

П-1

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И. М. С Е Ч Е Н О В А



Том XLV, № 12

ДЕКАБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1959

ЛЕНИНГРАД

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

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

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

Члены редакционной коллегии:

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

А. В. Соловьев (Ленинград)

Отв. секретарь Ф. П. Ведяев (Ленинград)

П-1

РЕЦЕПТОРНАЯ ФУНКЦИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ГАНГЛИЕВ

И. А. Булыгин и Л. И. Белорыбкина

Кафедра нормальной физиологии Государственного медицинского института, Минск

Функции вегетативных ганглиев давно привлекают внимание исследователей. Так, Ленгли (Langley, 1921), применив предложенный им никотинный метод исследования, установил роль симпатических ганглиев как промежуточных станций, через которые центральная нервная система посылает свои влияния к внутренним органам. Установленные им симпатические ганглионарные связи преганглионарных и постганглионарных волокон в новых методических условиях были подтверждены затем другими исследователями, показавшими, что переход возбуждения с первых на последние связан с образованием в ганглии гуморально-химических веществ (Кибяков, 1933; Feldberg a. Gaddum, 1934; Быков и Шевелева, 1947, и др.).

Еще ранее Н. М. Соковнин (1877) на основании изучения функции заднебрыжеечного симпатического ганглия высказал предположение, что симпатические ганглии есть местные центры, в которых синаптически соединяются афферентные и эфферентные симпатические нейроны, образующие дуги истинных симпатических рефлексов. Эти предположительные высказывания Н. М. Соковнина нашли позднее некоторое подтверждение в морфологических (Догель, 1896; Иванов, 1937; Колосов, 1954, и др.) и физиологических (Разенков, 1926, и др.) исследованиях.

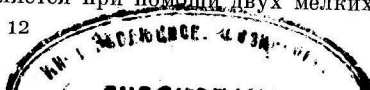
Однако функции вегетативных ганглиев далеко еще не изучены. Остается все еще спорным вопрос о наличии специальных симпатических афферентных нейронов и об их синаптических ганглионарных связях с нейронами эфферентными. Физиологами до сих пор совершенно не изучена рецепторная функция вегетативных ганглиев, несмотря на то, что морфологи давно уже описали наличие в них рецепторных приборов (Михайлов, 1908; Лаврентьев, 1943; Колосов, 1954, и др.).

Задачей данной работы явилось изучение рецепторной функции вегетативных ганглиев, а также физиологической роли возникающих в них центростремительных импульсов. В настоящем сообщении излагаются данные о рецепторной функции заднебрыжеечного симпатического ганглия, который после работы Н. М. Соковнина является классическим объектом исследования.

МЕТОДИКА

Исследования производились в острых опытах на собаках. В условиях лапаротомии, проводившейся под общим морфин-хлороформ-эфирным наркозом, задний брыжеечный ганглий подвергался перфузии Рингер—Локковским раствором по методике И. П. Разенкова (1924). Температура раствора была 38°. Давление в перфузионной системе было постоянным и равнялось 120 см вод. ст.

Как показал И. П. Разенков и как это видели мы в своих опытах, кровоснабжение заднебрыжеечного ганглия осуществляется при помощи двух мелких артериаль-



ных веточек, отходящих от а. mesentrica caudal. Для перфузии ганглия указанная артерия перерезается выше и ниже ганглия и в концы ее изолированного отрезка вставляются две канюли: верхняя (приносящая) и нижняя (для оттока жидкости). Чтобы перфузат попадал в ганглий отток жидкости через нижнюю канюлю несколько затруднялся. Из ганглия перфузат оттекал по вене ганглия, которая также перерезалась (рис. 1). Препаровка сосудов ганглия, выключаяющая его из общего круга кровообращения, не должна нарушать нервные связи ганглия.

С целью раздражения рецепторов ганглия чаще всего применялись растворы ацетилхолина 10^{-10} — 10^{-2} , а также хлористого калия (0.025—3%), в количестве 1—5 мл. Реже использовались растворы никотина и адреналина.

В качестве рефлекторной реакции учитывались изменения кровяного давления в сонной артерии, дыхания, а также (в некоторых сериях опытов) появление двигательной реакции (движения головы). Кроме того, регистрировалась двигательная реакция мочевого пузыря в виде появления его сокращений.

Всего поставлено 65 опытов, во время которых произведено более 300 проб с раздражением рецепторов ганглия.

Реакции органов собаки на введение растворов ацетилхолина и хлористого калия в перфузат, пропускаемый через заднебрюшечный ганглий

Раздражители	Мочевой пузырь			Кровяное давление				Дыхание				Движение головы собаки		
	всего проб		из них	всего проб	из них			всего проб	из них			всего проб	из них	
	+	0		+	—	+-	0	+	—	+-	0	+	+	0
Ацетилхолин:														
10 ⁻¹⁰ —10 ⁻⁸	11	5	6	11	2	—	—	9	11	—	—	11	—	—
10 ⁻⁷ —10 ⁻⁵	29	21	8	34	1	5	2	26	34	5	—	1	28	2
10 ⁻⁴ —10 ⁻³	32	23	9	90	12	39	5	34	86	20	7	10	49	5
10 ⁻²	15	10	5	26	3	16	2	5	28	10	1	3	14	—
Всего . .	87	59	28	161	18	60	9	74	159	35	8	14	102	7
Хлористый калий (в %):														
0.025—0.05	28	16	12	28	—	2	1	25	28	—	1	—	27	1
0.1—0.25	20	17	3	25	9	1	2	13	26	9	—	2	15	1
0.5—1	36	30	6	61	46	3	6	6	64	47	3	—	14	11
2—3	36	26	10	52	37	2	4	9	52	30	3	8	11	7
Всего . .	120	89	31	166	92	8	13	53	170	86	7	10	67	20

Примечание. Plus обозначено повышение кровяного давления, усиление дыхания, а также появление сокращений мочевого пузыря и движений головы животного; минусом — понижение кровяного давления, задержка дыхания; плюс-минус (и наоборот) — фазные эффекты; ноль — отсутствие эффекта.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Суммарные результаты опытов представлены в сводной таблице. Введение в перфузат растворов ацетилхолина и хлористого калия сопровождалось изменением кровяного давления, дыхания, а также появлением сокращений мочевого пузыря и даже в некоторых случаях появлением двигательной реакции животного (движений головы), которая чаще всего учитывалась визуально, а иногда регистрировалась на барабане кимографа. Частота описанных реакций, степень их выраженности и ха-

раक्टर находятся в зависимости от силы и качества применявшихся раздражителей, а также от функциональных особенностей реагирующих органов.

Важно отметить, что на одни и те же раздражения рецепторов ганглия различные органы отвечают с различной легкостью и частотой. Легче всего, чаще всего и при наиболее слабых растворах раздражителей (или при меньших их количествах), пропускаемых через сосуды ганглия, появляется реакция мочевого пузыря; реже изменяется кровяное давление и дыхание и наиболее редко (при самых сильных раздражениях) отмечается появление общедвигательной реакции животного (таблица, рис. 2 и 3).

Частота и степень выраженности каждой из описанных реакций находятся в прямой зависимости от концентрации и количества вводимого в ганглий раствора раздражителя.

Различные раздражители, действующие на ганглий, характеризуются различной реакцией, особенно различным характером изменения кровяного давления. Так, ацетилхолин чаще всего сопровождается депрессорными эффектами, а хлористый калий, наоборот, — прессорными (рис. 3), хотя в том и другом случае отмечаются и другие варианты изменений кровяного давления. Что касается дыхания, то оно и при действии ацетилхолина и при действии хлористого калия чаще всего выражается усилением и учащением дыхательных движений. Реже отмечаются фазные (вначале задержка, затем усиление дыхания и наоборот) и тормозные эффекты.

Примененный в 32 пробах никотин 10^{-5} — 10^{-3} в абсолютном большинстве случаев вызывал появление сокращений мочевого пузыря и лишь в четвертой части случаев сопровождался изменением кровяного давления и дыхания. Общедвигательной реакции животного при этом никогда не отмечалось. Адреналин 10^{-5} — 10^{-3} , вводимый в ганглий, не вызывал отчетливых изменений кровяного давления и дыхания, а также никогда не вызывал двигательной реакции животного (реакция мочевого пузыря в этих опытах не учитывалась). Последнее согласуется с наблюдениями В. Н. Черниговского и сотрудников, отмечавших наиболее слабую интероцептивную реакцию на адреналин, вводимый в сосуды внутренних органов.

Имеются основания заключить, что описанные выше реакции являются рефлекторными. Об этом говорит короткий латентный период реакций (чаще всего 5—10 сек.), а также их ослабление или полное угнетение при глубоком наркозе. Но наиболее убедительным подтверждением указанного заключения является исчезновение реакций кровяного давления, дыхания и движений головы после предварительного пропускания через ганглий в течение 40—60 сек. 10 мл 1%-го раствора новокаина (рис. 4 и 5).

Необходимо отметить, что под влиянием новокаина раньше исчезают реакции, вызываемые хлористым калием, чем ацетилхолином. Восстановление реакции происходит обычно через 30—60 мин., а иногда и через 1.5—2 часа после отмывания новокаина.

В этих же условиях опыта предварительная новокаинизация ганглия обычно не снимает или незначительно ослабляет реакцию мочевого пу-

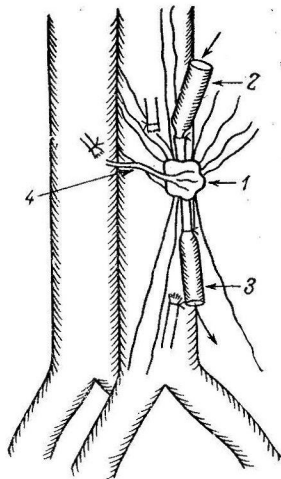


Рис. 1. Схема перфузии заднебрюшечного симпатического ганглия собаки.

1 — ганглий; 2 и 3 — вводная и отводящая канюли, вставленные в изолированный отрезок а. mesenterica caudal; 4 — вена ганглия.

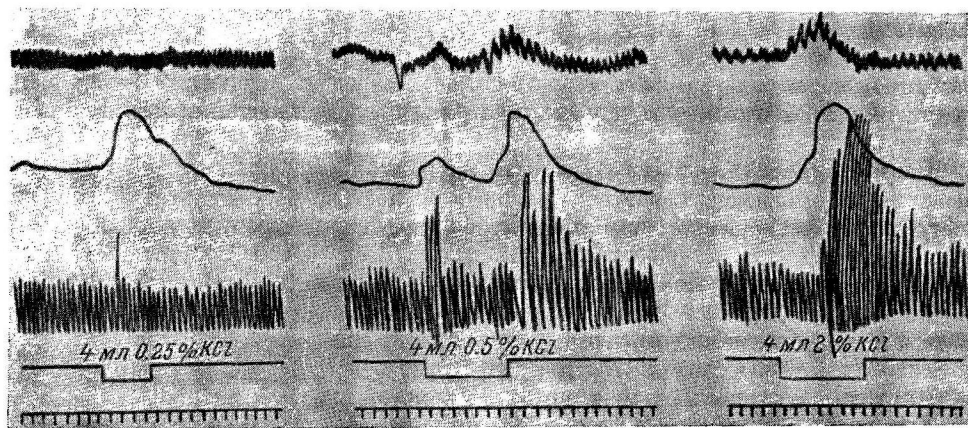


Рис. 2. Реакции, вызванные пропусканием через сосуды ганглия различных концентраций растворов хлористого калия.

Сверху вниз: кровяное давление в сонной артерии; сокращения мочевого пузыря; дыхание; отметка химического раздражения ганглия, отметка времени (5 сек.).

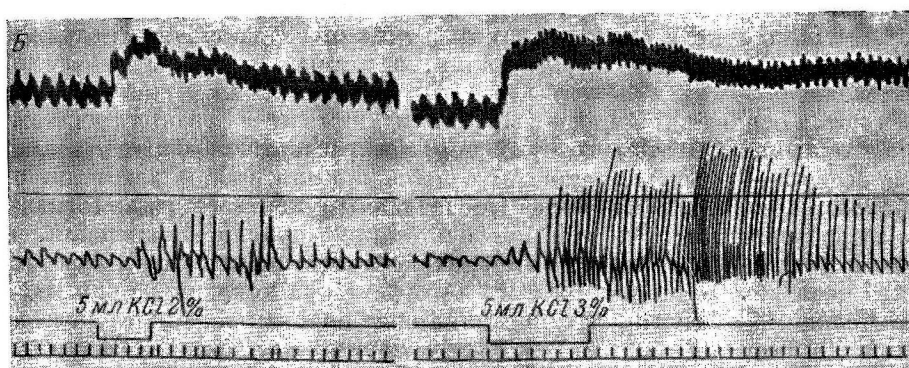
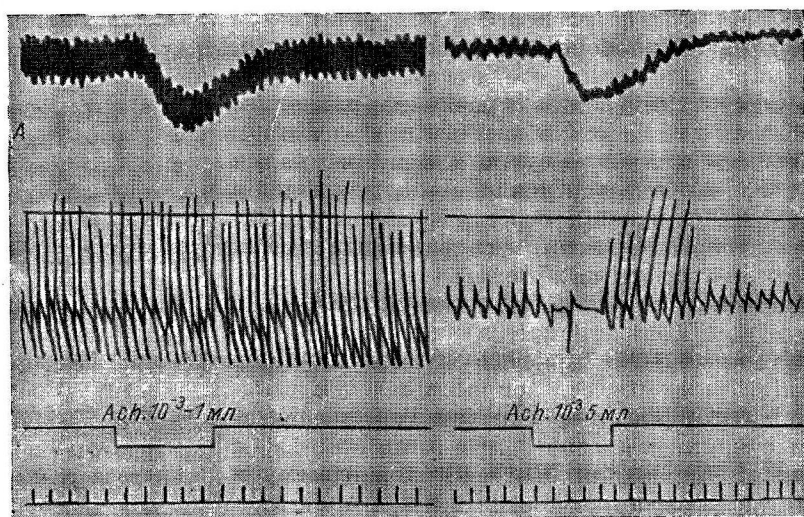


Рис. 3. Реакции, вызванные пропусканием через сосуды ганглия различных количеств растворов ацетилхолина (А) и хлористого калия (Б).

Сверху вниз: кровяное давление; нулевая линия; дыхание. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

зыря. Предварительное же пропускание через ганглий 2 мл 0.05—0.1 %-го раствора биспиридина (ганглиоблокирующее вещество) в большинстве случаев выключало все описанные нами реакции, вызываемые перфузией ганглия ацетилхолином, хлористым калием и никотином.

Можно было предположить, что описанные реакции являются следствием раздражения рецепторов перфузируемого крупного сосуда — *a. mesenter. caudal.*, а не рецепторов ганглия. Контрольные опыты, проведенные после денервации крупного сосуда (смазывание изолированного отрезка артерии 40 %-м раствором формалина), исключают такое предположение, так как в этом случае перфузия ганглия раздражающими веществами сопровождается описанными реакциями (после некоторого периода их угнетения, вызванного чрезмерным раздражителем — формалином).

Таким образом, имеются основания полагать, что вызываемые перфузией ганглия реакции являются следствием раздражения заложенных в нем рецепторов и являются рефлекторными реакциями. Лишь реакция мочевого пузыря является, кроме того, результатом раздражения постганглионарных эффекторных волокон, достигающих мочевого пузыря по подчревным нервам, о чем говорят опыты с новокаинизацией ганглия. Дальнейшие опыты, проведенные в условиях нарушения либо центральных, либо периферических проводников заднебрюшечного ганглия, подтверждают указанное предположение. Так, если перерезать оба подчревные нерва и этим нарушить центробежную связь ганглия с мочевым пузырем, то перфузия ганглия (сохранившего лишь центростремительные связи) раздражающими веществами вызывает все реакции, в том числе и реакцию мочевого пузыря, хотя последняя оказывается ослабленной в сравнении с опытами до перерезок нервов. Если же нарушить центростремительные связи ганглия, сохранив его центробежные связи, то перфузия ганглия сопровождается только реакцией мочевого пузыря, которая в этом случае также оказывается ослабленной. Реакции изменения кровяного давления, дыхания, появления движений головы — исчезают.

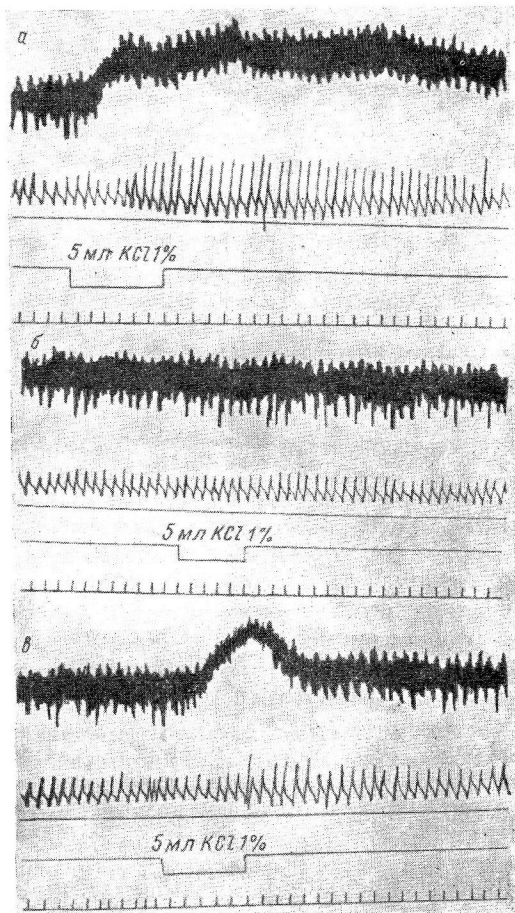


Рис. 4. Реакции, вызванные действием на ганглий 5 мл 1% раствора хлористого калия. *a* — до пропускания через сосуды ганглия новокаина (контроль, верхний отрезок кимограммы); *б* — через 3 мин. после пропускания новокаина (средний отрезок кимограммы); *в* — через 21 мин. после пропускания новокаина (нижний отрезок кимограммы). Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Отсюда следует, что последние реакции являются центрально-рефлекторными реакциями. Реакция же мочевого пузыря связана с двумя механизмами: центрально-рефлекторным, передающим свои влияния к мочевому пузырю по тазовым нервам, и главным образом периферическим в виде постганглионарных волокон, идущих к мочевому пузырю по под-

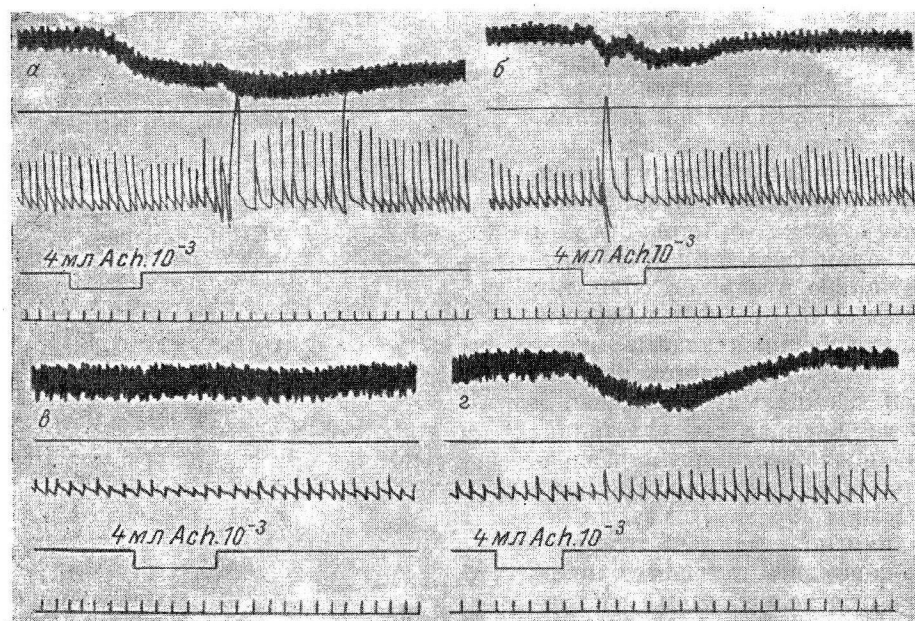


Рис. 5. Реакции, вызванные действием на ганглий 4 мл ацетилхолина 10^{-3} . а — до пропускания через сосуды ганглия новокаина; б — через 2 мин. после пропускания новокаина; в — через 15 мин. после пропускания новокаина; г — через 60 мин. после пропускания новокаина. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

чревным нервам. По-видимому, этим объясняется наиболее низкий порог ганглионарного раздражения, необходимого для получения реакции мочевого пузыря в сравнении с другими описанными реакциями. Этим же можно объяснить сохранение и вместе с тем ослабление реакции мочевого пузыря при раздельном выключении центrostремительных и центробежных нервных связей заднебрюшечного симпатического ганглия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Опыты показали, что пропускание ряда химических веществ (хлористый калий, ацетилхолин, никотин) через сосуды заднебрюшечного ганглия, изолированного из общего круга кровообращения и сохранившего лишь нервные связи, сопровождается прежде всего сокращением мочевого пузыря, а также изменением кровяного давления в сонной артерии, дыхания и в редких случаях (при наиболее сильных раздражениях) появлением двигательной реакции животного. Все эти реакции наступают через сравнительно короткий латентный период.

Анализ указанных реакций, связанный с применением анестезирующих и ганглиоблокирующих веществ, денервацией ганглия и другими приемами, привел к заключению, что все изученные нами реакции являются рефлексами, вызываемыми раздражением заложенных в ганглии рецеп-

торных приборов, описанных ранее морфологами. Другими словами, приведенные выше данные являются физиологическим обоснованием предположений о рецепторной функции вегетативных ганглиев.

У нас нет доказательств того, какие рецепторы в этом случае раздражаются — рецепторы ли самого ганглия, его нервных элементов или рецепторы ганглионарных сосудов. Однако такого доказательства до сих пор не представили и другие исследователи, изучавшие рецепторную функцию внутренних органов с применением перфузионной методики. То обстоятельство, что при перфузии ганглия можно вызвать двигательную реакцию животного, говорит о том, что ганглионарные рецепторы являются чувствительными окончаниями соматических (цереброспинальных) афферентных нейронов. Вместе с тем в согласии с представлениями Н. М. Соковнина мы допускаем наличие в ганглиях (как и во внутренних органах) окончаний специальных симпатических афферентных нейронов (клетки второго типа по Догелю). Об этом говорят наши прежние данные (Булыгин, 1949, 1955). На это косвенно указывают описанные выше данные о выключении ганглионарных реакций биспиридином, а также не упоминавшиеся другие наши наблюдения, говорящие о том, что пропускание через ганглии ганглиоблокирующих веществ исключает возможность появления феномена Н. М. Соковнина, т. е. сокращения мочевого пузыря, наблюдаемого при раздражении центрального конца одного из перерезанных подчревных нервов.

На основании приведенных данных и соображений, можно полагать, что наблюдаемые при возбуждении ганглия физико-химические и гуморально-химические сдвиги действуют на находящиеся в нем рецепторы, которые посылают в ц. н. с. информацию о происходящих в ганглиях изменениях. Эта информация имеет важное значение для регуляции деятельности как самого ганглия (на что в предположительной форме указывал Лаврентьев), так и других систем организма, о чем говорят вызываемые перфузией ганглия сосудистые, дыхательные и двигательные реакции.

Наблюдаемая при перфузии заднебрыжеечного ганглия реакция сокращения мочевого пузыря является не только центрально-рефлекторной, но и главным образом периферической, связанной с возбуждением постганглионарных симпатических волокон, находящихся в подчревных нервах. Представляет особый интерес изучение соотношения центрально-рефлекторных и периферических реакций, вызываемых возбуждением вегетативных ганглиев, что является предметом специального исследования.

Таким образом, наши наблюдения говорят о сложной, многообразной роли вегетативных ганглиев, которые являются не только промежуточными станциями центральных влияний на периферию (Langley, 1921), не только местными центрами висцеро-висцеральных, т. е. истинных симпатических рефлексов (Соковнин, 1887, и др.), но и важным рецептивным полем, постоянно посылающим потоки центrostремительных импульсов, имеющих значение для центральной регуляции не только деятельности самих ганглиев, но и других функций организма. Другими словами, вегетативные ганглии и в этом отношении не являются автономными образованиями, осуществляющими лишь местные висцеро-висцеральные рефлексы, а теснейшим образом связаны с ц. н. с. Эта связь оказывается не односторонней, центробежной (как считали до сих пор), а двухсторонней — и центробежной и центrostремительной. В этом отношении вегетативные ганглии принципиально не отличаются от низших отделов ц. н. с., двусторонне связанных с ее высшими отделами.

На основании предыдущих исследований одного из нас и литературных данных, мы давно уже пришли к выводу, что внутренние органы имеют два механизма центrostремительных связей, в виде цереброспинальных

(соматических) и симпатических афферентных проводников (Булыгин, 1949, 1952). Приведенные в настоящей статье данные и соображения дали основание сделать заключение о наличии третьего механизма центростремительных висцеральных связей, а именно, — механизма симпато-соматического, лежащего в основе многих цепных интероцептивных рефлексов (Булыгин, 1958).

ВЫВОДЫ

1. Перфузия заднебрыжеечного ганглия (выключенного из общего круга кровообращения, но сохранившего нервные связи) растворами химических веществ (хлористого калия, ацетилхолина, никотина) сопровождается сокращением мочевого пузыря, изменением кровяного давления в сонной артерии и дыхания, а также появлением двигательной реакции собаки.

2. Частота, степень и характер описанных реакций определяются качеством и силой действующих химических раздражителей, а также функциональными особенностями реагирующих органов.

3. Порог химического раздражения ганглия, необходимого для вызова указанных реакций, оказывается различным. Он возрастает от реакции мочевого пузыря до общедвигательной реакции.

4. Предварительное пропускание через сосуды ганглия ганглиоблокирующих веществ (биспиридин и др.) временно снимает все описанные выше реакции. Предварительное пропускание новокаина через ганглий, а также нарушение его центральных нервных связей (путем перерезки нервов выше ганглия) снимают реакции кровяного давления, дыхания и общедвигательную реакцию животного, а также ослабляют (но не снимают) реакцию мочевого пузыря. Предварительная перерезка подчревных нервов (ниже ганглия) не исключает описанных реакций, хотя и ослабляет реакцию мочевого пузыря.

5. Из предыдущего следует, что заднебрыжеечный симпатический ганглий обладает рецепторной функцией, а вызываемые химическим раздражением ганглионарных рецепторов реакции являются центрально-рефлекторными реакциями. Реакция мочевого пузыря, кроме того, является следствием прямого возбуждения постганглионарных симпатических волокон, идущих к указанному органу по подчревным нервам.

6. Наши данные в согласии с морфологическими наблюдениями дают основание полагать, что ганглионарные рецепторы являются окончаниями цереброспинальных (соматических) афферентных волокон. Вместе с тем допускается наличие в ганглии окончаний симпатических афферентных нейронов.

ЛИТЕРАТУРА

- Булыгин И. А., Тр. ВММА, 17, 63, 1949; Вопросы физиологии интероцепции. Изд. АН СССР, 91, Л., 1952; Физиол. журн. СССР, 41, № 5, 635, 1955; Тез. докл. XVIII совещания по проблемам высшей нервной деятельности, Л., 1958.
- Быков К. М. и В. С. Шевелева, Физиол. журн. СССР, 33, № 3, 311, 1947.
- Догель А. С. (Dogiel A. S.), Anat. Anz., 11, 679, 1896.
- Иванов И. Ф., Тр. Татарск. н.-и. инст. теор. и клин. мед., 4, 262, Казань, 1937.
- Кибяков А. В., Казанск. мед. журн., № 5—6, 457, 1933.
- Колосов Н. Г. Иннервация внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. Изд. АН СССР, 1954.
- Лаврентьев Б. И., Журн. общ. биол., 4, 232, 1943.
- Михайлов С. Е. (Michailow S. E.), Arch. mikr.-anat. Forsch. Bd. 72, 1908.
- Разенков И. П., Русск. физиол. журн., 7, № 349, 1924; Журн. эксп. биол. и мед., 1, № 3, 65, 1926.
- Соковнин Н. М., Изв. и уч. зап. Казанск. унив., 44, № 4—6, 1877.
- Feldberg W. a. J. H. Gaddum, Journ. Physiol., 81, 305, 1934.
- Langley J. N. The autonomic nervous System. 1921.

RECEPTIVE FUNCTION OF VEGETATIVE GANGLIA

By *I. A. Bulygin* and *L. I. Belorybkina*

From the department of physiology, Medical Institute, Minsk

Acute experiments in dogs with the posterior mesenteric ganglion isolated from systemic circulation are reported. Urinary bladder contractions, variations of intracarotid blood pressure of respiration, as well as motor responses of the animal were recorded during perfusion of the ganglion with calcium chloride acetylcholine or nicotine solutions. The bladder reaction was found to have the lowest threshold, while the motor response displayed the highest threshold for chemical stimulation of the ganglion.

Observations on the patterns of these reactions after preliminary perfusion of the ganglion with anaesthetic (novocain) or ganglion-blocking drugs, or after interruption central or peripheral nervous connections of the ganglion, support the conclusion that these reactions depend on central reflexes, provoked by chemical stimulation of ganglionic receptors, previously known from their morphological description. The bladder reaction may also be due to direct stimulation of postganglionic sympathetic fibers, reaching the organ along hypogastric nerves.

Implications of these facts, demonstrating the receptive function of vegetative ganglia, are discussed.

О РАЗВИТИИ СИЛЫ, БЫСТРОТЫ ДВИЖЕНИЙ И ВЫНОСЛИВОСТИ В ПРОЦЕССЕ ТРЕНИРОВКИ ПО РАЗЛИЧНЫМ ВИДАМ СПОРТА

Н. Н. Яковлев, Н. П. Еременко, А. Г. Лешкевич,
А. Ф. Макарова и Н. К. Попова¹

Сектор физиологии и биохимии Научно-исследовательского института
физической культуры, Ленинград

Результатами предыдущих исследований (Аскназий, Еременко, Лешкевич, Макарова, Майзелис, Попова, Тавастшерн и Яковлев, 1958) было установлено, что комплексная разносторонняя тренировка с равно широким использованием физических упражнений на быстроту, на силу и на выносливость приводит и к наиболее разносторонней биохимической и функциональной адаптации организма спортсменов. Однако степень этой адаптации по ряду функциональных показателей является не наивысшей. Односторонняя тренировка, направленная на развитие того или иного качества двигательной деятельности, дает и более одностороннюю адаптацию, но зато степень этой адаптации нередко оказывается более значительной по сравнению с другими формами тренировки. При выполнении контрольных нормативов на быстроту, силу и выносливость спортсмены, тренировавшиеся разносторонне, а следовательно, обладающие большим числом двигательных навыков и наиболее разносторонне адаптированные к мышечной деятельности, оказались на первом месте по своим спортивным результатам и дали хорошую функциональную реакцию на все три норматива.

Спортсмены, тренировавшиеся на быстроту, дали наилучшую реакцию на спринтерский бег, а по реакции на силовой норматив и кросс заняли второе и третье места. По своим спортивным результатам они заняли второе место. Спортсмены, тренировавшиеся на силу и на выносливость, по спортивным результатам поделили третье и четвертое места. Что же касается реакции организма, то первые дали хорошую реакцию на силовой норматив и спринтерский бег и наихудшую на кросс, а вторые — хорошую реакцию на кросс и наихудшую на спринтерский бег и силовой норматив.

Результаты исследования показали также, что из форм тренировки, направленных на развитие какого-либо одного качества, наиболее разносторонне адаптирует организм тренировка на быстроту, приводящая к развитию не только этого качества, но и создающая функциональные и биохимические предпосылки для развития силы и выносливости. Тренировка на силу, кроме развития этого качества, создает некоторые предпосылки для развития быстроты, но не оказывает существенного положительного влияния на развитие выносливости, и, возможно, даже отрицательно влияет на нее. Наконец, тренировка на выносливость способствует развитию лишь качества выносливости, влияя на организм наиболее односторонне.

Для дальнейшей проверки этих положений были предприняты исследования на студентах спортсменах, тренирующихся в различных видах спорта. Нами были взяты лыжники, тренировка которых характеризуется главным образом развитием выносливости, легкоатлеты — бегуны на короткие и средние дистанции (развитие главным образом быстроты), штангисты и гимнасты, для которых характерны большие силовые напряжения, и баскетболисты, тренировка которых носит разносторонний характер.

¹ В сборе материала принимали участие А. А. Аскназий и М. Р. Майзелис. При проведении работы большую помощь оказали зав. кафедрой физич. воспитания ЛЛТА им. Кирова — С. И. Попов и преподаватели кафедры А. Н. Докучаев, З. И. Надежина, Н. П. Редон, В. К. Скорняков, Т. Д. Соловьев и Е. М. Шлякова, за что коллектив авторов приносит им глубокую благодарность.

МЕТОДИКА

По данным медицинского обследования все студенты были здоровыми, хорошо физически развитыми людьми.

Представители всех видов спорта тренировались в течение учебного года по учебным программам, принятым в их видах спорта, причем были подвергнуты троекратному обследованию — в начале, в середине и в конце тренировочного сезона.

Обследование заключалось в определении реакции пульса, кровяного давления, содержания молочной кислоты в крови (по Баркеру и Саммерсону) и углекислоты в альвеолярном воздухе (по Фридеричиа) перед выполнением и после выполнения стандартных контрольных нормативов, включающих 15-секундный бег на месте в максимальном темпе, 3-минутный бег на месте в умеренном темпе и подтягивание на перекладине.

Кроме того, у представителей каждого вида спорта определялась реакция на специальный норматив в виде прикидки в своем виде (прохождение дистанции для легкоатлетов и лыжников, прикидка в троеборье для штангистов, прикидка в пятиборье для гимнастов и игра для баскетболистов). Наконец, летом представителям всех видов спорта было предложено выполнить контрольные спортивные нормативы — бег на 100 м, бег на 1500 м для мужчин или на 800 м для женщин и подтягивание на перекладине до отказа.

Представители каждого вида спорта были разделены на две группы — новичков и разрядников.

Таким образом, сравнивая, с одной стороны, исходную реакцию на нормативы у новичков и разрядников, а, с другой стороны, изменения этой реакции в процессе тренировки, а также сравнивая результаты выполнения спортивных нормативов в конце сезона, мы могли судить о влиянии тренировки в том или ином виде спорта на развитие основных качеств двигательной деятельности, имея при этом двойную проверку.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Сопоставление реакции на контрольные нормативы у новичков и разрядников. Результаты исследования (табл. 1) показали, что если новички при первом обследовании давали почти одинаковую реакцию на все стандартные нормативы независимо от своего профиля, то у разрядников в этом отношении наблюдалась значительная разница.¹ Наилучшую реакцию на 3-минутный бег давали лыжники и легкоатлеты, наихудшую — штангисты и гимнасты. При этом реакция на 3-минутный бег у штангистов и гимнастов-разрядников была даже хуже, чем у спортсменов-новичков. На силовой норматив штангисты и гимнасты, наоборот, давали наилучшую реакцию, даже несмотря на то, что они выполняли значительно большую работу, чем представители других специальностей. На втором месте оказались легкоатлеты, на третьем лыжники. При 15-секундном беге несколько лучшую реакцию дали легкоатлеты и баскетболисты, а остальные — несколько худшую. Что касается баскетболистов, то они по реакции на нормативы не заняли ни одного первого места, но ни разу не оказались и на последнем месте, давая не лучшую, но всегда хорошую реакцию на все три норматива.

То же самое можно отметить при сопоставлении реакции на нормативы у новичков в начале и в конце сезона. Если в начале сезона, как мы уже указывали, представители всех видов спорта давали практически одинаковую реакцию, то под влиянием специализированной тренировки в том или ином виде спорта характер реакции на различные нормативы изменялся не в одинаковой степени. В результате у представителей различных видов спорта (получивших к этому времени III разряд) обнаружились такие же различия, как у спортсменов-разрядников в начале сезона.

¹ Все количественные данные, приведенные в тексте, статистически достоверны.

Таблица 1

Реакция на выполнение контрольных нормативов у представителей различных видов спорта (по сравнению с уровнем покоя)

Спортивная квалификация	Вид спорта	Лыжники			Легкоатлеты			Штангисты и гимнасты			Баскетболисты		
		изменение пульса (в уд./мин.)	изменение кровяного давления (в мм)	изменение молочной кислоты (в мг%)	изменение пульса (в уд./мин.)	изменение кровяного давления (в мм)	изменение молочной кислоты (в мг%)	изменение пульса (в уд./мин.)	изменение кровяного давления (в мм)	изменение молочной кислоты (в мг%)	изменение пульса (в уд./мин.)	изменение кровяного давления (в мм)	изменение молочной кислоты (в мг%)
Новички в начале сезона	15-секундный бег	+66	$\frac{+28}{-4}$	+45	+78	$\frac{+27}{-6}$	+43	+69	$\frac{+21}{-10}$	+38	+66	$\frac{+25}{+4}$	+39
	3-минутный бег	+72	$\frac{+27}{-4}$	+42	+72	$\frac{+12}{-3}$	+38	+78	$\frac{+24}{-8}$	+48	+66	$\frac{+23}{+4}$	+39
	Подтягивание	+36	$\frac{+10}{-4}$	+35	+48	$\frac{+15}{-11}$	+36	+33	$\frac{+10}{-6}$	+36	+42	$\frac{+18}{-2}$	+28
Новички в конце сезона (при получении III разряда)	15-секундный бег	+66	$\frac{+15}{-7}$	+49	+54	$\frac{+32}{-17}$	+41	+57	$\frac{+20}{-9}$	+41	+48	$\frac{+18}{-4}$	+50
	3-минутный бег	+56	$\frac{+15}{-3}$	+22	+48	$\frac{+28}{-15}$	+27	+70	$\frac{+18}{-5}$	+50	+36	$\frac{+17}{-2}$	+23
	Подтягивание	+36	$\frac{+6}{-3}$	+32	+30	$\frac{+13}{0}$	+22	+33	$\frac{+11}{-5}$	+26	+36	$\frac{+11}{-4}$	+26
Разрядники в начале сезона	15-секундный бег	+66	$\frac{+39}{-4}$	+50	+66	$\frac{+38}{-3}$	+46	+60	$\frac{+23}{-12}$	+51	+60	$\frac{+34}{-9}$	+43
	3-минутный бег	+54	$\frac{+25}{-3}$	+30	+66	$\frac{+30}{-6}$	+29	+78	$\frac{+27}{-12}$	+53	+54	$\frac{+25}{-8}$	+38
	Подтягивание	+36	$\frac{+18}{-7}$	+38	+42	$\frac{+17}{-4}$	+29	+33	$\frac{+11}{-8}$	+24	+36	$\frac{+21}{-17}$	+36

Таким образом, полученные результаты в основном подтвердили то, что было получено в предыдущем исследовании.

2. Изменения реакции на контрольные нормативы в процессе тренировки. Сопоставление спортивных результатов, достигнутых представителями отдельных видов спорта на прикидках в начале и в конце сезона (табл. 2 и 3), показало, что они существенно улучшились. При этом относительное улучшение результатов было большим у спортсменов-новичков. Реакция организма на выполняемые спортивные нагрузки также улучшилась или (у штангистов) не изменилась, что наряду с увеличением спортивных результатов говорит за существенное повышение тренированности.

Исследование динамики реакции на контрольные нормативы в процессе тренировки показало, что у представителей различных видов спорта она носит не одинаковый характер (табл. 4).

Таблица 2

Результаты проведения прикидок у спортсменов-новичков в начале и в конце сезона

Вид спорта	Зачетный норматив	Спортивный результат в начале сезона	Улучшения к концу сезона	Изменение реакции организма к концу сезона по сравнению с началом его			
				частота пульса (уд./мин.)	кровеное давление (в мм рт. ст.)	молочная кислота (в мг%)	углекислота в альвеолярном воздухе (в % от исходного уровня)
Лыжники	5 км.	20 мин. 30 сек.	2 мин. 02 сек.	-30	$\frac{-4}{+0}$	-14	
Легкоатлеты . .	100 м	13 сек.	-0.7 сек.	-30	$\frac{+2}{+6}$	-14	—
Штангисты . . .	Троеборье (прикидка)	203 кг	+46 кг	+6	$\frac{+1}{-2}$	+2	—
Гимнасты	Гимнастическое пятиборье (прикидка)	К концу сезона выступали по III разряду		±0	$\frac{+4}{+1}$	-6	—
Баскетболисты .	Игра	Из 5 игр выиграли одну	Из 5 игр проиграли одну	-12	$\frac{-8}{-3}$	-8	-5

Таблица 3

Результаты проведения прикидки у спортсменов-разрядников в начале и в конце сезона

Вид спорта	Зачетный норматив	Спортивный результат в начале сезона	Улучшения к концу сезона	Изменение реакции организма к концу сезона по сравнению с началом его			
				частота пульса (уд./мин.)	кровеное давление (в мм рт. ст.)	молочная кислота (в мг%)	углекислота в альвеолярном воздухе (в % от исходного уровня)
Лыжники	5 км	18 мин. 0.4 сек.	-56 сек.	-12	$\frac{+2}{+9}$	-7	-16
Легкоатлеты . .	100 м	12.1 сек.	-0.5 сек.	-18	$\frac{+12}{-5}$	-13	-10
Штангисты . . .	Троеборье	270 кг	+10 кг	+6	$\frac{-15}{-7}$	-1	—
Гимнасты	Гимнастическое пятиборье	Выступали по II разряду	Выступали по I разряду	-12	$\frac{-4}{+4}$	-1	—
Баскетболисты .	Игра	Из 10 игр выиграли 3	Из 10 игр выиграли 7	+6	$\frac{+6}{-5}$	-18	-6

Таблица 4

Изменение реакции на выполнение контрольных нормативов в процессе тренировки по различным видам спорта по сравнению с реакцией при первом обследовании спортсменов-разрядников

Вид спорта	15-секундный бег				3-минутный бег				Подтягивание			
	пульс (в уд./мин.)	кровеное давление (в мм)	молочная кислота (в мг ⁰ /о)	СО ₂ в альвеолярном воздухе (в % от исходного уровня)	пульс (в уд./мин.)	кровеное давление (в мм)	молочная кислота (в мг ⁰ /о)	СО ₂ в альвеолярном воздухе (в % от исходного уровня)	пульс (в уд./мин.)	кровеное давление (в мм)	молочная кислота (в мг ⁰ /о)	СО ₂ в альвеолярном воздухе (в % от исходного уровня)
Лыжники . (16 чел.) .	0	$\frac{+21}{+4}$	+10	+2	-30	$\frac{-10}{-1}$	-12	-6	-6	$\frac{-7}{+7}$	-1	0
Легкоатлеты (12 чел.)	-12	$\frac{-7}{-19}$	-16	-5	-24	$\frac{-4}{-5}$	-7	-2	-18	$\frac{-6}{-1}$	-7	+1
Штангисты (7 чел.) . .	0	$\frac{-9}{+12}$	-3	-5	+6	$\frac{-4}{-3}$	+4	+4	-6	$\frac{-11}{+3}$	-2	+3
Гимнасты (6 чел.) . .	-6	$\frac{-1}{+4}$	0	+4	0	$\frac{-17}{+12}$	-12	-8	-12	$\frac{-1}{0}$	-4	+3
Баскетболисты (16 чел.) . . .	-12	$\frac{-9}{-1}$	+1	+7	-12	$\frac{+3}{+5}$	-12	-8	-12	$\frac{-8}{0}$	-4	+2

Примечание. Так как изменения реакции на контрольные нормативы у спортсменов-новичков принципиально не отличаются от того, что наблюдается у спортсменов-разрядников, мы приводим подробные цифровые данные только в отношении последних.

Прежде всего, обращает внимание, что у лыжников, и в несколько меньшей степени у легкоатлетов и баскетболистов, значительно улучшается реакция на 3-минутный бег, что выражается как в уменьшении гемодинамических сдвигов, так и в степени повышения молочной кислоты в крови и изменения содержания углекислоты в альвеолярном воздухе. Гимнасты дают некоторое улучшение, но не столь четкое, как представители лыжного спорта, легкой атлетики и спортивных игр. Что же касается штангистов, то у них улучшения реакции на 3-минутный бег в процессе тренировки не наблюдается.

Реакция на 15-секундный бег в максимальном темпе в наибольшей степени улучшается у легкоатлетов, причём выполнение этого норматива у спортсменов-разрядников в конце сезона сопровождается меньшим увеличением молочной кислоты в крови, чем в начале сезона. В соответствии с этим у них при 15-секундном беге в конце сезона наблюдаются и более благоприятные изменения содержания углекислоты в альвеолярном воздухе. При этом, легкоатлеты дают, как правило, наибольший темп бега по сравнению с представителями других видов спорта. Из числа последних лыжники вообще не дали улучшения реакции на 15-секундный бег, а гимнасты, штангисты и баскетболисты показали улучшение реакции, но в меньшей степени, чем легкоатлеты. При этом у гимнастов, штангистов, баскетболистов и лыжников-новичков, а также у лыжников-разрядников 15-секундный бег в конце сезона сопровождался большим повышением молочной кислоты в крови, чем в начале сезона, и менее благоприятными

по сравнению с легкоатлетами изменениями содержания углекислоты в альвеолярном воздухе.

В предыдущих исследованиях (Яковлев, 1954, 1955, 1956; Аскназий и др., 1958) было высказано предположение и представлены некоторые экспериментальные данные в пользу того, что с увеличением тренированности выполнение упражнений максимальной интенсивности сначала сопровождается более значительным, а затем меньшим, чем в начале тренировки, повышением содержания молочной кислоты в крови вследствие увеличения возможностей анаэробного ресинтеза АТФ в мышцах, сначала за счет гликолитического фосфорилирования, а затем за счет переэстерификации с фосфокреатином.

Полученные данные показывают, что последнее имеет место только у спринтеров-разрядников, у которых качество быстроты развито наиболее значительно. У легкоатлетов-новичков, а также у представителей других видов спорта (новичков и разрядников) 15-секундный бег в максимальном темпе в конце тренировочного сезона приводил к такому же или даже к большему увеличению содержания молочной кислоты в крови, чем в начале его. Следовательно, у этих групп спортсменов увеличение темпа бега в конце сезона сопровождалось большим усилением гликолиза или такой же интенсивностью его, как и в начале сезона.

Реакция на силовой норматив у представителей различных видов спорта в процессе тренировки изменяется примерно так же, как и реакция на скоростной бег, с той лишь разницей, что на первом месте оказались легкоатлеты (разрядники и новички) и баскетболисты-разрядники, на втором — штангисты и гимнасты, хотя они выполняли значительно большую работу, чем все остальные (табл. 5). Можно думать, что если бы они выполняли такой же объем работы, как легкоатлеты и баскетболисты, то реакция организма на работу была бы у них не хуже, чем у легкоатлетов. Последнее место по реакции на силовой норматив заняли лыжники.

Таблица 5

Результаты выполнения контрольных нормативов студентами Лесотехнической академии

Нормативы	Вид спорта				
	лыжники	спринтеры	штангисты	гимнасты	баскетболисты
Бег на 100 м	14.3 сек.	12.8 сек.	13.8 сек.	13.6 сек.	13.8 сек.
Бег на 1500 м	5 мин. 13.8 сек.	5 мин. 19.4 сек.	6 мин. 33.6 сек.	5 мин. 49.7 сек.	5 мин. 35.0 сек.
Подтягивания на перекладине до отказа (число раз) .	7	8	12	10	8

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные не только полностью подтвердили результаты предыдущего исследования о влиянии различной направленности тренировки на характер адаптации организма (Аскназий и др., 1958), но и существенно дополнили их. Они показали, что в процессе тренировки раньше всего происходит адаптация к работе на выносливость. Улучшение гемодинамических показателей при 3-минутном беге, равным образом как и увеличение возможностей дыхательного, аэробного энергетического обеспечения работы, наблюдается уже в середине тренировочного сезона. Од-

нако односторонняя силовая тренировка не оказывает в этом плане положительного влияния и даже в ряде случаев приводит к ухудшению реакции на 3-минутный бег. Увеличение силовых данных, если судить по количеству выполняемой работы (число подтягиваний до отказа), происходит тоже сравнительно быстро. Число подтягиваний более значительно возрастает также в первой половине тренировочного сезона.

Что же касается увеличения возможностей анаэробного энергетического обеспечения работы, то оно достигается в последнюю очередь, причем сначала за счет усиления гликолиза, а затем (и, как правило, только при тренировке на быстроту) за счет фосфокреатининового механизма.

В заключение представляет интерес привести результаты проведения контрольных нормативов (без определения реакции организма на них) в конце сезона.

Как видно из табл. 5, при беге на 100 м первое место заняли спринтеры, а последнее — лыжники. При беге на 1500 м первое место заняли лыжники, а последнее штангисты. При выполнении силовых нормативов первое место заняли гимнасты и штангисты, а последнее — лыжники. Что касается баскетболистов, то хотя они не заняли первого места ни по одному из нормативов, но зато они ни по одному из них не оказались на последнем месте.

Следует отметить, что к таким же результатам пришел и С. В. Ашмарин с сотрудниками (1958), проводивший аналогичные наблюдения среди лучших спортсменов Ленинграда.

Сопоставление этих данных с описанными выше результатами исследования реакции организма спортсменов при выполнении стандартных нормативов показывает (в полном согласии с результатами предыдущих исследований), что тренировка, преимущественно направленная на развитие выносливости, способствует преимущественно развитию этого качества, очень мало влияя на развитие быстроты и силы. Тренировка на силу, способствуя наиболее значительному развитию этого качества, создает некоторые предпосылки и для развития качества быстроты, но отрицательно сказывается на развитии выносливости. Это сказывается тем больше, чем выше квалификация спортсменов. Так, находившиеся под наблюдением С. В. Каледина лучшие штангисты и гимнасты Ленинграда при беге на 1500 м показали (в среднем) худшее время, чем исследованные нами студенты Лесотехнической академии, занимающиеся теми же видами спорта.

Тренировка, преимущественно направленная на развитие быстроты, кроме наиболее значительного развития этого качества, создает предпосылки и для развития силы и выносливости.

Тренировка баскетболистов, являющаяся наиболее разносторонней, по нашим данным, способствует в равной мере развитию всех основных качеств, но каждого из них в меньшей степени, чем при специальной направленности тренировки на развитие того или иного из них.

ЛИТЕРАТУРА

- Аскназий А. А., Н. П. Еременко, Л. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, М. Р. Майзелс, Н. К. Попова, Н. И. Тавастшерна и Н. Н. Яковлев, Теор. и практ. физ. культ., 21, 835, 1958.
 Ашмарин Б. А., С. В. Каледин, Е. И. Кудрявцев и М. С. Лукин, Теор. и практ. физ. культ., 21, 829, 1958.
 Яковлев Н. Н., сб. «Вопросы биохимии мышца», Изд. АН УССР, 1954; Вопр. мед. химии, 1, 399, 1955; Теор. и практ. физ. культ., 19, 520, 1956.

IMPROVEMENT IN STRENGTH, SPEED AND ENDURANCE GAINED BY TRAINING FOR VARIOUS KINDS OF SPORTS

By *N. N. Yakovlev, N. P. Yermenko, A. G. Leshkevitch*
A. F. Makarova and N. K. Popova

From the department of physiology and biochemistry, Research Institute for
Physical Culture, Leningrag.

Observations have been retorded in the course of training for ski, track-and-field, weight-lifting, gymnastics and basketball. When the aim of training is to develop versatility of performance (basketball), all-round functional and biochemical adaptation may develop, although the highest degree of adaptation can never be attained. If training is designed to develop endurance (ski), speed (track-and-field), or strengh (weight lifting), the scope of adaptation proves to be limited although higher scores may be reached. Endurance may be trained successfully, with no apparent progress in speed or strength. On the other hand, successful training for strength, favours the development of speed, while it prove to be detrimental to the development of endurance for continuous exercise. Successful training for speer involves the development of staying speed, favouring the achievement of power and endurance as well.

О ПАРАДОКСАЛЬНОМ ХАРАКТЕРЕ ДЕЙСТВИЯ БРОМА И КОФЕИНА ПРИ ПРОИЗВОЛЬНЫХ ДВИГАТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЯХ

М. Ф. Пономарев

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

I. При исследовании реакции на движущийся раздражитель (так называемой «реакции на движущийся объект», или, сокращенно, РДО), был получен неожиданный результат (Пономарев, 1958а и б). Те факторы, которые считаются сдвигающими баланс нервных процессов в коре головного мозга в сторону преобладания возбудительного процесса над тормозным (кофеин, умеренная физическая нагрузка, психогенное возбуждение), вызывали у испытуемых по преимуществу запаздывающие реакции; те агенты, которые ведут к относительному превалированию торможения (бром, утомление, психогенное угнетение), вызывали тенденцию к преждевременным реакциям в опыте. Этот результат казался нам вначале противоречащим укоренившемуся представлению, априорно связывающему преждевременность в реагировании с возбуждением, а запаздывание — с торможением.

Особенно наглядно «парадоксальное» действие возбуждающих агентов проявлялось у тех лиц, у которых до начала воздействия этих агентов определялась тенденция к преждевременным реакциям; действие же тормозных факторов было особенно выражено у лиц с исходной тенденцией к запаздывающим реакциям. Так, из 25 человек, имевших тенденцию к преждевременным реакциям или по крайней мере к одинаковому количеству преждевременных и запаздывающих реакций в опыте, натриобензойный кофеин в дозе 0.015 г вызвал у 21 человека сдвиг в сторону запаздывания и ни у одного человека не вызвал сдвига в сторону еще большей преждевременности. Из 18 человек с запаздывающей тенденцией реагирования или, по крайней мере без четкой тенденции к преждевременности реагирования бромистый натр в дозе 0.6 г вызвал у 15 человек сдвиг в сторону преждевременности, не вызвав ни у одного человека сдвига в сторону еще большего запаздывания.

Аналогичный результат был получен нами (Пономарев, 1958а) и при исследовании «реакции на время», т. е. двигательного условного рефлекса на определенную длительность звука, являющуюся компонентом того синтетического раздражителя, каким служит движущаяся стрелка в наших опытах (ибо движение стрелки сопровождается шумом работающего электросекундомера).

Несмотря на некоторое различие между результатами при исследовании РДО и при исследовании «реакции на время», заключающееся в более преждевременном характере реагирования у испытуемых в последнем случае (тенденция реагирования в исходном опыте в реакции на время была преждевременной у 20 испытуемых из группы в количестве

23 человек), характер воздействия возбуждающих и тормозящих агентов был тот же — «парадоксальный». После приема упомянутой дозы кофеина у 11 человек из 15 реагирование стало менее преждевременным, а у 4 человек оно даже стало запаздывающим.

Наоборот, из 15 человек, принимавших бром, последний у 13 вызвал еще большую преждевременность и только у 2 человек (с резко преждевременной исходной тенденцией) он вызвал меньшую, а не большую преждевременность в реагировании. Физическая нагрузка в виде борьбы перед опытом или психогенное возбуждение воздействовали так же, как кофеин, вызывая уменьшение преждевременности или увеличение запаздывания, психогенное угнетение воздействовало на тенденцию реагирования подобно бром.

Таким образом, можно утверждать, что при исследовании и реакции на движущийся раздражитель, являющийся пространственно-временным условным рефлексом, и реакции на время, являющийся условным двигательным рефлексом на «чистое» время (длительность), сдвиг баланса нервных процессов в коре головного мозга в сторону возбуждения сопровождается сдвигом тенденции реагирования в сторону запаздывания, а превалирование торможения выражается в преждевременности реагирования.

Как понимать полученные факты и почему они противоречат данным других авторов? Так, О. П. Болотина (1952, 1953), исследовавшая условный двигательный рефлекс на время у собак и обезьян, констатировала преждевременные, межсигнальные реакции после дачи кофеина, т. е. при относительном превалировании возбуждательного процесса над тормозным, и запаздывающие реакции (затяжные нажимы, выпадение отдельных реакций), если имело место преобладание тормозного процесса, например после брома. Преждевременность в проявлении условного рефлекса на время у животных при отставании тормозного процесса от возбуждательного отмечали также М. М. Стукова (1914), Л. Г. Воронин (1951), Н. Г. Иванова (1956), А. М. Кочигина (1958), Г. И. Ширкова (1958). Д. Г. Элькин (1948) объясняет преждевременную реакцию на время, получавшуюся в его опытах на кошках под влиянием эмоционального их возбуждения, подкожного впрыскивания им адреналина или умеренного голодания, не изменениями возбуждительно-тормозного баланса в коре головного мозга кошек, а «ускорением органического ритма», воздействием на подкорковые центры. С. А. Косилов, И. А. Ломов и Ю. В. Мойкин (1955), исследовавшие двигательную ритмическую реакцию у человека, также установили по импульсации мышц, что преждевременные реакции — это результат прерывания возбуждательного процесса, постепенно концентрирующегося.

Мы предположили, что противоречие между данными нашими и перечисленных авторов объясняется произвольностью исследовавшейся нами двигательной реакции на время (и реакции на движущийся объект), зависимостью в виде обратной связи характера реакции на время от характера восприятия времени. Для проверки этого предположения в методику исследования реакции на время было внесено усовершенствование, позволявшее исследовать одновременно не только точность реакции, но и оценку этой точности самим испытуемым (Пономарев, 1958а).

Оказалось, что знак ошибки восприятия — речь идет об ошибке оценки точности реакции — чуть ли не в каждой отдельной реакции (исключение — 13.7%) — обратный по отношению к знаку точности самой реакции: переоценка, «замедление времени» в восприятии (+) соответствует преждевременной реакции (—), а недооценка субъективное «убыстрение времени» (—) соответствует запаздывающей реакции (+). Иначе говоря, тенденция к запаздыванию в реагировании на время сопровождается тенденцией к убыстрению времени в восприятии, преждевременность же в реагировании связана с замедлением времени в восприятии. Иначе говоря, — имеется обратная связь между оценкой времени в восприятии и в воспроизведении (отмеривании): недооценке времени в восприятии соответствует переоценке его в воспроизведении, а переоценке времени в вос-

приятии соответствует его недооценка в воспроизведении, т. е. преждевременность в реакции. Человек потому и запаздывает в реакции на время (и в РДО, в которую входит как компонент реакции на время), что он его недооценивает: когда секунда объективно уже пройдет, субъективно для испытуемого она еще не прошла, и он ждет, «когда она пройдет», и потому запаздывает.

Действительно, как показали дальнейшие опыты (Пономарев, 1958а), все факторы (кофеин, бром, физическая нагрузка и др.), вызывавшие сдвиг тенденции в реакции на время в сторону преобладания минусовых или плюсовых реакций, одновременно вызывали обратный по знаку сдвиг тенденции в оценке точности этой реакции на время, т. е. в восприятии времени.

Эти данные позволили подойти к физиологическому объяснению первого «парадокса реагирования» и к развенчанию его парадоксальности. Нет возбуждения или торможения «вообще коры головного мозга». Нет превалирования возбудительного процесса над тормозным (или наоборот) «вообще в коре головного мозга». Есть возбуждение или превалирование возбудительного процесса в одних пунктах или системах коры и одновременное торможение или превалирование тормозного процесса в других пунктах или системах. Кора, благодаря процессам концентрации и индукции, представляет собою в каждый данный момент времени динамическую функциональную мозаику очагов возбуждения и торможения. В частности, у человека индукционными отношениями могут быть связаны между собою вторая и первая сигнальные системы. «У человека вторая сигнальная система действует на первую сигнальную систему и на подкорку на два лада: во-первых, своим торможением, которое у нее так развито и которое отсутствует в подкорке (и которое меньше развито, надо думать, в первой сигнальной системе); во-вторых, она действует и своей положительной деятельностью — законом индукции. Раз у нас деятельность сосредоточена в словесном отделе, во второй сигнальной системе, то ее индукция должна действовать на первую сигнальную систему и на подкормку. Подобных отношений у животного быть не может».¹

Реакцию на время (отмеривание времени) в условиях наших опытов осуществляет у человека первая сигнальная система, слуховой и двигательный анализаторы. Оценка точности реакции на время (восприятие времени) осуществляется второй сигнальной системой. Одновременная индукция и связывает между собой пункты замыкания двигательного условного рефлекса на время и рефлекса оценки времени, т. е. второсигнальной проекции реакции на время (оба эти рефлекса вырабатываются и подкрепляются одновременно). Всякое возбуждение в сфере второй сигнальной системы, в частности, в пункте замыкания рефлекса оценки времени, приводит к недооценке, ускорению времени в восприятии (благодаря, вероятно, усилению интенсивности и ускорению метаболических процессов в соответствующих «второсигнальных» клетках) и одновременно тормозит реакцию на время и ведет к запаздывающему реагированию. Торможение во второй сигнальной системе, вызывая замедление времени в восприятии, ведет к преждевременному реагированию, к «высвобождению» первосигнального рефлекса на время. Для животных восприятие времени и реакция на время совпадают в условном рефлексе на время — первосигнальном, ввиду отсутствия у них второй сигнальной системы, — именно поэтому у животных и существует лишь прямая зависимость: кофеин, усиливая возбудительный процесс, вызывает преждевременные реакции на время, а бром, усиливая внутреннее торможение, вызывает запаздывание. У человека кофеин, бром и другие агенты воздействуют

¹ Павловские среды, 3, 1949, стр. 9.

в первую очередь на клетки самой молодой в эволюционном отношении части коры — второй сигнальной системы, которая опосредствует воздействие на первосигнальную реакцию на время и обуславливает обратное действие этих агентов на последнюю.

Механизм произвольности реакции на время и заключается в данном случае в участии второй сигнальной системы, в зависимости реакции на время от восприятия времени. Потому и получен был противоположный результат в работе Косилова, Ломова, и Мойкина, что они исследовали у человека не произвольную, а автоматизированную, ритмическую реакцию на время, «ускользнувшую» (Иванов-Смоленский) от влияния второй сигнальной системы. Еще В. М. Бехтерев (1908), исследовавший «репродуктивные» движения при реакциях на ритмический раздражитель, указывал, что отвлечение внимания испытуемых каким-либо побочным заданием способствует увеличению числа репродуктивных движений после прекращения подачи ритмического раздражителя, т. е. способствует выявлению рефлекса на время, подавляемого торможением со стороны второй сигнальной системы. Аврамов (Awramoff, 1903) также отмечал, что при ритмических реакциях не наблюдается волевого акта, движения становятся автоматическими, рефлекторноподобными. М. А. Алексеев (1955) прямо рассматривает двигательную ритмическую реакцию на время, как первосигнальную. Г. П. Зеленый и Б. Н. Кадыков (1937) отметили, что исчезнувшие было «акцессорные» (репродуктивные) движения вновь появились при слабом хлороформном наркозе (по нашему представлению, — ослабившем тормозящее влияние второй сигнальной системы на первую).

С точки зрения изложенного находит объяснение и следующий факт: известно, что сильный свет, звук или боль вызывают возбуждение, но тем не менее приводят к переоценке, замедлению времени в восприятии (кажется, что боль длится очень долго) и соответственно к преждевременной реакции. Сильное возбуждение в этом случае захватывает подкорку и первую сигнальную систему, а вторая сигнальная система по индукции будет заторможена.

После всего сказанного становится очевидным, что полученный нами «парадокс реагирования», заключающийся в запаздывании во времени при возбуждении и в преждевременности при торможении, потому и кажется парадоксом, что мы, под влиянием авторов, исследовавших двигательные условные рефлексy на время в основном на животных (а если на людях — то произвольные реакции в условиях ритмического стереотипа), привыкли к противоположным результатам,¹ считая только их «законными» и забывая павловское предостережение о большой осторожности, с которой нужно переносить на человека данные, добытые на животных.

II. Исследуя модифицированную простую двигательную реакцию с применением предварительной инструкции, мы также обнаружили (Пономарев, 1958а и в) неожиданный факт — второй «парадокс реагирования» у человека. Оказалось, что латентный период «простой психической реакции», являющейся не чем иным, как двигательным условным рефлексом, укорачивается под влиянием брома, т. е. становится тем короче, чем сильнее у человека тормозной процесс, и удлиняется после приема кофеина, т. е. делается тем длиннее, чем больше у человека превалирует возбуждение.

¹ Подтверждение наших данных можно увидеть в работе Ю. П. Фролова и А. Ю. Изергиной (1936), где исследовался, в сущности, произвольный рефлекс на скорость (время); в состоянии торможения испытуемые вращали рукоятку кимографа с большей скоростью по сравнению с заданной, опережая заданную скорость, переоценивая время, а в состоянии возбуждения они замедляли скорость вращения, недооценивая время.

Опыты с кофеином и бромом показали следующее. У 9 человек из 12 после приема брома время латентного компонента оказалось укороченным и только у 1 — удлинненным (именно у того, у которого до опыта с бромом этот компонент был намного короче моторного и у которого по поведению во время опыта можно было предполагать превалирование тормозного процесса). После же приема кофеина у 10 человек из 16 время латентного компонента оказалось удлинненным и только у 1 — несколько укороченным (у которого и до приема кофеина латентный компонент был большим по величине и у которого по поведению можно было предполагать относительную слабость тормозного процесса). Величина моторного компонента изменялась от кофеина и брома, в общем, в обратном направлении.

Как же объяснить этот второй парадокс, т. е. тот факт, что латентный компонент нашей реакции, он же — время классической «простой психической реакции», он же — латентный период двигательного условного рефлекса на внезапно появляющийся раздражитель, — укорачивается в зависимости от усиления не возбудительного процесса, а тормозного, усиление же возбудительного процесса удлиняет его? Ведь после многочисленных работ павловских лабораторий не только на животных, но и на человеке обратный по отношению к нашему факту уменьшения величины латентного периода условного рефлекса от степени возбудимости или силы возбуждающего процесса стал, казалось бы, неоспоримым.

Объяснение здесь может быть дано то же, что и в случае первого «парадокса реагирования». Простая двигательная реакция с предварительной инструкцией является произвольного вида реакцией. Выполняется она при самом активном участии второй сигнальной системы. Помимо пункта замыкания условного рефлекса (свет — движение) в первой сигнальной системе, есть пункт замыкания условного рефлекса между словами «свет» и «движение» во второй сигнальной системе. Этот последний рефлекс образован первично путем предварительной инструкции. Между этими двумя пунктами существуют, кроме явления элективной иррадиации, индукционные отношения. Кофеин и бром у человека, могут воздействовать на пункт коры, относящийся ко второй сигнальной системе — самой реактивной части коры, и по механизму одновременной индукции оказывать обратное воздействие на пункт, относящийся к первой сигнальной системе. Всякое второсигнальное возбуждение, проявляющееся в поведении и оцениваемое нами как «возбуждение вообще», тормозит простую реакцию, и мы получаем «парадокс». Бром, усиливая торможение во второсигнальном пункте, по индукции вызывает повышение возбудимости в первосигнальном и обуславливает укорочение латентного периода реакции. Если же у человека исследовать не произвольную реакцию с предварительной инструкцией, а например, реакцию с речевым подкреплением или вегетативный условный рефлекс, то никакого парадокса мы не получим, а получим «законный», как у животных, результат.

Мы находим косвенное подтверждение своим данным у тех авторов, которые отмечают «нелогичность» действия кофеина на латентный период простой реакции. Так, Р. Вудвортс (1950) в своей книге пишет: «Кофеин, ускоряющий чисто двигательную деятельность, мало влияет на время реакции» и делает предположение: «Воздействие медикаментов на время реакции невелико, если употребляются нормальные дозы». В другой обзорной работе Тейхнера (Teichner, 1954) упоминаются исследования Хаука (Hawk, 1929) и Гиллиланда и Нелсона (Gilliland a. Nelson, 1939), которые, как и мы, установили удлинение времени реакции при употреблении кофеина, а также исследование Торнтона и др., отмечающих отсутствие эффекта (Thornton, Holck a. Smith, 1939).

Не противоречат нашей концепции и данные всех тех авторов, которые прямо или косвенно устанавливали подчинение величины латентного

периода простой реакции закону силы (факты укорочения времени реакции при увеличении количества возбуждаемых рецепторов, при увеличении интенсивности стимула одного и того же вида, факт более короткого времени реакции в ответ на те стимулы разного вида, энергия которых относительно более велика). Перечисленные в скобках факты устанавливают прямую зависимость между силой раздражения, величиной возбуждения и степенью укорочения времени реакции. Но здесь речь идет о силе непосредственного раздражителя, возбуждимость увеличивается в пункте замыкания непосредственного, первосигнального условного рефлекса, а не в пункте замыкания речевого рефлекса, и именно это приводит к укорочению латентного периода.

III. Итак, оба «парадокса реагирования» объясняются произвольностью двигательных реакций у человека, опосредствующим участием в них второй сигнальной системы. Более того, оба «парадокса» настолько логически связаны друг с другом, что из установления одного из них с необходимостью вытекает другой. Иначе говоря, соотношение величин латентного и моторного компонентов в простой реакции тесно связано с тенденцией к преждевременному или запаздывающему реагированию в реакции на движущийся объект. Эта связь берет начало из связи самих механизмов обеих реакций — реакции на «простой», внезапно появляющийся раздражитель и реакции на движущийся, заранее появляющийся в поле зрения раздражитель.

Простая реакция легко может превращаться в реакцию на движущийся раздражитель. Если испытуемый, ожидая внезапного появления раздражителя при выполнении простой реакции, будет видеть «предварительные» движения экспериментатора, связанные с подачей раздражителя, или даже слышать их, то он будет реагировать, в сущности, по типу не простой реакции, а реакции на движущийся объект, и тогда могут иметь место реакции не только мгновенные, но даже опережающие появление раздражителя, т. е. преждевременные реакции. Преждевременные и мгновенные реакции могут иметь место и в том случае, если между предварительным сигналом «внимание» и подачей раздражителя выдерживать одинаковые временные интервалы (реакция на время). С другой стороны, и реакция на движущийся раздражитель может превращаться в простую реакцию в том случае, когда движение стрелки в каком-то пункте (в какой-то момент) сопровождается, например, мгновенным звуковым сигналом, и надо определить, на какой цифре, при каком положении стрелки этот сигнал прозвучал (так называемые «компликационные опыты» В. Вундта). Собственно, методика исследования простой психической реакции и родилась из реакции на движущийся объект. В 1858 г. американский астроном Митчелл сконструировал такой аппарат, где раздражитель — «искусственная звезда» — при своем переходе визирной линии производил мгновенное зрительное или слуховое раздражение, на которое должен был реагировать испытуемый или тренирующийся астроном (Вудвортс, 1950).

Для того, чтобы останавливать движущуюся стрелку электросекундомера точно на цифре 0, испытуемый должен начинать свое движение (нажатие на ключ) в тот момент или при том положении движущейся стрелки, или при таком упреждении, которое по величине времени равно длительности его движения (нажатия на ключ), а по величине пространства равно пути стрелки, проходимому ею за время нажатия испытуемым на ключ. Чем больше у испытуемого время движения, тем дальше от 0 находится эта точка упреждения. И вот, если чем-нибудь, например дачей брома, укоротить у испытуемого время латентного компонента реакции (грубо говоря, время восприятия), то, поскольку он реагирует на положение стрелки в точке упреждения по типу простой реакции, в реакции на дви-

жущийся объект у него определится тенденция к преждевременности реагирования. Если же латентный (грубо говоря, сенсорный) период его простой реакции удлинится, например после приема кофеина, то в РДО выявится запаздывание. (Так, ленинское положение о движении, как единстве непрерывности времени и пространства и прерывности времени и пространства, оправдывается и в отражении восприятия движения, где мы также видим единство прерывности и непрерывности).

Следовательно, если у человека в сфере второй сигнальной системы имеется типологическое и функциональное преобладание возбудительного процесса над тормозным и если у него в одном и том же опыте чередовать исследование простой реакции с РДО, то у него выявится и тенденция к запаздывающим реакциям, и тенденция к более короткому моторному компоненту по сравнению с латентным; в случае превалирования возбуждения в первой сигнальной системе в таком опыте выявилась бы и тенденция к преждевременным реакциям, и тенденция к более короткому латентному компоненту по сравнению с моторным. Надо полагать, что будущие опыты подтвердят это.

ВЫВОДЫ

1. У человека факторы, усиливающие возбудительный процесс, в частности кофеин, в реакции на движущийся раздражитель и в реакции на время вызывает запаздывание, а факторы, усиливающие тормозной процесс, в частности бром, вызывают преждевременность.

2. Латентный период простой двигательной реакции укорачивается под влиянием факторов, считающихся усиливающими тормозной процесс, и удлиняется под влиянием факторов, усиливающих процесс возбудительный.

3. Оба эти факта, противоречащие зависимостям, найденным у животных, можно объяснить произвольностью названных двигательных реакций у человека, индукционными отношениями, существующими обычно между второй и первой сигнальными системами, воздействием любых агентов в первую очередь на вторую сигнальную систему, индукционно опосредствующую воздействие на целостную реакцию.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев М. А., Тр. Инст. высш. нервн. деят., 1, М., 1955.
 Бехтерев В. М., Обзор. психиатр., невролог. и экспер. психолог., № 7, 1908.
 Болотина О. П., Тр. Инстит. физиолог. им. И. П. Павлова, 1, Л., 1952; 2, Л., 1953.
 Воронин Л. Г., Журн. высш. нервн. деят., 1, в. 2, 1951.
 Вудвортс Р. Эксперим. психология. М., 322, 1950.
 Зеленый Г. П. и Б. Н. Кадьков, сб. «Проблемы моторики в невролог. и психиатр.», Харьков, 1937.
 Иванова Н. Г., Тр. Инстит. высш. нервн. деят., 2, М., 1956.
 Косилов С. А., И. А. Ломов и Ю. В. Мойкин, Журн. высш. нервн. деят., 5, в. 5, 1955.
 Кочигина А. М., Журн. высш. нервн. деят., 8, в. 2, 1958.
 Пономарев М. Ф. Экспериментальное исследование некоторых видов двигательных реакций и их значения для профессиональной деятельности. Дисс. Изд. ЛГУ им. А. А. Жданова, 1958а; Физиолог. журн. СССР, 44, в. 2, 1958б; Восемнадцатое Совещ. по проблемам высш. нервн. деят., тез. и реф. докладов, в. 3, 78, Л., 1958в; Тр. Инстит. им. В. М. Бехтерева, 18, 69, Л., 1959; Вопросы психолог., № 1, 93, 1959; Тез. докл. на I съезде Общества психолог., в. 3, 117, М., 1959.
 Стукова М. М. Дальнейшие материалы к физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез. Дисс. СПб., 1914.
 Фролов Ю. П. и А. Ю. Изергина, Арх. биол. наук, 42, в. 1—2, 1936.
 Широкова Г. И., Бюлл. экспер. биол. и мед., 45, в. 4, 24, 1958.
 Элькин Д. Г., сб. «Исследования по психол. восприятия», 307, М.—Л., 1948.

- Awramoff D., Philos. Studien, 18, Leipzig, 515, 1903.
 Gilliland A. K. a. D. Nelson, Journ. genet. Psychol., 21, 1939.
 Hawk P. B., Amer. Journ. Physiol., 90, 1929.
 Teichner W. H., Psychol. Bulletin, 51, No. 2, March, 1954.
 Thornton G. R., H. G. O. Holck a. E. X. Smith, Journ. abnorm. soc. Psychol., 34, 1939.

Поступило 14 VII 1958

PARADOXICAL EFFECTS OF BROMIDE AND CAFFEINE ON VOLUNTARY MOTOR REACTIONS

By *M. F. Ponomarev*

From the W. M. Bekhterev Psychoneurological Institute, Leningrad

In human subjects, certain reactions are delayed under the effect of agents generally supporting the excitatory process, as caffeine, while under the effect of agents, supporting inhibitory processes, as bromide, premature responses may be evoked. These paradoxical reaction patterns are assumed to depend on the voluntary nature of motor responses investigated in human subjects and on the effects of induction between second and first signalling systems.

ОБ ИЗВРАЩЕНИИ БЕЗУСЛОВНЫХ ЛЕЙКОЦИТАРНЫХ РЕАКЦИЙ ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ НЕВРОЗЕ У ИНТАКТНЫХ И БЕСПОЛУШАРНЫХ КРОЛИКОВ

П. В. Симонов

Кафедра нормальной физиологии Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова

В последние годы нами проводится систематическое исследование безусловных лейкоцитарных реакций (ЛР) в ответ на введение больших и малых доз нуклеиновокислого натрия (НКН) при лучевой болезни и экспериментальном неврозе у кроликов.

МЕТОДИКА

При экспериментальном неврозе ЛР изучались у 13 интактных, 7 бесполушарных и 19 здоровых контрольных кроликов. Изменения ЛР при экспериментальном неврозе мы могли сопоставить также с извращением ЛР при лучевой болезни у 14 интактных и 8 бесполушарных животных. Кроме того, ЛР исследовались на 10 кроликах с экстирпацией больших полушарий головного мозга, из которых 5 перенесли ранее лучевую болезнь, а 5 — экспериментальный невроз.

Лейкоцитарные реакции. 5%-й раствор НКН вводился кроликам под кожу спины. Кровь из ушной вены брали непосредственно перед введением НКН, через 1.3 и 6 часов после инъекции, а также на другой день. Перерыв между инъекциями данному кролику составлял, как правило, 1—3 дня. Если количество лейкоцитов через 1.3 и 6 часов после введения НКН хотя бы один раз превышало исходный уровень, реакция считалась положительной. Если при всех трех исследованиях количество лейкоцитов оказывалось ниже исходного уровня, реакция оценивалась как тормозная. Колебания числа лейкоцитов меньше 1000 не учитывались. За величину реакции была принята разница между максимальным увеличением или уменьшением числа лейкоцитов после введения НКН и исходным количеством лейкоцитов в 1 мм^3 крови.

Поскольку лейкоцитарная реакция на введение НКН реализуется на протяжении нескольких часов, мы вынуждены сопоставлять реакции ближайших, но различных опытных дней. Естественно, что подобный методический принцип существенно отличается от обычного тестирования реакции (мышечной или секреторной) раздражителями различной силы в продолжение одного и того же опытного дня. Например, сопоставляя ЛР на малую дозу НКН с реакцией на большую дозу, введенную за 2 дня до малой, мы можем получить парадоксальные отношения, а сопоставляя ту же реакцию с ЛР на большую дозу НКН, введенную двумя днями позже, мы наблюдаем правильные силовые отношения. Отдавая себе отчет в относительности наших суждений о «силовых отношениях» между медленно разворачивающимися лейкоцитарными реакциями, мы, вместе с тем, настаиваем на закономерной последовательности изменений состояния реагирующего субстрата, что и позволяет нам говорить о стадийном (а не

случайном, хаотическом) извращении лейкоцитарных реакций при лучевой болезни и экспериментальном неврозе у кроликов.

Облучение. Кролики облучались на аппарате РУМ-3 при следующих условиях: 180 кв, 15 ма, F 50 см, Cu 0.5+1 Al, 20.3 р./мин.

Декортикация. Двустороннее удаление коры больших полушарий головного мозга производилось одновременно. Последующее макроскопическое и гистологическое исследование мозга показало, что удаление вещества больших полушарий было достаточно полным (уцелели только передние полюса лобных долей и слой белого вещества над corpus callosum). Подкорковые образования, как правило, не повреждались. Декортицированные кролики, оправившиеся от последствий операционной травмы, облучались или подвергались «сшибкам» через 2 недели после операции. У контрольных животных мы производили трепанацию черепа с разрезом твердой мозговой оболочки и последующим наложением швов.

Экспериментальный невроз. Функциональную патологию высших отделов головного мозга мы получали путем 4—6-кратного (в течение 2 дней, по 2—3 раза в день) столкновения оборонительного и пищевого безусловных рефлексов. Методика «сшибки» безусловных рефлексов была одинаковой для интактных и декортицированных животных и состояла в следующем. В момент кормления кролика мучной болтушкой на металлический наконечник шприца подавалось напряжение, достаточное для того, чтобы вызвать двигательную оборонительную реакцию (напряжение усиливалось постепенно до двигательной реакции на ток). Для того, чтобы «сшибка» у интактных кроликов не осложнялась ориентировочной или оборонительной реакцией на необычный для животного способ кормления, мы на протяжении недели до «сшибки» кормили кроликов с неповрежденным головным мозгом так же, как декортицированных т. е. мучной болтушкой из шприца. Контрольным животным, в том числе декортицированным, наносилось 6-кратное (в течение 2 дней) раздражение электрическим током равной силы вне кормления.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В самом начале работы мы убедились, что величина ЛР на введение НКН точно соответствует дозе введенного вещества. Во всех наших опытах у всех животных 3 мл 5%-го раствора НКН давали до облучения больший подъем лейкоцитов, чем 1 мл. Это соответствие ЛР «правилу силовых отношений» сохраняется в определенных пределах. Так, 5 мл раствора у кролика № 3 увеличили число лейкоцитов в меньшей мере, чем 3 мл, а введение 10 мл обусловило «запредельную» тормозную реакцию — снижение числа лейкоцитов на 8000 по сравнению с исходным уровнем. Значительно, что наряду с большими (запредельными) дозами НКН снижение числа лейкоцитов у нормальных животных дают очень малые (субминимальные по нашей терминологии) дозы порядка 0.5—0.25 мл 5%-го раствора НКН. Поскольку указанные отношения выявились и у других кроликов, мы остановились на дозах 1 и 3 мл, т. е. на дозах, которые у данных животных до облучения всегда давали эффекты, соответствующие «правилу силовых отношений».

При лучевой болезни или экспериментальном неврозе ЛР на введение малой (1 мл) и большой (3 мл) доз НКН претерпевают закономерные изменения по типу наркотической, уравнивательной, парадоксальной и тормозящей стадий парабоза (Симонов, 1957).

Можно думать, что извращение защитно-приспособительных ЛР при экспериментальном неврозе является одной из причин падения устойчивости организма к неблагоприятным воздействиям внешней среды (инфек-

циям, токсинам, действию проникающего излучения), что неоднократно отмечалось исследователями, работавшими с животными-невротиками.

В случае экспериментального невроза ЛР нормализуются на 18—20—22 день после «сшибки», однако у отдельных кроликов правильные силовые отношения восстанавливаются только через 30—40 и даже 50 дней. Время восстановления ЛР при лучевой болезни зависит от дозы облучения.

Наркотическая стадия извращения лейкоцитарных реакций принципиально отличается от всех остальных стадий. При наркотической стадии инъекции 3 мл раствора НКН продолжают давать, хотя и уменьшенный, но вполне достоверный эффект, в то время как введение 1 мл или не дает эффекта, или приводит к снижению числа лейкоцитов в крови. При уравнительной и парадоксальной стадиях снижение числа лейкоцитов вызывают большие дозы НКН (3 мл 5%-го раствора). Реакции на введение малых доз (1 мл) при этих стадиях сохранены. Считаем необходимым отметить один интересный факт. Если в момент парадоксальной стадии, когда реакция на большую дозу НКН извращена, ввести не малую (1 мл), а субминимальную (0.5—0.25 мл) дозу, последняя вызывает выраженный подъем лейкоцитов. Напомним, что у здорового животного эта доза дает снижение числа лейкоцитов в крови. Таким образом, тестирование большой и субминимальной дозами позволяет выявить своеобразную «ультрапарадоксальность» лейкоцитарных реакций.

При тормозящей стадии все дозы НКН, большие, малые и даже субминимальные, дают снижение числа лейкоцитов. Нам важно подчеркнуть, что у кроликов, облученных без предварительной «сшибки» оборонительного и пищевого рефлексов, тормозящая стадия характеризуется правильными силовыми отношениями между действием различных доз НКН, снижающих число лейкоцитов в крови, т. е. правильными силовыми отношениями «за нулем», в сфере тормозных безусловных реакций. Сказанное иллюстрируется таблицей (кролики №№ 17 и 22). Из таблицы видно, что ЛР у кролика № 17 до облучения соответствовали «правилу силовых отношений». На 8—11-й день после облучения дозой 800 рентгенов возникла тормозящая стадия извращения ЛР, причем введение 1 мл обусловило большее снижение числа лейкоцитов, чем введение 0.5 мл. Тормозящая стадия возникла у кролика № 22 на 8—11-й день после облучения дозой 1200 рентгенов. И в этом случае инъекция 3 мл раствора снизила число лейкоцитов сильнее, чем введение 1 мл.

Принципиально иной характер носило извращение лейкоцитарных реакций у кролика № 56 после «сшибки» натуральных условных и безусловных разнородных рефлексов. У этого кролика мы имели возможность последовательно наблюдать уравнительную тормозную, парадоксальную тормозную и уравнительную тормозную стадии, т. е. нарушение силовых отношений в сфере тормозных, снижающих число лейкоцитов реакций. На 18—20-й день у кролика восстановились правильные силовые отношения. Облучение дозой 100 рентгенов привело к новому извращению ЛР, причем на 6—8-й день возникла уравнительная тормозная стадия, характерная для картины экспериментального невроза, и не встречавшаяся при лучевой болезни, если последняя не была осложнена экспериментальным неврозом. Отметим, что у контрольных кроликов доза в 100 рентгенов или совсем не извращает ЛР или дает только первую наркотическую стадию.

В какой мере обнаруженная нами форма извращения ЛР зависит от функционального состояния коры больших полушарий головного мозга? Для ответа на этот вопрос мы осуществили столкновение оборонительного и пищевого безусловных рефлексов у 7 декортицированных кроликов. «Сшибка» безусловных рефлексов у наших кроликов обусловила чрезвычайно интересную и многообразную картину патологического состояния

Результаты исследования безусловных лейкоцитарных реакций (ЛР) при лучевой болезни и экспериментальном неврозе у кроликов

№ кролика	Дата опыта 1957 г.	Доза НКН (в см ³ 50%-го рас- творора)	Число лейкоцитов в 1 мм ³ крови		На- прав- ление реак- ции	Вели- чина реак- ции	Стадии извра- щения	
			до вве- дения НКН	в течение 6 ч. после введения				
				мини- мум				макси- мум
1	2	3	4	5	6	7	8	9
17	18 I	3	5800	7900	12450	+	6650	Тормозящая стадия
	23 I	1	7200	10200	10700	+	3500	
	24 I	Общее облучение дозой 800 рентгенов						
	25 I		22100					
	26 I		22450					
	29 I	3	2050	2250	6650	+	4600	
	31 I	1	2700	800	1650	—	1900	
	3 II	0.5	750	200	250	—	550	
	4 II	Погиб						
	22	15 II { 11 ч. 30 м.		10250				
12 ч. 05 м.		Общее облучение дозой 1200 рентгенов						
16 ч. 00 м.			26350					
16 II			4250					
18 II		1	400	200	2900	+	2700	
19 II			4000					
20 II		3	4200	3200	8150	+	4950	
21 II			750					
22 II		3	3150	350	2450	—	2800	
25 II		1	400	100	750	0	0	
56	31 X { 10 ч. 45 м.		7350					Уравнительно- тормозная стадия
	11 ч. 10 м.	Столкновение условно-безусловных рефлексов						
	1 XI		Столкновение условно-безусловных рефлексов					
	2 XI	1	9750	9450	1200	+	1550	
	4 XI	3	8950	5850	7000	—	3100	
	7 XI	1	12800	9100	13000	—	3700	
	9 XI	3	10900	3100	7700	—	7800	
	11 XI	5	9100	4050	6850	—	5050	
	13 XI	0.5	9900	6800	10050	—	3100	
	15 XI	10	10850	7450	9100	—	3400	
102	18 XI	1	12800	12300	14700	+	1900	Парадоксаль- ная стадия
	20 XI	3	13000	11000	19000	+	6000	
	21 XI	Общее облучение дозой 100 рентгенов						
	22 XI	1	9500	7900	11800	+	2300	
	24 XI	3	6700	3850	7750	+	1050	
	26 XI	1	9950	7750	9350	—	2200	
	28 XI	3	8000	5000	8750	—	3000	
	1 XII	1	6650	4800	9950	+	3300	
	26 IX	3	9250	6450	16900	+	7650	
	29 IX	1	8000	9300	10900	+	2900	
102	1 X	Столкновение условно-безусловных рефлексов						
	2 X	Столкновение условно-безусловных рефлексов						
	21 X	3	5400	5300	13200	+	7800	

Продолжение

№ кролика	Дата опыта 1957 г.	Доза НКН (в см ³ 50%-го рас- творе)	Число лейкоцитов в 1 мм ³ крови			На- прав- ление реак- ции	Вели- чина реак- ции	Стадии извра- щения	
			до вве- дения НКН	в течение 6 ч. после введения					
				мини- мум	макси- мум				
102	22 X	1	5350	5700	11050	+	5700	Парадоксаль- но-тормозная стадия	
	23 X	3	Экстирпация коры больших полушарий мозга			—	1900		
	25 X		9100	7200	9300				
	26 X	1	9950	6200	9750	—	3750		
1 XI	Забит. Мозг взят на исследование								
27	6 III	—	Экстирпация коры больших полушарий мозга			+	12400	Парадоксаль- ная стадия	
	7 III		10300						
	9 III		10750	12700	23150				
	11 III		16800	9800	21050				
	14 III	—	9700			+	4250		
	15 III { 14 ч. 10 м. 16 ч. 00 м.	Общее облучение дозой 400 рентгенов							
	16 III	3	24550			+	28800		
	17 III		9200	3450	38000				
	18 III	1	4400			+	1700		
	19 III		5150	1400	6850				
	20 III	3	5900			+	3800		
	21 III		3100	4300	6900				
	22 III		7200			—	1350		
	23 III	3	9100	1950	2250				
	24 III		3300			+	1650		
	25 III	1	1550	2250	2600				
	26 III		950						
28 III		750							
30 III		1150							
31 III		2050							
58	13 XI	Погиб							
	20 XI	1	Экстирпация коры больших полушарий мозга			—	5050	Парадоксаль- но-тормозная стадия	
	21 XI		9850						
	22 XI { 9 ч. 30 м. 11 ч. 00 м.		Столкновение безусловных рефлексов						
	24 XI	3	12700	7650	12000	—	1900		
	26 XI	1	14600	12700	14050				
	28 XI	3	15100	15800	20800	+	5700	Парадоксаль- ная стадия	
	30 XI	3	16700	18900	20300	+	3600		
	1 XII	3	Общее облучение дозой 400 рентгенов			—	14650	Парадоксаль- ная стадия	
	2 XII	1	31750	17100	24750				
3 XII	1	18850	16900	24900	+	6050			
	Погиб								

подкорковых образований головного мозга, которое мы назвали «субкортикальным неврозом».

Приступая к данной серии экспериментов, мы не нашли в литературе материалов, касающихся последствий столкновения разнородных безусловных рефлексов у декортицированных животных. В последнее время у нас появилась возможность сопоставить некоторые результаты своего

исследования с данными А. С. Чечулина (1958), который в опытах на 2 декортицированных кошках наблюдал нарушение ряда вегетативных функций после многократных «сшибок» оборонительного рефлекса с пищевым.

На 3—5-й день после «сшибок» (а не сразу) у кроликов возникает застойность оборонительной доминанты: кролики мечутся по клетке, вырываются из рук, их чрезвычайно трудно кормить (кролики №№ 54, 73, 74, 83 и др.). У 3 кроликов (№№ 57, 58 и 85) мы, напротив, наблюдали застойность пищевой доминанты: кролик бесконечно «жует воздух», жует несъедобные предметы (вата), если их положить ему в рот, прикосновение к животному, даже укол, вместо оборонительной реакции, усиливает жевательные движения. Кролики худеют, теряют шерсть, у них расстраивается деятельность желудочно-кишечного тракта, у № 73 на вскрытии обнаружены эрозии слизистой желудка.

Облучение животного в состоянии «субкортикального невроза» дозой 400 рентгенов приводит к исключительно тяжелой картине лучевой болезни с гибелью кроликов на 4-й день после облучения (кролики №№ 57 и 58). При общем облучении дозой 400 рентгенов бесполушарные кролики, не подвергавшиеся «сшибкам», гибнут только на 11—17-й день, а контрольные облученные кролики — выздоравливают.

Интересно отметить, что относительное преобладание пищевой доминанты наблюдалось у кролика № 57 до «сшибки» безусловных рефлексов. Только сравнительно сильное болевое раздражение в момент кормления обеспечивало у этого кролика смену пищевой реакции реакцией оборонительной. Последнее обстоятельство позволяет нам высказать предположение, что «направление» срыва безусловнорефлекторной деятельности в сторону застойности оборонительной или пищевой доминанты в известной мере определяется соотношением интенсивности этих доминант до момента «сшибки».

Как же сказывается состояние «субкортикального невроза» на безусловных ЛР? Ранее мы установили, что удаление коры больших полушарий головного мозга само по себе не ведет к извращению силовых отношений (см. таблицу — кролик № 27).

Столкновение оборонительного и пищевого безусловных рефлексов у бесполушарного животного ведет к извращению ЛР сразу же после «сшибок» (см. таблицу — кролик № 58). У интактных кроликов наиболее глубокое расстройство вегетативных ЛР возникает на 5—8-й день после «сшибок». Для нас важно, что и у бесполушарного кролика ЛР извратились на 1—3-й день после «сшибок» по типу парадоксальной тормозной стадии, т. е. с нарушением силовых отношений «за нулем», в сфере тормозных реакций. У бесполушарного кролика № 27 (таблица), облученного дозой 400 рентгенов без предварительного срыва безусловнорефлекторной деятельности, ЛР оказались извращены на 9—11-й день лучевой болезни по типу обычной парадоксальной стадии.

Характерную для экспериментального невроза парадоксальную тормозную стадию можно наблюдать после экстирпации больших полушарий головного мозга у кроликов, ранее перенесших экспериментальный невроз и восстановивших к моменту операции правильные силовые отношения (см. таблицу — кролик № 102). Экстирпация больших полушарий у 5 кроликов, ранее перенесших лучевую болезнь, не привела к повторному извращению ЛР.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Имеем ли мы право рассматривать ЛР на введение НКН в качестве безусловного рефлекса? Имеем ли мы право говорить о снижении числа лейкоцитов при тормозящей стадии, как о торможении безусловных ЛР? Нам думается, что имеем и вот почему. В настоящее время рядом исследо-

вателей (Беленький, 1955; Канаревская, 1956) показано, что на базе безусловной ЛР в ответ на введение НКН сравнительно легко (после 7—10 сочетаний) удастся выработать отчетливый условный рефлекс. Отрицание безусловнорефлекторного характера ЛР на введение НКН лишит нас возможности понять сам факт замыкания временной нервной связи.

Угашение условного ЛР приводит на определенном этапе к снижению числа лейкоцитов ниже исходного уровня (Сучков, 1957). Если снижение числа лейкоцитов при угашении условного рефлекса рассматривается как торможение условной ЛР, то почему снижение числа лейкоцитов при введении оптимальной дозы НКН на фоне экспериментального невроза нельзя рассматривать, как торможение безусловного рефлекса? Все вышесказанное позволяет нам сделать предположение, что нарушение силовых отношений в сфере положительных условных и безусловных реакций (слюноотделительных, двигательных и т. п.) есть только одна сторона существующих в природе явлений, что «за нулем», в сфере тормозных реакций мы также можем встретить и правильные силовые отношения, и их нарушения по типу все тех же парабюотических стадий.

Вместе с тем наши опыты свидетельствуют о важной роли подкорковых образований головного мозга в механизме невротических состояний. Чрезвычайно тяжелое течение субкортикального невроза по сравнению с экспериментальным неврозом у интактных животных, а также декомпенсация ранее перенесенного невроза после экстирпации больших полушарий указывают на ведущую роль коры в компенсации функций, нарушенных неврозом. В этом отношении наши факты и выводы совпадают с фактами и выводами А. С. Чечулина.

Образование очагов застойного возбуждения (патологической доминанты) каким-то интимным образом связано с обнаруженным нами фактом нарушения силовых отношений в сфере тормозных реакций. Образование застойных доминант и «полом торможения» выступили в наших опытах наиболее характерными признаками невроза. Раскрытие связи между этими двумя явлениями составит основную задачу наших дальнейших исканий.

ВЫВОДЫ

1. При экспериментальном неврозе у кроликов, вызванном столкновением оборонительного и пищевого рефлексов, безусловные лейкоцитарные реакции на введение больших и малых доз нуклеиновокислого натра (НКН) извращаются по типу наркотической, уравнительной, парадоксальной и тормозящей стадий парабюоза, причем наркотическая стадия принципиально отличается от всех остальных (снижение числа лейкоцитов в ответ на введение малых доз НКН). Аналогичные стадии извращения ЛР имеют место при лучевой болезни.

2. В отличие от лучевой болезни при экспериментальном неврозе наблюдается особая форма торможения безусловных ЛР, сущность которой состоит в нарушении силовых отношений «за нулем», в сфере тормозных реакций на раздражения различной силы.

3. Эта форма торможения безусловных ЛР имеет место и у декортицированных животных, находящихся в состоянии «субкортикального невроза», вызванного столкновением оборонительного и пищевого безусловных рефлексов.

ЛИТЕРАТУРА

- Беленький Г. С., Физиолог. журн., СССР, 41, № 6, 765, 1955.
 Канаревская А. А., II Всесоюз. конфер. патофизиолог., Тез. докл., 158, Киев, 1956.
 Симонов П. В., Тез. докл. на конфер. по медиц. радиолог., посвящ. 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции, 39, М., 1957.

С у ч к о в В. В., Патолог. физиолог. и экспер. терапия, № 1, 55, 1957.

Ч е ч у л и н А. С. Влияние частичной и полной экстирпации коры больших полушарий головного мозга на «механическую секрецию» желудочного сока. Дисс. М., 1958.

Поступило 22 II 1958

ABNORMAL PATTERNS OF THE LEUCOCYTIC REACTION IN EXPERIMENTAL NEUROSIS OF INTACT AND DECEREBRATED RABBITS

By *P. V. Simonov*

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

Unconditioned leucocytic responses evoked by the administration of various doses of sodium nucleic acid (S. N. A), were studied in rabbits with experimental neurosis induced by exposure to conflicting situations (collision between unconditioned defense and alimentary reflexes). In addition to the usual reaction patterns (narcotic, equalizing, paradoxical and inhibitory phases), a particular form of inhibition of the leucocytic response was revealed. It appeared as disproportion between magnitude of the inhibitory effect (degree of reduction of white blood cell count below initial level) and the SNA dose. This form of inhibition of unconditioned leucocytic responses has also been demonstrated in decorticated animals in a state of «subcortical neurosis» induced by collision between unconditioned defense and alimentary reflexes.

О ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ХИМИОРЕЦЕПТОРОВ НЕКОТОРЫХ ОРГАНОВ К АММИАКУ

Н. Н. Полякова

Лаборатория физиологии высшей нервной деятельности Физиологического института им. акад. А. А. Ухтомского Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова

Роль аммиака как основного фактора, вызывающего отравление организма при нарушении барьерной функции печени, была впервые показана И. П. Павловым (1892). В настоящее время причастность аммиака к процессам интоксикации организма и тесная связь его с процессами возбуждения и торможения в нервной ткани достаточно изучена (Веселкин и Гордон, 1952, 1955; Владимиров, 1953; Владимирова, 1957, и др.).

В связи с изучением в лаборатории, руководимой Э. Ш. Айрапетьянцем, вопросов взаимодействия экстеро- и интероцептивных условных рефлексов при наличии сдвигов во внутренней среде организма, в частности при выключении барьерной функции печени (Полякова, 1956), перед нами встал вопрос: как влияет аммиачная интоксикация на интероцептивные безусловные рефлексы? Как было показано ранее (Полякова, 1956), введение аммиака в определенных дозах в кровь животного вызывает на некоторое время снижение или полное исчезновение безусловных интероцептивных рефлексов; причем было установлено, что угнетающее действие аммиак оказывает не только на ц. н. с., но и на сами интероцепторы.

В данной работе мы поставили перед собой задачу выяснить, какие органы являются наиболее чувствительными к аммиаку, т. е. рецепторы каких органов ранее всего информируют выпележащие отделы нервной системы о изменившемся состоянии внутренней среды организма.

В литературе имеется обширный материал по исследованию химиорецепции различных органов; установлено наличие химиорецепторов в желудке, кишечнике, селезенке, печени, почках, а также в мышцах и кровеносных сосудах (Черниговский, 1943; Быков и Черниговский, 1944; Меркулова, 1948; Никитина, 1948; Бухтияров, 1949; Петрова и Прусс, 1950; Павлова и Лейтес, 1951; Лебедева, 1952). Поэтому мы считали правомерным сравнить химиорецепцию некоторых органов по отношению к аммиаку.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на кошках под уретановым наркозом. Регистрировались рефлекторные изменения кровяного давления и дыхания, вызываемые введением 1.5—2%-го раствора хлористого аммония в артерии и вены пищеварительного тракта, почки, селезенки, поперечнополосатой мышцы, в бедренную вену, а также в полость желудка и различных отделов кишечника. Все пробы производились с интервалами 15—20 мин., когда дыхание и кровяное давление возвращалось к постоянному уровню; для контроля производилось введение равного количества рингеровского раствора.

Все растворы вводились в подогретом до $37-39^{\circ}$ состоянии через канюлю с тонкой резиновой трубкой, к которой присоединяется шприц.

Всего было проведено на 42 кошках 449 проб, от 15 до 20 проб в каждом варианте опытов. Исключением являются пробы с введением в артерии тощей кишки (150 проб), которые проводились во всех без исключения опытах и служили для сравнения получаемых эффектов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Прежде всего мы хотели выяснить, будет ли иметь место изменение кровяного давления и дыхания при нанесении на поверхность слизистой оболочки желудка и кишечника растворов NH_4Cl различной концентрации. Раствор вводился шприцем в желудок или в оральный конец перевязанного с двух сторон участка кишки, удалялся оттуда последующим обильным промыванием водой или рингеровским раствором; для оттока жидкости

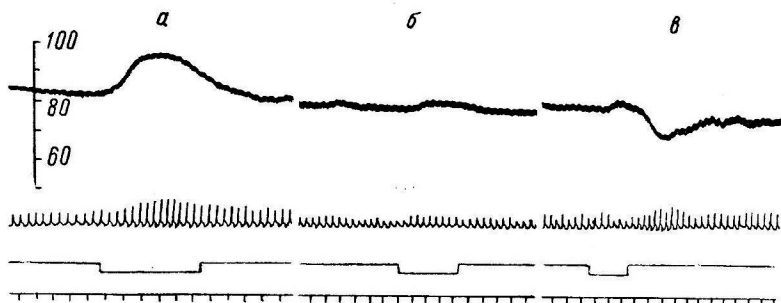


Рис. 1. Изменения кровяного давления и дыхания при введении 1.5 мл 2%-го раствора NH_4Cl в артерию тощей кишки (а), в вену тощей кишки (б), в бедренную вену (в). Опыт 24 XI 1956.

Сверху вниз: кровяное давление; дыхание; отметка введения раствора NH_4Cl ; отметка времени (5 сек.). По оси ординат — кровяное давление в мм рт. ст.

служила стеклянная широкая канюля, вставленная в анальный конец участка кишки или соответственно в разрез около пилорического сфинктера. Опыты показали, что раствор NH_4Cl в концентрации 1.5—10%, не оказывает никакого влияния на кровяное давление и дыхание даже при получасовом пребывании в полости желудка или в различных участках кишечника.

2. Введение 1—1.5 мл 1.5%-го раствора хлористого аммония в бедренную вену вызывает, как правило, двухфазный эффект: вначале некоторое повышение кровяного давления, затем его понижение; дыхание при этом несколько усиливается. Так, например, в опыте 24 XI 1956 введение в v. femoralis 1.5 мл 2%-го раствора NH_4Cl вызывает вначале подъем кровяного давления на 3 мм рт. ст., затем его падение на 10 мм рт. ст., учащение и усиление дыхательных движений (рис. 1, в). Меньшие дозы часто не оказывают видимого действия. Применение больших доз (1.5 мл 5%-го раствора) вызывает однозначный эффект: снижение кровяного давления и усиление дыхания, а 2 мл 10%-го раствора — резкое падение давления, резкое учащение дыхания и нередко рвоту. Такой же эффект наблюдается при введении хлористого аммония в почечную вену.

3. После того, как было выяснено влияние аммиака при введении его в общий кровоток, мы приступили к опытам со введением аммиака в различные участки кровеносной системы, питающей желудочно-кишечный тракт.

Для этой цели после лапаротомии на салфетку, смоченную теплым рингеровским раствором, вынимались нужные части кишечника. При сохранении первых путей

тонким легким зажимом типа серфинки пережималась и несколько выше перевязывалась мелкая артерия и в нее, в направлении тока крови, ввязывалась тонкая канюля, заканчивающаяся короткой тонкой резиновой трубкой, через которую шприцем в дальнейшем вводился раствор аммиака.

Следует оговорить, что мы намеренно отказались от применения перфузионного метода, так как, во-первых, это дало нам возможность идентифицировать условия всех серий опытов, во-вторых, сохранять кишку и сосуды в условиях нормального снабжения кровью через анастомозы, и, наконец, быстро менять или добавлять для пробы новые участки кишечника, не нарушая его целостности. Как ход опытов, так и специальные контрольные пробы показали, что введение применяемых нами доз аммиака (который, как известно, в организме быстро нейтрализуется) с интервалом между пробами 15—20 мм. вызывало кратковременные (2—4 мин.) изменения.

Таким образом, раствор NH_4Cl вводился в артерии, питающие а) желудок, б) двенадцатиперстную кишку, в) тощую кишку, г) подвздошную кишку, д) верхнюю треть толстой кишки.

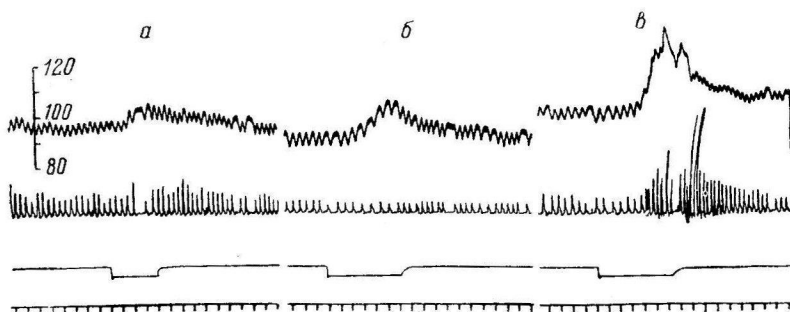


Рис. 2. Изменения кровяного давления и дыхания при введении 1.5 мл 1.5%-го раствора NH_4Cl в артерию желудка (а), в артерию тощей кишки (б), в артерию мышцы задней конечности (в). Опыт 2 II 1957.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Результаты опытов показали, что введение хлористого аммония в концентрации 1.5—2% вызывает рефлекторное повышение кровяного давления и усиление дыхания, причем наибольший эффект наблюдается при введении NH_4Cl в артерию тощей кишки, несколько слабее — при введении в артерии двенадцатиперстной и подвздошной кишок. И еще меньший эффект имеет место при введении этого раствора в артерии желудка и толстой кишки. В среднем величина подъема кровяного давления при введении в сосуды этих участков колеблется: для желудка — от 5 до 8 мм рт. ст., для двенадцатиперстной кишки — 8—9, для тощей — 11—20, для подвздошной — 6—11, для толстой — 3—20 мм рт. ст. Отсутствие эффекта имело место лишь в 2.7% всех проб. Те же закономерности, но менее отчетливо выраженные, получены и в отношении дыхания (рис. 1, а; 2, а, б; 3, а, б; 4, а, б).

Обкладывание соответствующей петли кишечника салфеткой, смоченной 1%-м раствором новокаина, или введение новокаина в толщу кишечной стенки приводило к тому, что повышение кровяного давления при действии аммиака уменьшалось по сравнению с исходным; после обмывания петли раствором Рингера спустя некоторое время величина эффекта восстанавливалась. Это говорило о том, что не все рецепторы, восприимчивые к аммиаку, расположены в кишечной стенке. Для проверки этого предположения мы в некоторых опытах, предварительно перевязав анастомозы и перерезав брыжейку с обеих сторон разветвления артерии, отрезали сосуды как можно ближе к кишке и после этого вновь вводили хлористый аммоний; несмотря на то, что в этом случае раствор не попадал в ткань кишки, имели место подъем кровяного давления и иногда усиление ды-

хания, хотя и в меньших, нежели прежде, размерах. Следовательно, этот эффект в значительной мере зависит от импульсов, идущих с хеморецепторов брыжеечных артерий.

4. Введение тех же количеств аммиака в вены различных участков пищеварительного тракта производилось также через тонкую канюлю, вставляемую по току крови возможно ближе к стенке кишки. Опыты показали, что в этом случае наблюдается меньшее повышение кровяного давления и изменение дыхания, нежели при введении в артерии того же

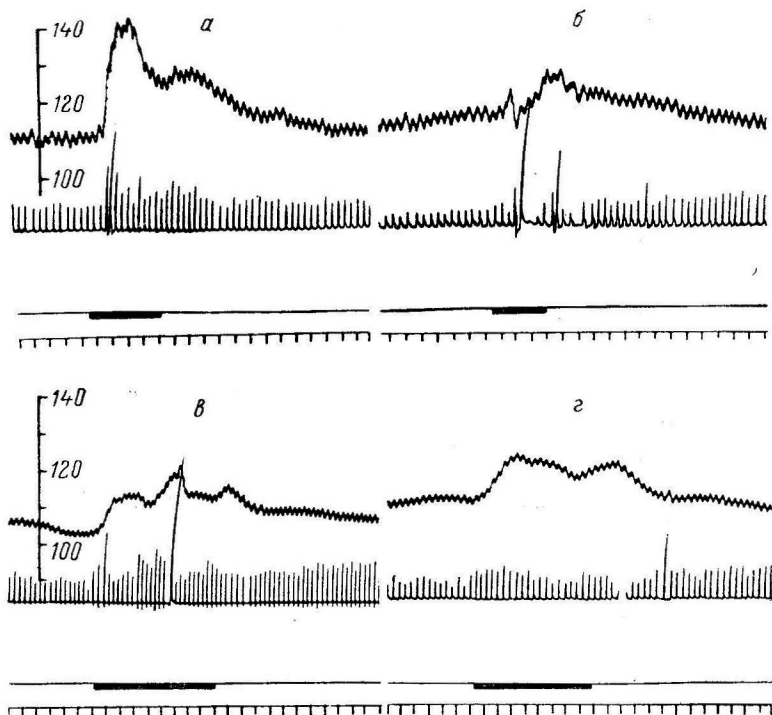


Рис. 3. Изменения кровяного давления и дыхания при введении 1.5 мл. 1.5%-го раствора NH_4Cl в артерию тощей кишки (а), в артерию толстой кишки (б), в вену тощей кишки (в), в вену толстой кишки (г). Опыт 13 XI 1957.

Обозначения те же, что на рис. 1.

участка кишки (рис. 1, б; 3, в, г). Эта разница особенно значительна, когда канюля вставляется в верхней трети тонкого кишечника.

Так, в опыте 13 XI 1957, где эффект сравнительно велик и подъем кровяного давления при введении 2 мл 1.5%-го раствора NH_4Cl в вену тощей кишки равен 16 мм рт. ст., он вдвое ниже, нежели при введении этой дозы в артерию этого участка (32 мм рт. ст.).

Следует отметить, что при введении хлористого аммония в вены почти не наблюдалось различия в реакциях с сосудов разных участков (рис. 3, в, г). Иногда при применении 1.5%-й концентрации эффект с вен отсутствовал. В 9.4% опытов наблюдалось после подъема кровяного давления его падение, т. е. такой же эффект, как и при введении аммиака в бедренную вену. Для выяснения роли рецепторов самой вены в этом рефлексе мы в ряде опытов перерезали вену как можно далее от места введения раствора. После перевязки анастомозов перерезали брыжейку по обе стороны сосудистого пучка и при помощи второй канюли отводили оттекающую

жидкость так, что она не попадала в общий кровоток. Однако это не изменяло характера реакции, даже если она была двухфазной, а лишь несколько снижало величину эффекта.

Следовательно, получаемый нами эффект зависит от влияния аммиака на рецепторы стенки венозного сосуда.

5. Влияние, оказываемое введением хлористого аммония в артерию селезенки, не отличается по характеру от влияния, вызываемого при введении этого вещества в артерии пищеварительного канала. По величине эффект, как правило, невелик (4—9 мм рт. ст.) и сравним с тем: эф-

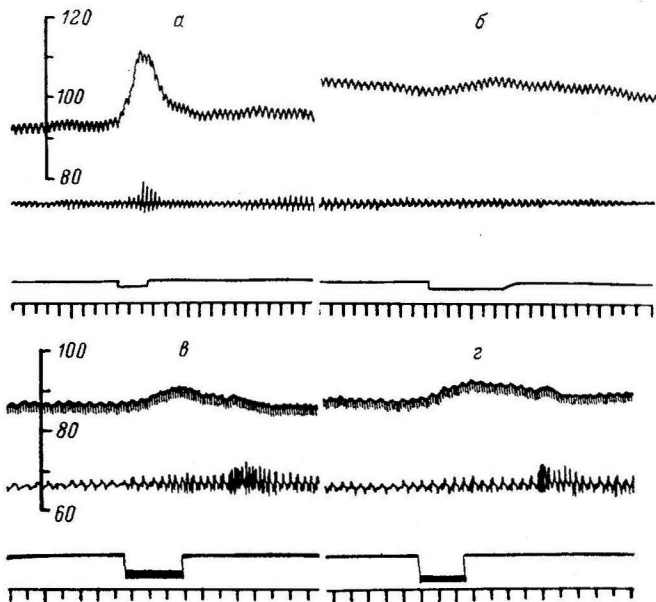


Рис. 4. Изменения кровяного давления и дыхания при введении 1.5 мл 1.5%-го раствора NH_4Cl в артерию тощей кишки (а) и в артерию почки (б) в опыте 26 XI 1957; в артерию желудка (в) и в артерию селезенки (г) в опыте 5 II 1957.

Обозначения те же, что на рис. 1.

фектом, какой мы получаем при введении NH_4Cl в артерии желудка (рис. 4, в).

В некоторых опытах подъем кровяного давления был более длительным, видимо, из-за неодинаковой скорости протекания раствора через селезенку в связи с особенностями ее функции. При введении аммиака в вену селезенки также наблюдался незначительный прессорный эффект.

6. В отличие от вышеперечисленных опытов, введение 1 мл 1.5%-го раствора хлористого аммония в одну из веточек почечной артерии в 60% случаев не оказывало никакого влияния на кровяное давление и дыхание, а в 40% случаев вызывало очень незначительное повышение кровяного давления (на 2—5 мм рт. ст.). На рис. 4, б представлен один из опытов. Характерно, что в тех опытах, в которых первоначально реакция отсутствовала, нам удавалось получить некоторый прессорный эффект, вводя раствор более высокой концентрации. Таким образом, почка оказалась наименее чувствительной к аммиаку. Хлористый аммоний, введенный в вену почки, оказывает такое же действие, как и при введении в бедренную вену.

7. Для сравнения мы провели также серию проб с введением хлористого аммония в артерию поперечнополосатой мышцы. Естественно было ожидать, что скелетная мышца, как орган, нуждающийся в быстром освобождении от образующегося в ходе ее деятельности аммиака, будет резко реагировать на введение этого вещества извне. И действительно, при введении тех же доз NH_4Cl в артерии различных мышц задней конечности мы наблюдали значительный эффект, нередко превосходивший эффект введения этого вещества в сосуды наиболее чувствительной части пищеварительного канала — тощей кишки. Так, например, в опыте 12 II введение

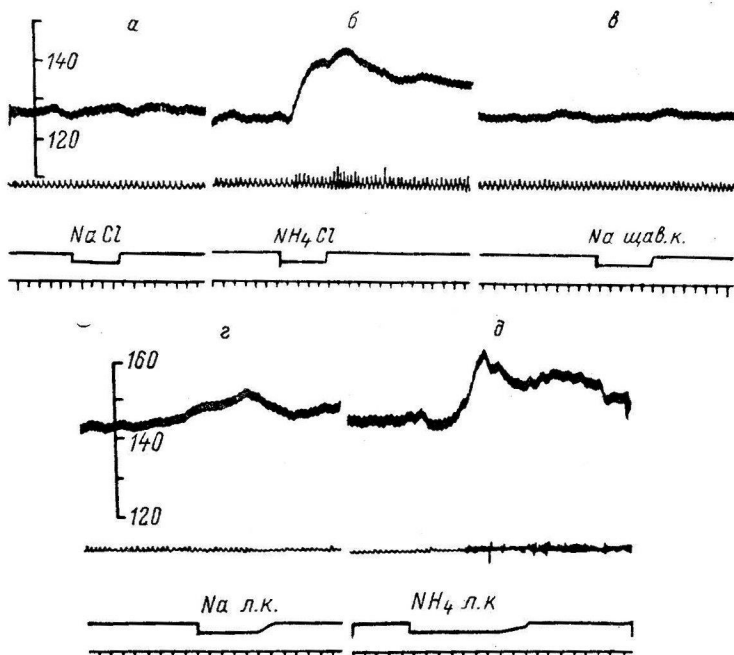


Рис. 5. Изменения кровяного давления и дыхания при введении 1.5%-х растворов натриевых и аммонийных солей лимонной, щавелевой и соляной кислот в артерию мышцы конечности (а, б, в) и в артерию кишечника (г, д). Опыт 16 III 1957.

Обозначения те же, что на рис. 1.

в артерию мышцы 1.5 мл NH_4Cl в концентрации 1.5% вызвало повышение кровяного давления на 30 мм рт. ст. и резкое усиление и учащение дыхательных движений (рис. 2, в), тогда как введение той же дозы в артерию тощей кишки привело к повышению кровяного давления лишь на 22 мм рт. ст. и к некоторому увеличению амплитуд дыхательных движений.

8. Чтобы уяснить, какова роль аммонийного радикала в описанном действии на интероцепторы, была проведена серия проб с применением некоторых солей аммония и натриевых солей тех же кислот: лимоннокислого аммония и лимоннокислого натрия, щавелевокислого аммония и щавелевокислого натрия, хлористого аммония и хлористого натрия. Как показали опыты, во всех случаях раствор аммонийной соли давал значительно больший эффект, нежели натриевой (рис. 5). Характерно, что NaCl , как правило, в применяемой нами концентрации вообще не оказывал влияния на кровяное давление и дыхание. Это позволяет нам сделать вывод, что именно радикал аммония является сильным раздражителем для рецепторов кишечника, селезенки, скелетных мышц, а также стенок кровеносных сосудов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате опытов выяснилось, что рецепторы разных органов и сосудов, снабжающих их, обладают различной чувствительностью к хлористому аммонiu. Более того, изучение его влияния на разные отделы желудочно-кишечного тракта показало, что не везде по ходу пищеварительного тракта чувствительность к хлористому аммонiu одинакова. Наибольшей чувствительностью обладает тощая кишка, затем следует двенадцатиперстная кишка, подвздошная и, наконец, менее всего чувствительна толстая кишка. Таким образом, в отношении действия хлористого аммония на рецепторы желудочно-кишечного тракта наблюдается такой же градиент химиорецепции, какой был установлен для некоторых других химических веществ В. А. Лебедевой (1952). Мы полностью разделяем точку зрения Лебедевой в вопросе о связи этого градиента с градиентом распределения в пищеварительном тракте клеток Догеля II типа. Однако мы считаем, что получаемый нами эффект складывается из влияния аммиака на 1) рецепторы артерий кишки, 2) рецепторы кишечной стенки (клетки Догеля II типа), 3) рецепторы вен кишечника. Опыты с перерезкой венозных сосудов показали, что в получаемом нами «валовом» эффекте рецепторы более удаленных органов участия не принимают (возможно, в силу быстрой нейтрализации применявшихся нами небольших доз аммиака), так как эти перерезки никак не влияли на эффект. Поскольку при изолированном действии хлористого аммония на рецепторы кишечных вен изменение кровяного давления и дыхания были чаще всего незначительны и одинаковы на протяжении всего кишечника, то большую часть эффекта можно отнести за счет рецепторов кишечной стенки и артерий. Пока еще не выяснен вопрос, существует ли градиент химиорецепции и для рецепторов кишечных артерий?

Наличие градиента химиорецепции согласуется и с данными электрофизиологических исследований О. Н. Замятиной (1957). Она установила, что наиболее выраженная афферентная импульсация, особенно при нормальной пищеварительной деятельности или при нахождении в полости пищеварительного тракта различных химических веществ, обнаруживается у рецепторов тощей кишки и брыжейки тонкого кишечника. Тот факт, что мы не наблюдали реакции при введении NH_4Cl в просвет пищеварительного канала мы объясняем тем, что при его всасывании никогда не возникает концентрация аммиака, необходимая для вызова прессорного эффекта. Надо сказать, что действие 0.5—10%-х растворов NH_4Cl на рецепторы слизистой также не вызывает изменений кровяного давления и дыхания. В литературе мы также не нашли указаний на возможность вызова этих реакций при раздражении химиорецепторов слизистой пищеварительного тракта. По-видимому, химиорецепторы слизистой связаны с осуществлением других реакций организма.

Сравнительно небольшим эффектом введения хлористого аммония в сосуды селезенки можно сравнить с эффектом введения тех же доз в сосуды желудка; мы склонны объяснить этот факт меньшим участием этих органов в белковом обмене (в отличие от верхних отделов тонкого кишечника, где в основном идет всасывание продуктов переваривания белка).

Также интенсивным участием в белковом обмене можно объяснить чрезвычайно высокую чувствительность к аммиаку скелетной мышцы; можно предположить, что избыток аммиака, который не может быть связан, действует на химиорецепторы, сигнализируя о «неблагополучии» в организме.

Особое положение в этом отношении занимает почка. Отсутствие прессорного эффекта при применении концентраций хлористого аммония, достаточных для вызова этой реакции в случае введения в сосуды других органов, говорит о меньшей чувствительности химиорецепторов почки к хлористому аммонiu. Еще В. Н. Черниговский (1943) указывал на относительно малую величину рефлексов (по показателям кровяного давления и дыхания), получаемых с почки при применении некоторых веществ, и даже на отсутствие рефлекса (на лобелин, атропин). О. С. Меркулова (1948) установила, что почка обладает такой же чувствительностью к ацетилхолину, никотину, адреналину, как селезенка и кишечник; однако для вызова эффекта с почки при введении мочевины требовалась большая концентрация последней. И. П. Никитина (1948) также отметила этот факт. Так, если пороговая концентрация раствора KCl для почки равнялась 0.05%, то для мочевины — не менее 2.5%. Сопоставляя эти факты, можно предположить, что вследствие своей специфической функции, связанной с постоянным наличием больших количеств в почке продуктов белкового обмена, чувствительность ее к ряду этих веществ, в частности к аммиаку, ниже, нежели у других органов.

ВЫВОДЫ

1. Изучались интероцептивные безусловные рефлексы, вызываемые введением 1—2%-го раствора хлористого аммония в сосуды селезенки, поперечнополосатой мышцы, почки и различных отделов желудочно-кишечного тракта. Показателем служили кровяное давление и дыхание.

2. Установлено, что наибольшей чувствительностью к NH_4Cl обладают химиорецепторы скелетной мышцы и тощей кишки, а также артерии, питающие их. Наименьшая чувствительность к NH_4Cl обнаружена у почки.

3. В наблюдаемых рефлексах, вызываемых аммониевыми солями кислот, основную роль в повышении кровяного давления и усиления дыхания играет радикал аммония. По-видимому, чувствительность химиорецепторов различных органов к названным веществам находится в зависимости от особенностей функции этих органов, от степени участия их в белковом обмене.

ЛИТЕРАТУРА

- Бухтияров А. Г. О внутриартериальном и внутривенном введении некоторых химических раздражителей. Л., 1949.
- Быков К. М., В. Н. Черниговский, Бюлл. exper. биол. и мед., 18, № 6, 35, 1944.
- Веселкин Н. В., Б. Г. Гордон, Бюлл. exper. биол. и мед., № 6, 37, 1952; Вопр. мед. хим., № 6, 437, 1955.
- Владимиров Г. Е., Физиолог. журн. СССР, 39, № 1, 3, 1953.
- Владимирова Е. А., Физиолог. журн. СССР, 43, № 2, 117, 1957.
- Замятина О. Н., Физиолог. журн. СССР, 43, № 5, 441, 1957.
- Лебедева В. А. В сб.: Вопросы физиологии interoцепции. Изд. АН СССР, 1, 273, 1952.
- Меркулова О. С., Изв. АН СССР, серия биол., № 4, 493, 1948.
- Никитина И. П. О рецептивной функции почек. Дисс. Л., 1948.
- Павлов И. П. (1892), Собр. соч., изд. 2, 2, кн. 1, 200, изд. АН СССР, 1952.
- Павлова Г. Т., С. М. Лейтес, Бюлл. exper. биол. и мед., № 11, 376, 1951.
- Петрова Е. А., Г. М. Прусс, Сб. научн. тр. Витебск. гос. мед. инст., в. 3, 231, Витебск, 1950.
- Полякова Н. Н., Бюлл. exper. биол. и мед., № 2, 20, 1956.
- Черниговский В. Н. Аfferентные системы внутренних органов, Киров, 1943.

Поступило 26 V 1958

SENSITIVITY TO AMMONIA DISPLAYED BY CHEMORECEPTORS OF CERTAIN ORGANS

By *N. N. Poliakova*

From the laboratory of higher nervous activity, A. A. Ukhtomski Institute, Leningrad University, Leningrad

Unconditioned responses of blood pressure and respiration evoked by the injection of a 1—2 per cent solution of ammonia chloride into the circulation of the spleen, skeletal muscle, kidney and various regions of the gastrointestinal tract were studied in cats.

The highest sensitivity was displayed by chemoreceptors of muscle and jejunum, while those of the kidney proved to be the least sensitive to NH_4Cl .

О КРОВО- И ЛИМФОДИНАМИКЕ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОЧКИ

Ласло Иосеф

Кафедра физиологии и патофизиологии Медицинского института, г. Тыргу-Муреш,
Румыния

По современным воззрениям основной движущей силой кровообращения является работа сердца. Кровь движется в одном направлении, а именно, от высокого давления в сторону более низкого.

Ток крови в венах, по данным многих авторов, обусловлен принципом *vis a tergo*, т. е. конечным давлением в венозных капиллярах; присасывающей силой грудной клетки, обусловленной наличием отрицательного давления в ней; мышечными сокращениями; передачей артериального пульса на вены, поскольку они в большинстве случаев проходят вместе (Schade и. а., 1936; Kiss, 1953); диастолическим присасывающим действием сердца; выдавливающей силой внутрибрюшного давления и т. д. По данным отдельных авторов, мышечная работа играет ведущую роль в продвижении крови по венам (Сперанский, 1937).

Проблема венозного кровообращения в настоящее время еще далеко не решена. Просматривая литературу, не трудно убедиться, что большинство вышеуказанных факторов может быть исключено без особого вреда для общего кровообращения. Например, у наркотизированной и кураризованной собаки после вскрытия грудной клетки не только не прекращается венозный приток крови к сердцу, но даже долгое время не уменьшается (Soula, 1947). В этом опыте были исключены отрицательное давление в грудной клетке и мышечная работа.

Если вскрыть брюшную полость и перерезать вену одного из паренхиматозных органов (например, почки), то кровообращение в нем не только не прекратится, но даже не упадет, хотя в этом случае исключаются такие факторы, как присасывающее действие грудной клетки, мышечная работа, внутрибрюшное давление и т. д., кроме разве одного *vis a tergo*. Но и значение *vis a tergo* в таком виде, как мы понимали его до сих пор, станет под сомнение, если привести наблюдение Н. Г. Шванна, который установил, что если артериальное давление мгновенно падает до нуля, то в течение определенного времени кровь еще вытекает из соответствующего органа.

Гораздо понятнее кровообращение в капиллярах. Общепринято, что кровь проходит по капиллярам под влиянием артериального давления, поскольку капилляры являются частью замкнутой системы кровеносных сосудов.

Причины продвижения лимфы по лимфатическим сосудам в основном те же, которые были отмечены выше для движения крови в венах. Надо упомянуть также о том, что лимфатические сосуды в органах имеют слепое начало в виде пальцев перчаток, т. е. они не имеют непосредственной связи с кровеносными сосудами. Самый сильный и постоянный лимфоотток

наблюдается именно из паренхиматозных органов (почка, печень и т. д.), хотя здесь силы, способствующие продвижению лимфы, незначительны (отсутствие мышц).

Целью настоящей работы являлось выяснение основных принципов капиллярного и венозного кровообращения, а также лимфообращения в паренхиматозных органах на примере почек.

МЕТОДИКА

Опыты были проведены на изолированных почках 6 собак. Бралась почка, по возможности одной величины (50—60 см³), на длинной ножке, чтобы сохранить на большом протяжении почечные артерию и вену. Перед изъятием почек собаки получали гепарин, а после изъятия почек их сосуды промывались цитратным перфузионным физиологическим раствором. После этого почки оставались 2—3 часа в этой перфузионной жидкости при температуре 20°.

Прибор для перфузии состоял из трех частей. Первая часть, собственно перфузионная, состояла из стеклянного сосуда емкостью в 5 л с двумя выводными стеклянными трубками. Одна из них, которая доставала до дна сосуда, была связана через резиновую трубку и ртутный манометр с канюлей, введенной в почечную артерию. Другая трубка была соединена с обычной резиновой грушей — насосом. Таким образом, можно было прогонять жидкость через почку под произвольным «артериальным» давлением под контролем ртутного манометра. Вторая часть была соединена через канюлю и резиновую трубку с почечной веной и с обычным водяным манометром для измерения венозного давления. Через отводящую трубку перфузионная жидкость вытекала в градуированный цилиндр. Поднятием или опусканием отводящей трубки можно было установить венозное давление на произвольной высоте. Третья часть служила для измерения межтканевого давления. Она состояла из водного манометра диаметром 1 мм, соединенного через резиновую трубку с иглой большого диаметра для введения в ткань почки. Во время опытов мочеточник всегда был перевязан. При таких условиях всю жидкость, которая вытекала из почки помимо почечной вены, можно было считать лимфой. Лимфа свободно оттекала с наклонно расположенного стеклянного столика с желобком в градуированный цилиндр. Количество оттекающей жидкости считалось по каплям прямым подсчетом.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Взаимосвязь между высотой артериального давления и венозным оттоком

Кривая зависимости венозного оттока от артериального давления является графическим изображением квадратичной алгебраической функции (рис. 1). Но в промежутке артериального давления 0—40 мм рт. ст. она поднимается менее быстро, а в промежутке давлений 40—80 мм рт. ст., наоборот, более круто, чем это требовалось бы для квадратичной функции. При давлении 80 мм рт. ст. и выше устанавливается прямая зависимость между артериальным давлением и венозным оттоком. По формуле Пуазейля, эта разница объясняется расширением сосудов под влиянием давления и превращением из радиуса в переменную величину. Но расширение сосудов не идет параллельно увеличению давления в них — от 0 до 40 мм рт. ст. сосуды расширяются мало. Расширение сосудов наибольшее в промежутке давлений 40—80 мм рт. ст. (Савицкий, 1956). При увеличении давления сверх 80—90 мм рт. ст. сосуды уже практически не расширяются. Для выражения этой особенности сосудов рядом авторов введены коэффициенты эластичности в формулу Пуазейля (Савицкий, 1956; Wexler, Sinn, 1953).

На основании полученных данных можно сделать вывод, что общее кровяное давление связано с кровообращением почки квадратичной зависимостью. Например, если артериальное давление упадет в два раза, то кровоснабжение уменьшится в четыре раза. Этот факт несовместим с жизнедеятельностью почки и вообще тех органов, которые очень чувствительны уже к незначительному ухудшению кровоснабжения (мозг,

печень, сердце, селезенка и т. д.). Поэтому разумно предположить, что эти органы должны иметь возможность каким-то образом не допускать снижения кровоснабжения, а тем самым и артериального давления. Как нам известно, при падении кровоснабжения почек вырабатывается ренин, под влиянием которого повышается общее артериальное давление и тем самым улучшается кровоснабжение почек. Имеются наблюдения, что, например, при искусственном уменьшении кровоснабжения печени или селезенки можно вызвать длительную гипертонию (Морохов, 1957а и б). Подобные результаты получены и на сердце (Волин и сотр., 1950).

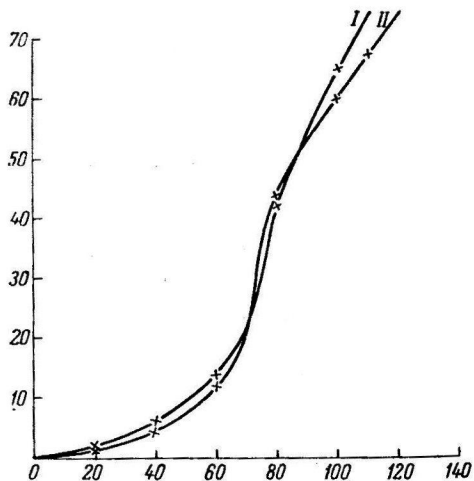


Рис. 1. Зависимость венозного оттока от уровня артериального давления при перфузии физиологическим раствором (I) и кровью (II).

По оси абсцисс — артериальное давление (в мм рт. ст.); по оси ординат — венозный отток (в см³/мин.).

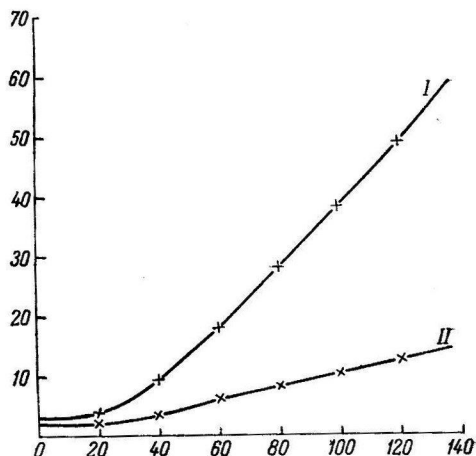


Рис. 2. Зависимость межтканевого давления от уровня артериального давления.

По оси ординат — межтканевое давление (в см водн. ст.).

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Соотношение между артериальным и тканевым давлениями

Представленную на рис. 2 кривую зависимости межтканевого давления от артериального давления можно разделить на две части: а) в промежутке артериального давления 0—40 мм рт. ст. кривая имеет квадратичный характер; б) выше 40 мм рт. ст. кривая становится совершенно прямой, т. е. при повышении артериального давления прямо пропорционально ему повышается и межтканевое давление.

Стенка капилляров состоит из очень тонкого (0.5 мк) слоя эндотелиальных клеток. Она представляет собой полупроницаемую мембрану. Проницаемость ее должна быть очень высокой; в ином случае она не могла бы противостоять пьезометрическому давлению внутри капилляра (Schade и. а. 1936). Эта гипотеза особенно относится к капиллярам почки, поскольку давление в них относительно высоко [40—50 мм рт. ст., а по отдельным авторам около 70 мм рт. ст. (Науман, 1927)]. Если это так, то в процессе фильтрации много жидкости должно попадать в межтканевое пространство, вследствие чего межтканевое давление будет расти прямо пропорционально внутрикапиллярному давлению. Выражением этой прямой зависимости является кривая при артериальном давлении 40 мм рт. ст. и выше.

Надо отметить, что капиллярная стенка представляет некоторое препятствие для прохождения жидкости. При низких цифрах артериального давления (ниже 40 мм рт. ст.) фильтруемое количество жидкости является явно недостаточным для наполнения межтканевых пространств и для передачи капиллярного давления окружающей среде. Поэтому при артериальном давлении ниже 40 мм рт. ст. межтканевое давление отстает от артериального давления и остается ниже ожидаемых цифр (рис. 2).

Уже тот факт, что межтканевое давление растет прямо пропорционально артериальному давлению противоречит данным многих исследователей (Landis, 1929—1930; Meyer, Holland, 1933; Wells а. о., 1938). Они измеряли межтканевое давление кожи, подкожной клетчатки, слизистых или мышц и пришли к выводу, что увеличение артериального и венозного давлений не оказывает никакого влияния на величину межтканевого давления. В то же время есть данные (Wells, 1938), по которым межтканевое давление тем выше, чем выраженнее фасция мышц.

По литературным данным и по данным настоящей работы, можно предположить, что в организме существует два типа капиллярного кровообращения. При капиллярном кровообращении первого типа межтканевое давление не следует за изменениями артериального и венозного давления и сохраняется на относительно низком уровне (кожа, подкожная клетчатка, слизистые, жировая клетчатка, мышцы со слабой фасцией и т. д., т. е. все те ткани, органы или части тела, которые не замкнуты в мало растяжимую, мало проницаемую крепкую оболочку). Второй тип кровообращения имеют органы, замкнутые в малорастяжимую, почти непроницаемую прочную оболочку и, образующие, таким образом, как бы «замкнутую систему». Сюда относятся паренхиматозные органы (почки, селезенка, печень, яички и т. д.), мышцы с крепкой фасцией и, как самый яркий представитель «замкнутых систем», — головной мозг, который заключен в черепную коробку, практически нерастяжимую и непроницаемую.

Какова же роль этих «замкнутых систем» в гемо- и лимфодинамике? На этот вопрос в доступной литературе мы не нашли удовлетворительного ответа. На значимость этого вопроса указывает хотя бы тот факт, что самое интенсивное кровообращение как раз характерно для органов, которые относятся к «замкнутым системам». Например, через почку проходит 20—30% минутного объема сердца («Der periphere Kreislauf» CIBA), т. е. одна четверть всей крови, в то же время вес почек равен $\frac{1}{200}$ части веса тела. Чем же это обусловлено, если как раз в почках отсутствуют предпосылки для хорошей гемодинамики? Кровь должна проходить через двойную капиллярную сеть (клубочковую и капиллярное разветвление *vas efferens*); в то же время артерио-венозных анастомозов в почке настолько мало, что свободно можно ими пренебречь (Still а. о., 1954; Клебанова и Ковешникова, 1954; Piiper, Schürmeyer, 1955). Разъяснение роли «замкнутых систем» в гемо- и лимфодинамике и является основной задачей настоящей работы.

Зависимость венозного оттока и межтканевого давления от высоты венозного давления

Как видно ниже, при повышении венозного давления (артериальное давление постоянное) параллельно повышается и межтканевое давление, но оно всегда остается выше венозного:

Артериальное давление (в мм рт. ст.)	40	40	40
Венозное давление (в см H ₂ O)	3	13	28
Межтканевое давление (в см вод. ст.)	8	15.5	28
Венозный отток (в каплях)	160	100	Нет

оттока

При повышении венозного давления венозный отток снижается, а при давлении 28 см вод. ст. — совсем прекращается. При этом венозное и межтканевое давления становятся равными. Поскольку нет венозного оттока, можно было бы ожидать, что венозное и межтканевое давления по принципу сообщающихся сосудов будут равны артериальному давлению. Но так как при этом имеет место очень интенсивный лимфоотток, межтканевое и венозное давления не могут быть равными артериальному давлению, а остаются ниже его.

Соотношение между межтканевым давлением и лимфооттоком

Почки очень богато снабжены лимфатическими сосудами. Лимфоотток из почки осуществляется через 5—10 и более крупных лимфатических сосудов, которые вне почки располагаются вокруг art. и vena renalis (Жданов, 1952; Babics, Rényi-Vámos, 1957).

Как показано на рис. 3, между межтканевым давлением и лимфооттоком существует прямолинейная зависимость. Из этого можно сделать

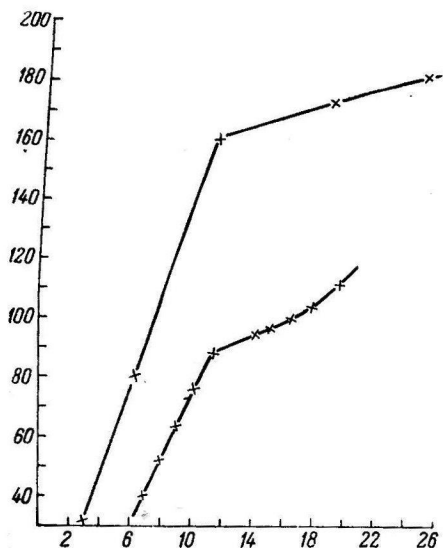


Рис. 3. Зависимость лимфооттока от уровня межтканевого давления.

По оси абсцисс — межтканевое давление (в см вод. ст.); по оси ординат — скорость лимфооттока (в каплях в 1 мин.). Перфузия физиолог. раствором (левая кривая) и кровью.

высокое. Одновременно мы находим объяснение тому явлению, что в покое, например, из ноги почти нет лимфооттока. Объясняется это тем, что здесь межтканевое давление очень низкое (Rusznayák, Földi, Szabó, 1955).

Как видим, в динамике лимфооттока принцип «замкнутых систем» играет ведущую роль, ведь только в этих органах межтканевое давление может быть высоким и следовать за изменениями артериального и венозного давлений.

вывод, что лимфоотток из почки осуществляется под непосредственным влиянием межтканевого давления, а артериальное давление влияет только опосредствованно через межтканевое давление. На непосредственную роль межтканевого давления на лимфоотток указывает и тот факт, что при мгновенном снижении артериального давления до нуля лимфоотток не прекращается, а постепенно снижается, соответственно падению межтканевого давления.

Исходя из этих данных, можно сказать, что главной движущей силой лимфооттока является межтканевое давление, которое в свою очередь зависит от высоты артериального и венозного давления. Меجتканевое давление в почках довольно высоко — в среднем 20—30 мм рт. ст. (Miles, Wardenner, 1954; Wirz, 1956; Reubi, 1956; Brun a. o., 1956).

Сейчас действительно понятно, почему лимфоотток из паренхиматозных органов настолько интенсивен и постоянен, ведь именно в этих органах межтканевое давление самое

П р и н ц и п з а м к н у т ы х с и с т е м

Тот факт, что отдельные органы или части тела заключены в мало-податливую, непроницаемую оболочку, имеет очень важное значение для гемодинамики.

Стенка капилляров проницаема и поэтому жидкость фильтруется в межтканевое пространство. Является общепринятым то, что капиллярная стенка пропускает только относительно мелкомолекулярные растворенные вещества, а большие молекулы (белки) почти не проходят. Если фильтрация достигает определенной величины, то межтканевое пространство наполняется этим фильтратом, в результате чего всякие изменения капиллярного давления легко могут передаваться окружающей среде. Количество фильтруемой жидкости тем больше, чем выше капиллярное пьезометрическое давление, которое в свою очередь зависит от высоты артериального и венозного давлений. Следовательно, количество фильтруемой жидкости и тем самым межтканевое давление должны расти прямо пропорционально повышению артериального или венозного давлений. Но межтканевое давление не могло бы следовать за капиллярным давлением, если соответствующий орган не представлял бы из себя «замкнутую систему». В самом деле, если почка не имела бы фиброзной капсулы, то фильтруемая жидкость вытекала бы в сторону меньшего давления в окружающие ткани или если капсула растягивалась бы соответственно давлению, то межтканевое давление не могло бы следовать за повышением капиллярного давления.

В конечном итоге для того, чтобы межтканевое давление в этих органах строго следовало за изменениями капиллярного давления необходимы два основных фактора: довольно высокая фильтрация и наличие «замкнутой системы».

Высокая фильтрация необходима для того, чтобы капиллярное давление через фильтрат могло передаваться окружающей среде. «Замкнутая система» нужна для того, чтобы по закону Паскаля установилось одинаковое внутритканевое давление во всем органе, соответственно величине капиллярного давления.

В литературе имеются указания на то, что фасции или общие оболочки для артерий и вен имеют большое значение для продвижения крови по венам, поскольку артериальный пульс передается на вены (Schade и. а., 1936; Kiss, 1953). Киш пошел еще дальше и предполагает, что для продвижения крови по венам в черепной коробке имеет значение передача артериальных пульсовых волн на расстояние, т. е. на неприлегающие вены. Как видим, эти данные относятся только к передаче артериальной пульсовой волны на большие вены и не касаются капиллярного кровотока и лимфообращения.

Как мы должны представить механизм такого интенсивного кровообращения в почках?

Кровь под определенным (высоким) давлением достигает капилляров, где сразу же начинается фильтрация. Часть электролитов фильтруется в межтканевое пространство, где и продолжает свой путь. Большие молекулы и форменные элементы остаются в капиллярах. Почка представляет собою «замкнутую систему» и поэтому по закону Паскаля в ней устанавливается одинаковое давление в зависимости от высоты капиллярного давления. Под влиянием высокого межтканевого давления жидкость из межтканевого пространства выжимается в двух направлениях: к двум выходам из системы — через вены и через лимфатические сосуды. На это указывает прямая зависимость между межтканевым давлением и лимфооттоком, но до определенного уровня межтканевого давления (12 см

вод. ст.), при котором в лимфооттоке получается резкий перелом, хотя прямая зависимость в дальнейшем сохраняется.

Очень важно отметить, что количество протекающей крови и физиологического раствора при равных условиях перфузии одинаково. В то же время межтканевое давление гораздо выше при перфузии физиологическим раствором, нежели кровью. Этот факт указывает на то, что, хотя в почке для обратной фильтрации межтканевое давление играет главную роль, все таки еще существует сила, которая помогает обратной фильтрации — это разница онкотического давления между кровью и фильтратом. На большое значение онкотического давления в процессе обратной фильтрации указывает и тот факт, что при перфузии кровью лимфоотток очень низкий, т. е. жидкость из межтканевого пространства почти полностью удаляется через вены. Из этого следует, что при снижении онкотического давления крови лимфоотток должен повыситься. Это обстоятельство полностью подтверждается литературными данными (Rusznayák, Földi, Szabó, 1955).

Следовательно, обратная фильтрация в кровяное русло в органах, относящихся к «замкнутым системам», происходит под влиянием межтканевого давления, а онкотическое давление действует только как вспомогательная сила, но может и отсутствовать, а количество протекающей крови все равно останется одинаковым.

ЛИТЕРАТУРА

- Волин М. А. и сотр., Терапевт. арх., 22, 6, 17, 1950.
 Жданов Д. А. Общая анатомия и физиология лимфатической системы. Медгиз, Л., 1952.
 Клебанова Е. А., А. К. Ковешникова, Изв. Естеств.-научн. инст. им. Лесгафта, 26, 53, 1954.
 Морохов Ф. А., Бюлл. exper. биол. и мед., дополн. к № 1, 64, 1957a; Арх. патол., 3, 25, 1957б.
 Савицкий Н. Н. Некоторые методы исследования и функциональной оценки системы кровообращения. Медгиз, 1956.
 Сперанский А. Д. Элементы построения теории медицины. Медгиз, 1937.
 Babics A., F. Rényi-Vámos. Das Lymphgefäßsystem der Niere. Akadémiai kiado. Budapest, 1957.
 Brun C. a. o., Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med., 91, 199, 1956.
 Nauman J. M., Amer. Journ. Physiol., 79, 2, 389, 1927.
 Kiss F., Acta. Physiol. Hung., suppl., 4, 49, 1953.
 Landis E. M., Heart, 15, 209, 1929—1930.
 Meyer F., G. Holland, Arch. exp. Path. Pharmacol., 168, 580, 1933.
 Miles B. E., H. E. de Warden, Journ. Physiol., 523, 1, 131, 1954.
 Piiper J., E. Schürmeyer, Pflüg. Arch., 261, 543, 1955.
 Reubi F., Experientia, 12, 1, 33, 1956.
 Rusznayák I., M. Földi, Szabó. A nyirokkeringés élet és kórtana. Akadémiai kiado. Budapest, 1955.
 Schade H., O. Hepp, H. Pich u. V. Pein, Z. Kreislaufforsch., 28, 131, 153, 1936.
 Soula L.-c. Précis de physiologie. Masson et C-ie. Paris, 1947.
 Still J. W., E. R. Whitecomb, Am. Journ. Physiol., 178, 3, 399, 1954.
 Wells H. S., G. B. Youmans, D. G. jr. Miller, Journ. Clin. Invest., 17, 489, 1938.
 Wezler K., W. Sinn. Das Strömungsgesetz des Blutkreislaufes. Editio Cantor, Aulendorf, 1953.
 Wirz H., Schweiz. med. Wochenschr., 86, 15, 377, 1956.

Поступило 5 VI 1958

BLOOD AND LYMPH FLOW DYNAMICS IN THE ISOLATED KIDNEY

By *Laslo Joseph*

From the department of physiology, Medical Institute, Turgu-Mures, Rumania

Data obtained in experiments upon perfused kidneys of dogs serve for the elucidation of some fundamental relationships between capillary and venous circulation and lymph flow in parenchymatous organs.

(1) Venous outflow is shown to be related to the level arterial blood pressure conforming to the law of squares. (2) Under constant conditions of perfusion, amounts of blood or saline flow prove to be equal. (3) Variations of tissular pressure are proportionate to those of arterial and venous pressure. (4) There is a linear relationship between tissue pressure and lymph outflow. (5) Variations of tissue pressure follow those of arterial and venous pressure, provided the organ represents a closed system, i. e. when it has a non-distensible, impervious, firm capsule and when filtration through the capillary wall is of sufficient intensity. Under these conditions, uniform pressure is established (according to Pascal's law), depending on the level of capillary pressure.

(6) Haemodynamic conditions prevailing in a «closed system» depend on the fact that here reversed filtration from tissue spaces into capillaries occurs mainly as a result of high tissue pressure. Oncotic blood pressure plays but a secondary role, and when absent, the amount of blood flowing per unit time may remain unaltered. (7) Under conditions of a «closed system», all capillaries and tissue spaces form a single stream, having a total capacity many times that determined by the flow of blood through capillary vessels only. This is a reasonable explanation for the high intensity of flow through parenchymatous organs, considered to form a «closed system».

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭВАКУАТОРНОЙ ФУНКЦИИ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ МОТОРИКИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

Н. Н. Лебедев

Лаборатория экспериментальной патологии Института нормальной
и патологической физиологии, Москва

И. П. Павлов охарактеризовал движения желудка натошак — его периодическую моторную деятельность как «выталкивающие», «опоражняющие», подчеркнув тем самым их эвакуаторную способность.

Однако в дальнейшем эвакуаторная функция периодической моторики не подвергалась специальному изучению и использовалась в физиологических экспериментах преимущественно в методическом плане (Мостун, 1950, 1956).

Проведенное нами детальное исследование эвакуаторной функции периодической моторики позволило установить некоторые присущие ей закономерности.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на 10 собаках с фистулами фундальной части желудка и тонкого кишечника вблизи илеоцекальной области. В каждом опыте одновременно с кимографической регистрацией периодической моторики желудка учитывалось количество отделявшегося из кишечной фистулы сока (или химуса) за 15-минутные промежутки, а также время перемещения от желудка до кишечной фистулы «меток» — цветной резиновой крошки, которая вводилась в желудок в количестве 0.5—1.0 г в периоды сокращений или покоя или примешивалась в таких же количествах к пище.

Эвакуаторная функция периодической моторики оценивалась в результате сопоставления всех этих трех показателей, полученных в одном опыте. Поэтому приводимые ниже рис. 1—5 представляют собой их графическое совмещение на основе общего масштаба времени. Так как приведение подлинных кимограмм периодической моторики желудка затруднительно из-за чрезмерной громоздкости, на рис. 1—5 приводятся схемы кимограмм, выполненные в масштабе времени и амплитуды сокращений (за исключением амплитуды начальных сокращений нормальных периодов работы). Использование такого способа иллюстрации позволяет наиболее наглядно представить наблюдавшиеся в наших опытах закономерности.

Эвакуаторная функция периодической моторики исследовалась в условиях физиологического голода без каких-либо дополнительных вмешательств и с добавлением вмешательств, меняющих ритм чередования циклов (понимая под циклом как здесь, так и в дальнейшем совокупность периода работы и периода покоя).

Применялось введение пороговоротных доз морфина по методике А. И. Мордовцева (1953, 1957), кратковременное орошение слизистой желудка растворами сернистой меди (0.025 и 0.05% -й) или 0.1—0.2%-ми растворами кислоты и щелочи в физиологических концентрациях (Лебедев, 1957). В качестве механического раздражителя в желудок вводился сернистый барий в количествах 10, 20, 50 и 100 г.

Мясо, молоко или хлеб вводились через фистулу в желудок или поедались животными в количествах 50, 100, 200 и 300 г по отдельности или в различных сочетаниях.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Опытами установлено, что вне пищеварения нормальной периодической моторикой осуществляется перемещение введенной в желудок резиновой крошки в течение каждого цикла от желудка до дистальных

отделов тонкого кишечника. Никаких изменений в ритме периодики, количестве сокращений в периодах работы при этом не возникает, следовательно, частицы резины в таких количествах можно считать индифферентными.

Это перемещение, как показали опыты на собаках, имевших кроме илеоцекальной, еще и фистулу в середине тонкого кишечника, осуществляется в два этапа: на первом в период сокращений желудка «метки»

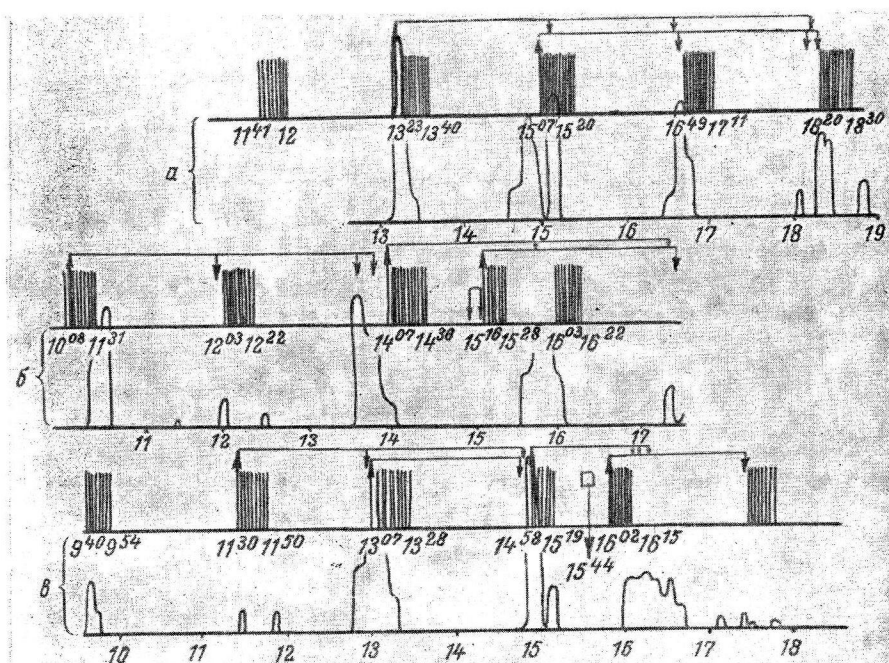


Рис. 1. Эвакуация резиновой крошки («меток») периодической моторикой желудка и тонкого кишечника в различных условиях опыта (собака Найда, 1957).

а (опыт 23 III) — эвакуация нормальной периодической моторикой; *б* (опыт 26 III) — эвакуация до и после орошения слизистой желудка растворами кислоты и щелочи (двойная стрелка); *в* (опыт 30 III) — эвакуация до и после введения 1 мг морфина (стрелка с квадратом). Вверху — схема периодической моторики желудка. Каждая тонкая вертикальная линия соответствует одному сокращению на кимограмме; стрелки вверх — моменты введения «меток» в желудок; стрелки вниз — моменты появления «меток» в илеоцекальной фистуле. Внизу — кривые периодической кишечной секреции. Под схемами дан масштаб времени в часах и минутах.

переводятся приблизительно до середины тонкого кишечника, на втором — моторикой тонкого кишечника в следующий период работы перемещаются до илеоцекальной области. Одновременно при этом из желудка в тонкий кишечник перемещается следующая порция «меток», и так повторяется в течение каждого цикла. Все количество введенной резиновой крошки, как бы мало оно ни было, в течение одного цикла целиком никогда не переводится до илеоцекальной области. В дальнейшем небольшие порции «меток» появляются в илеоцекальной фистуле периодически на высоте кишечной секреции, которая в свою очередь совпадает с началом каждого очередного периода сокращений желудка.

Воздействия, меняющие ритм чередования циклов периодической моторики, влияют на ее эвакуаторную функцию различно в зависимости

от их способности вызывать волну двигательного возбуждения одновременно во всей системе желудок—тонкий кишечник или же только местное двигательное возбуждение желудка. К первым относятся введения пороговоротных доз морфина. Перемещение «меток» при этом ускоряется. Ко вторым относятся орошения слизистой желудка растворами серно-кислой меди или кислоты и щелочи в физиологических концентрациях. Скорость движения «меток» при этом вначале не изменяется, а в последую-

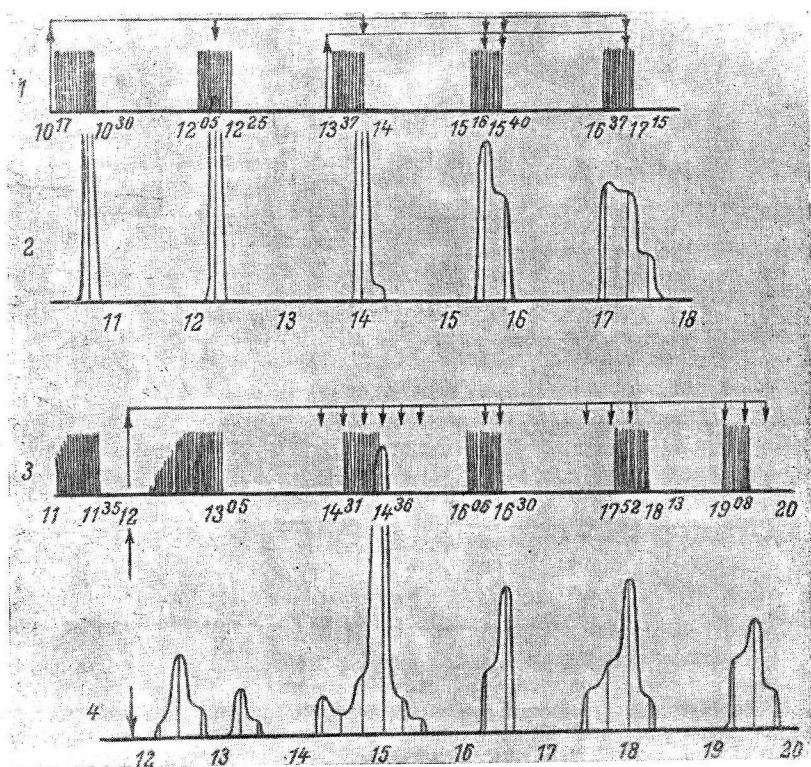


Рис. 2. Эвакуация периодической моторики сернокислого бария (механический раздражитель). Собака Юля.

1, 2 — схема периодической моторики желудка и периодической кишечной секреции, а также движения «меток» без дополнительных вмешательств; 3, 4 — периодическая моторика желудка и периодическая кишечная секреция, а также перемещение сернокислого бария (50 г). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

щем цикле даже иногда замедляется в связи с увеличением его продолжительности.

При всех указанных вмешательствах в желудке возникает внеочередной период сокращений, которому при введении морфина соответствует внеочередная волна кишечной секреции, а при орошении волна кишечной секреции возникает позже, в «урочное» время (рис. 1).

При всыпании в желудок сернокислого бария в большинстве опытов также возникал внеочередной период сокращений желудка и одновременно внеочередной период кишечной секреции. Барий, как и «метки», появлялся в илеоцекальной фистуле соответственно следующему периоду сокращений желудка. В части опытов (независимо от количества бария) наблюдались обратные соотношения: период сокращений в желудке,

возникший после введения бария, растягивался и заканчивался как раз в тот момент, когда из илеоцекальной фистулы появлялись первые порции бария.

В дальнейшем во всех случаях ритм периодической моторики восстанавливался, каждому периоду сокращений желудка соответствовало появление очередных порций бария в кишечной фистуле. Кишечная секреция сохраняла периодический характер, количество сока несколько увеличивалось (рис. 2).

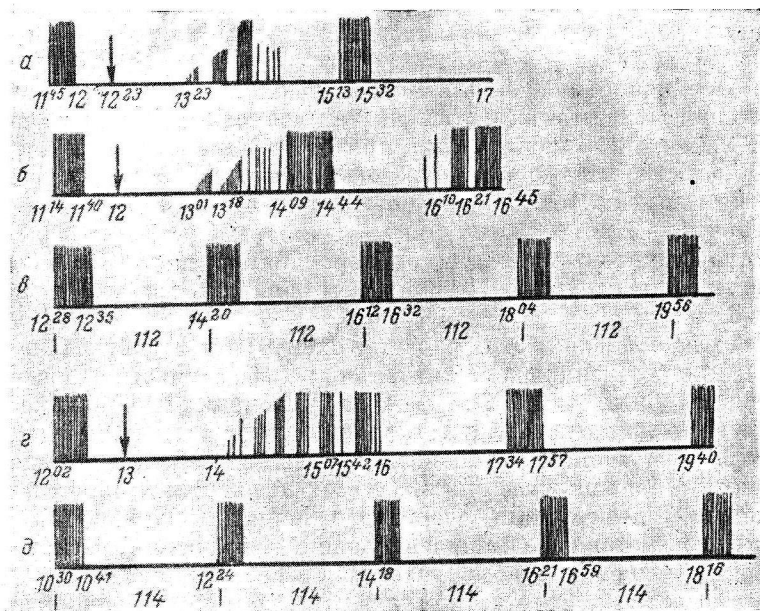


Рис. 3. Изменения периодической моторики желудка при вливании различных количеств молока непосредственно в желудок. Опыты с вливанием молока: а — опыт 27 II 50 мл; б — 3 III 100 мл; в — 12 IV — норма периодики; собака Пушкинка. г — опыт с вливанием молока 15 IV 200 мл; д — 12 IV — норма периодики; собака Артем. Остальные обозначения те же, что на рис. 1. Момент вливания молока указан стрелками.

При введении непосредственно в желудок незаметно для животных молока, мяса или хлеба изменения периодической моторики желудка находились в зависимости от количества и консистенции пищи. Следующий за введением пищи период сокращений «расщеплялся» на несколько групп сокращений с возрастающей амплитудой при вливании молока; при вкладывании хлеба или мяса он деформировался за счет снижения амплитуды сокращений. При небольших количествах пищи изменения периодики желудка этим ограничивались (рис. 3). При больших количествах вслед за «деформированным» периодом имело место выпадение одного или более периодов сокращений. В последующем периодические сокращения возникали вновь, но правильный ритм чередования циклов восстанавливался не сразу.

Кишечная секреция имела периодический характер. В зависимости от сорта пищи максимум продуктов ее переваривания появлялся в илеоцекальной фистуле в разные сроки. Время появления в ней первых пор-

ций вложенной пищи, точнее, примешанной к ней «метки», составляло 1.5—2 часа, независимо от сорта пищи.

В этих опытах можно было наблюдать волны периодической кишечной секреции при отсутствии на кимограмме сокращений желудка и, наоборот, сокращения на кимограмме, которым нельзя было отыскать эквивалента в виде волны периодического отделения из кишечной фистулы. Подобную картину можно охарактеризовать, как своеобразное «разобщение» периодики желудка и тонкого кишечника. Она наблюдалась в «модельных» опытах при орошении слизистой желудка растворами кислоты и щелочи или растворами сернокислой меди, т. е. при воздействии раздражителей, вызывающих внеочередные сокращения желудка за счет местных механизмов.

Для более подробного анализа соотношений между периодикой желудка и тонкого кишечника в этих опытах мы воспользовались расчетами, которыми устанавливалась средняя продолжительность циклов у данного животного за каждый текущий отрезок работы. Расчеты проводились на основании данных за тот же день опыта, для чего перед введением пищи записывалось 2—3 нормальных цикла. Одновременно были взяты цифры средней продолжительности циклов периодики у данного животного за те же месяцы предыдущего года, причем обнаружилось почти полное их совпадение.

Построив на основании этих расчетов схему, соответствующую нормальной периодике без всяких дополнительных вмешательств («рассчитанную норму»), можно было судить о том, какие отклонения в периодике желудка и тонкого кишечника возникают в результате проводимого опыта.

Этот прием позволил установить определенные закономерности, повторяющиеся в большинстве опытов у всех подопытных животных. После выпадения или деформации очередного периода сокращений желудка вследствие введения в него пищи следующие сокращения, регистрируемые на кимограмме (вначале слабые, затем обычной амплитуды периодических сокращений), возникали тогда, когда у данного животного должен был бы возникнуть очередной период сокращений. Они являлись, по существу, периодом сокращений, который заканчивался как раз к тому моменту, когда должен был бы начаться следующий очередной период сокращений. На кривой сокращения из илеоцекальной фистулы в это время имелось «выпадение» одной или нескольких волн или, напротив, появление «добавочных» волн. Такие измененные соотношения наблюдались в течение одного-трех циклов. Затем происходило восстановление обычного характера соотношения между периодикой желудка и тонкого кишечника, свойственного условиям физиологического голода (рис. 4).

Вкладывание пищи в желудок при отсутствии периодических сокращений показало, что и «кислотным» движениям также присуща эвакуаторная функция. При сопоставлении показателей кишечной периодики с «рассчитанной нормой» периодики желудка и в этих опытах обнаружился тот же характер изменения соотношений между этими показателями, что и в опытах с нормальной периодической моторикой желудка.

При еде животными тех же количеств пищи наблюдалось торможение типичной периодической моторики желудка, как это многократно описано в литературе. Однако в части опытов особенно отчетливо при еде мяса и молока, можно было обнаружить периодически возникающее увеличение амплитуды пищеварительной перистальтики в том же ритме, который имела периодическая моторика данного животного вне пищеварения. Отсутствие на кимограммах периодического увеличения амплитуды пищеварительной перистальтики в других опытах можно было отнести за счет недостаточной чувствительности метода регистрации, так как чаще всего это наблюдалось при еде плотной пищи — хлеба.

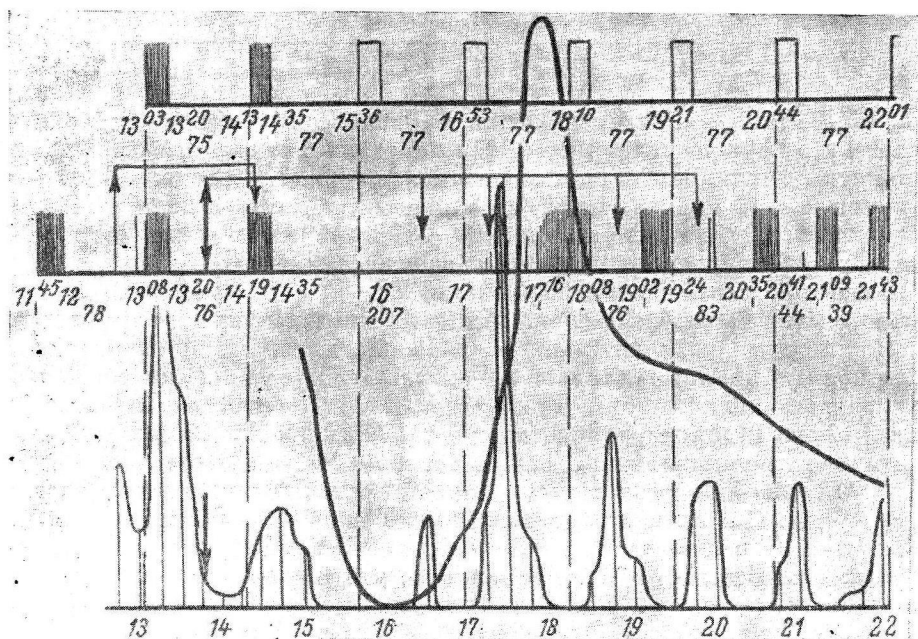


Рис. 4. Эвакуация 100 г мяса периодической моторикой желудка и тонкого кишечника при непосредственном вкладывании его в желудок (собака Дамка). *Сверху вниз:* «рассчитанная норма» периодики (пустые прямоугольники); схема периодики желудка и движений «меток»; периодическая кишечная секреция и выделение химуса (тонкая линия — за каждые 15 мин.; толстая — за каждый час). Остальные обозначения те же, что на рис. 1. Цифры под горизонтальными линиями — продолжительность циклов (в мин.). Момент вкладывания мяса указан стрелкой.

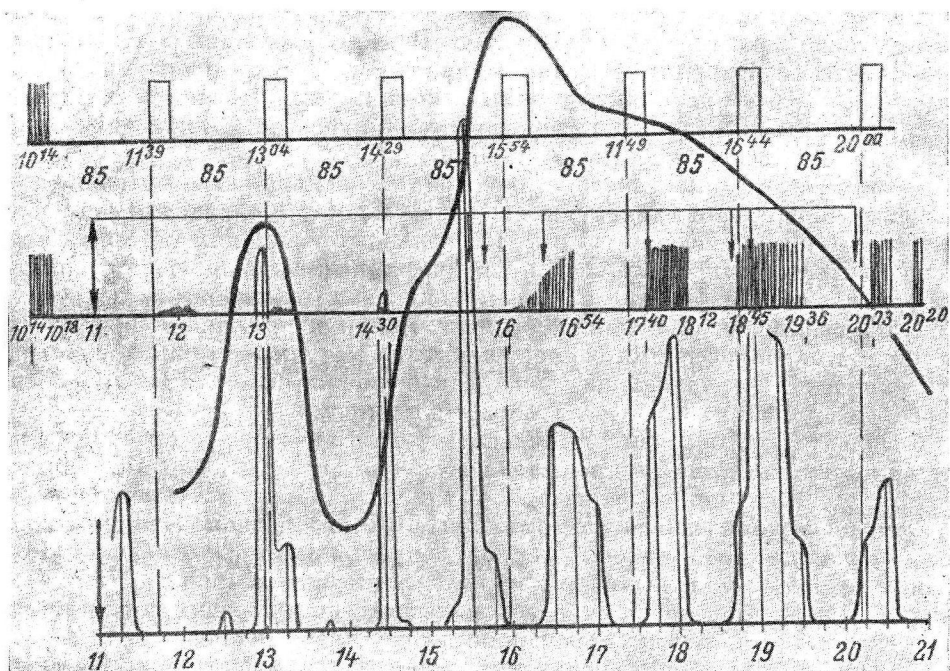


Рис. 5. Моторика желудка и выделение химуса при еде 100 г мяса (собака Дамка). Обозначения те же, что на рис. 4.

Появление продуктов переваривания съеденной пищи из илеоцекальной фистулы всегда происходило периодически. Особенно демонстративны в этом отношении максимумы выделения химуса. Часовая кривая по понятным причинам иногда ступеньчивала периодичность его выделения, но кривые за 15-минутные промежутки всегда имели четко выраженный периодический характер независимо от количества съеденной пищи (даже при еде животными полного дневного рациона).

Изменения соотношения периодики желудка и тонкого кишечника в этих опытах были более сложными, чем в предыдущих. В фазе торможения типичных периодических сокращений, которая равнялась целому числу полных циклов и длилась 2.5—4 часа в зависимости от сорта пищи (при равных количествах), каждой волне отделявшегося из кишечной фистулы сока (или химуса) соответствовало увеличение амплитуды пищеварительной перистальтики. Таким образом, можно считать, что в эту фазу сохранялись соотношения, свойственные условиям физиологического голода. С появлением первых типичных периодических сокращений характер соотношения менялся — возникала такая же «разобщенность» периодики желудка и тонкого кишечника, как и в опытах с вкладыванием пищи непосредственно в желудок. В дальнейшем вновь восстанавливался обычный характер соотношения периодики желудка и тонкого кишечника (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Эвакуация периодической моторикой механического раздражителя и пищевых веществ, вводившихся незаметно для животных непосредственно в желудок, осуществляется, очевидно, за счет собственных механизмов периодической деятельности пищеварительного тракта. При равных количествах пищевых веществ и сернокислого бария степень механического раздражения при введении последнего значительно больше, а химическое раздражение практически отсутствует. Поэтому различия в изменениях периодической моторики желудка и периодики тонкого кишечника в этих опытах позволяют дать оценку роли механических и химических раздражений слизистой желудка и тонкого кишечника в регуляции эвакуаторной функции периодической моторики.

Вследствие механического раздражения в большинстве опытов после введения бария наблюдался внеочередной период сокращений желудка, чего не было при введении пищи. Последующая эвакуация механического раздражителя осуществлялась практически неизменной периодической моторикой, в то время как при эвакуации пищи изменения в периодике желудка и тонкого кишечника возникали при перемещении первых же ее порций периодическими сокращениями из желудка в тонкий кишечник. Эти изменения периодики желудка, как было показано, углублялись по мере развертывания процессов обработки пищи.

Следовательно, в связи с выпадением тонкого экстеро- и интероцептивного анализа качества раздражителя во время акта еды, первоначальный анализ осуществляется рецепторами слизистой желудка прежде всего по степени механического раздражения. При определенной силе последнего возникает внеочередной период сокращений, перемещающий введенный раздражитель частично в нижележащие отделы пищеварительного тракта. При подпороговой силе механического раздражения перемещение осуществляется первыми сокращениями очередного периода.

Характер дальнейших изменений периодической моторики желудка в зависимости от качества раздражителя определяется в тонком кишечнике, где происходит временная задержка переведенных из желудка веществ в промежутках между периодами сокращений. Более точную локализа-

цию на основании имеющихся у нас данных пока трудно установить, хотя вероятнее всего можно полагать, что эта регуляция осуществляется с двенадцатиперстной кишки и верхних отделов тонкого кишечника. Однако можно с определенностью утверждать, что преимущественную роль в ней играют химические интероцептивные воздействия на рецепторы слизистой тонкого кишечника. Характер первоначальных изменений моторики желудка указывает на замедление в той или иной степени поступления пищи в кишечник.

Дальнейшие изменения периодической моторики желудка, по-видимому, также имеют регуляторный характер. В соответствии с литературными данными, через более или менее продолжительный промежуток времени в желудке начинается выделение сока (Павлов, 1897; Хижин, 1894; Лобасов, 1896; Разенков, 1948), кислота которого обладает способностью влиять на периодическую моторику (Болдырев, 1904; Кацнельсон, 1904; Эдельман, 1906; и др.). Всосавшиеся в кровь продукты переваривания пищи также могут влиять на нее (Чукичев, 1930). Следовательно, здесь имеет место сложный комплекс регуляторных влияний, включающий не только нервнорефлекторные, интероцептивные, но и гуморальные механизмы.

Трудно сказать, в чем именно обнаруживается тонкий интероцептивный анализ качества пищи в зависимости от ее сорта, так как консистенция пищевых веществ была различной. Однако и в такой постановке опытов удастся отметить различия в изменениях моторики при вкладывании мяса и хлеба.

При введении пищи непосредственно в желудок процесс пищеварения начинается собственно благодаря эвакуаторной функции периодической моторики. Тонкий кишечник в этом случае, очевидно, является основным регулятором темпа эвакуации по мере завершения в нем процессов обработки очередных порций пищи, поступивших из желудка. Эти опыты свидетельствуют о важной роли химических раздражений верхних отделов тонкого кишечника в механизме собственно периодической деятельности желудка.

При еде животными пищи первым включается в процесс ее обработки желудок и только затем тонкий кишечник. Эвакуация осуществляется пищеварительной перистальтикой, в тонкий кишечник поступают не натуральные пищевые вещества, а продукты их обработки в желудке. Торможение периодической моторики при этом возникает в результате комплекса центральных влияний, связанных с актом еды. Указанное торможение (в том числе и мнимым кормлением, и дразнением пищей) послужило поводом для выделения периодической моторной деятельности в самостоятельную форму моторики, обособленную от пищеварительной (Болдырев, 1904; Эдельман, 1906), хотя в дальнейших работах и была показана их весьма тесная взаимосвязь и сходство основных элементов (Собакин, 1948; Мордовцев, 1952).

Наши опыты позволяют рассматривать торможение периодической моторики едой как своеобразную форму ее видоизменения, при которой периодический ритм проявляется в увеличении амплитуды пищеварительной перистальтики, а также в совпадающем с ним увеличением количества химуса, отделяющегося из илеоцекальной фистулы.

По-видимому, вследствие этого периодически увеличивается количество поступающих в кишечник продуктов обработки пищи в желудке. Отсюда в свою очередь вытекает предположение о том, что при согласованной деятельности желудка и тонкого кишечника процессы обработки пищи в этих двух отделах пищеварительного тракта имеют известную цикличность, укладывающуюся в ритм чередования циклов периодической моторики вне пищеварения.

Однако и при еде пищи, как было показано, с появлением первых периодических сокращений желудка устанавливается на некоторое время «разобщенность» периодики желудка и тонкого кишечника, которая в опытах с непосредственным введением пищи в желудок наблюдалась вскоре же после введения. Можно полагать, что этот переход свидетельствует о постепенной смене механизмов регуляции пищеварительного процесса, т. е. позволяет установить в моторной деятельности пищеварительного тракта наличие первой, нервно-рефлекторной, и второй, нервногуморальной, фаз, которые в основном совпадают с соответствующими фазами секреторного процесса.

Так же, как и «модельные» опыты с применением центральных и местных воздействий, опыты с вкладыванием и едой пищи свидетельствуют, что центральные механизмы обуславливают согласованную периодическую деятельность желудка и тонкого кишечника, в то время как местные нервнорефлекторные и гуморальные механизмы вызывают «разобщенность», своеобразную «дискоординацию» периодики этих двух отделов. Провести достаточно полный анализ значения этого фактора на разных этапах пищеварения пока не представляется возможным. Основная роль его, по-видимому, заключается в регуляции темпа эвакуации.

Эвакуаторная способность «кислотных» движений, которая обнаруживается при отсутствии периодической моторики желудка при вкладывании пищи, представляет интерес при изучении некоторых патологических состояний пищеварительного тракта, связанных с нарушением периодической моторики желудка. Так как при этом часто имеет место ослабление центральных влияний, связанных с актом еды, можно думать, что при этих условиях кислотным движениям принадлежит компенсаторная функция, так как благодаря их наличию создается готовность пищеварительного тракта к эвакуации пищи. Приведенный пример, конечно, не исчерпывает возможной биологической роли «кислотных» движений, как одной из форм моторной деятельности желудка.

Из опытов с введением сернокислого бария следует, что двигательную реакцию на механическое раздражение нельзя считать особой формой двигательной активности желудка, как это до сих пор принято в литературе (Курцин, 1952; Дзидзигури и Георгобиани, 1957). Она представляет, в сущности, видоизменение его периодической моторики. Форма этого видоизменения определяется отношением введенного механического раздражителя к эвакуаторной функции периодической моторики, т. е. наличием или отсутствием возможности его перемещения из желудка далее по пищеварительному тракту.

Н. Д. Стражеско (1904), исследуя передвижение пищи по кишечнику, пришел к выводу, что из илеоцекальной фистулы «содержимое выходит более или менее равномерно с незначительными колебаниями» (стр. 82—83). Однако расхождение между нашими данными о периодическом характере выделения химуса из илеоцекальной фистулы и данными Стражеско лишь кажущееся, так как он имел дело с часовыми количественными химуса. Специально построенные нами кривые отделения химуса по всем опытам, приводимым в работе Стражеско, а также Г. Б. Берлацкого (1903) показали, что и в часовых кривых в опытах этих авторов периодичность иногда обнаруживается достаточно четко.

ВЫВОДЫ

1. Нормальная периодическая моторика желудка и тонкого кишечника осуществляет перемещение введенных в желудок индифферентных частиц вне пищеварения в течение каждого цикла от желудка до дистальных отделов тонкого кишечника. Воздействия, меняющие ритм чередования циклов периодической моторики, могут менять скорость перемещения указанных частиц.

2. При введении непосредственно в желудок механического раздражителя (серноокислого бария) и пищевых веществ, их эвакуация осуществляется и регулируется за счет механизмов собственно периодической деятельности, которая в этих условиях выступает в качестве фактора, обуславливающего начало процесса пищеварения.

3. Торможение периодической моторики едой следует рассматривать как форму ее видоизменения, при которой периодический ритм обнаруживается увеличением амплитуды пищеварительной перистальтики.

4. Появление в дистальных отделах тонкого кишечника механического раздражителя и продуктов переваривания пищи, независимо от ее количества, качества и способа введения в пищеварительный тракт, имеет периодический характер.

5. Характер координации периодики желудка и тонкого кишечника влияет на скорость эвакуации, зависит от преобладающих в данный момент в процессе пищеварения регуляторных механизмов и имеет определенную фазность.

6. Двигательная реакция желудка в ответ на механическое раздражение является видоизменением периодической моторики желудка. Форма видоизменения определяется отношением механического раздражителя к эвакуаторной функции периодической моторики.

7. Периодическая моторика пищеварительного тракта является эвакуаторным механизмом, деятельность которого регулирует заполнение тонкого кишечника и видоизменяется в соответствии с особенностями обработки качественно различной пищи благодаря химическим и механическим раздражениям слизистой желудка и тонкого кишечника.

ЛИТЕРАТУРА

- Берлацкий Г. Б. Материалы к физиологии толстых кишек. Дисс. СПб., 1903.
Болдырев В. Н. Периодическая работа пищеварительного аппарата при пустом желудке. Дисс. СПб., 1904.
Дзидзигури Т. Д., Т. Б. Георгобиани, Физиол. журн. СССР, 43, 2, 1957.
Кацнельсон Л. З. Нормальная и патологическая рефлекторная возбудимость слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки. Дисс. СПб., 1904.
Курцин И. Т. Механорецепторы желудка и работа пищеварительного аппарата. Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.
Лебедев Н. Н. Научн. совещ. посвящ. 40-летию Октябрьской революции, Тез. докл., Тарту, 1957.
Лобасов И. О. Отделительная работа желудка собаки. Дисс. СПб., 1896.
Мордовцев А. И., Бюлл. exper. биол. и мед., 33, 6, 1952; 35, 2, 2, 1953; О центре моторной, в частности, голодной деятельности желудка. Дисс. М., 1957.
Мостун В. Ф., Бюлл. exper. биол. и мед., 29, № 6, 6, 1950; Взаимоотношения голодной моторной деятельности различных участков пищеварительного тракта. Дисс. М., 1956.
Павлов И. П. (1897), Собр. соч., 2, 347, Изд. АН СССР, М.—Л., 1946.
Разенков И. П. Новые данные по физиологии и патологии пищеварения. Лекции. М., 1948.
Собакин М. А. Взаимоотношение перистальтики желудка при пищеварении и в условиях физиологического голода. Дисс. М., 1948.
Стражеско Н. Д. К физиологии кишек. Дисс. СПб., 1904.
Хижин П. П. Отделительная работа желудка собаки. Дисс. СПб., 1894.
Чукичев И. П., Тр. Тимирязевск. инст., физиол. отд., 1930.
Эдельман И. Движения желудка и переход содержимого из желудка в кишки. Дисс. СПб., 1906.

Поступило 2 VI 1958

EXPERIMENTAL DATA ON THE EVACUATORY FUNCTION OF PERIODIC DIGESTIVE TRACT MOTILITY

By N. N. Lebedev

From the laboratory of experimental pathology, Institute of Normal and Pathologic Physiology, Moscow

ОСМОРЕЦЕПТОРЫ ПЕЧЕНИ

Л. К. Великанова и Я. Д. Финкинштейн

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Новосибирск

В состав механизмов, регулирующих поступление и выведение воды из организма, в качестве чрезвычайно важного их звена входят рецепторы.

Задачей осморецепторов является улавливание осмотических сдвигов внутренней среды и сообщение об этих сдвигах в центры нервной системы.

В настоящее время в отношении места расположения осморецепторов и тем более относительно их строения и функционирования известно чрезвычайно мало. Исключением является область гипоталамуса, где благодаря работам Вернея (Verney, 1947, 1948) и ряда других исследователей (Gibson, 1952; Andersson, 1953; Euler, 1953; Verney, Jewel, 1957) обнаружено наличие особых нейронов, в которых, видимо, возникают импульсы возбуждения при осмотических сдвигах в окружающей их среде.

Согласно гипотезе Вернея, область гипоталамуса включает в себя как информационную, так и исполнительную части осморегулирующего механизма. При сдвигах осмотического давления крови осморецепторы гипоталамической области приходят в возбужденное состояние, и следствием этого является выделение или, наоборот, торможение выделения антидиуретического гормона задней долей гипофиза.

В последнее время А. Г. Гинецинским было высказано предположение о широком распространении осморецепторов в организме. Это предположение проверялось в опытах одного из авторов данной статьи (Великанова, 1955, 1957а и б) и получило косвенное подтверждение. Было показано, что отключение от ц. н. с. различных областей организма нарушает выведение воды. Эти нарушения особенно значительны после высокой перерезки спинного мозга, отключающей от вышележащих отделов ц. н. с. органы брюшной полости. В связи с полученными результатами возникло предположение о том, что печень, благодаря наличию в ней большого количества специфических осморецепторов является начальным звеном чрезвычайно важного осморегулирующего механизма.

В настоящей работе путем прямых физиологических экспериментов проверялась обоснованность предположения о наличии осморецепторов в печени.

В соответствии с поставленной задачей мы пытались выяснить, подобно тому как это было сделано Вернеем для гипоталамической области, не ведет ли увеличение концентрации осмотически активных веществ в крови воротной вены к торможению диуреза; путем введения в воротную вену физиологического раствора, сыворотки крови собаки, растворов глюкозы и мочевины в изосмотических концентрациях, соответствующих гипертоническим растворам хлористого натрия, установить, что получаемые реакции являются следствием возбуждения специфических осморецепторов, а не баро- и хеморецепторов, описанных для этой области (Меркулова, 1948; Петровский и Максимович, 1954а и б).

МЕТОДИКА

Опыты ставились на собаках весом от 6 до 13 кг, с выведенными по Павлову—Орбели, устьями мочеточников на кожу и с наложенной на воротную вену ангиостомической канюлей Лондона в модификации Я. Д. Финкинштейна (1958).

После определения спонтанного диуреза, который измерялся через пятиминутные промежутки, собаке давалась водная нагрузка и на разных уровнях диуреза в воротную вену инъецировалось 0.5 мл раствора хлористого натрия в концентрации от 2—2.5 до 7%, глюкозы в концентрации 20—35% или мочевины 6.7—11.6%. Наблюдение за наступающими в связи с введением этих растворов изменениями диуреза производилось путем замера пятиминутных проб мочи.

Полученные данные обрабатывались следующим образом: последняя перед введением гипертонического раствора порция мочи бралась за 100% и относительно ее значения вычислялась степень снижения (в %) диуреза после инъекции.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

I. Влияние внутрипортальных инъекций гипертонических растворов хлористого натрия на диурез. В результате введения в воротную вену гипертонических растворов хлористого натрия возникает торможение диуреза. Величина этой реакции зависит от концентрации вводимого раствора и от степени гидратации организма животного.

Таблица 1

Торможение диуреза при внутрипортальном введении 7%-го хлористого натрия

Кличка собаки	№ опыта	Диурез в момент введения раствора (в мл/5 мин.)	Торможение диуреза (в %)
Ку-ца	1	23.0	90
	2	12.5	84
	3	22.0	79
	4	26.0	93
	5	4.8	85
	6	5.8	79
	7	6.4	93
	8	8.5	78
Пальма	1	7.8	44
	2	28.0	48
Найда	1	27.0	87
	2	5.8	56
	3	10.5	91

Антидиуретическая реакция, вызванная внутрипортальным введением 7%-го раствора поваренной соли, достигает своего максимума на 15—20-й

Таблица 2

Торможение диуреза при внутрипортальном введении 2—2.5%-х растворов хлористого натрия

Кличка собаки	№ опыта	Концентрация вводимого раствора (в %)	Диурез в момент введения раствора (в мл/5 мин.)	Торможение диуреза (в %)
Ку-ца	1	2	6.0	60
	2	2	3.0	20
	3	2	6.0	30
	4	2.5	5.5	16
Найда	1	2.5	3.0	34
	2	2.5	4.0	30

мин. после инъекции. При этом величина торможения в различных опытах колеблется от 44 до 93%. Затем диурез возрастает и через 30—40 мин. приближается к исходному уровню.

Как показывают табл. 1 и рис. 1, инъекция 7%-го раствора NaCl в воротную вену печени вызывает угнетение диуреза на любом его уровне. Менее концентрированные растворы хлористого натрия (2—2.5%) оказывают тормозящее действие только при диурезе, не превышающем 6.0 мл за 5 мин. Величина торможения колеблется в этом случае от 20 до 60%, что видно из табл. 2 и рис. 2.

Полученные результаты не могут быть объяснены общим сдвигом осмотического давления крови животного и действием этого сдвига на гипоталамическую зону Верней, так как в специально сделанных контрольных

ных опытах, где растворы той же концентрации вводились в *v. saphena*, 7%-й раствор хлористого натрия вызывал незначительное увеличение диуреза, а 2—2.5%-е растворы существенного влияния на диурез не оказывали.

Таким образом, результаты опытов убеждают нас в том, что торможение диуреза при введении гипертонических растворов в воротную вену возникает по причине местного осмотического сдвига крови, притекающей по *v. porta* к печени.

Анализ этих результатов показывает, что в печени располагаются нервные приборы, чувствительные к осмотическим сдвигам в крови воротной вены.

На основании гипотезы Вернея, схему данного осморегулирующего рефлекса вероятнее всего следует представить себе следующим образом.

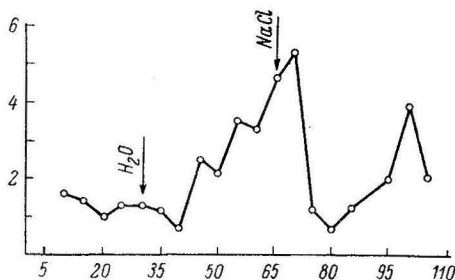


Рис. 1. Антидиуретическая реакция, вызванная внутрипортальным введением 7%-го раствора NaCl.

По оси ординат — диурез (в мг/мин.).
По оси абсцисс — время (в мин.).
Стрелки — момент введения раствора.

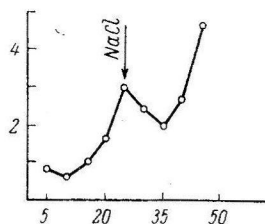


Рис. 2. Антидиуретическая реакция, вызванная введением 2.5%-го раствора NaCl в *v. porta*. Обозначения те же, что на рис. 1.

Импульсы возбуждения, возникающие в осморорецепторах печени проводятся в ц. н. с. в область гипоталамуса. Возбуждение ядер последнего стимулирует выделение антидиуретического гормона задней долей гипофиза, результатом чего и является возникновение тормозного эффекта. Как показывают опыты с введением 2—2.5%-х растворов, чувствительность этих рецепторов весьма значительна.

II. Влияние внутрипортального введения сыворотки крови собак, физиологического раствора, растворов глюкозы и мочевины, изотонических соответствующим концентрациям NaCl на диурез. Введение в воротную вену сыворотки крови собаки физиологического раствора не дает заметных изменений диуреза. Это позволяет считать, что при введении гипертонических растворов в *v. porta* мы имеем дело с возбуждением специфических осморорецепторов, а не барорецепторов, описанных для бассейна воротной вены О. С. Меркуловой (1948).

Одновременно этими опытами исключается возможное предположение о том, что при введении гипертонических растворов, вместо специфических осморорецепторных реакций имеет место болевая анурия, вызванная проколом венозной стенки.

Введение в воротную вену 20—35%-х растворов глюкозы изотоничных 4—7%-м раствором хлористого натрия, вызывает значительное снижение диуреза, что отчетливо иллюстрируется табл. 3 и рис. 3. Инъекция тех же растворов в *v. saphena* дает незначительный подъем диуреза или остается без последствия.

Таблица 3

Торможение диуреза при внутриворотном введении 20—35%-х растворов глюкозы

Кличка собаки	№ опыта	Концентрация вводимого раствора (в %)	Торможение диуреза (в %)
Бобка	1	35	65
	2	35	14
	3	35	35
	4	20	77
Норка	1	20	37
	2	20	37

Таблица 4

Реакция на внутриворотальное введение 6.7—11.6%-х растворов мочевины

Кличка собаки	№ опыта	Концентрация вводимого раствора (в %)	Увеличение диуреза (в % к исходной величине)
Норка	1	11.6	174
	1	6.7	176
	2	6.7	111
Бобка	1	11.6	117
	2	11.6	133
	3	6.7	140

Введение 6.7—11.6%-х растворов мочевины, изотоничной 4—7%-м растворам хлористого натрия, не вызывает реакции или ведет к небольшому подъему диуреза (табл. 4, рис. 3).

Таким образом, гипертонические растворы глюкозы, вызывающие, подобно соответствующим растворам NaCl, осмотический сдвиг среды при их инъекции в воротную вену ведут к торможению диуреза. В то же время инъекция концентрированных растворов мочевины, жадно сорбирующейся протоплазмой клеток, ведет к незначительному и кратковременному осмотическому сдвигу среды, не вызывающему возбуждения осморецепторов.

То, что возбуждение воспринимающих нервных приборов печени зависит от величины и длительности осмотического сдвига в крови v. porta и не связано с химической природой веществ, вызывающих этот сдвиг, показывает, что здесь мы имеем дело со специфическими осморецепторами, а не с химиорецепторами, описанными для данной области Петровским Максимовичем и Сердюк (1954).

Обнаруженные нами факты торможения диуреза при увеличении концентрации осмотически активных веществ в крови воротной вены, отсутствие подобной реакции в тех случаях, когда вводились вещества, неспособные изменить осмотическую активность крови (физиологический раствор, сыворотка крови собаки, концентрированные растворы мочевины), свидетельствуют о наличии в печени специфических осморецепторов.

Однако печень, как это показывают опыты первого раздела работы, отнюдь не является единственной периферической зоной организма, где располагаются специфические осморецепторы.

Введение 7%-го раствора хлористого натрия, сопровождающееся значительными осмотическими сдвигами в крови воротной вены, вызы-

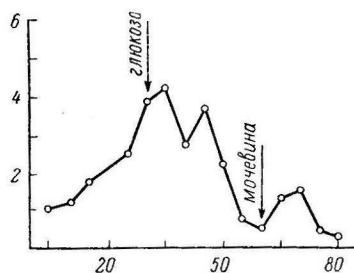


Рис. 3. Влияние на мочеотделение введения 20%-го раствора глюкозы и 11.6%-го раствора мочевины в воротную вену печени.

Обозначения те же, что на рис. 1.

вает торможение диуреза на любом его уровне, тогда как при внутри-портальной инъекции 2—2.5%-го раствора NaCl, когда производятся незначительные изменения осмотической активности крови, проявление антидиуретической реакции зависит от степени гидратации организма. Торможение диуреза всегда отсутствует при высокой гидратации и проявляется при низкой.

Здесь мы несомненно встречаемся с проявлением конкурентных отношений между осморецепторной зоной печени и другими осморецепторными зонами организма. В случае гипергидратации организма огромная масса периферических осморецепторов посылает поток афферентных импульсов, тормозящих отделение антидиуретического гормона, и незначительный осмотический сдвиг, вызванный введением в *v. porta* 2—2.5%-го раствора хлористого натрия, не может сколько-нибудь изменить активность нейрогипофиза, благодаря чему антидиуретическая реакция не проявляется. Такое толкование данных говорило бы в пользу предположения о широком распространении осморецепторов.

Анализ полученных результатов показывает, что осморегуляция в организме представлена не только узко локализованной в области гипоталамуса зоной Вернея. Эта область, видимо, является лишь центральной частью многочисленных нейро-гуморальных механизмов, посредством которых в зависимости от концентрации осмотически активных веществ в тканевой жидкости и плазме крови осуществляются регуляция работы почек и выведение воды из организма.

ЛИТЕРАТУРА

- Великанова Л. К. Тканевые рецепторы осморегулирующего рефлекса. Дисс. Новосибирск, 1955; Тез. докл. научн. конфер. физиолог., биохим. и фармаколог., Зап. Сиб. объедин., Томск, 1957а; Бюлл. exper. биолог. и мед., 44, 11, 62, 1957б.
- Меркулова О. С., Изв. АН СССР, серия биолог., № 4, 483, 1948.
- Петровский А., Л. П. Максимович, Бюлл. exper. биолог. и мед., 37, 4, 11, 1954а; 44, 5, 6, 1954б.
- Петровский Ю. А., Л. П. Максимович, Е. Н. Сердюк, Бюлл. exper. биолог. и мед., 38, 7, 3, 1954.
- Финкинштейн Я. Д., XXX сб. тр. Новосибирск. мед. инст., 61, Новосибирск, 1958.
- Andersson V. V., Acta physiol. Scand., 28, 188, 1953.
- Gibson I., Am. Journ. Obstetr. Syne., 65, 1329, 1952.
- Euler U. von, Acta physiol. Scand., 28, 35, 1953.
- Verney E., Proc. Roy. Soc., London, Jeric, 135, 25, 1947; Arch. exper. Path. Pharmac., 205, 387, 1948.
- Verney E., P. Jewel, Philosoph. trans. Roy. Soc., London, 240, 197, 1957.

Поступило 16 IV 1958

OSMORECEPTORS OF THE LIVER

By *L. K. Velikanova and Y. D. Finkinstein*

From the department of physiology, Medical Institute, Novosibirsk

ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ ЧЕЛОВЕКА И АКТ ДЫХАНИЯ

Ю. С. Юсевич

Институт неврологии АМН СССР, Москва

Анализу изменений мышечных потенциалов в связи с актом дыхания посвящено очень небольшое число исследований. Эти исследования могут быть подразделены на две группы. К первой относятся работы, направленные на анализ биоэлектрических процессов, развивающихся в собственно дыхательных мышцах в обычных и патологических условиях (Campbell, 1955a, б; Голубева, 1955; Горюнова и Морозова, 1957; Еренков, 1957; Морозова и Шик, 1957, и др.). Ко второй группе относятся единичные исследования изменений электроактивности «недыхательных» мышц (преимущественно мышц конечностей) в связи с актом дыхания (Dittler u. Freudenberg, 1923; King, Blair a. Garrey, 1931, и др.).

В настоящей работе мы изучали электроактивность некоторых дыхательных мышц во время произвольного, глубокого, но незадержанного вдоха, главным образом для уточнения ряда методических вопросов. Однако основное внимание было сосредоточено на анализе биоэлектрических процессов в мышцах, непосредственно в акте дыхания не участвующих.

МЕТОДИКА

Использовалась обычная методика и техника клинического электромиографического исследования: биополярное отведение с помощью накожных электродов, большие усиления, двух- и трехканальная электрографическая установка.

Анализ электромиограмм, зарегистрированных у 20 здоровых людей и 120 больных с различными надсегментарными (паркинсоновский синдром) и сегментарными (полиомиелит, боковой амиотрофический склероз и др.) двигательными расстройствами (в среднем по 20—30 человек в каждой группе), позволил наметить предварительную характеристику особенностей электрической активности исследованных мышц в норме и патологии.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В электромиограммах некоторых основных дыхательных мышц (межреберных, прямых мышц живота, диафрагмы при отведении от эпигастральной области) видны «залпы» частых низковольтных колебаний потенциала (от 50 до 200 мкв), возникающие в соответствии с ритмом и глубиной дыхания в фазе вдоха или выдоха (рис. 1, а).

Низкий вольтаж этих колебаний связан в первую очередь с небольшой величиной дыхательных мышц и со слабостью их напряжений. Он еще больше снижается вследствие того, что между исследуемыми мышцами и отводящими электродами находится не только кожа, но и более мощные мышцы плечевого пояса или туловища. Однако сопоставление электромиограмм, зарегистрированных при отведении от одних и тех же точек кожи в момент глубокого вдоха и во время произвольного сокращения более поверхностно расположенных мышц, позволяет отличить электри-

ческую активность дыхательных мышц от более мощных потенциалов поверхностных мышц (рис. 1, б и в).

В патологии, в особенности при поражении мотонейронов, иннервирующих дыхательные мышцы (полиомиелит, боковой амиотрофический склероз и др.), электромиограммы этих мышц, записанные во время вдоха, отражают изменения биоэлектрических процессов, соответствующие характеру и выраженности двигательных расстройств и часто асиммет-

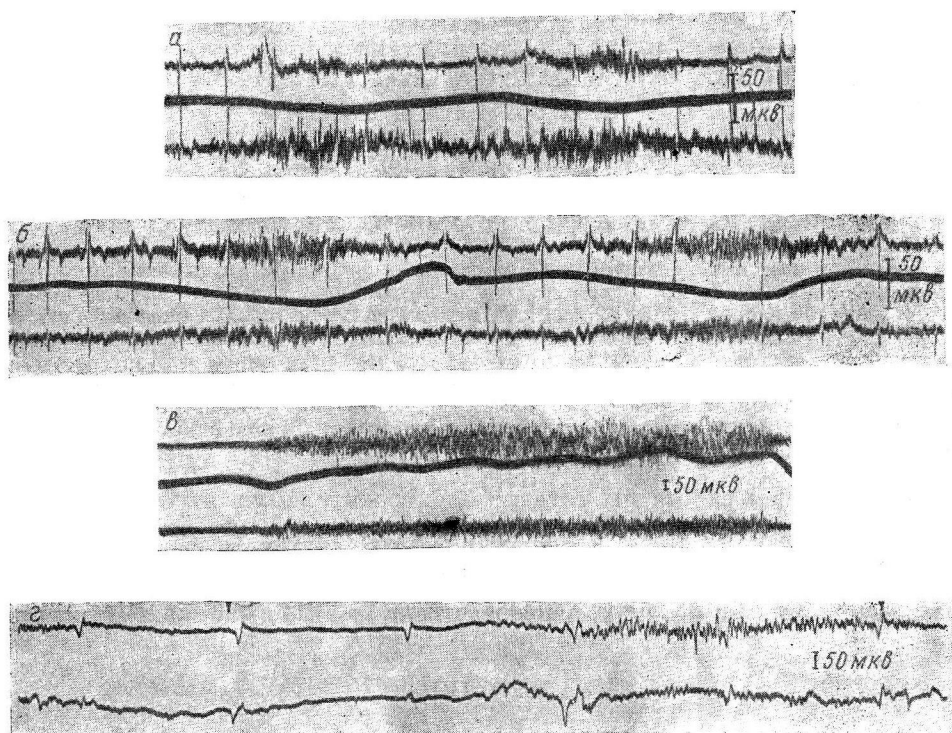


Рис. 1. Электрическая активность дыхательных мышц в норме и патологии.

а — испытуемая Ф., норма; электромиограммы III межреберных мышц в «покое» и во время вдоха. б, в — больной Д., боковой амиотрофический склероз; электромиограммы клинически непораженных III межреберных мышц в момент вдоха (б) и при произвольном сокращении больших грудных мышц (в). г — больная У.; полиомиелит; электромиограммы VII межреберных мышц во время вдоха. Сверху вниз: ЭМГ правой мышцы; пневмограмма (опускание кривой — вдох); ЭМГ левой мышцы. На г пневмограмма отсутствует.

ричные (рис. 1, г). Так, на ранних стадиях поражения сегментарных мотонейронов регистрируется электрическая активность фасцикуляций, при парезах дыхательных мышц снижаются амплитуды колебаний, при треморе и иных экстрапирамидных гиперкинезах появляются типичные для них «залпы» частых колебаний. Следует особо подчеркнуть, что эти нарушения нормальной активности нередко выявляются в дыхательных мышцах таких больных, у которых не отмечается нарушений дыхания и при клиническом исследовании не улавливается изменения функций дыхательных мышц.

Таким образом, наши наблюдения, в соответствии с литературными данными, подтверждают возможность использования электромиографии для исследования различных дыхательных мышц. Кроме того, они показывают, что при различных поражениях нейромоторного аппарата и надсегментарных отделов нервной системы возни-

кают и соответствующие тому или иному двигательному расстройству качественные и количественные нарушения электрической активности дыхательных мышц.

Исследование электрической активности «недыхательных» мышц (мускулатуры конечностей) производилось в момент глубокого вдоха у спокойно лежащего и расслабившего все мышцы человека. Электромиограммы, отведенные при этом с мышц здоровых людей, отражают незначительное повышение амплитуд колебаний, которое улавливается (как и при иных тонических напряжениях) лишь при использовании больших усилений. Это нарастание электрической активности оказывается неодинаковым в различных мышцах: в мышцах рук оно отчетливее, чем в мышцах ног; в мускулатуре проксимальных отделов больше, чем в дистальных; в разгибателях кисти

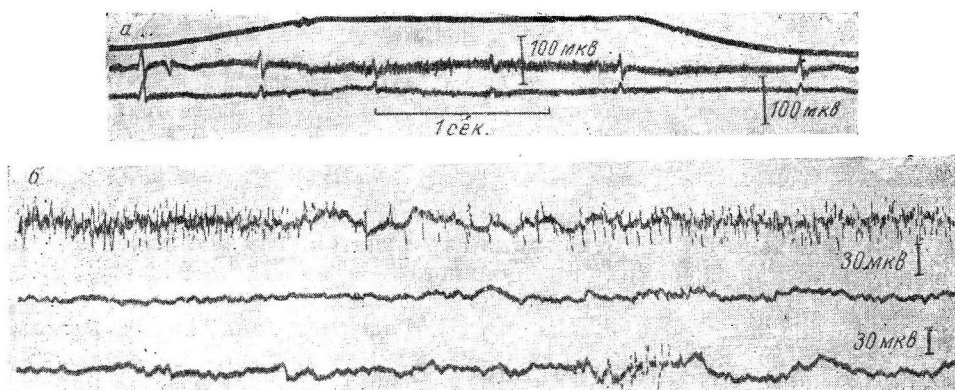


Рис. 2. Электрическая активность мышц конечностей здоровых людей во время вдоха.

а — испытуемая Х.; *сверху вниз*: пневмограмма (подъем кривой — вдох); ЭМГ общего разгибателя пальцев левой руки, одноименной мышцы правой руки. *б* — испытуемая П.; *сверху вниз*: ЭМГ трехглавой мышцы правой руки, общего разгибателя правой руки, одноименной мышцы левой руки.

и пальцев больше, чем в сгибателях; наконец, в симметричных мышцах левой руки (у правшей) несколько больше, чем в мышцах правой (рис. 2, *а, б*). Приведенные электромиограммы показывают, что нарастание электрической активности мышц конечностей при вдохе зависит от ряда обстоятельств: отдаленности сегментарных аппаратов, связанных с исследуемой мышцей; от мотонейронов, иннервирующих дыхательную мускулатуру; от функциональных особенностей мышцы, от того, связана ли она с доминантным или субдоминантным полушариями.

Это наблюдаемое в норме на высоте вдоха слабое, но закономерное увеличение амплитуд колебаний потенциала мышц конечностей существенно нарушается при различных поражениях нервной системы.

Если в норме средний прирост амплитуд колебаний во время вдоха по четырем исследованным мышцам конечностей равен 8 мкВ, то в патологии (при сегментарных и надсегментарных поражениях) он достигает 55 мкВ для тех же 4 мышц. В зависимости от локализации и тяжести поражений нервной системы, приводящих к тем или иным синдромам двигательных расстройств, изменяются также качественные особенности регистрируемых потенциалов: при поражении спинальных мотонейронов либо отсутствует дыхательное усиление электрической активности (при параличе этих мышц), либо регистрируются потенциалы фасцикуляций или уреженная ритмическая электрическая активность уцелевших нейро-

моторных единиц (при парезе). У больных с экстрапирамидной ригидностью и дрожанием во время вдоха могут возрастать амплитуды колебаний в «залпах» во время тремора и т. п. (рис. 3). Вследствие этого нарушается характерная для нормы связь дыхательного усиления электрической активности с расположением и функциональными особенностями исследуемых мышц конечностей. В норме по величине прироста амплитуд во время вдоха первое место занимали разгибатели пальцев рук, второе —

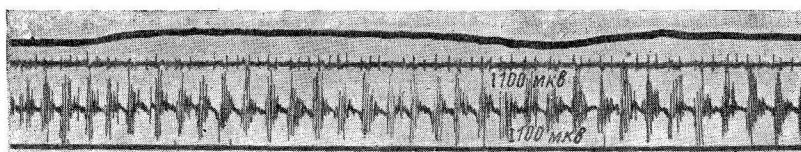


Рис. 3. Изменения электрической активности мышц общих разгибателей пальцев во время вдоха в патологии.

Больной И.; паркинсонический синдром; *сверху вниз*: пнеймограмма; ЭМГ левой мышцы (клинически непораженной), правой (с выраженным дрожанием).

сгибатели пальцев рук, в мышцах голени прирост был значительно меньше. В патологии эти отношения нарушаются. Так, например, при переднероговых поражениях интенсивность и качество развивающихся во время вдоха колебаний потенциала в мышцах ног и в сгибателях может оказаться больше, чем в мышцах рук и в разгибателях. Подобные изменения электрической активности «недыхательных» мышц иногда улавливаются и тогда, когда клиническое исследование никакой патологии в этих мышцах не обнаруживает.

По мере нарастания патологических изменений в ц. н. с. или периферическом нейромоторном аппарате повторно регистрируемые во время вдоха ЭМГ отчетливо отражают динамику нарушений электрической активности.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Механизмы, лежащие в основе электрической активности собственно дыхательных мышц во время вдоха (в норме и в патологических условиях), не нуждаются в специальном рассмотрении.

Гораздо более сложны и пока еще мало исследованы основные условия, определяющие «дыхательные» изменения тонуса и электрической активности мышц конечностей. По поводу физиологических и патофизиологических механизмов этих изменений пока могут быть высказаны только некоторые предварительные соображения.

Вопрос о реакциях скелетной мускулатуры на состояние и функциональную активность дыхательного аппарата систематически изучался в многочисленных экспериментальных исследованиях на животных (Кунстман и Орбели, 1924; Коштоянц, 1938; Могендович, 1941, 1957; Меркулова и Черниговский, 1949; Сергиевский, 1950; и др.).

Неодинаковую степень дыхательного усиления электрической активности функционально различных мышц во время вдоха можно понять, если учесть некоторые литературные данные и наши наблюдения.

Электромиографические исследования внешне покоящихся мышц во время произвольного сокращения других мускулов выявляют нарастающие амплитуд колебаний потенциала, которое свидетельствует о легком повышении тонического напряжения «пассивных» (покоящихся) мышц при синергии. При этом наблюдается закономерная зависимость вели-

чины этих синергических усиления потенциалов от двух условий: от силы сокращения «активной» мышцы, отдаленности исследуемой мышцы от мышцы, активно сокращающейся, и от функциональных особенностей мышц (Davis, 1942; Юсевич, 1953).

Так как электрическая активность «недыхательных» мышц во время дыхания также связана с рефлекторным повышением их тонуса, то можно предположить, что относительная слабость, низковольтность дыхательного нарастания электрической активности мышц конечностей обусловлена малой мощностью сокращения дыхательных мышц, а большая выраженность повышения амплитуд колебаний потенциала в мышцах рук объясняется большей близостью иннервирующих их сегментарных мотонейронов к бульбарным аппаратам, связанным с дыхательными мышцами.

Следует указать также, что в ряде специальных исследований Денслоу и соавторов на здоровых людях было показано, что возбудимость мотонейронов шейного и грудного отдела значительно выше, чем отдела поясничного (Denslow, 1944; Denslow, Kerr a. Krems, 1947). Это также может объяснить более интенсивные «дыхательные» изменения активности мышц рук по сравнению с мышцами ног.

Таким образом, степень «откликаемости» «недыхательных» мышц на функциональную активность дыхательной системы зависит как от отдаленности связанных с ними мотонейронов от дыхательного центра и сегментарных аппаратов, иннервирующих дыхательные мышцы, так и от уровня возбудимости соответствующих сегментарных приборов.

Стремясь раскрыть механизмы повышения тонуса и сокращений мышц конечностей во время акта дыхания, ряд физиологов в основном опирался на данные, полученные путем механографического исследования деафферентированных мышц (Кунстман и Орбели, 1924). Были выдвинуты следующие предположения: в нормальных условиях афферентные импульсы оказывают тормозное влияние на переднероговые мотонейроны, и поэтому «дыхательная» активность в мышцах конечностей не возникает; после деафферентации это тормозное влияние снимается, порог возбудимости мотонейронов снижается, и в таких условиях импульсы, всегда irradiрующие по спинному мозгу от ритмически возбуждающегося дыхательного центра, оказываются достаточными, чтобы вызвать возбуждение в двигательных клетках передних рогов и соответствующую тоническую и фазическую активность деафферентированных мышц.

Приведенные в настоящем сообщении факты показывают, что при использовании более чувствительного электромиографического метода «дыхательное нарастание» электрической активности мышц конечностей можно наблюдать у здоровых людей и (еще отчетливее) у больных с различными синдромами двигательных нарушений, но без каких-либо изменений глубокой и поверхностной чувствительности.

Данные об усилении электрической активности мышц конечностей и повышении рефлекторной возбудимости сегментарных приборов в момент глубокого вдоха у людей и животных приводятся в работах Диттлера и Фрейденберга (Dittler u. Freudenberg, 1923), Кинга, Блера и Гэрри (King, Blair a. Garrey, 1931). Таким образом, деафферентация не является основным и единственным механизмом появления «дыхательной» активности мышц конечностей.

Возникновение «дыхательной» активности мышц деафферентированных конечностей объяснялось также, как уже было выше сказано, влиянием ритмических импульсов, irradiрующих из дыхательного центра по спинному мозгу (Сергиевский, 1950). Однако в свете современной нейро- и электрофизиологии нервной регуляции мышечного тонуса у высших животных механизмы этого влияния представляются более сложными.

В настоящее время экспериментально обосновано и является общепризнанным положение, что возбудимость и функциональная активность сегментарных мотонейронов находятся под постоянным влиянием надсегментарных отделов мозга. В частности, доказано фасилитирующее и тормозное воздействие на спинальные мотонейроны со стороны нисходящих систем ретикулярной формации мозгового ствола, которые в то же время тесно связаны с дыхательным центром (Moruzzi, 1956). Это позволяет предположить, что ритмические импульсы, зарождающиеся в дыхательном центре продолговатого мозга, не только диффузно иррадируют по спинному мозгу, но вызывают также изменения в близлежащих аппаратах ретикулярной формации и через ее фасилитирующие и тормозные нисходящие системы влияют на наблюдаемую во время акта дыхания функциональную активность мотонейронов.

Влияние надсегментарных и притекающих через задние корешки импульсов на развитие возбуждения в мотонейронах, по-видимому, зависит от ряда условий, к которым, прежде всего, относится функциональное состояние двигательных клеток, их возбудимость и лабильность.

Современные нейрофизиологические исследования позволили выделить различные типы мотонейронов — альфа и гамма мотонейроны (Granit, 1955, и др).

Все эти данные не позволяют рассматривать повышение возбудимости после перерезки задних корешков только как результат расторможенности мотонейронов, а свидетельствуют о более сложном взаимодействии сегментарных и надсегментарных систем, по-разному регулирующих все формы активности функционально различных мышц. В этом плане становится понятной и наблюдавшаяся нами у здоровых людей различная «откликаемость» функционально неодинаковых мышц на изменения, происходящие во всей нервной системе во время акта дыхания: чем сложнее, дифференцированнее и точнее деятельность мышцы (сгибатели пальцев, мышцы правой руки), тем меньше продуцируемая ею электрическая активность во время вдоха, тем слабее ее тоническое напряжение.

Приведенные нами данные о «дыхательных» сдвигах активности мышц конечностей в патологии — о ее значительном усилении и качественных нарушениях на ранних стадиях поврежденных мотонейронов и о почти полном исчезании колебаний потенциала при тяжелых поражениях — могут быть объяснены, по-видимому, изменением уровня возбудимости и лабильности переднероговых нейронов.

Это предположение поддерживается данными, полученными при экспериментальном исследовании обезьян, больных полиомиелитом. При этом было установлено, что динамика возбудимости и лабильности пораженных мотонейронов зависит от характера и тяжести их альтерации, в соответствии с чем изменяются также их ответы на импульсы, поступающие из ц. н. с. и от периферических афферентных приборов (O'Leary, King a. Meyher, 1955).

Наши наблюдения об изменении «дыхательных» сдвигов активности мышц конечностей в патологии еще раз иллюстрируют одно из основных положений Н. Е. Введенского и его школы о зависимости процесса возбуждения, развивающегося в той или иной возбудимой системе, не только от притекающих к ней импульсов, но и от функционального состояния, от уровня ее возбудимости и лабильности.

Анализ результатов, полученных при исследовании «дыхательной» электрической активности мышц конечностей в норме и патологии, позволяет подойти к пониманию некоторых возможных механизмов влияния дыхательной системы на тонус скелетной мускулатуры человека.

ВЫВОДЫ

Было проведено исследование электрической активности, возникающей в момент глубокого вдоха в некоторых дыхательных мышцах и в мышцах конечностей.

В мышцах конечностей, в акте дыхания не участвующих, в норме наблюдается закономерное, хотя и перезкое нарастание потенциалов во время вдоха. Величина этого «дыхательного» усиления электрической активности связана с функциональными особенностями исследованных мышц и с отдаленностью иннервирующих их мотонейронов от бульбарных и спинальных аппаратов, обеспечивающих акт дыхания.

В патологии электрическая активность мышц конечностей во время акта дыхания качественно и количественно изменяется в соответствии с синдромом двигательных нарушений и тяжестью патологического процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Голубева Е. А., Физиолог. журн. СССР, 41, 3, 373, 1955.
 Горюнова Т. И., И. А. Морозова, Бюлл. exper. биол. и мед., 9, 36, 1957.
 Еренков В. А., Физиолог. журн. СССР, 43, 3, 213, 1957.
 Коштоянц Х. С. О соотношении функций вегетативных и анимальных органов в свете их эволюции. М., 1938.
 Кунстман К. И. и Л. А. Орбели, Изв. Ленингр. научн. инст. им. Лесгафта, 9, 2, 186, 1924.
 Меркулова О. С., В. Н. Черниговский, Тр. ВММА, 17, 193, 1949.
 Могендович М. Р. Чувствительность внутренних органов (интерорецепция) и хронаксия скелетных мышц. Медгиз, Л., 1941; Рефлекторное взаимодействие локомоторной и висцеральной систем. Медгиз, Л., 1957.
 Морозова И. А., Л. Л. Шик, Бюлл. exper. биол. и мед., 43, 5, 61, 1957.
 Сергиевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих животных и регуляция его деятельности. Медгиз, М., 1950.
 Юсевич Ю. С., Журн. невропатол. и психиатр., 53, 12, 967, 1953.
 Campbell E. J., Journ. Physiol., 129, 12, 1955a; Journ. Anatomy, 69, 3, 378, 1955b.
 Davis R. C., Journ. exper. Psychol., 31, 5, 347, 1942.
 Denslow J. S., Journ. Neurophysiol., 7, 4, 207, 1944.
 Denslow J. S., J. M. Kerr a. A. D. Krems, Am. Journ. Physiol., 150, 2, 229, 1947.
 Dittler R. u. E. Freudenberg, Pflüg. Arch., 201, 182, 1923.
 Granit R. Receptors and sensory perception. Yale Univ. Bess. L., 1955; First intern. congr. of neurolog. sciences. Bruxelles, 8, 1957.
 King E. E., E. A. Blair a. W. E. Garrey, Am. Journ. Physiol., 57, 324, 1931.
 O'Leary, R. King a. J. Meyher, Arch. Neurol. a. Psychol., 74, 6, 611, 1955.
 Moruzzi G., XX Cong. intern. Physiol., 1, 219, 1956.

Поступило 3 VI 1958

ELECTRICAL ACTIVITY OF HUMAN SKELETAL MUSCLE AND THE ACT OF RESPIRATION

By Y. S. Yusevitch

From the USSR Academy of Medical Sciences Institute of Neurology, Moscow

ИЗУЧЕНИЕ ВОЗРАСТНЫХ РАЗЛИЧИЙ РЕАКТИВНОСТИ К БАРБИТУРАТАМ

И. В. Маркова

Кафедра фармакологии Педиатрического медицинского института, Ленинград

Экспериментальные данные, посвященные проблеме дозировки лекарств в детском возрасте, свидетельствуют о том, что реактивность развивающегося организма по отношению к различным веществам может меняться не только количественно, но и качественно. Наибольшая чувствительность к препарату (при испытании на том или ином виде экспериментальных животных) может обнаруживаться (Танк, 1953) то в период новорожденности (морфин), то в подростковом возрасте (угарный газ, дикаин), то у взрослых животных (стрихнин). Поэтому, изучая реактивность животного к какому-либо препарату, следует характеризовать его влияние на животных всех возрастных групп.

Такого рода данные не могут не иметь значения для клиники при выяснении вопроса, существуют ли сходные отношения в различных стадиях постнатального развития человека. Пока же в дозировке наркотических и снотворных средств в педиатрической практике трудно установить какую-либо закономерность. Одни авторы (Слущкая, 1938; Каган, 1940; Панушкин, 1940) считают, что дети нуждаются в меньших дозах наркотических средств, чем взрослые, а другие (Eckstein, 1928; Baetzner, 1933; Мелентьева, 1940; Dundee, 1956) приходят к противоположным выводам.

Закономерности в изменениях реактивности легче выявить в эксперименте.

Однако литература, характеризующая изменения реактивности к барбитуратам, сравнительно немногочисленна. Кроме того, эксперименты выполнялись на разных видах животных или с различными барбитуратами, поэтому результаты их трудно сопоставить.

Таким образом, ни клинические, ни экспериментальные данные не могут считаться достаточными для суждения о чувствительности развивающегося организма по отношению к наркотическим средствам.

МЕТОДИКА

Нами изучалась чувствительность крыс восьми возрастов к барбитуратам короткого (гексенал, пентотал), среднего (амитал) и длительного (мединал) действия. Определялась наименьшая доза барбитурата, вызывающая изменение позы (положения) у всех животных подопытной группы. Опыты выполнены на 800 крысах следующих возрастных групп: новорожденные однонедельные, двухнедельные, трехнедельные, месячные, полуторамесячные, двухмесячные и трехмесячные крысы. Препараты вводились под кожу.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

По полученным данным, самыми чувствительными к наркотическому воздействию всех барбитуратов оказались новорожденные крысята. Однако степень их чувствительности к различным барбитуратам оказа-

лась различной: к гексеналу она была наибольшей, а к медиалу наименьшей (табл. 1).

По мере развития животных чувствительность их к барбитуратам меняется не одинаково. По отношению к пентоталу, амиталу и медиалу она быстро (к 2—3 неделе) становится равной чувствительности взрослых крыс, по отношению же к гексеналу выравнивание наступает лишь к трехмесячному возрасту (табл. 2).

Таким образом, новорожденные крысята более чувствительны к барбитуратам. Полученные результаты согласуются с большинством литературных данных, что можно видеть в помещенной ниже табл. 3.

Следует отметить, что в литературе имеются данные о большей чувствительности к нембуталу взрослых животных. В связи с тем, что мы с этим веществом не работали, эти литературные данные в табл. 3 не приведены.

Отчего же может зависеть большая чувствительность новорожденных и слепых крысят к барбитуратам?

Известно, что некоторые барбитураты подвергаются разрушению в печени (Maunert а. о., 1949, 1950; Taylor а. о., 1952; Thelma а. о., 1952; Brodie, 1956; Cooper, Brodie, 1954). Поэтому можно предположить, что большая чувствительность новорожденных животных к барбитуратам зависит от недостаточного развития обезвреживающей функции печени. В работе Т. Н. Решетниковой (1956а и б) сообщается о том, что печень щенят до 2 месячного возраста разрушает пентотал значительно медленнее,

Таблица 1

Дозы барбитуратов, вызывающие боковое положение у новорожденных крысят, по отношению к таким же дозам для взрослых крыс

Барбитураты	Дозы (в г/г веса)		Доза новорожденных в процентах от дозы взрослых
	взрослые	новорожденные	
Гексенал . . .	250	10	4
Пентотал . . .	30	5	17
Амитал . . .	50	10	20
Медиал . . .	150	75	50

Таблица 2

Изменение чувствительности крыс разных возрастов к барбитуратам

Барбитураты	Возраст							
	1—3 дня	1 неделя	2 недели	3 недели	1 месяц	1.5 месяца	2 месяца	3 месяца
Гексенал	4	8	16	16	28	40	88	100*
Пентотал	17	34	100	100	100	100	100	100
Амитал	20	40	120	100	100	100	100	100
Медиал	50	75	78	100	100	100	100	100

чем печень взрослых собак. Однако решающее значение имеет не функция печени, так как чувствительность крысят к пентоталу, амиталу и медиалу (табл. 2) становится равной чувствительности взрослых животных примерно в одно время, к моменту созревания, а эти барбитураты разрушаются в печени либо с неодинаковой скоростью (пентотал, амитал), либо не разрушаются совсем (медиал).

По данным Броди (Brodie а. о., 1952), кратковременность действия некоторых барбитуратов (например, пентотала) зависит не столько от

* За 100 принята доза барбитурата (на 1.0 веса тела), вызывающая боковое положение у взрослых крыс.

Т а б л и ц а 3

Возрастные изменения чувствительности к барбитуратам у разных видов животных

Вид животных	Возрастные группы, взятые в эксперимент (подчеркнут возраст, оказавшийся наиболее чувствительным)	Барбитурат	Автор
Мыши	Неполовозрелые, половозрелые	Мединал	Agduhr a. o., 1936
	Новорожденные, сосунки, взрослые	Гексенал, пен- тотал	Решетникова, 1951, 1956а
Крысы	1—1.5-месячные, 4 месяца	Гексенал, пен- тотал	Buchel, 1953, 1954а и б
	Новорожденные, 1, 2, 3-недельные, 1.5, 2, 3-месячные	Гексенал	Собственные данные
	Новорожденные, 1, 2, 3-недельные, 1, 1.5, 2, 3-месячные	Пентотал, ами- тал	Собственные данные
	Новорожденные, 1, 2, 3-недельные, 1, 1.5, 2, 3-месячные	Мединал	Собственные данные
	Новорожденные, сосунки, взрослые	Гексенал, пен- тотал	Решетникова, 1951, 1956а
Собаки	Новорожденные, сосунки, взрослые	Гексенал, пен- тотал	Решетникова, 1951, 1956а
Свиньи * . . .	2—4, 8—9-дневные, 3—4, 7—10-недельные, 6-месячные	Гексенал	Donald a. Raven- tos, 1939

Т а б л и ц а 4

Показатели, характеризующие возрастные изменения в центральной нервной системе крыс, происходящие на первом месяце жизни

Возраст (в днях)	Изменения в центральной нервной системе	Автор
10	Содержание пировиноградной и α -глутаровой кислот снижается до уровня, характерного для взрослых крыс	Himwich a. Himwich 1956
15	Электроэнцефалограмма приобретает характер, свойственный взрослой крысе	Буреш, 1957
15	Поглощение кислорода срезами мозга и количество АТФ на одну нервную клетку становятся постоянными	Mandel a. o., 1955
15—20	Потребление кислорода мозгом резко увеличивается, достигая уровня, характерного для взрослых крыс	Weill a. o., 1953
15	Миелинизация нервных волокон в центральной нервной системе	Weill a. o., 1953
16	Число нервных клеток в мозгу достигает уровня, характерного для взрослых крыс	Mandel a. o., 1957
30	Отношение лабильного фосфора к кислороду резко уменьшается, оставаясь затем постоянным	Парина и Сопочинская, 1956
30	Максимальный основной обмен; в дальнейшем он снижается	Conrad a. o., 1956

* Свиньи избраны авторами на том основании, что вес новорожденных и взрослых свиней примерно соответствует весу новорожденного и взрослого человека.

скорости их разрушения в печени, сколько от того, что они довольно быстро покидают мозговую ткань, переходя в жировое депо.

Большая чувствительность животных раннего возраста к наркотикам обнаруживается не только в отношении к барбитуратам. В нашей лаборатории она была обнаружена В. М. Рожковым для эфира и хлороформа на мышцах (неопубликованные данные, 1939). Его данные подтверждаются и нашими опытами на крысах.

Самыми чувствительными к эфиру являются новорожденные и слепые крысята. Так как этот препарат в организме не разрушается, то большая чувствительность к нему не может зависеть от функционального состояния печени.

Итак, самыми чувствительными ко всем испытанным наркотическим средствам оказались незрелые крысята, у которых координационные механизмы, обеспечивающие позу (положение) животного, еще недоразвиты.

В настоящее время есть возможность назвать тот период развития, в который ц. н. с. у крыс достигает уровня, характерного для взрослых животных (табл. 4).

Как следует из табл. 4, ц. н. с. крыс к 2—4 неделям жизни достигает в своем развитии уровня, характерного для взрослого животного. К этому периоду чувствительность крысят становится равной чувствительности взрослых животных по отношению к пентоталу, амиталу, мединалу, а также к эфиру.

Экспериментальные данные, полученные на разных видах животных, должны побудить к проведению соответствующих клинических наблюдений.

Темпы развития у человека и у крыс неодинаковы, поэтому нельзя заранее указать тот возраст ребенка, когда чувствительность его по отношению к наркотикам, в частности к барбитуратам станет равной чувствительности взрослого человека. Помочь в этом отношении могут данные сравнительной физиологии, устанавливающей определенные стадии в развитии человека и животных. Так, например, из работы Манделя и Бита (Mandel a. Bieth, 1957) известно, что число нервных клеток в мозге крысы достигает уровня, характерного для взрослого организма к 16 дню после рождения. Морская свинка достигает этой стадии уже к моменту рождения, тогда как кошка и кролик только на первом месяце, собака к пятому месяцу, а человек приблизительно к году.

Если судить по этому показателю, то можно предположить, что чувствительность ребенка по отношению к большинству барбитуратов приблизится к чувствительности взрослого человека примерно к концу первого года жизни. Однако это предположение должно быть проверено, так как по отношению к различным барбитуратам видовая чувствительность не одинакова.

ВЫВОДЫ

1. Наиболее чувствительными ко всем испытанным наркотикам оказались новорожденные крысята. Степень их чувствительности к различным наркотикам различна.

2. Чувствительность крысят к 2—3-й неделе становится равной чувствительности взрослых крыс к пентоталу, амиталу, мединалу, а вскоре (к 4-й неделе) к эфиру. Для гексенала это наступает лишь к 3 месяцам.

ЛИТЕРАТУРА

- Б у р е ш И., Журн. высш. нервн. деят., 7, № 1, 169, 1957.
К а г а н М. И., Вестн. хирург., 59, № 1, 67, 1940.
М е л е н т ь е в а А. И., Вестн. хирург., 59, № 1, 35, 1940.

- Панушкин В. С., Вестн. хирург., 59, № 1, 75, 1940.
- Парина Е. В., Е. Б. Соподинская, Уч. зап. Харьковск. унив., 68, 43, 1956.
- Решетникова Т. Н., Сб. научн. тр. Киргизск. мед. инст., в. 7, 91, Фрунзе, 1951; Особенности действия барбитуратов в раннем возрасте. Дисс. Ташкент, 1956а; Тр. Киргизск. мед. инст., в. 8, 213, 1956б.
- Слущкая С. Р., Хирургия, 1, 66, 1938.
- Танк Л. И. Выносливость организма к фармакологическим агентам в различные стадии постнатального развития. Дисс. 1953.
- Фармакопоя СССР. Медгиз, 1946.
- Agduhr E., D. H. Varro, Arch. internat. pharmacodyn., 58, 3—5, 353, 1936.
- Baetzner W., Deutsche med. Wochensh., № 2, 48, 1933.
- Brodie B. B., E. Bernstein, L. C. Mark, Journ. pharm. a. exp. therap., 105, № 4, 421, 1952.
- Brodie B. B., Journ. pharmacy a. pharmacology, 8, № 1, 1, 1956.
- Buchel L., Anesth. et analges., 10, № 4, 526, 1953; 11, № 2, 299, 1954a; 11, № 2, 229, 1954b.
- Conrad M. C., A. T. Miller, Am. Journ. Physiol., 186, № 2, 207, 1956.
- Cooper J. R., B. B. Brodie, Journ. pharm. a. exp. therap., 110, № 1, 12, 1954.
- Donald H. P., J. R. Santos, Journ. pharm. a. exp. therap., 65, № 4, 383, 1939.
- Dundee J. W. Thiopentone and other thiobarbiturates. Edinburgh a. London, 1956.
- Eckstein J., Arch. Kinderheilkunde, № 1, 45, 1928.
- Himwich H. E., W. A. Himwich, Journ. chronic diseases., 3, № 5, 487, 1956.
- Kramar E., T. Wurga, Arch. Kinderheilkunde, № 7, 109, 1936.
- Mandel P., B. Bieth, J. D. Weill, Bull. Soc. chim. biol., 37, № 4, 475, 1955.
- Mandel P., R. Bieth. Цит. по: Нуклеиновые кислоты. Изд. ИЛ, М., 1957.
- Maynert E. W., H. B. Van Dyke, Journ. pharm. a. exp. therap., 96, № 4, 217, 1949; 98, № 2, 180, 1950.
- Taylor J. D., B. K. Richards, D. L. Tabern, Journ. pharm. a. exp. therap., 104, № 4, 427, 1952.
- Thelma C. G., F. E. Shideman, Journ. pharm. a. exp. therap., 104, № 4, 427, 1952.
- Weill J. D., Mandel P., C. r. Soc. biol., 147, № 21—22, 1818, 1953.

Поступило 14 VI 1958

INVESTIGATION INTO AGE-SPECIFIC REACTIVITY TO BARBITURATES

By I. V. Markova

From the department of pharmacology, Paediatric, Medical Institute,
Leningrad

Sensitivity to various barbiturates — short (hexenal, pentobarbital) medium (amytal) and long-acting (medinal), as well as to aether, was studied in rats of various ages (1 day to 3 months). The highest sensitivity to all of drugs under investigation was displayed by newborn animals, though their response to each of the drugs was found to differ.

By 2 to 3 weeks, sensitivity of young rats to pentobarbital, amytal, medinal and, somewhat later — to aether, became similar to that of mature animals. The response to hexenal was found reach a constant level as late as at a 3 months' age. In the case of most of the barbiturates and aether, sensitivity of an adult type is thus established at about the same age. On the other hand, these preparations are either destroyed by the body at different rates (as pentobarbital amytal), or not destroyed at all (medinal, aether). Therefore, the high sensitivity to these drugs displayed by newborn animals can hardly depend on the functional state of their liver. It may be attributed to underdevelopment of the central nervous system.

ФОСФОРНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ И МОЛОЧНАЯ КИСЛОТА
В ТКАНИ МОЗГА И СЕРДЦА У ОХЛАЖДЕННЫХ ЖИВОТНЫХ
С ВРЕМЕННЫМ ВЫКЛЮЧЕНИЕМ СЕРДЦА
И ПРИ ВОССТАНОВЛЕНИИ ОБЩЕГО КРОВООБРАЩЕНИЯ
КОМПЛЕКСОМ ЛЕЧЕБНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

З. А. Райко, И. Р. Петров и Т. Е. Кудрицкая

Кафедра патологической физиологии и кафедра биохимии
Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова

Длительность остановки общего кровообращения посредством прекращения притока крови к сердцу, что необходимо для хирургического вмешательства на этом органе, лимитируется размерами биохимических изменений в обмене животного организма, вызванных гипоксией, прежде всего в сердце и головном мозге.

Изучение биохимических изменений и разработка методов профилактики и лечебного устранения тяжелых последствий кислородного голодания организма развивается довольно успешно. В частности, для предупреждения и устранения вредных воздействий гипоксии на тканевой обмен организма при нарушении общего кровообращения широкое применение нашла искусственная гипотермия.

Наиболее сильно при недостаточной доставке кислорода нарушается обмен в мозгу и в сердце, ткани которых обладают интенсивным аэробным обменом.

Изменение углеводно-фосфорного обмена в ткани головного мозга при нарушении кровообращения, при гипотермии и без нее изучено довольно подробно (Неговский, 1954; Петров и др., 1957; Владимиров, 1957; Гаевская, 1957; Райко и др., 1957; Савченко, 1958, и др.).

Напротив, в настоящее время еще мало известно о состоянии биохимических изменений в сердце при гипоксии и охлаждении. Бернс и Крукшенк (Burns а. Cruickshenk, 1937) нашли, что при перфузии сердечно-легочного препарата кошки или собаки в условиях нарастающей гипоксии в сердечной мышце в первую очередь уменьшается количество креатинфосфата, а затем и АТФ. Н. А. Федорова (1957) в опытах на кроликах обнаружила, что после 10 мин. выключения сердца гипотермия способствует более быстрому восстановлению в мышце сердца нормального количества АТФ и креатинфосфата и меньшему накоплению в ней молочной кислоты.

Грин с соавторами (Green а. о., 1956) на митохондриях из мышечных волокон сердца быка, обладающих высокой интенсивностью окислительного фосфорилирования, показали нарушение связи дыхания с фосфорилированием при действии на митохондрии 2—4-динитрофенола. Нарушение окислительного фосфорилирования в сердце лягушки 2-4-динитрофенолом наблюдали ранее В. С. Шапот и Г. М. Прусс (1956). Р. Я. Поляк (1951)

наблюдала нарушение окислительного фосфорилирования после глубокого эфирного наркоза в экстракте из мышцы сердца крыс.

Параллельное изучение количества лабильных фосфорных соединений и молочной кислоты в ткани сердца и головного мозга при выключении и возобновлении кровообращения у животных в состоянии искусственной гипотермии составило предмет настоящего исследования. Кроме того, в нашу задачу входило удлинение срока выключения сердца и разработка метода наиболее успешного восстановления жизнедеятельности организма — восстановления функций центральной нервной системы и работы сердца.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на кошках, охлажденных под эфирно-кислородным наркозом. Сердце выключалось на 40—41 мин. Постановка опытов с подготовкою животных, введением гексония, димедрола, глюкозы, витаминов С и В₁, наложение зажимов, выключение сердца — подробно описана в нашей предыдущей работе (Райко, Петров и Кудрицкая, 1957).

В этом исследовании использован новый усовершенствованный лечебно-профилактический комплекс, благоприятные результаты применения которого описаны Петровым.

Охлаждение животных производилось до температуры тела 24—21°. С целью предупреждения фибрилляций сердца в нейроплегическую смесь (гексоний, димедрол) был введен атропин. Для улучшения восстановления коронарного кровообращения и сердечной деятельности после снятия зажимов с верхней поллой и непарной вен применялось внутриартериальное центрипетальное нагнетание крови с глюкозой и витаминами С и В₁ под давлением 80—100 мм рт. ст. Вслед за этим через 1—1,5 мин. снимался зажим с нижней поллой вены. Кроме того, для предупреждения тонических судорог, наблюдаемых иногда через 2—3 часа после начала восстановления кровообращения, дыхания и при согревании до 30°, производилось вдыхание чистого кислорода в течение 4—6 часов и было включено внутрибрюшинное введение нембутала.

При применении этого комплекса Петрову удавалось добиваться восстановления нормального состояния у большей части животных после выключения сердца из кровообращения на 40—41 мин.

Биохимические исследования ткани сердца и ткани головного мозга проводились у контрольных животных в состоянии гипотермии и торакотомии, и у подопытных животных на 40-й мин. выключения сердца, через 10 мин. и через 3 часа после снятия зажимов с сосудов и восстановления общего кровообращения.

После замораживания жидким кислородом головы животного, находящегося под легким эфирным раушем, сердце, продолжающее сокращаться, быстро извлекали из грудной полости и отмывали от крови погружением в охлажденный (2—3°) физиологический раствор, содержащий глюкозу. Применение глубокой гипотермии и гексония, блокирующего чувствительность ганглиев сердца (Денисенко, 1956), позволило не замораживать сердце *in toto*, а брать ткань на биохимический анализ из разных отделов сердца: в области узла Кейт—Фляка, в области атриовентрикулярного узла, в верхней части перегородки желудочков, а также мышцу сердца из верхушки левого желудочка. Разная последовательность во взятии ткани сердца была проверена в контрольных опытах и не вызвала изменений в содержании фосфорных соединений и молочной кислоты в мышце верхушки сердца. Во всех опытах при взятии ткани из сердца по возможности соблюдались одинаковые условия. Вырезанные кусочки ткани погружались в жидкий кислород, затем взвешивались, размельчались и обрабатывались при охлаждении 5%-й трихлоруксусной кислотой, так же как и навески замороженной ткани больших полушарий головного мозга. В безбелковом трихлоруксусном фильтрате определялись фракции фосфора: легкогидролизуемого фосфора аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) семиминутным гидролизом в ННСI при 100°, после осаждения 20%-й уксуснокислой ртутью и без осаждения; креатинфосфата (КрФ) по нарастанию фосфора при комнатной температуре за 30 мин. в кислой среде в присутствии молибдата и неорганического фосфора (НФ) после осаждения СаСI₂ в щелочной среде. Фосфор определялся колориметрически по Фиске—Суббароу. Молочная кислота (НЛ) определялась в навесках замороженной мышцы сердца и в ткани мозга, по Фридеман, Котонио и Шаффер.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В контрольных опытах (у здоровых животных с торакотомией и охлаждением тела до 22—24°) найдено в ткани мозга высокое содержание лабильных фосфорных соединений, АТФ и КрФ и малое содержание неорганического фосфора и молочной кислоты.

Данные, приведенные в табл. 1, указывают на высокую интенсивность окислительного фосфорилирования в нормально дышащей ткани и на низкий уровень гликолитических процессов в ней. Аналогичные результаты получены нами в мозге контрольных кошек в предыдущей работе (Райко и др., 1957).

Таблица 1

Содержание фосфорных соединений и молочной кислоты в ткани головного мозга и сердца у контрольных животных в условиях гипотермии (22—24°)

Головной мозг				Сердце			
лабильный фосфор		неорганический фосфор	молочная кислота (в мг %)	лабильный фосфор		неорганический фосфор	молочная кислота (в мг %)
АТФ	КрФ			АТФ	КрФ		
в мг% фосфора				в мг% фосфора			
22.5 (14.1—29.0)	9.0 (5.7—10.8)	9.4 (6.9—13.5)	36 (22—61)	15.2 (9.0—20.5)	2.7 (1.2—5.0)	18.2 (13.0—32.0)	23 (17—30)

По сравнению с мозговой тканью, в тех же условиях, сердечная ткань здорового животного имеет более низкий уровень богатых энергией фосфорных соединений и значительно большее количество неорганического фосфора (табл. 1). Низкий уровень молочной кислоты показывает, что при достаточном снабжении кислородом в сердечной мышце гликолитические реакции подавлены больше, чем в ткани мозга. В отличие от мозга сердечная мышца не способна к аэробному гликолизу.

Количество фосфорных соединений в сердечной мышце кошки мало отличается от содержания их в ткани сердца других животных (табл. 2).

Таблица 2

Содержание фосфорных соединений в сердце¹ разных животных (в мг % фосфора)

	Лабильный фосфор		Неорганический фосфор	Авторы
	АТФ	КрФ		
Собака	19.3	7.6	20.3	Райскина, 1955 Burns a. o., 1937 (на сердечно-легочном препарате)
Собака	28.0	6.2	28.6	
Кошка	20.4	4.8	28.4	Weicker, 1935 Райко, Петров, Кудрицкая, 1957
Кошка	9.6	2.2	12.2	
Кошка при гипотермии	15.2	2.7	18.2	Федорова, 1957 Серах, 1952
Кролик при гипотермии	21.1	10.2	23.2	
Кролик	15.0	—	—	

Разные отделы сердца, как мы наблюдали у кошек в контрольных опытах с гипотермией, значительно различаются распределением лабильных фосфатов и неорганического фосфора в них (табл. 3).

¹ Ткань сердца обрабатывалась всеми авторами, кроме Крепакса, жидким кислородом

Таблица 3

Количество фосфорных соединений в разных отделах сердца кошки (здоровые животные) при гипотермии (в мг фосфора на 100 г сырой ткани)

№ опыта	Ткань сердца	Лабильный фосфор		Неорганический фосфор
		АТФ	КрФ	
22	Узел Кейт—Фляка	13.0	5.5	5.5
	Атриовентрикулярный узел	11.0	1.7	17.6
	Мышца	18.7	1.9	32.0
23	Узел Кейт—Фляка	9.0	4.7	8.2
	Атриовентрикулярный узел	14.2	1.3	21.5
	Мышца	14.8	1.5	26.6
29	Узел Кейт—Фляка	14.0	5.0	7.5
	Атриовентрикулярный узел	13.1	2.1	13.0
	Мышца	19.9	1.0	31.8

Обращает на себя внимание большее содержание КрФ в ткани узла Кейт—Фляка, а в мышце верхушки сердца неорганического фосфора.

Как будет показано дальше, в каждом участке сердца наблюдалась своя динамика изменений показателей углеводно-фосфорного обмена в ответ на гипоксию, вызванную нарушением общего кровообращения.

При помощи использованного в этом исследовании лечебно-профилактического комплекса с применением более глубокой гипотермии (21—23°), в отличие от предыдущих работ, выполненных в 1957 г., удалось достичь выключения сердца из кровообращения на 40—41 мин. с последующим полным восстановлением нормального состояния большей части подопытных кошек. Уже через 5—8 часов температура тела у животных достигала 36—37.8°, а через 24 часа после опыта кошки заметно не отличались от здоровых животных.

Биохимическое исследование ткани головного мозга и сердца, произведенное у животных на 40-й мин. прекращения общего кровообращения, когда давление в бедренной артерии равнялось 2—4 мм рт. ст., обнаружило значительные изменения в углеводно-фосфорном обмене и мозга и сердца. В результате недостаточного поступления кислорода происходит снижение содержания АТФ и КрФ и усиление подавленного при нормальном дыхании гликолиза. Как и следовало ожидать, изменения в мозге были более выраженными, чем это мы наблюдали в исследовании 1957 г. с 20-минутным выключением сердца.

40-минутная гипоксия привела, как видно из табл. 4, к заметному уменьшению количества лабильных фосфорных соединений и замедлению эстерификации неорганического фосфора как в ткани мозга, так и в ткани сердца.

В последнем наибольшее уменьшение макроэргического фосфора (АТФ и КрФ) обнаружено в мышце верхушки сердца и в ткани области узла Кейт—Фляка. Содержание же неорганического фосфора заметно возросло в указанных образованиях. В перегородке (между желудочками) уменьшился главным образом лабильный фосфор АТФ; КрФ и неорганический фосфор остались почти без изменений.

Обращает на себя внимание, что мозговая ткань отвечает на гипоксию более интенсивным гликолизом, чем мышца сердца, продолжавшая сокращаться и в период выключения (3—5 сокращений в 1 мин. в большинстве опытов).

Благоприятное действие искусственной гипотермии и усовершенствованного комплекса в ограничении развития и в устранении вредных по-

Таблица 4

Изменения в содержании фосфорных соединений (в мг % фосфора) и молочной кислоты (в мг %) в ткани мозга и сердца при выключении и восстановлении общего кровообращения у животных в условиях гипотермии

Серия опытов	Условия опытов			Мозг				Сердце				
	время взятия ткани	минимальная температура (в °C)	длительность выключения сердца (в мин.)	АТФ	КрФ	НФ	молочная кислота	область	АТФ	КрФ	НФ	молочная кислота
1	Контрольные	22—24	—	25.9—19.1	9.1	9.4	36	Узел Кейт—Фляка	12.0	5.2	7.4	
2	На 40-й мин. выключения сердца	22—24	40, 40, 5	5.2—4.8	1.6	38.5	210	Атриовентрикулярный узел	12.8	1.8	17.4	
								Мышца	18.0	1.5	30.1	24.0
								Узел Кейт—Фляка	5.2	1.7	29.2	
3	Через 10 мин. после выключения сердца с комплексной терапией	21—23	40—41	18.1—14.6	5.6	19.0	143	Атриовентрикулярный узел	5.2	1.9	21.7	62.0
								Мышца	8.7	0.5	49.3	68.0
								Узел Кейт—Фляка	14.5	7.6	12.6	
4	Через 3 часа после восстановления кровообращения с комплексной терапией	22—23	40—41	25.6—19.9	10.3	10.0	44	Атриовентрикулярный узел	15.5	6.4	19.6	
								Мышца	17.6	6.7	31.2	46.0
								Узел Кейт—Фляка	13.4	4.4	16.1	
								Атриовентрикулярный узел	11.3	4.0	24.1	
								Мышца	21.1	7.9	39.8	96.0

следствий 40-минутного прекращения общего кровообращения сказалось в большей скорости восстановления жизнедеятельности организма.

Через 10 мин. после снятия зажимов с обеих полых и непарной вен у большинства животных устанавливались энергичные сердечные сокращения (60—84 удара в 1 мин.), а артериальное давление повышалось, достигая 60—70% по отношению к величине давления перед наложением зажимов на вены. Самостоятельное дыхание к этому времени у животных еще отсутствовало.

Уже через 10 мин. после восстановления общего кровообращения в ткани сердца и мозга уровень АТФ и КрФ резко возрастал и уменьшалось содержание неорганического фосфора и молочной кислоты в них.

Усиление аэрации (кислородная терапия) и питания сердца вызвали за этот короткий срок увеличение количества АТФ и особенно большое накопление креатинфосфата во всех исследованных участках сердца. Уменьшение в них неорганического фосфата указывало на усиленное вовлечение его в процессы фосфорилирования.

В ткани сердца показатели углеводно-фосфорного обмена восстанавливались быстрее, чем в ткани мозга (табл. 4). Ткань сердца за 10 мин.

восстановления достигла более интенсивного накопления богатых энергией фосфорных соединений.

Восстановление дыхания тканей сопровождалось уменьшением содержания молочной кислоты в мышце сердца и еще больше в ткани мозга. Однако в ткани мозга гликолиз в этот период продолжал оставаться высоким, несмотря на достаточное поступление кислорода.

К 3 часам состояние животных заметно улучшалось. Они самостоятельно дышали, температура тела у них достигала $31-32^{\circ}$. Роговичный, зрачковый рефлексы были живыми. Артериальное давление в это время устанавливалось на нормальном уровне. Иногда у животных появлялись приступы двигательного возбуждения, клонические и тонические судороги. Для предупреждения возникновения вторичной гипоксемии и гипоксии животным вводились нембутал, глюкоза и продолжалась кислородная терапия. Посредством указанных мероприятий у животных поддерживалось торможение ц. н. с. Таким образом, наблюдение за поведением животных убеждало в том, что восстановление функций ц. н. с. у них после 40 мин. гипоксии совершалось быстрее, чем в предыдущих наших опытах с исключением сердца на 20—23 мин.

Макроэргические фосфорные соединения, обеспечивающие функциональную деятельность ц. н. с. к 3 часам оживления, как показывают данные табл. 4, уже полностью восстановились.

В мозговой ткани АТФ и КрФ, неорганический фосфор и молочная кислота к этому сроку достигли нормального уровня.

В сердце количество КрФ, как и АТФ, в этот период восстановления во всех участках остается более высоким, чем у контрольных животных. Содержание неорганического фосфора к 3 часам снова несколько увеличивается, как и молочной кислоты. Мышца сердца, в условиях наших опытов, к 3 часам восстановления содержала 96 мг% молочной кислоты.

Создается впечатление, что к 3 часам восстановления, когда температура тела животного достигла $31-32^{\circ}$, возникают условия, неблагоприятные для работы сердца.

Приведенные выше данные определения количества лабильных фосфатов и молочной кислоты показывают, что и в условиях искусственной гипотермии животный организм реагирует на 40-минутное исключение общего кровообращения заметными изменениями в углеводно-фосфорном обмене ц. н. с. и сердца.

Закономерность уменьшения АТФ и КрФ на высоте гипоксии как в ткани мозга, так и в ткани сердца указывает на общую для них реакцию торможения синтеза макроэргических фосфорных соединений.

Наши данные согласуются с аналогичными исследованиями на мозговой ткани В. А. Неговского (1954) с сотр., О. Н. Савченко (1958) и с данными Н. А. Федоровой (1957) на сердечной мышце кролика.

Однако наши опыты обнаруживают, что в условиях искусственной гипотермии и примененного лечебно-профилактического комплекса степень ограничения тканевого дыхания даже на 40-й минуте исключения сердца не столь велика, чтобы полностью нарушить сопряженное с ним фосфорилирование.

На это указывает сохранение в тканях мозга и сердца некоторого количества АТФ и особенно креатинфосфата на высоте исключения кровообращения.

Правда, часть макроэргических фосфатов могла восстановиться и за счет интенсивно идущего, особенно в мозговой ткани, гликолиза. Но чрезвычайно быстрое восстановление макроэргических фосфорных соединений в ткани мозга и сердца (уже через 10 мин.) подтверждает сохранение в них способности к окислительному фосфорилированию. Окислитель-

ные ферментативные системы фосфорилирования не инактивировались 40-минутной гипоксией.

Эти данные существенным образом отличаются от характера изменений и восстановления в углеводно-фосфорном обмене мозговой ткани при 7—12-минутной клинической смерти животного с нормальной температурой тела (Петров и др., 1957).

Меньшая выраженность действия гипоксии зависит от гипотермии.

Возможности более длительного выключения сердца в данной серии опытов с более быстрым восстановлением функций организма способствовала также усовершенствованная комплексная терапия.

Кроме того, сопоставление результатов настоящих опытов, в которых был использован усовершенствованный лечебно-профилактический комплекс, с результатами прошлой работы убеждает в том, что применением нембутала, глюкозы и кислородной терапии в периоде выведения животных из состояния гипотермии удастся предупредить возникновение вторичной гипоксии, даже при условии удлинения срока выключения сердца из кровообращения в два раза (вместо двадцати — сорок мин.). При этом восстановление нормального уровня показателей углеводно-фосфорного обмена в тканях сердца и мозга находится в полном соответствии с восстановлением нормальной жизнедеятельности и функций ц. н. с. у большинства оживленных животных.

ВЫВОДЫ

1. При гипоксии, вызванной 40-минутным прекращением общего кровообращения в условиях охлажденного животного организма, в ткани мозга и сердца происходит снижение окислительного фосфорилирования и увеличение гликолиза.

2. Благоприятное влияние гипотермии и лечебного комплекса проявляется и в том, что после тяжелой гипоксии быстро (10 мин.) происходит восстановление нормального содержания фосфорных соединений.

3. Усовершенствование, внесенное в комплексную терапию, устраняет вторичную гипоксию в ткани мозга к 3 часам выхода животных из состояния гипотермии.

4. В сердце кошки область узла Кейт—Фляка, атриовентрикулярного узла и мышца желудочка содержат в норме разные количества фосфорных соединений. Мышца верхушки сердца у охлажденного животного отличается высоким уровнем неорганического фосфора.

5. При гипоксии в условиях гипотермии животного в мышце сердца нарастание уровня молочной кислоты выражено меньше, чем в ткани мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- В л а д и м и р о в Г. Е., Тез. докл. II конфер. по биохимии нервной системы, 15, Киев, 1957.
- Г а е в с к а я М. С., Тез. докл. II конфер. по биохимии нервной системы, 25, Киев, 1957.
- Д е н и с е н к о П. П. Фармакология гексония. Дисс. ИЭМ, Л., 1956.
- Н е г о в с к и й В. А. Патофизиология и терапия агонального состояния и клинической смерти. М., 1954.
- П е т р о в И. Р., Патолог. физиолог. и экспер. терапия, 1, № 1, 5, 1957a; 1, № 2, 18, 1957b.
- П е т р о в И. Р., З. А. Р а й к о и Т. Е. К у д р и ц к а я, Физиолог. журн. СССР, 43, 107, 1957.
- П о л я к Р. Я., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 12, 437, 1951.
- Р а й к о З. А., И. Р. П е т р о в и Т. Е. К у д р и ц к а я, Вестн. хирург., 5, № 56, 1957.
- Р а й с к и н а М. Е., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 39, 6, 40, 1955.
- С а в ч е н к о О. Н., Вопр. мед. хим., 4, № 3, 139, 1958.

Федорова Н. А., *Вопр. мед. хим.*, **3**, № 301, 1957.

Шапот В. С. и Г. М. Прусс, *ДАН СССР*, **108**, 899, 1956.]

Burns W. a. W. H. Cruickshenk, *Journ. Physiol.*, **91**, 314, 1937.

Срепах Р., *Bioch. et Biophys. Acta*, **9**, 185, 1952.

Green D. E., R. L. Lester a. D. M. Ziegler, *Bioch. et Biophys. Acta*, **23**, 516, 1956.

Weicker W., *Arch. Exp. Pathol u. Pharm.*, **176**, 584, 1935.

Поступило 13 VII 1958

PHOSPHORUS COMPOUNDS AND LACTIC ACID IN BRAIN AND HEART TISSUES OF HYPOTHERMIC ANIMALS DURING CARDIAC ARREST AND RESTITUTION OF SYSTEMIC CIRCULATION EFFECTED BY A SERIES OF THERAPEUTIC PROCEDURES

By *Z. A. Raiko, I. R. Petrov and T. E. Kudritzkaia*

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

In cats under hypothermia cardiac activity was arrested for 40 minutes. The resulting hypoxia was found to bring about a reduction of adenosine triphosphoric acid and phosphocreatine contents, accompanied by accumulation of inorganic phosphorus and of lactic acid in brain tissue and heart. Glycolysis resulted particularly in brain tissue. Due to improved methods of resuscitation used in these experiments restitution of systemic circulation was followed by earlier recovery of normal bodily functions and of the carbohydrate-phosphorus metabolism, as compared to what had been the case in previous experiments after 20 minutes of cardiac arrest. Normal values of labile the phosphates and inorganic phosphorus were reached as early as within 10 minutes, while brain tissue lactic acid was reduced to normal levels by 3 hours.

The same relative differences between the content of phosphates in tissues of various regions of the heart, as found in normal animals, were maintained during recovery from hypoxia. Phosphate and particularly phosphocreatine levels in cardiac tissue were earlier to resume normal values, than those of brain tissue, after hypoxia. Re-establishment of normal carbohydrate-phosphorus metabolism conforms to the normal sequence of recovery of bodily functions and activity of the central nervous system.

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

МЕТОДИКА УДАЛЕНИЯ ВЫСШИХ ОТДЕЛОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У ПЛОДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Л. А. Пронин

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

Для разрешения некоторых проблем внутриутробного развития необходимо производить те или иные оперативные вмешательства на плодах млекопитающих. Но, как известно, операции в этот период развития производить очень трудно из-за того, что матка при повреждении ее стенок начинает сокращаться, вследствие чего происходит выкидыш плода через разрез в стенке матки.

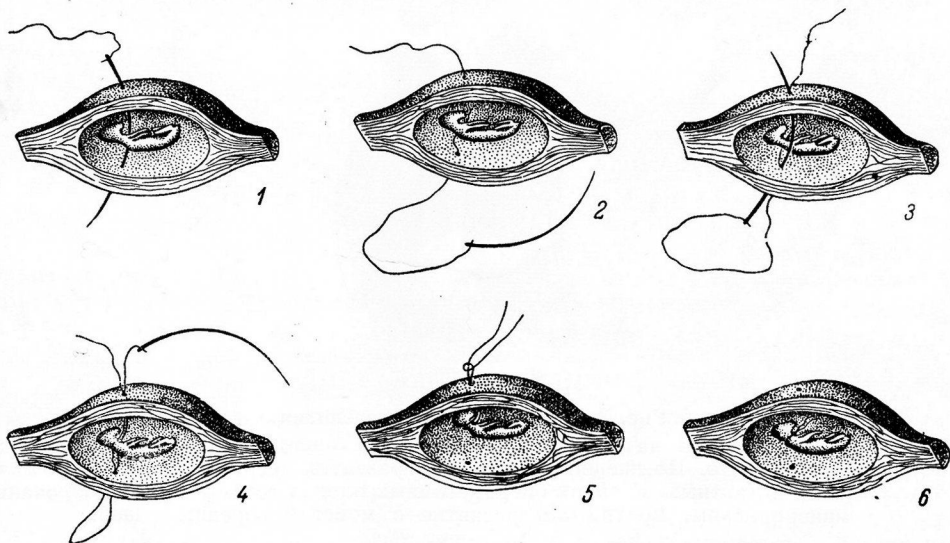


Рис. 1. Схематическое изображение декапитации плодов кролика. Объяснено в тексте.

Йостом (Jost, 1954) с целью изучения влияния гормона роста на развитие предложена методика декапитации плодов кролика и крыс. С этой целью у кроликов на 19-й день беременности производилось кесарево сечение. На стенку рога матки в области головы плода накладывался кисетный шов. Затем вскрывалась матка. В разрез вводилась голова плода и шея перевязывалась лигатурой. После этого голова плода вставлялась в разрез и последний затягивался кисетным швом. У крыс стенка рога матки не вскрывалась, а прямо накладывалась лигатура на шею плода, при этом захватывалась прилегающая часть рога матки. Как пишет сам Йост, отход при данной методике операции был очень большим.

Нами были проделаны операции по методике Йоста на 8 беременных кроликах, но все они оказались неудачными или из-за сокращения рогов матки, что приводило к разрыву стенок последних, или из-за невозможности вставить в полость матки извлеченные части плода, или из-за прекращения развития декапитированных плодов.

Нами была разработана методика операции, позволяющая, не вскрывая рогов матки и без сильного травмирования их, производить декапитацию плодов. С этой целью в стенке рога матки около головы плода производится прокол изогнутой кишечной (круглой) иглой. Последняя обводится вокруг шеи плода и выкалывается на противоположной стенке рога (рис. 1, 1). Протягивается вставленная в иглу нить (рис. 1, 2). Затем игла вставляется во второй прокол и выводится в первый (рис. 1, 3). Так завершается полный круг. Нить протягивается (рис. 1, 4), и, таким образом, ею перевязывается шея плода (рис. 1, 5 и рис. 1, 6). Операция производилась под легким эфирным наркозом.

При такого рода операции не происходит ни сокращения и разрывов стенок рога матки, ни вытекания околоплодной жидкости. Декапитированные плоды часто продолжают развиваться. Отход при данной методике оперирования значительно меньше, чем при методике Йоста.

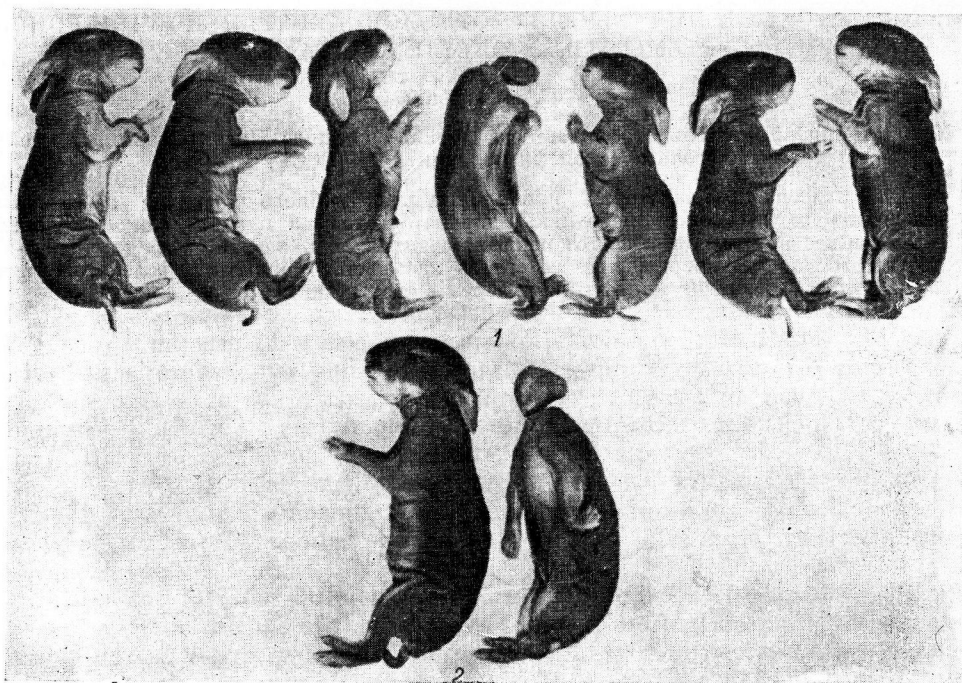


Рис. 2. Плоды 30-го дня развития.

1 и 2 — декапитированы на 22-м дне. *Верхний ряд* — плоды из одного рога матки, *нижний* — из второго. По внешним признакам развития оперированные плоды мало отличаются от интактных. У обоих оперированных плодов головы некротизированы, маперированы, прекратили развитие с момента перевязки шеи.

Операция производилась на 20—23-м дне беременности, когда плодное утолщение приобретало продолговатую форму и плод был хорошо виден через стенки матки. До 19-го дня оперировать не следует, так как плод не виден через стенки матки. Пальпацией же определить расположение головы трудно, так как плодное утолщение в ранние сроки развития имеет круглую форму, сильно напряжено и в нем (относительно к плоду) много околоплодной жидкости. Перевязку шеи, чтобы меньше травмировать матку, делали только двум плодам, расположенным около тела матки, чтобы при извлечении для исследования можно было быстро найти оперированные плоды. Извлекались плоды для исследования на 27—32-м дне беременности. За этот промежуток времени декапитированные плоды продолжали развиваться, и по внешнему виду мало отставали в развитии от интактных. На рис. 2 представлены 30-дневные плоды одного помета. Верхний ряд — плоды из одного рога матки, нижний — из другого. Два плода (рис. 1, 1 и 2) были декапитированы на 22-м дне развития. На рис. 3 представлены два плода, которым на 21-м дне внутриутробного периода развития была произведена перевязка шеи. Плод, расположенный слева, продолжал развиваться до 29-го дня беременности, когда он был извлечен для исследования. Плод, расположенный справа, погиб сразу после вмешательства.

С помощью предлагаемой методики можно также делать перерезки спинного мозга на различном уровне, ампутацию конечностей и другие операции. Нами в целях изучения функции дыхания производилась перерезка спинного мозга под продолговатым у 20—22-дневных плодов. С этой целью иглой прокалывалась шея, обводилась шейная часть позвоночного столба и затем перевязывалась лигатурой. Оперированные плоды развивались до конца беременности, когда их по условиям опыта извлекали с помощью кесарева сечения для исследования.

Наш метод операции позволяет подойти к разрешению ряда важных вопросов, относящихся к онтогенезу: роль высших отделов ц. н. с. в становлении различных функций организма, влияния гипоплазии на развитие плода и его эндокринный аппарат и многие другие проблемы.



Рис. 3. Сравнительные величины двух плодов, которым на 21-м дне внутриутробного развития была произведена перевязка шеи.

Левый плод продолжал развиваться до 29-го дня беременности. Правый погиб сразу после операции. Голова у первого плода в результате перевязки отделилась от туловища.

ЛИТЕРАТУРА

Jo s t A l f r e d, Cold Spring Harbor Symposia Quantit. Biol., New York, 19, 167, 1954.
Поступило 23 III 1959

PROCEDURE FOR REMOVAL OF HIGHER LEVELS OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM IN MAMMALIAN FOETUSES

By L. A. Pronin

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

К МЕТОДИКЕ КАТЕТЕРИЗАЦИИ ВЫМЕНИ

Э. П. Кокорина

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

Катетеризация вымени в экспериментальных целях применяется с давних пор (Roehrig, 1876; Никитин, 1905; Горизонтов, 1912; Воскресенский, 1916). Особенно широко используется катетеризация для изучения процессов секреции и отдачи молока и молочного жира в течение последних лет (сводка дана в работе М. Г. Закса, 1958). Большинство современных исследователей применяют катетер для получения двух (обычно называемых «цистернальной» и «альвеолярной»), трех или больше порций молока, придавая большое значение количественному соотношению этих порций.

Если учесть, что рефлекс молокоотдачи осуществляется одновременно во всех четвертях вымени, а катетер обычно вводится только в одну четверть, возникает вопрос: насколько полученные при этом данные о распределении молока и жира по отдельным порциям отражают действительную картину? Иными словами, аналогичные ли результаты будут получены при катетеризации одной четверти вымени и одновременной катетеризации всех четвертей вымени? Имеет ли при этом значение объем катетеризуемой четверти? Играет ли роль способ вставления катетера?

С целью уточнения этих вопросов нами были поставлены три серии опытов на 8 высокоудойных коровах стада Научно-опытной станции Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. Содержание и кормление коров соответствовали зоотехническим требованиям.

Значение условий введения катетера

Значение условий вставления катетера исследовалось в трех вариантах первой серии опытов. В первом варианте опытов катетер вводился дояркой справа, т. е. с обычной стороны дойки. Из катетера тотчас после его вставления вытекала I порция молока. После прекращения струи доярка обмывала вымя и получала из катетера II порцию молока. После окончания струи, а в тех случаях, когда ее не было, через 3 мин. после начала обмывания, доярка производила выдаивание остальных четвертей вымени и из катетера выделялась III порция молока. Отмечались латентные периоды, время истечения, количество молока и процент жира отдельных порций и всего удою. Во втором варианте опытов катетер вставлялся дояркой с левой стороны коровы, в третьем варианте — экспериментатором с левой стороны, остальные манипуляции оставались прежними. Опыты на каждой корове ставились во время вечерней дойки через 9—12 часов после предыдущей дойки не чаще 2—3 раз в неделю. Катетеризация производилась со всеми необходимыми предосторожностями (Закс, 1958).

Первая серия опытов проведена на коровах Ласточке, Вире, Лилии и Линзе. Результаты, полученные при введении катетера лицом, в течение ряда лет ежедневно доившим корову, с правой стороны, представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Распределение по порциям молока и жира у коровы Ласточки при вставлении катетера дояркой справа

№ п. п.	Дата опыта (1955 г.)	Удой катетеризуемой четверти (в мл)	Жир катетеризуемой четверти (в г)	I порция			II порция			III порция	
				содержание (в %)		латентный период (в сек.)	содержание (в %)		латентный период (в сек.)	содержание (в %)	
				мо-лока	жира		мо-лока	жира		мо-лока	жира
1	28 VI	2450	68.6	80.8	57.7	66	9.4	16.1	91	9.8	26.2
2	30 VI	1950	59.1	73.4	58.0	94	10.7	13.2	95	15.9	28.8
3	3 VII	2310	53.0	83.3	58.1	70	5.2	12.9	72	11.5	29.0

Таблица 2

Распределение по порциям молока и жира у коровы Лилии при вставлении катетера дояркой справа

№ п. п.	Дата опыта (1955 г.)	Удой катетеризуемой четверти (в мл)	Жир катетеризуемой четверти (в г)	I порция			II порция			III порция	
				содержание (в %)		латентный период (в сек.)	содержание (в %)		латентный период (в сек.)	содержание (в %)	
				мо-лока	жира		мо-лока	жира		мо-лока	жира
1	29 VI	1635	45.8	27.5	11.8	—	—	—	65	72.5	88.2
2	1 VII	1325	38.7	25.7	10.6	—	13.9	6.7	78	60.4	82.7
3	4 VII	1405	22.6	53.4	19.1	66	35.6	28.8	83	31.0	52.1
4	6 VII	1415	27.6	28.3	13.0	83	51.2	50.0	137	20.5	37.0

11 VII утром корову Лилию переставили на другое место

5	11 VII	730	11.4	13.7	11.4	—	—	—	100	86.3	88.6
6	13 VII	1300	31.2	29.2	15.7	87	10.0	5.8	81	60.8	78.5
7	15 VII	1560	38.7	28.8	11.6	100	13.5	7.1	101	57.7	81.3
8	18 VII	1240	28.6	16.9	9.4	76	32.3	22.4	105	50.8	68.2
9	20 VII	1290	29.3	55.8	41.7	—	—	—	80	44.2	58.3
10	23 VII	1330	33.6	42.1	23.0	60	12.8	9.1	80	45.1	67.9
11	27 VII	1370	32.2	52.6	29.2	—	—	—	93	47.4	70.8

Из данных табл. 1 видно, что у коровы Ласточки результаты первого опыта существенно не отличались от последующих, т. е. при первых вставлениях катетера дояркой с обычной стороны дойки у коровы не отмечалось торможения молока- и жиротдачи. У остальных коров при этом имело место торможение. В качестве примера в табл. 2 приведены данные, полученные на корове Лилии.

Характерные для коровы Лилии показатели представлены в табл. 2 в трех последних опытах. Из сравнения их с данными первых опытов видно, что первые вставления катетера вызывали торможение молока- и жиротдачи. Наиболее значительное торможение имело место в опыте № 1: процент молока и жира I порции много ниже, чем в обычных опытах; на обмывание вымени молоко не выделялось; процент молока и жира III порции увеличены. Начиная с опыта № 2, торможение постепенно исчезало.

11 VII утром по причинам, не имеющим отношения к опыту, корову переставили на другое место. В вечернем опыте этого дня было отмечено новое торможение молока- и жиротдачи. В последующих опытах торможение постепенно исчезало, причем, так же как в начале в первую очередь появлялась реакция на обмывание вымени, т. е. на безусловное раздражение и лишь после этого происходило увеличение количества молока и жира I порции, т. е. восстанавливался условный рефлекс молокоотдачи на вид доярки.

У коровы Линзы при первых вставлениях катетера дояркой справа наблюдалось аналогичное торможение молока- и жиротдачи, которое полностью утасло только после 9 опытов. У коровы Виры торможение отмечалось только в течение первых двух опытов; при угасании торможения сразу увеличивалось количество молока и жира I порции без предварительного увеличения их во II порции.

Во втором варианте опытов вставление катетера производилось также дояркой, но не с обычной стороны дойки, а с противоположной стороны, т. е. слева от коровы. Это, незначительное на первый взгляд изменение условий опыта вызвало у всех коров новую волну торможения. Торможение молокоотдачи длилось у Ласточки 1 день, у Виры — 3 дня, у Лилии — 7 дней, протекая так же, как и в первый раз. Интересная картина наблюдалась у коровы Линзы (табл. 3).

Опыт от 11 VII — вставление катетера дояркой справа; начиная со следующего опыта катетер вставляется дояркой слева. Видно, что это вызвало внешнее торможение молока- и жиротдачи, которое уже в следующем опыте стало слабее (опыт № 15), но затем начало развиваться внутреннее торможение (постепенно количество молока I порции уменьшилось с 32.2% до 10.5—14.1%, жира с 17.2% до 6.7—9.9%) и стойко удерживалось в течение всех последующих опытов. При вставлении катетера дояркой справа на фоне этого торможения количество и жирность молока достигали исходного уровня.

Вставление катетера экспериментатором, лицом, не имевшим ранее какого-либо отношения к корове, вновь вызвало волну торможения рефлексов молока- и жиротдачи. Торможение длилось у коровы Ласточки в течение 2 опытов, у коровы Виры — 8 опытов, а у коровы Лилии так же, как и у Линзы, оно стойко сохранялось во всех дальнейших опытах.

В табл. 4 представлены сводные данные по длительности торможения рефлексов молока- и жиротдачи при различных способах вставления катетера у подопытных

Таблица 3

Распределение по порциям молока и жира у коровы Линзы при вставлении катетера дояркой слева

№ п. п.	Дата опыта (1955 г.)	Удой катетери-зуемой четверти (в мл)	Жир катетери-зуемой четверти (в г)	I порция		II порция			III порция		
				содержание (в %)		латентный период (в сек.)	содержание (в %)		латентный период (в сек.)	содержание (в %)	
				мо- лока	жира		мо- лока	жира		мо- лока	жира
13	11 VII	1920	57.9	40.1	18.6	—	—	—	69	59.9	81.4
14	12 VII	2125	69.4	17.6	9.2	—	—	—	71	82.4	90.8
15	15 VII	2175	77.4	32.2	17.2	—	—	—	80	67.8	82.8
16	19 VII	2000	55.0	23.8	10.4	—	3.8	2.6	66	72.4	87.0
17	23 VII	1905	54.0	23.1	13.9	97	6.6	4.2	51	70.3	81.9
18	27 VII	1900	51.1	10.5	6.7	—	—	—	60	89.5	93.3
19	30 VII	1950	39.0	14.1	9.9	—	—	—	52	85.9	90.1

коров, характеризующихся различными свойствами. Определение типологических особенностей в. н. д. коров произведено при помощи методики двигательных пищевых условных рефлексов (Жокорина, 1955, 1958).

Таблица 4

Типологические особенности высшей нервной деятельности коров и длительность торможения молокоотдачи при различных способах введения катетера

Кличка коровы	Сила процесса возбуждения	Сила процесса торможения	Подвижность	Уравновешенность	Длительность торможения рефлексов молоко- и жиротдачи (в днях) при вставлении катетера		
					нервных процессов		
					дойркой справа	дойркой слева	экспериментатором слева
Ласточка .	Сильный	Слабый	Хорошая	Неуравновешены	Нет	1	2
Вира . . .	Сильный	Слабый	Средняя	Неуравновешены	2	3	8
Лилия . .	Средний	Средний	Средняя (плохая)	Уравновешены	4—8	7	Стойкое торможение
Линза . .	Средний	Средний	Плохая	Уравновешены	9	Стойкое торможение	

Анализируя данные, представленные в табл. 4, можно сделать заключение, что способ введения катетера сказывается на результате опытов. Первые опыты с применением катетера (так же как и любое изменение условий опыта) вызывают у коров торможение рефлексов молоко- и жиротдачи по типу внешнего торможения. Длительность торможения коррелирует с подвижностью корковых нервных процессов.

В опытах с введением катетера экспериментатором у ряда коров, в частности у коров сильного уравновешенного инертного типа в. н. д. (Лилия, Линза), развивается стойкое, по-видимому, условнорефлекторное торможение рефлексов молоко- и жиротдачи, что выражается в малом количестве молока и жира I — «цистернальной» порции в процентном выражении от всего объема молока и жира из катетеризуемой четверти. При неизменных условиях опыта указанное торможение держится чрезвычайно стойко, однако оно исчезает при действии ряда внешних агентов, в том числе при вставлении катетера дояркой.

Следовательно, в экспериментальных исследованиях с применением катетеризации необходимо учитывать явления торможения, которые несомненно могут маскировать и даже исказить истинную картину молокоотдачи.

Катетеризация одной четверти и четырех четвертей вымени

Серия опытов по изучению этой стороны вопроса была поставлена в 1957 г. на 6 коровах. Одновременная катетеризация всех четвертей вымени производилась экспериментатором и его помощником. После получения I и II порций молока доярка вынимала катетер из одной четверти вымени и производила дойку этой четверти, в то время как из остальных четвертей собиралась III порция. Опыты проводились после установления постоянного фона рефлексов молоко- и жиротдачи при введении катетера экспериментатором. В табл. 5 представлены данные, полученные на коровах различных типов в. н. д.

Из данных табл. 5 видно, что количество молока и жира I, II и III порций примерно одинаково при обоих способах катетеризации только у коровы Лилии. У всех остальных коров при катетеризации 4 четвертей вымени отсутствует реакция на обмывание, нет совсем II порции — молоко и жир этой порции полностью выделяются в I порции. Только у коровы Ласточки количество молока и жира I порции при катетеризации всех четвертей вымени соответствует сумме их в I и II порциях при катетеризации одной четверти. У коров Марты и Жестокой это количество при катетеризации 4 четвертей значительно превосходит таковое при катетеризации 1 четверти вымени. У коровы Жестокой при катетеризации 4 четвертей практически в I порции, отдаются все

Таблица 5

Распределение по порциям молока и жира у коров различного типа высшей нервной деятельности при катетеризации одной и четырех четвертей вымени (средние данные из 5 опытов)

Кличка коровы	Тип в. н. д.	Число четвертей вымени, катетеризуемых одновременно	I порция		II порция			III порция			
			содержание (в %)		латентный период (в сек.)	содержание (в %)		латентный период (в сек.)	содержание (в %)		
			молока	жира		молока	жира		молока	жира	
Ласточка	Сильный, неуравновешенный	{	1	72.7	76.7	65	16.7	—	68	10.6	23.3
			4	84.8	75.5	—	—	—	91	15.2	24.5
Марта	Сильный, уравновешенный, подвижный	{	1	46.6	17.3	79	12.5	—	53	40.9	82.7
			4	75.5	47.2	—	—	—	77	24.5	52.8
Лилия	Сильный, уравновешенный, инертный	{	1	11.6	28.7	83	48.7	—	65	39.7	71.3
			4	13.9	5.6	115	42.8	32.0	84	43.3	62.4
Жестокая	Слабый	{	1	75.6	73.3	70	14.0	—	75	10.4	26.7
			4	98.4	97.4	—	—	—	—	1.6	2.6

Примечание. В опытах с одним катетером процент жира определен в I и II порциях вместе.

молоко и жир, обычно выдаиваемые из вымени. Полнота отдачи была проверена введением питуитрина — препарата, содержащего окситоцин-гормон, вызывающий молокоотдачу.

Более полную молоко- и жиरोотдачу при одновременной катетеризации 4 четвертей вымени по сравнению с катетеризацией 1 четверти, вероятно, можно объяснить тем, что в первом случае условия для реализации рефлексов более благоприятны. Рефлекторная молокоотдача, как было показано еще в опытах Л. Н. Воскресенского (1916), происходит одновременно во всех четвертях вымени. При катетеризации одной четверти рефлекторно переходящее из верхних отделов вымени молоко, не имея оттока в трех остальных четвертях, заполняет молочные цистерны и вызывает раздражение их барорецепторов (Грачев, 1953), что может привести к торможению молокоотдачи. Подобное явление, по-видимому, имело место в опытах В. Н. Борсук (1957): ее попытки вызвать условнорефлекторно молокоотдачу при катетеризации 1 четверти вымени после спуска I и II порций оказались бесплодными, в то время как в иных условиях опыта (Сюсюкин, 1954; Кокорина, 1956), особенно при катетеризации 4 четвертей вымени, можно легко получить условнорефлекторную молокоотдачу.

Тот факт, что у коровы Лилии (табл. 5) в обоих случаях величина I порции одинакова, свидетельствует о том, что у нее торможение рефлексов молоко- и жиरोотдачи имело место и в условиях катетеризации всех четвертей вымени. Если же в опыте принимала участие доярка, вставлявшая пару катетеров, то торможение исчезало и наблюдалась та же картина, что и у остальных коров. Так, в опыте 17 V с участием доярки результаты следующие: I порция — 79.0% молока и 51.8% жира, II порции нет, III — 21.0% молока и 48.2% жира.

Следовательно, одновременная катетеризация всех четвертей вымени способствует более полному проявлению рефлексов молоко- и жиरोотдачи. Внешне это выражается в увеличении количества молока и жира в I «цистернальной» порции по сравнению с таковой при катетеризации одной четверти вымени.

Характеристика отдельных четвертей вымени

Было установлено, что при катетеризации любой четверти вымени, независимо от ее объема (при условии нормального состояния вымени, не в последний месяц лактации и при наличии в четверти не менее 300—400 мл молока), процентные соотношения молока и жира отдельных порций во всех четвертях вымени каждой коровы примерно одинаковы.

Таблица 6

Распределение по порциям молока и жира у коровы Ласточки при катетеризации различных четвертей вымени

Дата опыта	Четверть вымени	Удой катетери- зуемой четверти (в мл)	Жир катетери- зуемой чет- верти (в г)	I порция II порция III порция					
				содержание (в %)					
				мо- лока	жира	мо- лока	жира	мо- лока	жира
15 I 1958	Левая пе- редняя	1300	44.6	80.0	63.0	8.9	13.5	11.1	23.5
26 XII 1957	Правая пе- редняя	755	26.0	71.5	56.0	13.9	18.0	14.6	26.0
28 I 1958	Левая зад- няя	1910	71.7	72.8	68.4	14.7	11.4	12.5	30.2
24 XII 1957	Правая задняя	3550	132.8	68.5	47.6	12.4	15.6	19.1	36.8

Из данных табл. 6 видно, что, даже при такой значительной разнице в удое между правыми передней и задней четвертями вымени, процентные соотношения количеств молока и жира лежат приблизительно в одинаковых пределах.

ВЫВОДЫ

1. Первые опыты с применением катетера вызывают внешнее торможение рефлекса молокоотдачи, постепенно исчезающее у большинства коров; сила и длительность торможения определяются типологическими особенностями в. н. д. животных, большую роль при этом играет способ введения катетера.

2. При введении катетера экспериментатором, лицом не имеющим прямого отношения к доению, у коров (при условии, что опыты проводятся не ежедневно) постепенно развивается стойкое внутреннее торможение условнорефлекторной молокоотдачи, выраженное в уменьшении молока и жира в I «цистернальной» порции и увеличении их в III альвеолярной порции. Торможение проявляется наиболее сильно у животных сильного уравновешенного инертного типа. При введении катетера дояркой подобного торможения нет.

3. При одновременной катетеризации всех четвертей вымени у большинства коров количество молока и жира I «цистернальной» порции увеличено за счет III «альвеолярной» порции по сравнению с катетеризацией одной четверти вымени. Это можно объяснить лучшими условиями реализации рефлексов в первом случае.

4. Объем катетеризуемой четверти не оказывает влияния на распределение молока по порциям как при катетеризации одной четверти, так и при одновременной катетеризации всех четвертей вымени коровы.

ЛИТЕРАТУРА

- Борсук В. Н. Вопросы физиологии сельскохозяйственных животных, 293. М.—Л., 1957.
 Воскресенский Л. Н., Тр. бюро по зоотехнии, в. 14, 3, 1916.
 Горизонтов Н. И., Изв. Николаевск. ун-в., 3, в. 1, 47, Саратов, 1912.
 Грачев И. И., Журн. общ. биол., 14, № 5, 333, 1953.
 Закс М. Г. Физиология двигательного аппарата молочной железы сельскохозяйственных животных. М.—Л., 1958.
 Кокорина Э. П., Физиол. журн. СССР, 41, № 1, 96, 1955; ДАН СССР, 108, № 4, 746, 1956; Журн. общ. биол., 19, № 2, 148, 1958.

- Н и к и т и н М. П. О влиянии головного мозга на функцию молочной железы.
Дисс. СПб., 1905.
С ю с ю к и н А. А. Нервная регуляция молоковыделения у коров. М., 1954.
R o e h r i g A. Virchow's Archiv pathol. Anat., 67, 119, 1876.

Поступило 23 V 1958

CONTRIBUTION TO THE TECHNIQUE OF MAMMARY GLAND
CATHETERIZATION

By *E. P. Kokorina*

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

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ Х. В. МЭГОУНА «БОДРСТВУЮЩИЙ МОЗГ».
ИЗДАНИЕ Ш. ТОМАС, СПРИНГФИЛД, ИЛЛИНОИС, США, 1958, 135 стр.

Ю. Г. Кратин

Институт физиологии им. Павлова АН СССР, Ленинград

Известный американский физиолог Х. В. Мэгоун в небольшой, но содержательной монографии «Бодствующий мозг»,¹ опубликованной в 1958 г., поставил себе целью дать стройное представление о функциях ретикулярной формации ствола мозга на основании обобщения собственного материала и работ других исследователей, появившихся главным образом в последние годы.

Вводная глава книги посвящена историческому обзору, основная тенденция которого заключается в стремлении подвести читателя к вопросу о роли стволовых структур мозга. Автор напоминает, что в давние времена центральным образованиям мозга уделялось много внимания, и они даже считались «седищем души». С развитием современной рефлекторной теории внимание физиологов было обращено, с одной стороны, на периферические отделы центральной нервной системы (ц. н. с.), с другой — на кору головного мозга. Промежуточные структуры остались вне поля зрения, что отчасти объяснялось трудностями подхода к глубоким образованиям. Лишь после изобретения Хорслей и Кларком стереотаксического аппарата структуры ствола мозга стали предметом исследования многих экспериментаторов, и в результате было открыто существование неспецифической ретикулярной системы.

Эта система, по определению автора, является регуляторным и посредничающим — «транзакционным» механизмом, работающим в параллель со специфическими сенсорными и моторными системами классической нейрологии, с которыми ретикулярная формация богато связана коллатеральными. Неспецифическая система оказывает активирующее или ослабляющее влияние на большинство других отделов ц. н. с. В последующих главах автор рассматривает эту многообразную активность ретикулярной субстанции с отдельных сторон, подчеркивая целостность ее функций.

В первой главе Мэгоун приводит данные о ретикулоспинальном влиянии при регуляции положения тела.

Указывая на значение экстрапирамидной системы, автор подчеркивает, что ее пути проходят через покрывку и ретикулярную формацию ствола мозга и идут в спинной мозг через цепь переключающих нейронов. Поэтому промежуточные нейроны ретикулярной формации и отходящий от них ретикулоспинальный тракт могут рассматриваться как «общий конечный путь» для экстрапирамидной двигательной системы. Это подтверждается тем, что прямое раздражение ретикулярной формации оказывает существенное влияние на двигательную активность, включая сгибательные и разгибательные рефлексы, децеребрационную ригидность и реакции с моторных зон коры. В зависимости от места раздражения эти влияния могут быть облегчающего или тормозящего типа, причем наблюдаются реципрокные отношения. Дополнительным мощным механизмом регуляции движений автор считает влияние ретикулярной формации на гамма-эфферентную иннервацию, которая подробно изучалась Гранитом и соавторами.

Если механизм облегчающего действия ретикулярной формации можно представить себе как процесс пространственной и временной суммации, то механизм тормозящего действия менее ясен. Для объяснения последнего Мэгоун предлагает восполь-

¹ The Waking Brain by H. W. Magoun, Ph. D. Copyright by Ch. Thomas, Springfield, Illinois, U.S.A., 1958.

зоваться концепцией Икклса о гиперполяризующем действии тормозящих импульсов и понятием о тормозных вставочных нейронах Реншоу.

Далее, во второй главе, Мэгоун останавливается на механизме передачи афферентных импульсов. Он приводит ряд фактов, которые показывают, что прохождение нервного импульса по афферентным путям может регулироваться центральными образованиями мозга уже в первом переключающем звене (Хэгберт и Керр, Галамбос и др.). Тем самым изучение передаточных путей приобрело динамизм, а сама передаточная система уже не может рассматриваться как стереотипно работающий механизм.

Эти данные имеют большое значение, в частности для исследования проблемы внимания. Мэгоун полагает, на основании опытов Эрнандес-Пеона и других авторов, что благодаря механизму центрального вмешательства происходит активное устранение всех не относящихся к делу импульсов и тем самым обеспечивается функционирование главного канала информации.

В третьей главе рассматривается вопрос о связи ретикуло-гипоталамических влияний с нейро-эндокринной регуляцией. Поскольку сейчас принимается, что классические афферентные пути дают коллатерали к ретикулярной формации ствола и доказано наличие кортикофузальных влияний, то можно себе представить, что, например, раздражение типа «стресс» приводит к возбуждению ретикулярной субстанции, а этот механизм пускает в ход уже гипоталамо-гипофизарную регулируемую систему, результатом чего является выделение адренокортикотропного гормона с последующим усилением секреции адренокортикального гормона. Подобным же образом осуществляется гипоталамический контроль над выделением тиротропного и гонадотропного гормонов гипофизом. Циркулирующие же в крови химические агенты в свою очередь воздействуют на активность ретикулярной формации, гипоталамус и на передаточные звенья между ними.

В непосредственную связь с гипоталамическим механизмом эндокринной регуляции Мэгоун ставит ретикуло-диэнцефалические и ринэнцефалические системы, которые как полагают, ведают эмоциональным поведением (глава четвертая). Автор допускает, что механизмы «наказания, неудовольствия» и механизмы «вознаграждения, удовольствия» находятся в реципрокных отношениях. Особая роль отводится гипшокаму как активирующему фактору.

Последние три главы книги посвящены в основном влиянию ретикулярной формации мозгового ствола на общее функциональное состояние мозга и на деятельность коры больших полушарий. Автор прежде всего подчеркивает значение открытия явлений активации и дезактивации коры в результате работ Джеспера и Райнбергера и в особенности Бремера.

Дальнейший успех в этой области был связан с открытием нового механизма в виде кортикопетальной проекции центральной ретикулярной формации ствола мозга, ответственного за вызов и поддержание состояния бодрствования и фокуса внимания. Начало здесь было положено в совместной работе проф. Морунди и автора данной книги, которые нашли, что при прямом раздражении ретикулярной формации наблюдается весь комплекс изменений ЭЭГ, связанный с реакцией активации и вызовом состояния бодрствования. Этот эффект возникает не только при раздражении различных частей центральной серцевинной ретикулярной формации, в том числе и в продолговатом мозге, сегментальной части моста и в среднем мозге, но и при стимуляции срединнорасположенных участков вентромедиального таламуса, субталамической и дорзальной гипоталамической областей. Предполагается, что эффект активации проводится в кору по двум путям: экстра-таламическому через субталамическую область и через посредство кортикальных проекционных путей неспецифических ядер таламуса.

Разрушение активирующих областей приводит к тяжелому коматозному состоянию с полной потерей чувствительности.

Активирующее кору возбуждение неспецифической системы само зависит от афферентной стимуляции, поступающей по коллатералам от сенсорных проводящих путей. Наличие таких коллатералей было показано путем одновременной регистрации электрических ответов в классических проводящих афферентных путях, в коре мозга и в ретикулярной системе. Это было также подтверждено путем регистрации активности одиночных нейронов ретикулярной формации во время периферического раздражения различных рецепторов. Афферентный импульс вызывал ответ в нервных элементах ретикулярной формации, причем один и тот же нейрон мог реагировать на несколько видов афферентной импульсации; эта поливалентность, однако, ограничена.

Пучки коллатералей от афферентных трактов, идущие через ряд промежуточных нейронов сетчатой формации вверх, образуют систему, которую можно назвать «экстра-лемнисковым путем», подобно тому как имеется экстрапирамидный путь. Есть данные о том, что этот путь играет большую роль в проведении болевого чувства.

Шерилес и Джеспер предложили различать в ретикулярной формации верхний фазический и нижний тонический компоненты. Фазический компонент реагирует на быстрые изменения внешней сигнализации и обеспечивает срочные сдвиги реактивности ц. н. с. Тонический же компонент осуществляет общие, недифференцированные

вариации функционального уровня, поддерживая этот уровень, например бодрое состояние в течение длительного времени, и его деятельность не зависит от тонких различий между внешними стимулами.

Открытие неспецифического механизма мозга, действующего наряду с ранее известным специфическим механизмом, поставило вопрос о том, не связаны ли эти два механизма с различными химическими агентами, участвующими в передаче возбуждения внутри каждой из систем, подобно тому как это имеет место в парасимпатической и симпатической системах. Имеются факты, говорящие о том, что адреналин и ацетилхолин играют определенную роль в деятельности ретикулярной формации.

Остановившаяся на действии наркотизирующих веществ, автор приходит к заключению, что такие наркотики, как эфир, барбитураты, влияют прежде всего на ретикулярную субстанцию.

Переходя к рассмотрению ретикулярных влияний на активность коры, Мэгоун вначале отмечает различие в электрическом выражении реакции активации старой и новой коры, а затем обращается к попыткам анализа процесса активации неокортекса. Многие авторы при этом исходят из современной теории проведения нервного импульса. Согласно этой теории, для нервной клетки характерен как градуированный процесс возбуждения (в рецепторном окончании и на эфферентном конце), так и процесс по принципу «все или ничего», свойственный аксональному сегменту. Это имеет отношение к корковой деятельности, поскольку электрические ответы коры, которые считаются выражением градуированного возбуждения кортикальных дендритов, уменьшаются или исчезают во время активации ЭЭГ (локальные ответы, веретенные и стрихнинные разряды и др.).

Для кортико-ретикулярных взаимоотношений исключительно важное значение имеют кортико-фугальные пути в стволовую систему мозга (Джаспер и соавторы, Бремер и Терцуоло, Френч и другие). При раздражении верхней извилины и полюса височной доли, поясковой, орбитальной и некоторых других областей коры происходит активация ЭЭГ и пробуждение животного; это влияет также на передачу возбуждения как в восходящей, так и в нисходящей ретикулярной системе. Раздражение прочих зон коры подобных реакций не вызывает.

В заключение рассматривается вопрос о взаимодействии кортикальной и ретикулярной активности при условнорефлекторной деятельности мозга. Здесь Мэгоун подчеркивает, что идеи И. П. Павлова о корковом замыкании условнорефлекторных связей, его концепции о возбуждении, торможении, генерализации, первоначально построенные на основании наблюдений и анализа периферических реакций, продолжают находить все новые подтверждения при прямом исследовании активности коры.

Мэгоун приводит данные Морелла и Джеспера, а также Иошии и соавторов, показывающие роль сетчатой формации при образовании условных рефлексов. Заканчивается последняя глава схемой Гасто, согласно которой замыкание цепи условного рефлекса осуществляется через ретикулярную формацию и в первую очередь на таламическом уровне.

Выводы Мэгоуна сводятся к следующему. Достижением современной нейрофизиологии является то, что наряду с открытием механизма градуированного ответа в одиночной нервной клетке доказано существование центрального ретикулярного аппарата, включенного между строго сенсорными и двигательными механизмами классической нейрологии и обладающего способностью градуировать активность большинства других отделов мозга.

Разносторонние функции ретикулярной системы свидетельствуют о том, что этот механизм вместе с корой больших полушарий играет важнейшую роль в интегративных процессах мозга. Наиболее интересной проблемой при дальнейшем изучении функций ретикулярной системы автор считает выяснение ее роли в условнорефлекторной деятельности.

Таково основное содержание книги Мэгоуна. Мастерское владение материалом, ясное его изложение при последовательном проведении автором своей теоретической линии, осторожность в выводах оставляют у читателей прекрасное впечатление. Работа Мэгоуна убедительно показывает, что современная физиология обязательно должна учитывать роль ретикулярной формации в функциях центральной и периферической нервной системы.

Вместе с тем следует отметить некоторую односторонность в изложении. Так, например, нельзя согласиться с попыткой автора представить единственным родоначальником современной нейрофизиологии английскую физиологическую школу при всем уважении к последней. Эта односторонность вряд ли оправдывается небольшим объемом книги, да она и не является отличительной чертой только Мэгоуна, а, к сожалению, характерна для значительного числа ученых Западной Европы и Америки в послевоенный период. Можно подумать, что кроме Павлова, которого, конечно, трудно обойти, в этих странах вообще не известны работы русских и советских физиологов. Казалось бы, например, что уж кто, как не И. М. Сеченов, впервые развивший теорию рефлексов головного мозга и открывший явление центрального торможения, должен был бы быть упомянут в историческом обзоре Мэгоуна. Но мы напрасно стали бы искать это имя во всей книге. А между тем работы Сеченова, а также Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского,

В. М. Бехтерева, К. М. Быкова, Л. А. Орбели и других наших физиологов имеют непосредственное отношение к различным главам данной монографии.

Известная схематичность бросается в глаза при чтении главы о роли ретикуло-гипоталамических влияний на нейро-эндокринную регуляцию, а также там, где автор говорит о симпатической и парасимпатической системах.

Почти не затронут вопрос о кортиковисцеральных взаимоотношениях, что может быть следовало бы сделать хотя бы в плане постановки проблемы.

Очень важен материал, касающийся механизма эмоций, что пока мало привлекает внимание исследователей. Однако думается, что отнесение функции регуляции эмоций главным образом к гипоталамусу и к древней коре без учета управляющей роли неокортекса, особенно у высших животных, не является достаточно оправданным.

Следует отдать должное автору, что он проявляет особую осторожность при обсуждении вопросов взаимодействия коры больших полушарий и ретикулярной формации ствола мозга. Убедительно показывая роль ретикулярной формации при активации коры, Мэгоун специально подчеркивает наличие многочисленных путей для проведения афферентных влияний на ретикулярную субстанцию, с одной стороны, и важную роль мощных кортико-фугальных путей, с другой. Тем самым ретикулярная формация ставится в ряд с другими системами мозга, как одна из важных составляющих единого целого.

Обсуждая значение ретикулярной формации для высшей нервной деятельности, Мэгоун, хотя и приводит точки зрения таких авторов, как Гасто, относящих функцию замыкания условнорефлекторной связи к подкорковым образованиям, но собственного суждения здесь по существу не высказывает, подчеркивая лишь, что изучение вопроса о связи ретикулярной активности с корковой деятельностью он считает важнейшей программой будущих исследований для раскрытия нейрофизиологических основ поведения.

В целом книга Мэгоуна является весьма ценным трудом, заставляющим задуматься над очень многими вопросами. Она показывает новый подход к ряду проблем физиологии и несомненно вызовет живой интерес в широких кругах физиологов, а также и среди врачей, так как в ней излагаются факты и теоретические взгляды, имеющие непосредственное отношение к клинике.

Поступило 7 VII 1959

ON THE BOOK BY H. W. MAGOUN «THE WAKING BRAIN» (CH. THOMAS, SPRINGFIELD, ILL., 1958)

Review by Y. G. Kratin

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ СБОРНИКАХ ПО ФИЗИОЛОГИИ, ИЗДАННЫХ ПЕРИФЕРИЧЕСКИМИ ВУЗАМИ

М. В. Сергеевский и Ю. Н. Иванов

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Куйбышев

В последние годы оживилась издательская деятельность периферических вузов и научных обществ. В силу ограниченности тиражей подобных изданий многое из напечатанного остается малоизвестным. В результате нередко выпадает из внимания ценная работа, проводимая рядом периферических научных коллективов. Поэтому целесообразно таким изданиям посвящать обзорные статьи в наиболее распространенных журналах.

Мы решили поделиться впечатлениями о трех сборниках научных работ, вышедших в 1958 году. Это — «Труды Оренбургского отделения Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов», вып. 1, Оренбург; «Ученые записки кафедры анатомии и физиологии человека и животных Ростовского педагогического института», вып. 2 (24), Ростов-на-Дону и «Вопросы нервной регуляции функций животного и человеческого организма в условиях нормы и патологии», вып. 2, Чита.

Первый из сборников включает 29 статей (195 страниц), большинство из которых посвящено результатам исследований физиологических функций сельскохозяйственных животных (16), главным образом овец. У них изучались особенности в н. д.: образование условных рефлексов на время при сочетании условных раздражителей с безусловным пищевым или болевым, возможность перевода наличного условного рефлекса в следовой, образование и угасание условных рефлексов под влиянием ряда фармакологических веществ — кофеина, хлоралгидрата (три статьи Я. П. Дедашева).

Приводятся результаты разносторонних изучений пищеварительной деятельности овец. В частности, характеризуются особенности желчевыделения под влиянием кормления, времени суток, введения в различных дозах кофеина, хлоралгидрата (две статьи П. Т. Тихонова). Изучены особенности секреции желчи при кормлении сеном, овсом. Отмечена зависимость характера секреции от исходного функционального

состояния печени. Различное действие на выделение желчи оказывает введение 800 мл подогретой до 17° (секреция не изменяется) холодной воды (секреция затормаживается). Прослежено влияние на секрецию беременности, родов, лактации. Установлено, что секреция желчи и сока поджелудочной железы происходит непрерывно, но поступление в двенадцатиперстную кишку происходит с промежутками в 3—5 мин. Прекращение поступления желчи в двенадцатиперстную кишку ведет к уменьшению секреторной деятельности поджелудочной железы и выделения желчи. Желчевыделение стимулируется желчью рефлексорно из двенадцатиперстной кишки и гуморально (через кровь). Несомненно регулирующее влияние коры больших полушарий (две статьи Ю. Б. Чемолосова).

Изучено влияние на моторную деятельность рубца, сычуга и двенадцатиперстной кишки овец препаратов брома (Е. Т. Хруцкий и И. Ф. Советникова). На фоне действия атропина, карбохолина, адреналина, кофеина и спирта у овец происходит изменения рН сычужного и дуоденального содержимого (О. В. Архипов). В двух статьях В. П. Полякова приведены факты о том, что при гипертоническом состоянии у овец увеличивается количество эритроцитов, гемоглобина, имеется небольшая лимфопения, быстро можно выработать моторные условнорефлекторные реакции рубца, сычуга, слепой и ободочной кишок; при атоническом же состоянии, наоборот, содержание эритроцитов и гемоглобина уменьшается, имеется лимфоцитоз, медленно происходит выработка моторных условных рефлексов с различных отделов пищеварительного тракта. Весь перечисленный комплекс целеустремленных исследований выполнен под руководством проф. Е. Т. Хруцкого, и значение их для теории и практики совершенно очевидно.

Интересный материал содержится в статьях В. П. Петрова, в которых сообщаются результаты наблюдений за всасыванием, распределением, превращением и выведением сульфамидных препаратов у жвачных животных и птиц; за действием этих препаратов на моторную, секреторную и эвакуаторную функцию тонкого кишечника у овец.

В двух статьях П. Т. Апасьева приведены данные о колебаниях активности каталазы у растущих животных (кролики, хряки) в зависимости от времени года, смены корма. Удаление половых желез вызывает наибольшее снижение глютатиона крови у более взрослых кроликов (пятимесячного возраста) по сравнению с одномесячными. У более взрослых животных происходит при этом также снижение процентного отношения восстановленного глютатиона к общему и значительное повышение процентного отношения окисленного глютатиона к восстановленному.

А. Н. Алексеева представила материал о механизме действия белого стрептоцида на фагоцитарную активность лейкоцитов лягушки. Ценность полученных данных следовало бы подкрепить дальнейшими аналогичными наблюдениями над фагоцитарной активностью лейкоцитов млекопитающих. Шесть статей сборника принадлежат сотрудникам кафедры нормальной физиологии медицинского института, выполненным под руководством Г. А. Вакслейгера. В двух сообщениях Г. А. Вакслейгера дан обстоятельный материал об изменениях дыхательных реакций у собак после анатомического или функционального выключения коры больших полушарий (при выключении дистантных рецепторов, во время естественного сна и при действии морфина). Этот материал является дальнейшим развитием исследований, проведенных в физиологической лаборатории Куйбышевского медицинского института (Ю. С. Урюпов, Н. Н. Михайлова, Ю. Н. Иванов, Г. А. Вакслейгер и др.). Подтверждается, что выключение коры ведет за собой уменьшение чувствительности дыхательного центра к рефлексорным раздражениям. Г. А. Вакслейгер предполагает, что уменьшение чувствительности дыхательного центра во время сна зависит от иррадиации тормозного процесса из коры в продолговатый мозг, с чем трудно согласиться.

Третья статья Г. А. Вакслейгера посвящена интересному вопросу о гипнозе у щенков. В двух статьях Л. Ф. Еременко приведен материал больших исследований рефлексорных изменений электрического потенциала почек при раздражении рецепторов желудка. В статье Р. А. Форштадт указывается на важное значение раздражений химиорецепторов двенадцатиперстной кишки для характера диуреза.

Нужна и содержательная статья А. А. Любушина об особенностях минеральных вод Оренбургской области. Во второй статье А. А. Любушин приводит сравнительные данные о влиянии на выделительную функцию почек растворов хлорида и бикарбоната натрия при их внутривенном введении. В работе А. Г. Поплавской устанавливается, что норсульфазол уменьшает прессорное действие вазотона и адреналина.

В статьях биохимиков Оренбургского медицинского института сообщены интересные результаты наблюдений над изменениями дыхания нервной ткани под влиянием промедола (Г. А. Воинов) и новокаина (М. И. Кужман).

Несколько особняком стоит статья А. Ф. Дорохова и А. И. Хруцкого, посвященная изучению сенсibilизации кроликов лошадиной сывороткой в условиях эфирного наркоза.

Нужно добавить, что в ряде статей описывается оригинальная или модифицированная методика наблюдений.

В сборник Ростовского педагогического института входит девять статей. Пять из них содержат материалы по изучению последствий кастрации на деятельность

пищеварительного тракта. В частности, у кастрированных собак секреция кишечных желез характеризуется непостоянством. Она намного увеличивается в ответ на механическое раздражение, увеличивается также и периодическая секреция. Эти изменения удерживаются после кастрации до 8 и более месяцев (Б. Г. Гребенкин). Значительно повышается деятельность поджелудочной железы (Н. Н. Марусенко). Думается, однако, что механизм взаимоотношений «пищевого» и «полового» центров не так прост, как представляет себе автор. Этот вопрос требует специальной разработки. Значительные изменения имеются в деятельности печени после кастрации. Эти изменения ставятся в зависимость от ослабления тормозных процессов в ц. н. с. Статья М. А. Сукалло содержит излишние сведения о деятельности желез внутренней секреции и желчеобразования, а поэтому приобрела неоправданно большой объем. Из материалов статьи И. Н. Шепило вытекает, что удаление половых и щитовидной желез вызывает достаточно однотипные изменения в секреторной деятельности изолированного желудочка, по И. П. Павлову.

Данная группа статей сообщает довольно ценный фактический материал и заслуживающие внимания обобщения. Тесно примыкает по своему содержанию к этой группе также статья А. Д. Говоровой, в которой приведен материал по изучению у кастрированных собак пищевых и оборонительных безусловных слюнных рефлексов. Обнаружены в посткастрационном периоде некоторые различия в реакциях у самок и самцов.

Б. Г. Гребенкин для изучения кишечной секреции рекомендует накладывать энтеро-энтероанастомоз и фистулу в образовавшейся петле кишки.

Для решения вопроса о значении *n. vagi* и *n. sympathici* в регуляции фаз желудочной секреции А. Г. Хрипкова предлагает последнюю изучать у двух желудочков, выкроенных одновременно из фундаментальной части большой кривизны по способу Павлова и по способу Гейденгайна. Данный способ заслуживает внимания. В другой статье А. Г. Хрипкова дает обстоятельный обзор литературы о механизме желудочной секреции. Статья К. Е. Бугаева освещает особенности нейродинамики гимнастов.

Третий сборник, изданный в Чите, содержит 35 статей, которые довольно разнообразны по своей тематике. Это неудивительно, поскольку в его составлении приняли участие ученые различных специальностей и вузов (Чита, Рязань). Сборник открывается статьей Г. С. Линникова «Юношеские годы академика И. П. Павлова», которая содержит некоторые данные о И. П. Павлове во время его жизни в Рязани.

В статьях В. Ф. Широкого, А. Ф. Белова, Л. В. Сахановой приведены убедительные факты в пользу того, что теория парабриза Н. Е. Введенского применима для объяснения торможения как в периферической нервной системе, так и в больших полушариях головного мозга. Развивая направление исследований лаборатории В. Ф. Широкого, И. Д. Боечко и В. Л. Черкашина пришли к заключению, что при регуляции корой полушарий синокаротидных дыхательных и депрессорных рефлексов у человека обнаруживается тесная взаимозависимость функционального состояния звеньев интероцептивного анализатора. Кстати сказать, к подобному же выводу пришли и мы в 1958 г. на основании опытов на собаках.

Интересен материал статей М. С. Рейзена о сосудистых и дыхательных каротидных рефлексах при ожоговой болезни. Однако вряд ли правильно усиление рефлекторной одышки на вторые и третьи сутки с момента нанесения ожога ставить в зависимость от первичного повышения возбудимости дыхательного центра. Нам кажется более правильным предположение, что под влиянием циркулирующих в крови токсических продуктов поврежденных тканей и измененного обмена веществ первично изменяется возбудимость рецепторов, коры полушарий и ближайшей к ней подкорки.

В статьях В. М. Широкой и С. Д. Полетаева обсуждается нейрорефлекторный механизм различных изменений в организме при искусственном закрытом пневмотораксе. Следует заметить, что статья В. М. Широкой в отличие от других статей сборника хорошо документирована пнеймограммами, осциллограммами, электроэнцефалограммами. А. В. Сосунов на основании паталогоанатомических и рентгенологических наблюдений, а также секционного материала пытается решить сложный вопрос — «о центральном представительстве» легких в головном мозгу. Он считает, что такое представительство имеется в передних центральных извилинах коры. При поражениях указанных областей происходит асимметричное поражение легких. Могут возникнуть три типа «дистоний»: кровеносных сосудов, бронхов и легочной паренхимы. Данный вопрос нуждается в дальнейшем экспериментальном изучении.

Содержательна статья А. С. Чечулина о закономерностях желудочной секреции у кошек. В статьях Ф. И. Мизгирева приводится материал об особенностях секреторной деятельности поджелудочной железы на фоне полного отсутствия желудочной секреции.

В. И. Качесова пишет о терапии нарушений деятельности различных органов, наступивших в результате травмы двенадцатиперстной кишки.

Интересный материал содержится в статье Е. А. Мудровой о зависимости секреторно-моторной функции желудка от частоты и силы механического и химического раздражений, исходного функционального состояния нервной системы, железистого

аппарата и индивидуальных особенностей животного. В статье К. Г. Стройковой освещается влияние коразола на каломельную гиперсекрецию.

Три статьи посвящены патофизиологии сердечно-сосудистой системы (гипертоническая болезнь) в условиях Забайкалья (Л. П. Розова, И. И. Евнина и Ф. Н. Морозов).

Четыре статьи посвящены физиологии крови: кортикальной регуляции системы крови (Б. И. Кузник), сезонным колебаниям относительного количества моноцитов в периферической крови доноров в условиях резкоконтинентального климата Забайкалья (С. К. Ключева и А. П. Зеленина), растормаживанию лейкоцитарной реакции под влиянием введения гипертонического раствора хлористого натрия (С. К. Ключева), влиянию однократной терапевтической дозы радиоактивного фосфора на фагоцитарную активность лейкоцитов морской свинки (В. А. Козлов, А. Е. Эссель, Б. В. Новокрещенов и С. К. Ключева).

В двух статьях произведен анализ влияния симпатической нервной системы (Ю. Н. Стройков) и морфина (Э. Б. Арушанян) на скорость посмертного окоченения. В другой статье Ю. Н. Стройкова констатируется, что парамион, новый курареподобный препарат, парализуя передачу возбуждений в нервно-мышечном синапсе, не подавляет энергетического фосфорно-углеводного обмена. В статье А. Тюкавкиной сообщается, что действие адреналина на кислотные рефлексy у лягушек иное, чем эфедрина и фенамина.

Статья Ю. К. Резникова обращает внимание тренеров и врачей на роль тонических шейных рефлексов для успеха тренировки спортсменов.

Полезные сведения читатель получит из статей: «Регулирование деятельности центральной нервной системы с помощью тормозящих и возбуждающих средств» (А. Н. Кудрин), «Афферентные элементы экстрамуральных узлов вегетативной нервной системы» (З. А. Будрина) и других.

Сборник заканчивается краткой статьей, посвященной 30-летию научной и педагогической деятельности В. Ф. Широкого (Рязань).

Разбираемые сборники имеют недостатки. Внешний вид их однотонный и довольно скромный. Ряд статей в Читинском сборнике недостаточно прокорректирован. Он же и отчасти сборник Ростовского педагогического института содержат явно недостаточное количество документального иллюстрационного материала. Некоторые статьи Читинского сборника носят характер рефератов. В сборнике Ростовского педагогического института, наоборот, имеются излишне длинные статьи. Несмотря на недостатки, большинство статей сборников имеют значительный научный интерес.

Поступило 14 II 1959

REVIEW OF SOME VOLUMES OF COLLECTED PAPERS ON PHYSIOLOGY, ISSUED BY REGIONAL INSTITUTIONS

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

Kuibishev

НЕКРОЛОГ

ПРОФЕССОР И. М. ВУЛ

Год тому назад 31 декабря 1958 г. скончался профессор, Илья Моисеевич Вул, заведывавший кафедрой физиологии университета в Кишиневе (Молдавская ССР). И. М. Вул известен своими научными исследованиями по физиологии нервной системы в онтогенезе.

И. М. Вул родился 4 декабря 1892 г. в г. Житомире, высшее образование получил в Одесском медицинском институте, где был оставлен ординатором при клинике нервных болезней. После ряда лет работы в клинике И. М. Вул переезжает в 1930 г. в Ленинград, чтобы работать в Институте по изучению мозга им. В. М. Бехтерева. В стенах этого института под руководством Л. Л. Васильева, Ю. М. Уфлянда он приобрел к физиологическому направлению Введенского—Ухтомского. С 1937 г. И. М. Вул включился в педагогическую работу на кафедре физиологии 2-го Ленинградского медицинского института. В годы Великой Отечественной войны он возглавил кафедру физиологии медицинского института в Красноярске, а с 1950 г. — в Кишиневе.

Направление научных интересов И. М. Вула определяют его диссертации: кандидатская (1935) «О функциональных особенностях нервно-мышечной системы в онтогенезе» и докторская (1946) «Нервная деятельность в онтогенезе». Начав с изучения динамики возбудимости и лабильности (по хронаксии) нервно-мышечной системы в эмбриональном, а затем в постнатальном периоде, как у млекопитающих, так и у человека, И. М. Вул позже переходит к исследованию особенностей корковой деятельности и рецепторных функций.

Вул обнаружил корковую возбудимость в ранние сроки эмбрионального развития. В дискуссии о происхождении первых движений у эмбриона И. М. Вул приводит веские доказательства в пользу рефлекторного и местного характера этих движений, связанных с биологически важными в будущем реакциями (сосание, дыхание и др.). Работы Вула заполняют пробел в знаниях о развитии функций анализаторов. В последние годы И. М. Вул и руководимый им коллектив опубликовали интересные материалы по исследованию функций анализаторов в онтогенезе. Эти данные позволили Вулу подойти к изучению формирования так называемых произвольных движений у новорожденных животных.

И. М. Вул — автор 46 научных работ в том числе о субординации в ц. н. с., динамике хронаксии при физической и умственной работе, влияние факторов внешней среды на нервную систему и др. О своих научных исканиях И. М. Вул неоднократно докладывал на Всесоюзных физиологических съездах и различных конференциях.

И. М. Вул обладал даром хорошего лектора и педагога. Он воспитал ряд молодых научных работников. Илья Моисеевич Вул будет долго жить в памяти знавших его товарищей и учеников.

Ю. М. Уфлянд, Л. Л. Васильев, В. Е. Делов и Е. К. Жуков.

PROFESSOR I. M. VUL — OBITUARY

ЮБИЛЕЙНЫЕ ДАТЫ

НЕМЕРКНУЩЕЕ УЧЕНИЕ ВЕЛИКОГО ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЯ МАТЕРИАЛИСТА

В текущем году мировая наука отмечала 100-летие со дня выхода выдающегося труда Чарльза Дарвина «Происхождения видов» и 150-летие со дня его рождения. Имя Дарвина среди немногих других представляет пример того, каких неизмеримых возможностей способен достичь человеческий гений, если он направляет свою силу на созидательную научную или организационную деятельность.

К. А. Тимирязев, выдающийся знаток и пропагандист дарвинизма, раньше многих других глубоко понявший эпохальное значение трудов Дарвина, точно определил социальные условия возникновения дарвинизма и непосредственные обстоятельства развития его гениального учения.

Развитие капитализма в Англии того времени вызывало необходимость определения и расширения возможностей эксплуатации колониальных территорий, захваченных правительством в самых различных уголках земного шара. Это, в частности, стимулировало необходимость изучения флоры и фауны, а также природных ресурсов довольно различных по географическому и геологическому положению земель.

В прямой зависимости от этих потребностей находилось и путешествие военного английского корабля «Бигль», производившего различные научные наблюдения на побережьях Южной Америки, Австралии, Африки и других «осваиваемых» английским капитализмом территориях.

В качестве одного из натуралистов, привлеченных в экспедицию, находился и Ч. Дарвин.

Необозримое богатство природы, сходства и различия, наблюдаемые Дарвином среди животного и растительного мира, уже тогда породили у богословски воспитанного Дарвина сомнения в истинности библейской догмы о божественном сотворении мира, вызвали зачатки идей о его развитии, эволюции.

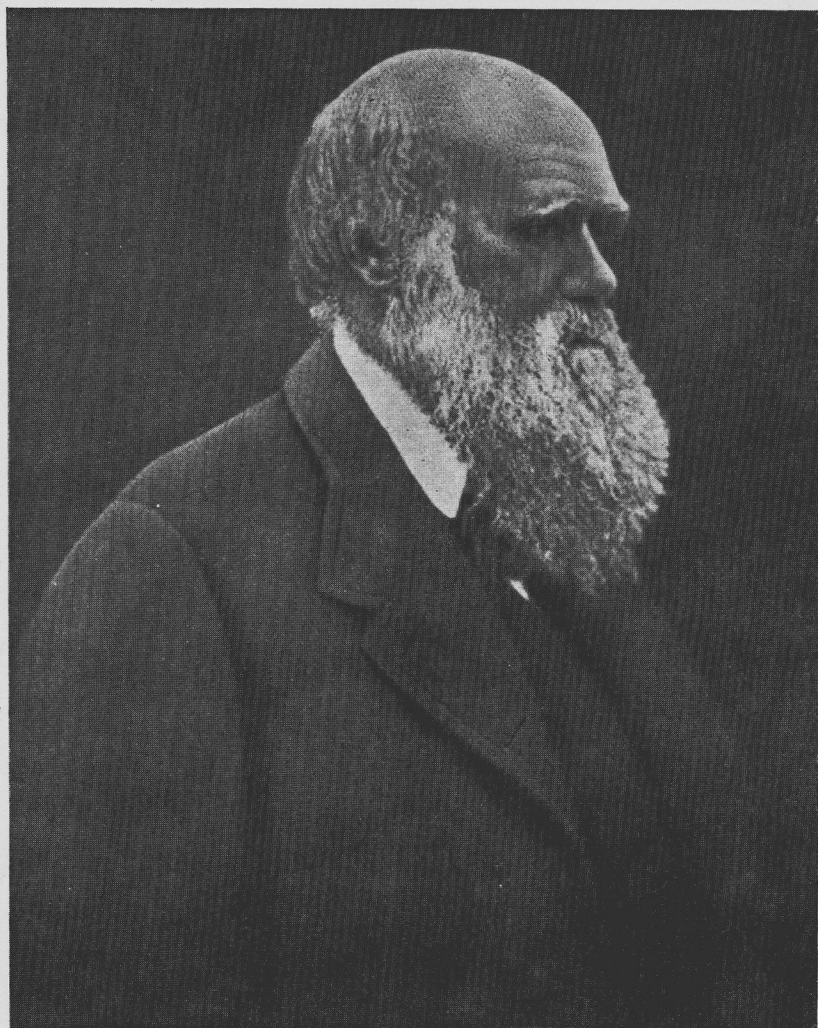
Возвратясь из путешествия, Дарвин всю силу своего пытливого и на редкость сосредоточенного ума направляет на изучение практической деятельности садоводов, животноводов, селекционеров. В их практике окончательно созрели мысли Дарвина об изменении видов и способах, которые природа применяет для приспособления их.

К. А. Тимирязев подчеркивал, что главная идея Дарвина о естественном отборе как аналоге искусственного отбора, применяемого практиками сельского хозяйства, ярко демонстрирует плодотворность взаимного одухотворяющего влияния теории и практики.

Основной идеей Дарвина, являющейся фундаментом всех его работ, является учение о развитии. Ф. Энгельс охарактеризовал дарвинизм наряду с другими выдающимися открытиями девятнадцатого века как величайшее завоевание человеческого гения. К. Маркс придавал дарвинизму выдающееся значение, как одной из естественно-научных основ диалектико-материалистического мировоззрения.

В. И. Ленин писал: «Как Дарвин положил конец воззрению на виды животных и растений, как на ничем не связанные, случайные, „богом созданные“ и неизменяемые, и впервые поставил биологию на вполне научную почву, установив изменимость видов и преемственность между ними, — так Маркс положил конец воззрению на общество, как на механический агрегат индивидов, допускающий всякие изменения по воле начальства (или, все равно, по воле общества и правительства), возникающий и изменяющийся случайно, и впервые поставил социологию на научную почву, установив понятие общественно-экономической формации как совокупность данных производственных отношений, установив, что развитие таких формаций есть естественно-исторический процесс».¹

¹ В. И. Ленин, Соч., т. 1, стр. 124—125.



ЧАРЛЬЗ ДАРВИН

Свидетельством глубокого уважения к трудам Дарвина является экземпляр «Капитала» К. Маркса с личной надписью автора, хранящийся в Даунской усадьбе Дарвина. К сожалению, он лежит не на почетном месте и даже вообще не на виду. Лишь после некоторых настояний хранитель усадьбы-музея показал историческую книгу нам, советским посетителям дома Дарвина.

Идеи дарвинизма революционизировали и оплодотворили биологию и все ее важнейшие отрасли. Они стали в настоящее время интернациональными.

Известно, что на русской почве они нашли особенно благодатные условия для применения и дальнейшего развития. Достаточно напомнить имена выдающихся естествоиспытателей, дарвинистов — К. А. Тимирязева, И. М. Сеченова, И. И. Мечникова, А. О. и В. О. Ковалевских, И. В. Мичурина, И. П. Павлова, из которых каждый творчески и эффективно в разных областях биологии развивали великие идеи Дарвина.

Широкое распространение получили идеи Дарвина в Германии, Америке, Франции, известны работы китайских дарвинистов Янь-Фу, Ми-Цин-цзю.

Нельзя забывать и огромного атеистического значения дарвинизма.

Сам Дарвин, отдавая дань времени и условиям его работы, вынужден был, хотя бы и в виде отдельных оговорок, делать известные уступки религиозно-идеалистическому мировоззрению. Однако не вызывает сомнения, что сущность его учения глубоко и принципиально атеистична.

Именно поэтому с момента опубликования работ Дарвина его идеи были встречены со стороны прогрессивных ученых огромным энтузиазмом и воодушевлением, реакционеры же в науке отвечали на них злобной клеветой и ненавистью.

В наши дни, когда отрицание научных истин стало для церкви непосильным, наблюдается другое симптоматичное явление. Оно касается и всех других сторон биологии, но в особенности дарвинизма.

Речь идет о попытке примирить дарвинизм и религию, стремлении доказать, что развитие науки не противостоит религиозным верованиям и дарвинизм, в частности, не опровергает, а дополняет библейскую фантастику.

Ложность этих попыток опровергается прежде всего глубоко атеистичным учением И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Создатель его многократно подчеркивал, что одной из основ этого учения явились эволюционные идеи Дарвина.

Передовая советская биология и физиология, прочно опирающаяся на методологию марксизма-ленинизма, отдает дань глубочайшего уважения гению великого натуралиста-исследователя Чарльза Дарвина.

Д. Бирюков

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ СТАТЕЙ, ПОМЕЩЕННЫХ В Т. XLV
«ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА», за 1959 г.

- Абельсон Ю. О., Н. Л. Лейбсон, Т. Б. Церингер. О влиянии функционального состояния высших отделов центральной нервной системы на развитие диуреза после водной нагрузки. № 4, стр. 476.
- Агаджанян Н. А., М. И. Викир, В. А. Смирнов, Н. И. Черняков и А. И. Шапошников. Методика изменения легочной вентиляции при дыхании под повышенным давлением на больших высотах. № 12, стр. 1497.
- Адамович Н. А., см. Делов В. Е., М. А. Адамович и О. Н. Замятина.
- Айрапетьянц Э. Ш., М. И. Виноградова, С. М. Верещагин, И. И. Грачев. Иван Алексеевич Ветюков. № 5, стр. 628.
- Алексеев А. Е. Комбинированный прибор для температурного и болевого раздражений. № 11, стр. 1394.
- Алексеев В. А. Сравнительное исследование тонуса венечных и других артерий. № 9, стр. 1102.
- Альтман Я. А. и А. М. Марусева. Методика отведения потенциалов от различных отделов слуховой системы кошки в хронических условиях эксперимента. № 6, стр. 724.
- Андренко П. Т. и Н. В. Братусь. Влияние раздражения механорецепторов желудка на биотоки головного мозга человека. № 2, стр. 151.
- Антипов В. В., см. Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов и С. В. Толова.
- Аршавская Э. И. и О. Н. Ратманова. Безусловные и условные сосудистые рефлексы у детей 1—2—3-летнего возраста. № 4, стр. 402.
- Аршавский И. А. и М. Н. Кондрашова. Характеристика и механизм истинного пессимума. (К анализу природы торможения). № 2, стр. 194.
- Асямалова И. А. и И. С. Дмитриева. К вопросу о ферментативной активности слюны собаки. № 7, стр. 876.
- Бакулин С. А. Особенности газообмена при мышечной работе у различно тренированных подростков и юношей 14—17 лет. № 9, стр. 1136.
- Бакулин С. А., см. Смирнов К. М., С. А. Бакулин, Л. Л. Головина, Э. Я. Зак и С. Д. Коган.
- Банникова Н. А. О сложнорефлекторном характере реакции всасывания при акте еды. № 5, стр. 569.
- Банникова Н. А. Значение уровня пищевой возбудимости для формирования рефлекторной реакции всасывания при акте еды. № 8, стр. 976.
- Барбашова З. И. Роль чревных нервов и брюшных симпатических цепочек в реакции крыс на острую и хроническую гипоксию. № 2, стр. 163.
- Барбашова З. И., Г. И. Григорьева, В. В. Ерилова и З. Г. Фомина. К вопросу о влиянии нервной системы на гипоксический эритроцитоз. № 7, стр. 856.
- Бароненко В. А. и К. Ф. Тимофеева. Влияние электрических полей ВЧ и УВЧ на условнорефлекторную деятельность и некоторые безусловные функции животных и человека. № 2, стр. 203.
- Белехова М. Г. О характере кровотока в венозных синусах мозга. № 3, стр. 295.
- Белов Е. И. К вопросу о механизмах острых изменений среднего объема грудной клетки и внутриплеврального давления. № 4, стр. 432.
- Белов Е. И. О зависимости колебаний внутригрудного давления от тонуса гладкой мускулатуры легких. № 11, стр. 1384.
- Белорыбкина, см. Булыгин И. А. и Белорыбкина.
- Бельтюков В. И. Вторая Уральская конференция физиологов, биохимиков, фармакологов. № 1, стр. 119.
- Бентелев А. М. К сравнительной характеристике рефлексов спинных мышц амфибий, теплокровных животных и человека. № 6, стр. 673.

- Бирюков Д. А. Очередные задачи планирования физиологической науки. № 1, стр. 3.
- Бирюков Д. А. Очередные задачи физиологической науки в свете решений XXI съезда КПСС. № 5, стр. 513.
- Бирюков Д. А. Развитие физиологии в Белорусской Советской Социалистической Республике. № 6, стр. 736.
- Бирюков Д. А. Новые задачи и перспективы физиологической науки в решении июньского пленума ЦК КПСС. № 10, стр. 1173.
- Бирюков Д. А. Некоторые основные вопросы IX съезда физиологов, биохимиков и фармакологов. № 11, стр. 1396.
- Бирюков Д. А. Эволюция функций центральной нервной системы. № 11, стр. 1399.
- Боброва М. В. Действие интероцептивного и экстероцептивного болевых раздражений на рефлексы спинного мозга у собак с учетом типа высшей нервной деятельности. № 4, стр. 423.
- Богданов О. В. Методика записи электрокардиограммы у куриного эмбриона. № 10, стр. 1281.
- Болдырева Г. Н. и О. М. Гриндель. Исследование электрической активности различных отделов головного мозга лягушки. № 9, стр. 1037.
- Бонгард М. М., см. Бызов А. Л. и М. М. Бонгард.
- Бочарникова И. М. Влияние карнозина и некоторых аминокислот на кривую утомления портняжной мышцы лягушки. № 8, стр. 1021.
- Братусь Н. В., см. Андренко П. Т. и Н. В. Братусь.
- Браун А. А. и И. Ф. Приживойт. Рецензия на книгу Д. А. Бирюкова и В. П. Михайлова. «Эволюционно-морфологические и физиологические основы развития медицины за советский период». № 5, стр. 625.
- Бресткин А. П. и А. Г. Жиронкин. О диффузии азота через кожные покровы человека во время дыхания кислородом. № 5, стр. 597.
- Бресткин А. П. и А. Г. Жиронкин. Оценка различных способов применения кислорода при декомпрессии водолазов. № 7, стр. 865.
- Буланкин М. И. Применение осциллографа ЭО-7 как электрокардиоскопа. № 7, стр. 886.
- Булыгин И. А. и Л. И. Белорыбкина. Рецепторная функция вегетативных ганглиев. № 12, стр. 1413.
- Булыгин И. А., К. Ф. Зорина-Цикина и М. П. Кульвановский. Анализ окольных афферентных путей интероцептивных рефлексов с органа таза. № 1, стр. 7.
- Бызов А. Л. и М. М. Бонгард. Катодный повторитель для работы с микроэлектродами. № 1, стр. 110.
- Быков К. М. Регуляция работы пищеварительных желез. № 6, стр. 633.
- Васильев А. И. О парности в работе околоушных желез у человека. № 1, стр. 24.
- Васильев Л. Л., см. Уфлянд Ю. М., Л. Л. Васильев, В. Е. Делов, Е. К. Жуков.
- Васин Н. Я. О рефлексах с продольного синуса, возникающих при синусографии. № 10, стр. 1201.
- Вальдман В. А. Рефлекторные влияния с молочной железы на пищеварительный аппарат у коз. № 11, стр. 1372.
- Ведяев Ф. П. О дыхательных эффектах раздражения некоторых подкорковых образований. № 1, стр. 40.
- Ведяев Ф. П. Второе научное совещание по проблемам эволюционной физиологии, посвященное памяти Л. А. Орбели. № 7, стр. 891.
- Великанова Л. К. и Я. Д. Финкинштейн. Осморецепторы печени. № 12, стр. 1472.
- Верещагин С. М., см. Айрапетянц Э. Ш., М. И. Виноградова, С. М. Верещагин и И. И. Грачев.
- Веселкин П. Н. Симпозиум: Физиология и патология теплообмена и его нервная и гуморальная регуляция. № 8, стр. 1034.
- Викор М. И., см. Агаджанян Н. А., М. И. Викар, В. А. Смирнов, И. Н. Чернявин и А. И. Шапошников.
- Виноградова М. И., см. Айрапетянц Э. Ш., М. И. Виноградова, С. М. Верещагин и И. И. Грачев.
- Водолазский Л. А., З. М. Золина и С. А. Косилов. Изучение биотоков мышц у рабочих во время работы на конвейерной обработке головок швейных машин. № 9, стр. 1045.
- Волянский Д., см. Крайндлер А., Ю. Унгер и Д. Волянский.
- Воронова Л. А. Проникновение ионов калия и натрия в одиночное мышечное волокно при некоторых физиологических состояниях. № 11, стр. 1353.
- Воскресенская А. К., М. Я. Кунцова и В. Л. Свидерский. Взаимодействие иннервационных систем в нервно-мышечном приборе ракообразных. № 7, стр. 830.

- Габибов Г. А., см. Майорчик В. Е., Л. А. Корейша и Г. А. Габибов.
- Гавличек В. Действие аминазина на условнорефлекторную оборонительную доминанту. № 8, стр. 938.
- Гаджиев И. М., см. Караев А. И. и И. М. Гаджиев.
- Гамбарян Л. С. К вопросу о спинальном шоке при повреждении дорзальных отделов спинного мозга. № 1, стр. 48.
- Гацуря В. В. К экспериментальной характеристике систолического показателя и константы Базетта. № 5, стр. 556.
- Генес С. Г. и Н. Г. Лесной. Влияние гормона щитовидной железы на секреторную функцию желудка. № 4, стр. 456.
- Гершуни Г. В. Международный коллоквиум по электроэнцефалографии высшей нервной деятельности. № 2, стр. 208.
- Гершуни Г. В. О центральной регуляции разрядов в периферическом невроне слуховой системы. № 7, стр. 772.
- Гершуни Г. В. Физиология анализаторов. № 11, стр. 1403.
- Гинецинский А. Г. Эволюция водоотделительной функции почек. № 7, стр. 761.
- Гисматулин Р. И. Физические основы баллистокардиографии как метода количественной оценки функционального состояния системы кровообращения. № 3, стр. 311.
- Гладкова А. И. Значение термических воздействий для двигательной деятельности кишечника. № 4, стр. 464.
- Глезер В. Д. К характеристике глаза, как следящей системы. № 3, стр. 271.
- Голицинская (Зиновьева) М. Т. К вопросу об экспериментальной гипертонии коркового происхождения. № 9, стр. 1124.
- Головина Л., см. Смирнов К. М., С. А. Бакулин, Л. Л. Головина, З. Я. Зак и С. Д. Коган.
- Голодов И. И. Реакция дыхания на сильный звук. № 6, стр. 688.
- Голы Мирослав и Хорват Милан. Некоторые усовершенствования методики работы с условными рефлексам. № 7, стр. 888.
- Горбунова И. М., см. Рокотова Н. А. и И. М. Горбунова.
- Грачев И. И., см. Айрапетянц Э. Ш., М. И. Виноградова, С. М. Верещагин и И. И. Грачев.
- Гречишкина А. П. и Я. П. Скляр ов. Значение нервной системы в механизме торможения желудочной секреции жиром. № 1, стр. 91.
- Григорьева Г. И., см. Барбашова З. И., Г. И. Григорьева, В. В. Ермилова и З. Г. Фомина.
- Гриндель О. М., см. Болдырева Г. Н. и О. М. Гриндель.
- Гуревич Б. Х. Роль проприоцепции в механизмах глосдвигательного рефлекса фиксации и в работе зрительного анализатора человека. № 11, стр. 1308.
- Гуреева Н. М. Участие И. П. Павлова в деятельности Педагогического музея военных учебных заведений. № 9, стр. 1157.
- Гусниев М. А. и И. В. Федорченко. Трехколенный ртутный манометр с рычажковой регистрацией. № 8, стр. 1032.
- Данилов И. В. Изменения электрической активности головного мозга собак, воспитанных в условиях хронического затемнения, при световом раздражении. № 9, стр. 1060.
- Дедашов Я. П. Условные рефлексы на моторную деятельность сетки и рубца у овец. № 4, стр. 483.
- Дедашов Я. П. Экстероцептивные и интероцептивные условнорефлекторные влияния на моторную деятельность сетки и рубца у овец. № 10, стр. 1259.
- Делов В. Е., А. А. Адамович и О. Н. Замятина. Влияние афферентных импульсов с рецепторов внутренних органов на биоэлектрическую активность в ядрах таламической области головного мозга. № 8, стр. 916.
- Делов В. Е., см. Уфлянд Ю. М., Л. Л. Васильев, В. Е. Делов, Е. К. Жуков.
- Ден Су-и, см. Иванов К. П. и Ден Су-и.
- Дерябин Л. Н. Сфигмография и определение кровяного давления в центральной хвостовой артерии собаки. № 9, стр. 1155.
- Джавришвили Т. Д. Осциллографический анализ взаимодействия нервных волокон. № 2, стр. 186.
- Джаксон И. М., см. Милошкевич Г. Ф. и И. М. Джаксон.
- Дмитриева И. С., см. Асямалова И. А. и И. С. Дмитриева.
- Докукин А. В. Влияние сердечно-сосудистых средств на кровоток и сопротивление различных сосудистых областей. № 7, стр. 848.
- Домбровский Л. С., см. Розенблат В. В. и Л. С. Домбровский.
- Евдокимов С. А., см. Находкина Л. Г. и С. А. Евдокимов.
- Еременко Н. Н., см. Яковлев Н. Н., Н. П. Еременко, А. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова.

- Ермилова В. В., см. Барбашова З. И., Г. И. Григорьева, В. В. Ермилова и З. Г. Фомина.
- Жиронкин А. Г., см. Бресткин А. П. и А. Г. Жирокин.
- Жуков Е. К. Структурная и энзимохимическая основа сократимости и возбуждения. № 11, стр. 1406.
- Жукова Т. П. и Л. В. Венчунас. Прибор для декапитации мелких животных. № 10, стр. 1286.
- Жуков Е. К. и Ю. З. Захарьянц. Синхронизированный ритм потенциалов действия при мышечной деятельности человека. № 9, стр. 1045...
- Жуков Е. К., см. Уфлянд Ю. М., Л. Л. Васильев, В. Е. Делов, Е. К. Жуков.
- Загрядский В. П. Изменения содержания сахара, калия и кальция в крови и спинномозговой жидкости при гипоксемических судорогах. № 1, стр. 103.
- Зак Э. Я., см. Смирнов К. М., С. А. Бакулин, Л. Л. Головина, Э. Я. Зак и С. Д. Коган.
- Замятина О. Н., см. Делов В. Е., Н. А. Адамович и О. Н. Замятина.
- Замятина О. Н. К вопросу о периферических рефлексах. № 9, стр. 1092.
- Зарубин В. А. К методике определения кровяного давления при помощи двух манжеток. № 5, стр. 618.
- Захарьянц Ю. З., см. Жуков Е. К. и Ю. З. Захарьянц.
- Зимкин Н. В. Аркадий Израилевич Бронштейн (1896—1958). № 1, стр. 125.
- Зимкин Н. В. Физиология труда и спорта. № 11, стр. 1401.
- Зимкина А. М. Об изменениях функциональной структуры ответных реакций при нарушениях деятельности стволовой и дисцефальной области. № 7, 789.
- Золина З. М., см. Водолазский Л. А., З. М. Золина и С. А. Косилов.
- Зорина-Цикина К. Ф., см. Булыгин И. А., К. Ф. Зорина-Цикина и М. П. Кульвановский.
- Зотикова И. Н. и И. Ф. Шенгер. К вопросу о разделности антидиуретического и вазопрессорного гормонов задней доли гипофиза. № 7, стр. 820.
- Зубаиров Д. М. К вопросу о роли растяжимости артериальной стенки каротидного синуса в возникновении депрессорного синокаротидного рефлекса. № 11, стр. 1322.
- Иванов К. П. О потреблении кислорода и терморегуляции при гипоксии. № 3, стр. 320.
- Иванов К. П. Потребление кислорода и изменение скелетных мышц при гипоксии. № 8, стр. 988.
- Иванов Ю. Н., см. Сергиевский М. В. и Ю. Н. Иванов.
- Иващенко Д. Н. Прибор для исследования проприоцептивных рефлексов растяжения. № 4, стр. 496.
- Ильина А. И., см. Тонких А. В., А. И. Ильина и С. И. Теплов.
- Ильинский Д. А. Графическая регистрация слюноотделения у собак, № 6, стр. 729.
- Иорданов В., см. Узунов Г., В. Иорданов и В. Христов.
- Иоселиани Т. К. О пессимуме нервно-мышечного препарата лягушки. № 4, стр. 487.
- Исаакян Л. А., Е. А. Коленко, А. Г. Щербина. Электрический прибор для температурных раздражений кожи. № 11, стр. 1388.
- Казакевич Г. М. Потребление кислорода и температура тела у детей первого года жизни. № 4, стр. 410.
- Каладзе Р. А. Опускном механизме потоотделительной реакции. № 5, стр. 536.
- Канторович М. М. и А. И. Фрейдович. Новая методика образования фистулы мочеоточника. № 5, стр. 623.
- Канфор И. С. и Л. Н. Рубель. Сложнорефлекторные влияния акта еды на содержание молочной кислоты в крови. № 5, стр. 471.
- Каплан П. М., Е. В. Маркова и Н. М. Турубинер. О влиянии удаления селезенки на содержание кальция в сыворотке крови. № 8, стр. 1009.
- Караев А. И. и И. М. Гаджиев. Влияние раздражения рецепторов полости рта и желудка на потоотделение. № 5, стр. 532.
- Карамян А. И. Некоторые вопросы физиологии ретикулярной формации с точки зрения учения об адаптационно-трофической роли нервной системы. № 7, стр. 778.
- Кассиль Г. Н., С. Я. Рапопорт, Я. А. Росин. Лина Соломоновна Штерн. № 2, стр. 216.
- Квасов Д. Г. и А. П. Маревская. Стационарный электрический потенциал слизистых оболочек носа и ротовой полости и его развитие в онтогенезе. № 8, стр. 659.

- Келарева Н. А. Электрограмма сердца при некоторых изменениях обмена веществ в сердечной ткани (нарушение гликолиза миокарда). № 1, стр. 74.
- Коган С. Д., см. Смирнов К. М., С. А. Бакулин, Л. Л. Головина, Э. Я. Зак и С. Д. Коган.
- Кокорина Э. П. К методике катетеризации вымени. № 12, стр. 1502.
- Коленко Е. А., см. Исаакян Л. А., Е. А. Коленко, А. Г. Щербина.
- Колычев В. П. О рефлексах со скелетных мышц на кровеносную и дыхательную системы при повреждении спинного мозга. № 10, стр. 1247.
- Комарова Т. Ф., Ф. П. Майоров и Л. А. Фирсов. Экспериментальное исследование сна у антропоморфных обезьян (шимпанзе). № 8, стр. 924.
- Кондрашова М. Н., см. Аршавский И. А. и М. Н. Кондрашова.
- Корейша Л. А., см. Майорчик В. Е., Л. А. Корейша и Г. А. Габибов.
- Короваина М. В. Изменения электрической активности отдельных глазных мышц, возникающие под влиянием импульсов с вестибулярного аппарата и шейных мышц у животных разного возраста. № 1, стр. 32.
- Королева Е. М. Материалы к онтогенезу функции жевания у человека. № 4, стр. 396.
- Коростовцева Н. В. Об изменении функции мозгового вещества надпочечников при искусственной гипотермии. № 9, стр. 1118.
- Корякин М. Ф. О некоторых свойствах позиционных возбуждений в условном двигательном оборотительном рефлексе. № 7, стр. 801.
- Косенко А. Ф. Влияние раздражения передней части гипоталамуса на уровень сахара крови у собак в хроническом эксперименте. № 10, стр. 1242.
- Косилов С. А., Ю. В. Мойкин. О некоторых условиях поддержания двигательного динамического стереотипа. № 8, стр. 932.
- Косилов С. А., см. Водолазский Л. А., З. М. Золина и С. А. Косилов.
- Коштойнец Х. С. К истории методов вживления раздражающих электродов и электрического повреждения отделов головного мозга. № 4, стр. 505.
- Коштойнец Х. С., Н. А. Смирнова и Р. Попкова. О взаимодействии церебральных и абдоминального ганглиев виноградной улитки в регуляции деятельности сердца. № 10, стр. 1236.
- Коштойнец Х. С. и Б. А. Ташмухамедов. Об особенностях контрактуры ретрактора биссусной мышцы *Mytilus edulis*. № 7, стр. 826.
- Крайндлер А., Ю. Унгер и Д. Волянский. О влиянии частичного повреждения сетчатого образования мозгового ствола на высшую нервную деятельность собак. № 3, стр. 263.
- Кратин Ю. Г. Об анализе так называемых индифферентных раздражителей по данным электроэнцефалограммы человека. № 1, стр. 16.
- Кратин Ю. Г. О книге Х. В. Магоуна «Бодრствующий мозг». Издание III. Томас, Спрингфилд, Иллинойс, США, 1958 г. 135 стр. (Рецензия). № 12, стр. 1509.
- Крачковская М. В. Роль акта сосания в регуляции количественного состава лейкоцитов в периферической крови у новорожденных детей. № 5, стр. 527.
- Кудрицкая Т. Е., см. Райко З. А., И. Р. Петров и Т. Е. Кудрицкая.
- Кузнец Е. И., см. Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов и С. В. Толова.
- Кузнецов Е. И. Динамика кожнотемпературной асимметрии у собак с ограниченными повреждениями коры больших полушарий. № 5, стр. 541.
- Кулаев Б. С. О рефлекторной саморегуляции движений тонкого кишечника у кошек после удаления спинного мозга. № 6, стр. 680.
- Кулаев Б. С., Т. С. Лагутина и В. И. Пилипенко. Рефлексы с мочевого пузыря на уретру у кошек с удаленным спинным мозгом. № 7, стр. 840.
- Кульвановский М. П., см. Булыгин И. А., К. Ф. Зорина-Цикина и М. П. Кульвановский.
- Кунцова М. Я., см. Воскресенская А. К., М. Я. Кунцова и В. Л. Свицерский.
- Кучеренко Т. М. Влияние продуктов распада новокаина — парааминобензойной кислоты и диэтиламиноэтанола на условнорефлекторную деятельность собак. № 9, стр. 1132.
- Лагутина Н. И. Характеристика безусловных и натуральных условных рефлексов слюноотделения у обезьян макака резус. № 4, стр. 415.
- Лагутина Т. С., см. Кулаев Б. С., Т. С. Лагутина и В. И. Пилипенко.
- Лазарев Н. В. Количество и качество в фармакологических реакциях. № 8, стр. 1000.
- Ласло И. ожеф. О крово- и лимфодинамике изолированной точки. № 12, стр. 1454.
- Латманисова Л. В. Внутриклеточные потенциалы эпителиальной ткани. № 6, стр. 710.
- Лебедев В. П. К механизму возникновения гипертонуса экстензорных мышц задних конечностей после ишемии каудальных отделов спинного мозга. № 9, стр. 1142.

- Лебедев Н. Н. Экспериментальные данные по эвакуаторной функции периодической моторики пищеварительного тракта. № 12, стр. 1462.
- Лебедева Л. И. Желчевыделительная функция печени и интерорецепторы тонкого кишечника. № 8, стр. 982.
- Лебедзь Н. Н. Алфавитный и предметно-систематический указатели к томам XXI—XL Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова. № 2, стр. 220 и № 3, стр. 330.
- Лейбсон Н. Л., см. Абельсон Ю. О., Н. Л. Лейбсон, Т. Б. Церингер.
- Лекуанг Лонг. О центральной регуляции функций плавательного пузыря рыб. № 7, стр. 880.
- Лендшел П. И. Ускоренный метод отслойки слизистой оболочки при образовании малого желудка по методу И. П. Павлова. № 8, стр. 1029.
- Лесной Н. Г., см. Генес С. Г. и Н. Г. Лесной.
- Лешкевич А. Г., см. Яковлев Н. Н., Н. П. Еременко, А. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова.
- Ли В. В. Методика наложения фистулы желчных протоков у птиц. № 5, стр. 622.
- Ли В. В. Методика наложения фистулы желчного пузыря у птиц. № 7, стр. 889.
- Лихницкая И. И. Конференция по вопросам клинической физиологии. № 10, стр. 1288.
- Личко А. Е. О подкорковых гиперкинезах и других моторных симптомакомплексах, возникающих у человека во время инсулиновых ком. № 7, стр. 811.
- Логинов А. А. К технике перфузии органов в физиологическом эксперименте. № 4, стр. 502.
- Ломонос П. И. О корковой регуляции рвотного рефлекса в условиях облучения. № 2, стр. 157.
- Майоров Ф. П., см. Комарова Т. Ф., Ф. П. Майоров и Л. А. Фирсов.
- Майоров Ф. П. Рецензия на книгу проф. П. К. Анохина «Внутреннее торможение как проблема физиологии». № 9, стр. 1166.
- Майорчик В. Е., Л. А. Корейша и Г. А. Габбиров. Характеристика корковых реакций при раздражении нижних отделов ствола мозга во время нейрохирургических операций. № 8, стр. 901.
- Макарова А. Ф., см. Яковлев Н. Н., Н. П. Еременко, А. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова.
- Макевин Г. Я. К методике раздражения сердца электрическим током в хроническом опыте. № 9, стр. 1150.
- Макулькин Р. Ф., см. Руссев В. В. и Р. Ф. Макулькин.
- Мануйлов И. А. О роли цереброспинальной жидкости желудочков мозга в снабжении глюкозой клеток мозга. № 6, стр. 667.
- Манукская Г. П. Изменение характера иннервации мышц у юных гимнастов в процессе овладения гимнастическими упражнениями. № 11, стр. 1317.
- Маревская А. П., см. Квасов Д. Г. и А. П. Маревская.
- Маркова И. В. Изучение возрастных различий реактивности к барбитуратам. № 12, стр. 1484.
- Маркова Е. В., см. Каплан П. М., Е. В. Маркова и Н. М. Турубинер.
- Маркосян А. А. Особенности свертывания крови при болевом раздражении. № 10, стр. 1229.
- Мартыненко М. П. Течение паратиреопривной тетании у собак при воздействии на центральную нервную систему брома и кофеина. № 5, стр. 585.
- Марусева А. М., см. Альтман Я. А. и А. М. Марусева.
- Матростова Е. М. Об изменениях секреторной деятельности изолированных желудочков на малой и большой кривизне желудка после экстирпации коры головного мозга в премоторной и затылочных областях. № 4, стр. 448.
- Матростова Е. М., см. Соловьев А. В. и Е. М. Матростова.
- Меницкий Н. Д. Вопросы применения радиоэлектроники в физиологических исследованиях. № 6, стр. 740.
- Меркулов В. Л. Материалы о дружбе И. П. Павлова с Р. Тигерштедтом. № 9, стр. 1152.
- Мещерский Р. М. Стереотаксический прибор для мелких лабораторных животных. № 4, стр. 498.
- Мещерский Р. М. и И. А. Чернышевская. О возможности использования стереотаксических координат Сойера при работе на отечественных нестандартных кроликах. № 9, стр. 1152.
- Мещеряков Ф. А. О роли спинного мозга в регуляции моторной деятельности желудочно-кишечного тракта. № 11, стр. 1367.
- Милюшкевич Г. Ф. и И. М. Джексон. Лечебный эффект парентеральных введений поджелудочного сока при заболевании собак с выведенным протоком поджелудочной железы. № 6, стр. 705.

- Михлин С. Я. и З. М. Павлова. Влияние аминоптерина на секрецию кишечных ферментов. № 6, стр. 698.
- Могендович М. Р. Рецензия на книгу Н. Н. Трауготт, Л. Я. Балонова, А. Е. Личко «Очерки физиологии высшей нервной деятельности человека». Медгиз, М., 1957. № 6, стр. 738.
- Мойкин Ю. В., см. Косилов С. А. и Ю. В. Мойкин.
- Москаленко Ю. Е. Механо-фотоэлектрические преобразователи. № 7, стр. 883.
- Москаленко Ю. Е. и А. И. Науменко. О движении цереброспинальной жидкости у нормальных животных. № 5, стр. 562.
- Мчедlishvili Г. И. О роли внутренних сонных и позвоночных артерий в регуляции мозгового кровообращения. № 10, стр. 1221.
- Нарикашвили С. П. Морфология и физиология сетовидного образования. № 11, стр. 1398.
- Науменко А. И., см. Москаленко Ю. Е. и А. И. Науменко.
- Находкина Л. Г. и С. А. Евдокимов. Установка для внутриклеточного отведения электрических потенциалов. № 6, стр. 716.
- Нейфах С. А. Биохимия на физиологическом съезде. № 11, стр. 1407.
- Неревяткина М. А. Характеристика условных двигательных рефлексов разного типа у старых собак. № 1, стр. 56.
- Нестеров В. А. Изучение функционального состояния клеток двигательного анализатора во время действия ноцицептивного раздражения. № 10, стр. 1208.
- Новак Л. Автоматическая регистрация респирационного метаболизма как индикатор реактивности организма. № 4, стр. 494.
- Новикова Е. Г. К вопросу о возрастных особенностях дыхания и сердечной деятельности у щенят в онтогенезе. № 2, стр. 142.
- Новикова Л. А. и Д. А. Фарбер. Исследования синхронизированных ритмов в коре и ретикулярной формации мозга кролика при ориентировочной реакции. № 11, стр. 1293.
- Овакимян Р. Р. Особенности сосудистых реакций щенков, № 8, стр. 969.
- Орлов В. В. К характеристике сосудистых безусловных рефлексов собак на некоторые внешние раздражения. № 6, стр. 652.
- Осепян В. А. Развитие функции вкусового анализатора у щенят. № 2, стр. 129.
- Павлова З. М., см. Михлин С. Я. и З. М. Павлова.
- Пейсен Тулбаев. О зависимости свойств интероцептивных рефлексов от типа кормления у коз в онтогенезе. № 5, стр. 549.
- Перепелкин С. Р. Нарушение всасывания глюкозы в тонкой кишке у собак, пораженных продуктами ядерного деления урана. № 10, стр. 1272.
- Петров И. Р., см. Райко З. А., И. Р. Петров и Т. Е. Кудрицкая.
- Пилипенко В. И., см. Кулаев Б. С., Т. С. Лагутина и В. И. Пилипенко.
- Пинес Ю. Л. Электрофизиологическое исследование сосудистых механорецепторов в почках. № 11, стр. 1339.
- Погребкова А. В. О соотношении условных и безусловных реакций в деятельности дыхательного центра. № 8, стр. 994.
- Полякова Н. Н. О чувствительности хеморецепторов некоторых органов по отношению к аммиаку. № 12, стр. 1446.
- Полянцев В. А. О физиологических особенностях соотношения безусловных рефлексов на уровне ретикулярной формации ствола мозга. № 10, стр. 1188.
- Пономарев М. Ф. О парадоксальном характере действия брома и кофеина при произвольных двигательных реакциях человека. № 12, стр. 1430.
- Попкова Р., см. Коштойанц Х. С., Н. А. Смирнова и Р. Попкова.
- Попов Н. Ф. и Н. П. Сокольская. Секреторная деятельность желез желудка вне влияния нервных центров. № 3, стр. 326.
- Попова Н. К., см. Яковлев Н. Н., Н. П. Еременко, А. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова.
- Приживойт И. Ф., см. Браун А. А. и И. Ф. Приживойт.
- Пронин Л. А. Методика удаления высших отделов центральной нервной системы у плодов млекопитающих. № 12, стр. 1499.
- Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов и С. В. Толова. Биотоки коры больших полушарий головного мозга при различных функциональных состояниях дыхательного центра. № 10, стр. 1192.
- Райко З. А., И. Р. Петров и Т. Е. Кудрицкая. Фосфорные соединения и молочная кислота в ткани мозга и сердца у охлажденных животных с временным исключением сердца и при восстановлении общего кровообращения комплексом лечебных воздействий. № 12, стр. 1489.

- Рапопорт С. Я., см. Кассиль Г. Н., С. Я. Рапопорт, Я. А. Росин.
- Ратманова О. Н., см. Аршавская Э. И. и О. Н. Ратманова.
- Розенблат В. В. и Л. С. Домбровский. Регистрация по радио частоты сердечных сокращений у свободно передвигающегося человека. № 6, стр. 718.
- Розенталь Д. Л. К вопросу об электрическом механизме иррадиации повреждения мышечной ткани. № 11, стр. 1348.
- Розова Е. И., см. Соловьев А. В. и Е. И. Розова.
- Рокотова Н. А. и И. М. Горбунова. К вопросу о рефлексогенной функции бедренно-подвздошных вен. № 9, стр. 1110.
- Росин Я. А., см. Кассиль Г. Н., С. Я. Рапопорт и Я. А. Росин.
- Рубель Л. Н., см. Канфор И. С. и Л. Н. Рубель.
- Рубенков А. А. Изменение сосудистого тонуса у коров до и после отела. № 10, стр. 1254.
- Русев В. В. и Р. Ф. Макулькин. Модификация методики приготовления препарата «изолированного мозга» (... *Serveau isolé*). № 9, стр. 1148.
- Сараджев Н. К. Изменения электрической активности в симпатических нервах при экспериментальном повышении кровяного давления. № 1, стр. 65.
- Свешникова Н. А. Влияние усиления процессов торможения в центральной нервной системе на характер колебаний уровня сахара крови. № 5, стр. 577.
- Свидерский В. Л., см. Воскресенская А. К., М. Я. Кунцова и В. Л. Свидерский.
- Сергиевский М. В. и Ю. Н. Иванов. Вопросы физиологии дыхания и кровообращения. № 11, стр. 1404.
- Сергиевский М. В. и Ю. Н. Иванов. О некоторых сборниках периферических вузов по физиологии. № 12, стр. 1511.
- Сидоров О. Ю. Функциональные изменения зрительного анализатора в условиях пониженного барометрического давления. № 8, стр. 248.
- Симонов П. В. О природе некоторых влияний на продолжительность темновой адаптации. № 4, стр. 389.
- Симонов П. В. Об извращении безусловных лейкоцитарных реакций при экспериментальном неврозе у интактных бесполушарных кроликов. № 12, стр. 1438.
- Сингатулин Р. Г. Влияние очаговых повреждений коры головного мозга в области кожно-мышечного анализатора на секрецию слюнной околоушной железы у собак. № 6, стр. 643.
- Скакун Н. П. Влияние глюкозы на желчеотделение и холеретическую активность некоторых лекарственных средств. № 9, стр. 1076.
- Скляр Я. П., см. Гречишкина А. П. и Я. П. Скляр.
- Скок В. И. Электрофизиологическое исследование проведения нервных импульсов через звездчатый симпатический ганглий кошки. № 5, стр. 610.
- Скоробичук Н. Ф. Электромиографическая характеристика познотонического сокращения мышц теплокровных животных. № 10, стр. 1214.
- Смирнов В. А., см. Агаджанян Ю. А., М. И. Викор, В. А. Смирнов, И. Н. Черняков и А. И. Шапошников.
- Смирнов К. М., С. А. Бакулин, Л. Л. Головина, Э. Я. Зак и С. Д. Коган. О влиянии условий спортивного соревнования на газообмен, частоту пульса, артериальное давление и работоспособность человека. № 3, стр. 289.
- Смирнова Н. А. О роли сульфгидрильных групп и системы глутатион—редуктаза в разные стадии утомления скелетной мышцы лягушки. № 8, стр. 1015.
- Смирнова Н. А., см. Коштойнц Х. С., Н. А. Смирнова и Р. Попова.
- Соколов В. А. О механизме изменения плавучести у рыб. № 2, стр. 177.
- Сокольская Н. П., см. Попов Н. Ф. и Н. П. Сокольская.
- Соловьев А. В. и Е. И. Розова. К механизму образования следовых сосудистых условных рефлексов в норме и при гипертонической болезни. № 6, стр. 661.
- Соловьев А. В. и Е. М. Матростова. К вопросу о связи между работой желудка и поджелудочной железы. № 10, стр. 1263.
- Сологуб (Штрюмер) Е. Б. Следовые процессы в дыхательном центре теплокровных. № 9, стр. 1067.
- Сорокина З. А. Роль обмена веществ в поддержании потенциала покоя поперечнополосатого мышечного волокна. № 11, стр. 1359.
- Сосина З. М. Методика исследования дуоденального пищеварения у домашних птиц. № 11, стр. 1391.
- Старцев В. Г. Рефлексы с каротидных клубочков на периодическую моторную деятельность желудка. № 1, стр. 83.
- Старцев В. Г. Влияние длительных пищевых режимов на периодическую деятельность желудочно-кишечного тракта собак. № 9, стр. 1084.
- Степанов А. С. Изменение электромиограммы под влиянием тренировки по поднятию тяжестей. № 2, стр. 129.

- Тамбовцев А. Н. Бесканюльные фистулы. № 11, стр. 1393.
- Тараховский М. Л. Взаимодействие между ганглиолитиками и прозеригном на хлоринореактивных структурах. № 1, стр. 97.
- Ташмухамедов Б. А., см. Каштоянц Х. С. и Б. А. Ташмухамедов.
- Теплов С. И., см. Тонких А. В., А. И. Ильина и С. И. Теплов.
- Теплый Д. Л. Новые типы электродных устройств для отведения биопотенциалов коры больших полушарий у кроликов. № 10, стр. 1279.
- Тимофеева К. Ф., см. Бароненко В. А. и К. Ф. Тимофеева.
- Ткаченко Б. И. К методике определения минутного объема сердца у собак. № 1, стр. 114.
- Толова С. В., см. Раевский В. С., Е. И. Кузнец, В. В. Антипов и С. В. Толова.
- Тонких А. В., А. И. Ильина и С. И. Теплов. О механизмах изменений коронарного кровотока при болевом раздражении. № 7, стр. 753.
- Турпаев Т. М. и К. В. Шулейкина. Регистрация сосательных движений новорожденного ребенка. № 8, стр. 1030.
- Турубинер Н. М., см. Каплан П. М., Е. В. Маркова и Н. М. Турубинер.
- Узун Г., В. Иорданов и В. Христов. Распределение радиоактивного кобальта в организме в условиях экспериментально вызванных эпилептиформных припадков. № 11, стр. 1304.
- Указатель. Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XLV «физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова», за 1959 г.
- Унгер Ю., см. Крайндлер А., Ю. Унгер и Д. Волацкий.
- Уфлянд Ю. М., Л. Д. Васильев, В. Е. Делов, Е. К. Жуков. Профессор И. М. Вул, № 12, стр. 1515.
- Ухтомский А. А. Иван Михайлович Сеченов. № 1, стр. 117.
- Фанарджян В. В. К силовой характеристике следовых условных рефлексов. № 3, стр. 280.
- Фарбер Д. А., см. Новикова Л. А. и Д. А. Фарбер.
- Федорченко И. В., см. Гусниев М. А. и И. В. Федорченко.
- Федорчук Ю. Г. К механизму действия фосфорорганических антихолинэстеразных соединений, № 8, стр. 1004.
- Финкинштейн Я. Д. О различной активности осморегулирующих механизмов протоплазмы клеток. № 5, стр. 593.
- Финкинштейн Я. Д., см. Великанова Л. К. и Я. Д. Финкинштейн.
- Фирсов Л. А., см. Комарова Т. Ф., Ф. П. Майоров и Л. А. Фирсов.
- Фомина З. Г., см. Барабанова З. И., Г. И. Григорьева, В. В. Ермилова и З. Г. Фомина.
- Фрейдovich А. И., см. Канторович М. М. и А. И. Фрейдovich.
- Фудель-Осипова С. И. О состоянии и преподавании физиологии в Индии. № 6, стр. 732.
- Хаятин В. М. Аутоперфузия и реактивность сосудов. № 4, стр. 440.
- Хорват Милан, см. Мирослав Голы и Милан Хорват.
- Христов В., см. Узун Г., В. Иорданов и В. Христов.
- Христозов Хр. Характер изменений с сердечно-сосудистых показателей при эмоциональных напряжениях в зависимости от типа высшей нервной деятельности. № 3, стр. 304.
- Церингер Т. Б., см. Абельсон Ю. О., Н. Л. Лейбсон, Т. Б. Церингер.
- Чапек К. О развитии рефлекторной регуляции мочеиспускания у щенков. № 2, стр. 171.
- Чернышевская И. А., см. Мещерский Р. М. и И. А. Чернышевская.
- Черняков И. Н., см. Н. А. Агаджян, М. И. Викор, В. А. Смирнов, И. Н. Черняков и А. И. Шапошников.
- Чжань Чунь. Влияние повышенного давления азота на рефлекторную деятельность спинного мозга. № 5, стр. 605.
- Чжань Чунь. Сравнительно физиологическая оценка восприимчивости некоторых теплокровных животных к действию высокого давления азота. № 7, стр. 872.
- Чудновский Л. А. К вопросу о значении нервной системы в регуляции деятельности матки. № 11, стр. 1332.
- Шаповалов А. И. Передача возбуждения в спинном мозге при кураризации. № 8, стр. 952.
- Шапошников А. И., см. Н. А. Агаджян, М. И. Викор, В. А. Смирнов, И. Н. Черняков, А. И. Шапошников.
- Шелихов В. Н. О механизмах генерализации стрихнинного и болевого возбуждений в коре больших полушарий. № 8, стр. 910.

- Шенгер И. Ф., см. Зотикова И. Н. и И. Ф. Шенгер.
- Ширкова Г. И. Условнорефлекторное переключение у обезьян. № 5, стр. 518.
- Шулейкина К. В., см. Турпаев Т. М. и К. В. Шулейкина.
- Шумилина А. И. Сравнительная характеристика электрической активности сетчатого образования и коры головного мозга при выработке условнооборонительного рефлекса. № 10, стр. 1176.
- Щербина А. Г., см. Исаакян Л. А., Е. А. Коленко, А. Г. Щербина.
- Юсевич Ю. С. Электрическая активность скелетной мускулатуры человека и акт дыхания. № 12, стр. 1474.
- Яковлев В. В. Прибор для измерения кровяного давления в пупочной артерии и вене эмбрионов. № 10, стр. 1282.
- Яковлев Н. Н., Н. П. Еременко, А. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова. О развитии силы, быстроты движений и выносливости в процессе тренировки по различным видам спорта. № 12, стр. 1422.
-

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
И. А. Булыгин и Л. И. Белорыбкина. Рецепторная функция вегетативных ганглиев	1413
Н. Н. Яковлев, Н. П. Еременко, А. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова. О развитии силы, быстроты движений и выносливости в процессе тренировки по различным видам спорта	1422
М. Ф. Пономарев. О парадоксальном характере действия брома и кофеина при произвольных двигательных реакциях	1430
П. В. Симонов. Об извращении безусловных лейкоцитарных реакций при экспериментальном неврозе у интактных и бесполушарных кроликов	1438
Н. Н. Полякова. О чувствительности хеморецепторов некоторых органов к аммиаку	1446
Ласло Иожеф. О крово- и лимфодинамике изолированной почки	1454
Н. Н. Лебедев. Экспериментальные данные по эвакуаторной функции периодической моторики пищеварительного тракта	1462
Л. К. Великанова и Я. Д. Финкинштейн. Осморецепторы печени	1472
Ю. С. Юсевич. Электрическая активность скелетной мускулатуры человека и акт дыхания	1477
И. В. Маркова. Изучение возрастных различий реактивности к барбитуратам	1484
З. А. Райко, И. Р. Петров и Т. Е. Кудрицкая. Фосфорные соединения и молочная кислота в ткани мозга и сердца у охлажденных животных с временным выключением сердца и при восстановлении общего кровообращения комплексом лечебных воздействий	1489
<i>Методика физиологических исследований</i>	
Л. А. Пронин. Методика удаления высших отделов центральной нервной системы у плодов млекопитающих	1497
Э. П. Кокорина. К методике катетеризации вымени	1500
<i>Критика и библиография</i>	
Ю. Г. Кратин. О книге Х. В. Мэгоуна «Бодрствующий мозг»	1506
М. В. Сергиевский и Ю. Н. Иванов. О некоторых новых сборниках периферических вузов по физиологии	1509
<i>Некролог</i>	
Профессор И. М. Вул	1513
<i>Юбилейные даты</i>	
Д. Бирюков. Немеркнувшее учение великого естествоиспытателя материалиста	1514
Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XLV «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова» за 1959 г.	1516

CONTENTS

	Page
I. A. Bulygin and L. I. Belorybkina. Receptive function of vegetative ganglia	1413
N. N. Yakovlev, N. P. Yermenko, A. G. Leshkevich, A. F. Makarova and N. K. Popova. Improvement in strength, speed and endurance gained by training for various kinds of sport	1422
M. F. Ponomarev. Paradoxical effects of bromide and caffeine on voluntary motor reactions	1430
P. V. Simonov. Abnormal of the patterns leucocytic reactions in experimental neurosis of intact and decerebrated rabbits	1438
N. N. Poliakova. Sensitivity to ammonia displayed by chemoreceptors of certain organs	1446
Laslo Joseph. Blood and lymph flow dynamics of the isolated kidney	1454
N. N. Lebedev. Experimental data on the evacuatory function of periodic digestive tract motility	1462
L. K. Velikanova and Y. D. Finkinstein. Osmoreceptors of the liver	1472
Y. S. Yusevich. Electrical activity of human skeletal muscle and the act of respiration	1477
I. V. Markova. Investigation into age-specific reactivity to barbiturates	1484
Z. A. Raiko, I. R. Petrov and T. E. Kudritzkaia. Phosphorus compounds and lactic acid in brain and heart tissue of hypothermic animals during cardiac arrest and restitution of systemic circulation effected by a series of therapeutic procedures	1489
<i>Techniques of physiological experimentation</i>	
L. A. Pronin. Procedure for removal of higher levels of the central nervous system in mammalian fetuses	1497
E. P. Kokorina. Contribution to the technique of mammary gland catheterization	1500
<i>Reviews</i>	
Y. G. Kratin. On the book by H. W. Magoun «The waking brain»	1506
M. V. Sergievski and Y. N. Ivanov. Review of some volumes of collected papers on physiology, issued by regional Institutions	1509
<i>Obituary</i>	
Professor I. M. Vul	1513
<i>Personalia</i>	
D. A. Biriukov. Everlasting teachings of the great materialistic naturalist	1514
Author index of contributions to vol. XLV of the Journal of Physiology of USSR for 1959	1516

№ жур- нала 1959 г.	Стра- ница	Строка	Напечатано	Должно быть
1	50	рис. 1	«Свет —»	«Свет +»
4	433	8 снизу	увеличивалось	уменьшалось
5	603	9 снизу	мл/час · м ²	мл/час.
5	603	табл. 4	(в мл/час · м ²)	(мл/час)
5	603	табл. 4 графа 2	при 2.5 атм. и при 18—20°	при 1 атм. и при 16—18°
5	603	табл. 4 графа 3	при 1 атм. и при 16—18°	при 2.5 атм. и при 18—20°
7	802	рис. 1, а и б	отметка времени (0.2 сек.)	отметка времени (0.5).
»	803	рис. 2, б,	отметка времени (0.6 сек.)	отметка времени (0.3).
»	809	13 строка сверху	ведь	весь
8	936	рис. 3, б	Рисунок повернуть на 180°	
8	998	14 снизу	0.1—1.30%	0.1—0.30%
11	1399	18 снизу	экологическое	этологическое



Подписано к печати 3/XI 1959 г. М. 09414. Бумага 70×108¹/₁₆. Бум. л. 3⁵/₈.
Печ. л. 7¹/₄ = 9.93 усл. печ. л. + 1 вкл. Уч.-изд. л. 10.82. Тираж 2875. Зак. № 328.

12 руб.

121 ФИЗ ЖУР

МАКЛИНА 32

В. КЕ ИИ. ТА ЭВСЛ. ФИЗ.

10 1. 12

П-1

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Рукопись, приланная 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 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.

598