраций на конгрессе, а в конце тома (стр. 1077—1091) сведения о демонстрации кинофильмов, опытов и аппаратуры. Выпуск вышел с параллельным текстом на русском и иностранных языках.

В ряде томов редакция помечала резюме статей и оглавлений на иностранных языках (*XXI*—*XXXIII*, вып. 1—2). Начиная с 3-го выпуска т. *XXXIII* и до 4-го выпуска т. *XL*, в журнале даны лишь переводы названий статей на иностранных языках.

В алфавитном указателе принятые следующие сокращения: портр. — портрет; рез. — резюме; рец. — рецензия; сообр. — сообщение; уч. — участие.

CUMULATIVE AUTHOR AND SUBJECT INDEXES TO 20 VOLUMES OF THE
I. M. SETCHENOV PHYSIOLOGICAL JOURNAL OF THE USSR

By E. N. Lebedz

Leningrad

Подписано к печати 23/I 1959 г. М-09039. Бумага 70×108^{1/4}. Бум. л. 4^{1/2}. Печ. л. 8^{1/4}=11.3 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 12.61. Тираж 2900. Заказ 886.

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



СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
A. С. Степанов. Изменение электромиограммы под влиянием тренировки по поднятию тяжестей	129
В. А. Осепян. Развитие функции вкусового анализатора у щенят	137
Е. Г. Новикова. К вопросу о возрастных особенностях дыхания и сердечной деятельности у щенят в онтогенезе	142
П. Т. Андренко и Н. В. Братусь. Влияние раздражения механорецепторов желудка на биотоки головного мозга человека	151
П. И. Ломонос. О корковой регуляции рвотного рефлекса в условиях облучения	157
З. И. Барбашова. Роль чревных нервов и брюшных симпатических цепочек в реакции крыс на острую и хроническую гипоксию	163
К. Чапек. О развитии рефлекторной регуляции мочеиспускания у щенков	171
В. А. Соколов. О механизме изменения плавучести у рыб	177
Т. Д. Джавришвили. Осциллографический анализ взаимодействия нервных волокон	186
И. А. Аршавский и М. Н. Кондрашева. Характеристика и механизм истинного пессимума. (К анализу природы торможения)	194
В. А. Бароненко и К. Ф. Тимофеева. Влияние электрических полей ВЧ и УВЧ на условно-рефлекторную деятельность и некоторые безусловные функции животных и человека	203
<i>Научные съезды и конференции</i>	
Г. В. Гершунин. Международный коллоквиум по электроэнцефалографии высшей нервной деятельности	208
<i>Юбилейные даты</i>	
Г. Н. Кассиль, С. Я. Рапопорт, Я. А. Росин. Лина Соломоновна Штерн	216
<i>Библиография</i>	
E. N. Lebedz. Алфавитный и предметно-систематический указатели к томам XXI—XL Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова	220

CONTENTS

	Стр.
A. S. Stepanov. Changes in the electromyogram under the influence of training in heavy weight lifting	129
V. A. Osepiyan. Development of function of the gustatory chemical analyser in puppies	137
E. G. Novikova. On some properties of respiration and cardiac activity varying with age in puppies	142
P. T. Andrenko and N. V. Bratus. Effect of stimulation of gastric mechanoreceptors upon brain potentials	151
P. I. Lomonos. On cortical control of the emetic reflex in irradiated animals	157
Z. I. Barbashova. Role of splanchnic nerves and of the abdominal sympathetic chains in the response of rats to acute and chronic hypoxia	163
C. Čapек. On the development of reflex control of micturition in puppies	171
V. A. Sokolov. Mechanism of buoyancy variation in fish	177
T. D. Djavrišvili. An oscillographic study of the interaction between nerve fibers	186
I. A. Arshavskiy and M. N. Kondrasheva. Nature and mechanism of true pessimum	194
V. A. Baronenko and K. F. Timofeeva. Effects of exposure to high and ultra-high frequency fields upon humans	203
<i>Scientific events</i>	
C. V. Gershuni. International symposium on electroencephalography and higher nervous activity	208
<i>Personalia</i>	
G. N. Kassil, S. Y. Rapoport and Y. A. Rosin. Lina Solomonovna Stern (On her 80-th birthday)	216
<i>Bibliography</i>	
E. N. Lebedz. Cumulative author and subject indexes to 20 volumes of the I. M. Setchenov Physiological Journal of the USSR	220

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 ($\frac{1}{2}$ 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 присыпаться 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. посыпаются при описи. Подписи к рисункам должны даваться на отдельном листе в двух экземплярах. Фотоснимки следует присыпать обязательно в 2 экземплярах. На обороте рисунков надо дать фамилию автора и название статьи.

К рукописи должен быть приложен список литературы, который помещается в конце статьи и должен включать только тех авторов, имена которых упоминаются в тексте статьи. В список включаются в алфавитном порядке сначала русские авторы, а затем иностранные. После названия журнала или книги указываются: том, №, страница, год, например: Петрова Н. И., Физиолог. журн. СССР, 19, № 1, 137, 1953; номер тома выделяется подчеркиванием; при указании иностранных журналов следует придерживаться международной транскрипции.

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

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

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

Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи.

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

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

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

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