

П-1

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XLVI, № 11

Н О Я Б Р Ъ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1960

ЛЕНИНГРАД

ВСЕСОЮЗНОЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО им. И. П. ПАВЛОВА  
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)

В. Н. Черниговский (Ленинград)

Члены редакционной коллегии:

П. К. Анохин (Москва), И. А. Булыгин (Минск), Г. Е. Владимиров (Ленинград),  
И. И. Голодов (Ленинград), Е. К. Жуков (Ленинград), Н. В. Зимкин (Ленинград),  
Е. М. Крепс (Ленинград), С. П. Нарикашвили (Тбилиси), Ф. Н. Серков (Одесса),  
А. В. Соловьев (Ленинград), М. Г. Удельнов (Москва)

Отв. секретарь Ф. П. Ведяев (Ленинград)

Члены Редакционного совета:

Александрян А. М. (Ереван), Асратян Э. А. (Москва), Барышников П. А. (Ленинград), Бериташвили И. С. (Тбилиси), Васильев Л. Л. (Ленинград), Верещагин Н. К. (Свердловск), Воронцов Д. С. (Киев), Гершуни Г. В. (Ленинград), Гинецинский А. Г. (Ленинград), Данилов Н. В. (Ростов-н/Д), Караев А. И. (Баку), Коган А. Б. (Ростов-н/Д), Костюк П. Г. (Киев), Коштоянц Х. С. (Москва), Кяэр-Кингисепп Э. Г. (Тарту), Лебединский А. В. (Москва), Ливанов М. Н. (Москва), Маршк М. Е. (Москва), Никитин В. Н. (Харьков), Парин В. В. (Москва), Петровский В. В. (Уфа), Полосухин А. П. (Алма-Ата), Сергиевский Е. Н. (Куйбышев), Смирнов Г. Д. (Москва), Сорохтин Г. Н. (Хабаровск), Сперанская Е. Н. (Ленинград)



## ИЗМЕНЕНИЯ КРОВΟΣНАБЖЕНИЯ КОРКОВЫХ КОНЦОВ ЗРИТЕЛЬНОГО И СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРОВ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ

Е. Д. Антошкина и А. И. Науменко

Кафедра нормальной физиологии 1-го медицинского института им. акад. И. П. Павлова, Ленинград

Современное представление о мозговом кровообращении основывается на признании существования двух групп механизмов, регулирующих кровоток в мозге. Первая группа — это общие механизмы, регулирующие кровоснабжение мозга путем изменения диаметра мозговых сосудов в зависимости от общего давления крови. Вторая группа — это специфические, внутричерепные механизмы, регулирующие кровоснабжение мозга независимо от общего артериального давления.

При метразоловых судорогах Шмидт (Schmidt, 1950) наблюдал исключительно большой кровоток в мозге при значительном падении общего кровяного давления. Изменения диаметра мозговых сосудов независимо от кровяного давления были убедительно показаны Форбсом и Коббом (Forbes a. Cobb, 1938), Шмидтом (Schmidt, 1950), Б. Н. Клоссовским (1951), Карлайлем и Грейсоном (Carlyle a. Grayson, 1956) и др. Эти местные механизмы, характер действия которых мало изучен, представляют значительный интерес, так как благодаря им обеспечиваются постоянно меняющиеся метаболические потребности всего мозга и его отдельных участков. Наблюдая кровообращение мозга у людей различных возрастных групп, Кети (Seymour, Kety, 1956) обнаружил тесную корреляцию между потреблением мозгом кислорода и интенсивностью мозгового кровотока.

Имеющиеся экспериментальные данные позволяют также предполагать, что и отдельные участки мозга, находящиеся в состоянии повышенной активности, обеспечиваются более обильным кровоснабжением. Жерар и Серота (Gerard a. Serota, 1936) обнаружили с помощью термоэлектрического метода повышение температуры до  $0.01^{\circ}$  в проводящих зрительных путях и в зрительной области коры у кошки при кратковременном освещении глаза. Это повышение удерживалось около 2 мин. после прекращения раздражения. При раздражении кожи задней конечности подобный эффект наблюдался в проводящих путях кожной чувствительности и в париетальной зоне коры. Файтельберг и Лямпль (Feitelberg u. Lampf, 1935) также получили повышение температуры мозга по сравнению с температурой протекающей крови в gyrus suprasylvius при мышечных движениях и в зрительной области коры — при освещении животного. Эти же авторы во время наркоза наблюдали более низкую (на  $0.28^{\circ}$ ) температуру мозга, чем протекающей крови и выравнивание температуры мозга и крови при покойном состоянии животного. Б. Н. Клоссовскому в 1942 г. (Клоссовский, 1951) удалось показать, что при вращении животных в результате введения в ухо теплой или холодной воды наблюдается расширение сосудов мягкой мозговой оболочки в лобно-теменной области и одновременное сужение их в затылочной доле. Аналогичные данные были получены Коббом и Тальботом (Cobb a. Talbott, 1938), Шмидтом (Schmidt, 1950), Бестом и Тейлором (Best a. Taylor, 1950).

Однако повышение температуры мозга по отношению к температуре протекающей крови свидетельствует лишь об усилении экзотермических реакций в мозге и не является прямым показателем изменения величины кровотока. Изменение диаметра сосудов мягкой мозговой оболочки также является косвенным показателем состояния сосудистого русла мозговой ткани, так как сосуды мозга отличаются от сосудов мягкой мозговой оболочки по диаметру и по своим реакциям на различные воздействия (Клоссовский, 1951).

Задачей данной работы является непосредственное измерение кровотока в функционально активных участках мозга.

## МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на кошках весом 2,5—4 кг под эфирно-уретановым наркозом (1 г уретана на 1 кг веса животного) с помощью методики электроплетизмографии (Кедров и Науменко, 1954) со специальным устройством пробок электродов. В трехнациональные отверстия затылочной и височной костей черепа с одной стороны ввинчивали плексигласовые муфты, которые заливались коллодием. Через муфты и разрез в твердой мозговой оболочке в мозговое вещество на глубину 1 мм погружали платиновые пробки — электроды с межэлектродным расстоянием 5 мм, в котором регистрировали электрическое сопротивление.

Кровяное давление в бедренной артерии определяли при помощи тензодатчика. Электроплетизмограмму (ЭПГ) и тензограмму записывали одновременно на осциллографе МПО-2. В качестве раздражителей использовали свет от электрической лампы 96 вт, находящейся на расстоянии 10 см от глаза кошки, и звук от генератора ЗГ-10 с частотой 450 гц и мощностью 0,7 дб, подаваемый через звукопроводящее устройство в ушную раковину кошки. Раздражители применяли отдельно, причем каждый из них действовал изолированно на соответствующий анализатор только ипсе- или контралатеральной стороны по отношению к полушарию с введенными электродами. Кровоток затылочной и височной долей полушария исследовали в условиях покоя и при раздражении зрительного и слухового анализаторов. Точность введения электродов проверяли макроскопически после вскрытия полости черепа в конце каждого опыта.

Порядок опыта был следующим. У кошки после оперативной подготовки записывали ЭПГ затылочной или височной областей мозга и тензограмму бедренной артерии. Затем подавали соответствующий раздражитель, действующий в течение 1 мин. ЭПГ и тензограмму записывали через 5, 30 и 60 сек. от начала раздражения и через 1, 3 и 5 мин. по его прекращении. Состояние мозгового кровообращения оценивали по данным кровяного давления, уровня ЭПГ и амплитуды ее пульсовых колебаний.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Всего в 2 сериях наблюдений были проведены 107 опытов. Типичные результаты опытов каждой серии представлены на рис. 1—4. На кривых даны средние арифметические величины, полученные из результатов ряда опытов каждой серии. При описании результатов исследований указывается в процентах количество опытов, в которых получены типичные для данной группы результаты. В остальных опытах реакция или не наблюдалась, или она носила нетипичный характер.

При анализе ЭПГ учитывались два показателя. Первым являлся сдвиг уровня ЭПГ по отношению к условно нулевой линии. Эти сдвиги, по данным А. А. Кедрова и А. И. Науменко, являются показателем медленно протекающих изменений мозгового кровообращения, связанных с изменением объема мозга и перемещением мозгового ликвора. Снижение уровня ЭПГ при неизменном общем кровяном давлении свидетельствует о повышении электрического сопротивления мозга, вызванного увеличением его кровенаполнения и вытеснением в сторону спинного мозга ликвора, более электропроводного, чем кровь. Повышение уровня ЭПГ характеризует уменьшение сопротивления мозга за счет уменьшения его кровенаполнения и соответствующего увеличения содержания в нем ликвора.

Вторым показателем была величина пульсовых колебаний ЭПГ, которая, по Кедрову и Науменко, отражает пульсовые ускорения кровотока и в сочетании с показателями общего кровяного давления позволяет судить о тоне мозговых сосудов.

В первой серии опытов изучались изменения кровообращения в коре затылочной области мозга при действии светового и звукового раздражителей. Как видно из рис. 1, в ответ на световое раздражение ипсе- (А) и контралатерального (Б) глаза наблюдается снижение уровня ЭПГ затылочной доли коры, которое становится более выраженным по мере действия раздражителя. При раздражении ипсилатерального глаза снижение достигает 15% от исходного уровня с индивидуальными колебаниями от 4 до 29%; при раздражении контралатерального глаза уровень ЭПГ снижается на 19% с индивидуальными колебаниями от 5 до 45%. Эта

типичная реакция была получена в 61.5% опытов при ипсе- и 69% — при контралатеральном раздражении.

При действии звукового раздражителя уровень ЭПГ затылочной доли изменяется в противоположном направлении: повышается на 15% при ипсе- (с индивидуальными колебаниями от 5. до 30%) и на 14% при контралатеральном раздражении (с индивидуальными колебаниями от 7 до 28%).

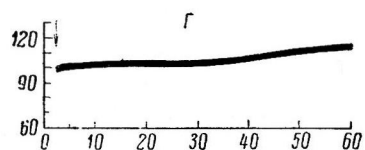
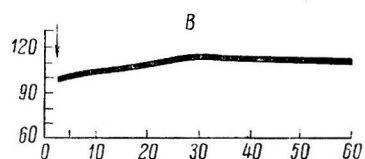
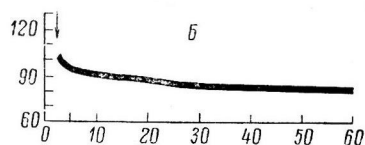
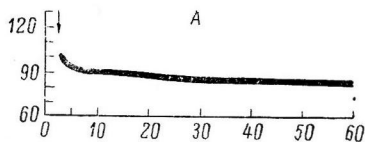


Рис. 1. Изменение уровня электролитизмограммы (ЭПГ) затылочной области мозга при действии светового и звукового раздражителей.

А — световое раздражение ипсилатерального, Б — контралатерального глаза, В — звуковое раздражение ипсилатерального, Г — контралатерального уха.

По оси ординат — изменение уровня ЭПГ в % (за 100% принят исходный уровень ЭПГ); по оси абсцисс — время (в сек.). Стрелки — включение раздражения.

колебаниях от 9 до 50%. Данная картина изменений амплитуды наблюдалась в 64% опытов.

В случае светового раздражения контралатерального глаза (Б) амплитуда пульсовых волн на протяжении всего периода раздражения уменьшается, достигая 25% при индивидуальных колебаниях от 8 до 50%. Подобная реакция отмечена в 64% опытов.

Изменения пульсовых размахов ЭПГ затылочной доли мы наблюдали у подопытных животных также и при действии звуковых раздражителей. Однако в этом случае мы не обнаружили единой закономерности в реакции пульсовых волн на звук как при раздражении ипсе-, так и контралатерального уха. В равной мере наблюдалось как увеличение пульсовой амплитуды, так и уменьшение ее в пределах 10—15%.

Повышение уровня ЭПГ нарастает постепенно от начала действия раздражителя и достигает максимума в середине или в конце минутного раздражения. Подобная реакция получена в 66% случаев при звуковом раздражении ипсе- и в 82% случаев при раздражении контралатерального уха.

На рис. 2 представлены изменения амплитуды пульсовых волн ЭПГ в затылочной области при световом и звуковом раздражениях. При световом раздражении

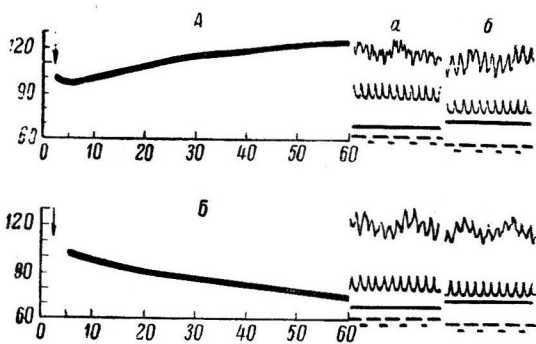


Рис. 2. Изменение амплитуды пульсовых волн ЭПГ затылочной области мозга при действии светового (А) и звукового (Б) раздражителей.

Справа — кадры ЭПГ и тензограмм, полученных в отдельных опытах каждой группы, в которых сверху вниз: ЭПГ; тензограмма; отметка времени (в сек.). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

глаза с ипсилатеральной стороны (А) амплитуда пульсовых колебаний после незначительного уменьшения в начале раздражения (на 3%) заметно увеличивается по мере его продолжения, достигая в конце раздражения 24% при индивидуальных

Во второй серии опытов изучались изменения кровообращения в коре височной области мозга при действии звукового и светового раздражителей. Результаты данной серии опытов представлены на рис. 3 и 4. Как видно из рис. 3, А, звуковое раздражение уха ипсилатеральной стороны вызывает небольшое понижение уровня ЭПГ в височной области коры, которое становится более выраженным по мере действия раздражителя и достигает в конце раздражения 7% при индивидуальных колебаниях

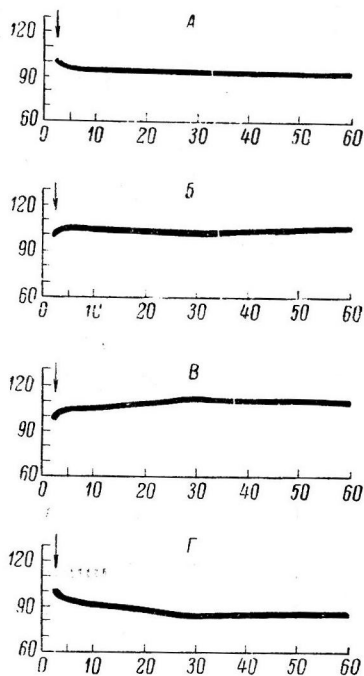


Рис. 3. Изменение уровня ЭПГ височной области мозга при действии звукового и светового раздражителей.

А — звуковое раздражение ипсилатерального, В — контралатерального уха; В — световое раздражение ипсилатерального, Г — контралатерального глаза.

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

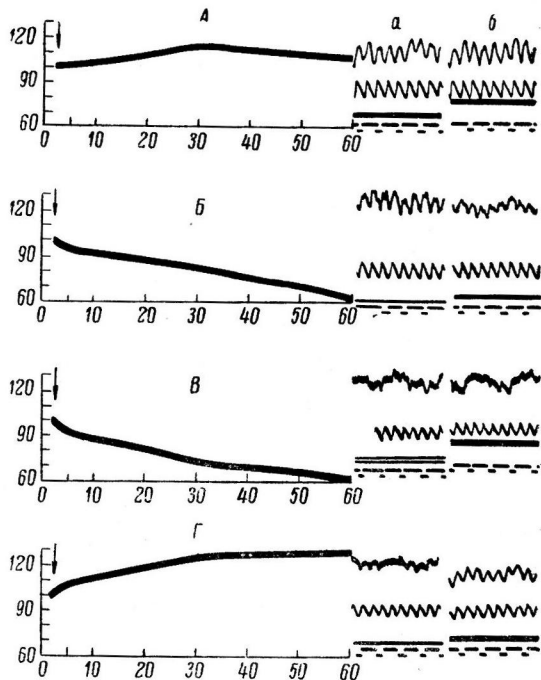


Рис. 4. Изменение амплитуды пульсовых волн ЭПГ височной области мозга при действии звукового и светового раздражителей.

Обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

от 3 до 21%. Подобная реакция наблюдалась в 46% опытов.

При звуковом раздражении контралатерального уха (рис. 3, В) уровень ЭПГ почти не менялся и только в самом конце раздражения отмечалось небольшое его повышение (на 6% при индивидуальных колебаниях от 1 до 14%). Указанная реакция имела в 67% опытов данной серии.

При действии светового раздражения глаза с ипсилатеральной стороны (В) уровень ЭПГ в слуховой зоне коры повышался на 11% с индивидуальными колебаниями от 7 до 35%. Данная реакция наблюдалась в 73% опытов. При световом раздражении контралатерального глаза (Г) уровень ЭПГ снижался на 15.5% в середине и на 14% в конце раздражения с индивидуальными колебаниями от 4 до 50%. Подобная реакция имела в 61% опытов.

На рис. 4 представлены изменения амплитуды пульсовых волн ЭПГ в височной области коры. Как видно из рис. 4, при звуковом раздражении ипсилатерального уха амплитуда пульсовых волн увеличивается на 14.5% с индивидуальными колебаниями от 3 до 37%. Такая реакция получена

в 65% опытов. При раздражении контралатерального уха имело место уменьшение пульсовых размахов на 35,5% с индивидуальными колебаниями от 9 до 50%. Такая реакция наблюдалась в 70% опытов.

Значительное уменьшение пульсовых размахов на 37% с индивидуальными колебаниями от 9 до 75 получено в 65% опытов при световом раздражении ипсилатерального глаза. При раздражении контралатерального глаза пульсовые размахи увеличивались на 30% с индивидуальными колебаниями от 24 до 45%. Указанная реакция имела в 71% опытов.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ и сопоставление данных, полученных с помощью электроплетизмографии и тензометрии, убедительно говорят о том, что изменения кровообращения, наблюдавшиеся в мозговых концах зрительного и слухового анализаторов при световом и звуковом раздражении их, не были связаны с изменениями общего кровяного давления. Ни в одном из опытов в результате наших воздействий мы не видели существенных изменений общего кровяного давления, которое колебалось обычно в пределах 1—5 мм рт. ст. Только в единичных случаях оно отклонялось от исходного уровня на 10—12 мм. Какой-либо закономерной связи колебания кровяного давления с изменениями ЭПГ, а стало быть и с изменениями кровотока в мозге, мы не наблюдали. Эти данные согласуются с наблюдениями Карлайла и Грейсона (Carlyle a. Grayson, 1956), не отметивших заметного изменения кровотока в мозге при снижении общего давления от 150 до 60 мм рт. ст. Таким образом, полученные нами изменения мозгового кровообращения в затылочной и височной областях мозга являются результатом действия местных внутрочерепных регуляторных механизмов.

При адекватном раздражении зрительного анализатора кровообращение в затылочной области увеличивается, что видно из снижения уровня ЭПГ на 15% при раздражении ипсе- и на 19% при раздражении контралатерального глаза. Механизм этого увеличения, очевидно, не одинаков при ипсе- и при контралатеральном раздражении. Так, в случае светового раздражения глаза с ипсилатеральной стороны мы наблюдали одновременно со снижением уровня ЭПГ увеличение амплитуды пульсовых волн на 29%, что говорит о росте пульсового ускорения тока крови и уменьшении тонуса мозговых сосудов в отводимой области. При аналогичном раздражении контралатерального глаза роста пульсового ускорения мы не наблюдали, наоборот, амплитуда пульсовых размахов уменьшалась, стало быть, уменьшалось и систолическое ускорение кровотока. Этот факт, говорящий о возможности увеличения кровообращения в определенной области мозга при одновременном снижении систолического ускорения кровотока, чрезвычайно интересен, хотя и трудно объясним. Возможно, что увеличение кровоснабжения в этом случае осуществляется путем значительного расширения сосудистого (капиллярного?) русла в затылочной доле, при котором наступает некоторая диспропорция между объемной и линейной скоростью кровотока в этой области. Во всяком случае для того, чтобы решить вопрос о том, отражает ли полученный нами факт действительную закономерность в изменении кровообращения в зрительной области мозга при раздражении контралатерального глаза или он является случайным, должны быть проведены дальнейшие исследования с использованием методик, позволяющих регистрировать объемную и линейную скорости кровотока в исследуемой зоне коры.

В случае адекватного раздражения ипсилатерального уха в височной доле мозга наблюдается усиление кровотока при увеличении пульсового ускорения. При раздражении контралатерального уха кровотоки в этой области уменьшаются.



Создается впечатление, что зрительный и слуховой анализаторы по своим реакциям на адекватные раздражители не вполне идентичны: в зрительном анализаторе увеличение кровотока происходит при освещении как ипсе-, так и контралатерального глаза. В слуховом анализаторе это увеличение имеется только при раздражении уха ипселатеральной стороны. Зависят ли эти различия в реакциях на раздражители затылочной и височной долей от неодинакового распределения зрительных и слуховых проводящих путей каждой стороны между обеими полушариями или от иных морфологических и функциональных особенностей этих анализаторов, сказать пока не представляется возможным.

Полученные нами данные показывают, что каждый из исследуемых нами раздражителей при действии на животное вызывает изменения кровообращения не только в корковой доле соответствующего анализатора, но и в других областях коры, что вполне согласуется с данными Шмидта (Schmidt, 1950) и Клоссовского (1951). Так, при световом раздражении кровотока меняется не только в затылочной, но и в височной долях коры. Аналогично при звуковом раздражении кровотока меняется также в обеих долях коры. В ряде случаев изменения в разных долях мозга носят характер содружественных, однотипных реакций; в других случаях они реципрокно противоположны. Например, при освещении глаза ипселатеральной стороны наиболее частой реакцией является увеличение кровоснабжения затылочной доли и уменьшение его в височной, а при действии звукового раздражителя на контралатеральное ухо кровоснабжение в обеих долях чаще меняется содружественно. Очевидно, взаимоотношения между кровообращением различных областей мозга при действии того или иного раздражителя весьма сложны и разнообразны и не укладываются в единую формулу реципрокности или содружественности. О сложном перераспределении крови между отдельными областями мозга при раздражении вестибулярного анализатора говорят данные А. И. Науменко и В. С. Олисова (1958), полученные также электроплетизмографической методикой.

Для того чтобы приблизиться к пониманию механизмов локального изменения кровообращения в отдельных зонах мозга в связи с разным их функциональным состоянием, необходима одновременная запись ЭПГ в затылочной и височной долях при действии каждого раздражителя, что является задачей дальнейших исследований. В настоящей работе мы судили об изменениях кровотока в обеих зонах мозга на основании поочередной записи ЭПГ при двукратном действии каждого раздражителя. Интервал времени, отделяющий одну запись от другой, был не менее 7 мин. Учитывая вышеизложенное, мы не считаем пока возможным делать окончательные выводы о закономерностях изменений кровотока, происходящих в разных долях мозга при действии какого-либо раздражителя.

Описанные выше изменения кровотока в затылочной и височной областях мозга относятся только к периоду действия раздражителя. Однако в подавляющем большинстве случаев они не исчезают с прекращением стимуляции. Исследуя кровоснабжение в обеих областях мозга в течение 5 мин. по прекращении действия раздражителя, мы обнаружили весьма значительную вариабельность постстимуляционных изменений как во времени, так и по характеру проявления. В одних опытах исходное состояние кровообращения восстанавливалось через 1—3 мин. после раздражения, в других оно не возвращалось к норме и через 5 мин. Постстимуляционные изменения кровотока иногда качественно оставались такими же, какими они были в период действия раздражителя, а иногда менялись в противоположном направлении, создавая впечатление фазности, отмечавшейся и другими авторами в реакциях мозгового кровотока.

На основании полученных нами данных создается впечатление о большой индивидуальности и вариабельности реакций мозгового кровотока.

Даже у одного животного на один и тот же раздражитель реакции часто бывают разные не только по количественной их выраженности, но и по характеру изменений. Связано ли это с видом избранных нами подопытных животных, с разной степенью их реактивности, глубиной наркоза и т. д. или это — особенность мозгового кровообращения вообще? Все эти вопросы требуют специальных исследований в дальнейшем.

### ВЫВОДЫ

1. При адекватном раздражении зрительного анализатора как с ипсилатеральной стороны происходит увеличение мозгового кровоснабжения затылочной доли коры мозга; при освещении глаза только с ипсилатеральной стороны наряду с увеличением мозгового кровообращения пульсовое ускорение кровотока в этой области также увеличивается, чего не наблюдается при освещении глаза с контралатеральной стороны.

2. При адекватном раздражении слухового анализатора кровоснабжение височной доли усиливается в случае раздражения уха только с ипсилатеральной стороны и уменьшается при его раздражении с контралатеральной.

3. Как световой, так и звуковой раздражители вызывают одновременные изменения кровообращения в затылочной и височной долях мозга. Эти изменения кровообращения в разных долях мозга иногда имеют характер противоположных, реципрокных, а иногда однотипных содружественных реакций.

4. Изменения мозгового кровообращения в затылочной и височной областях коры, вызванные действием светового и звукового раздражителей, не зависят от изменения общего кровяного давления и являются результатом действия местных внутримозговых регуляторных механизмов.

### ЛИТЕРАТУРА

- К е д р о в А. А. и А. И. Н а у м е н к о. Вопросы физиологии внутричерепного кровообращения с клиническим их освещением. Медгиз, 1954.  
 К л о с о в с к и й Б. Н. Циркуляция крови в мозгу. Медгиз, 1951.  
 Н а у м е н к о А. И. и В. С. О л и с о в, Тез. докл. V съезда оториноларинголог. СССР, Медгиз, 1958.  
 B e s t C h. H. a. N. B. T a y l o r. The physiol. basis medic. practicl, Baltimore, 1950.  
 S c h m i d t C. F. The cerebral. circulation in health a. disease. Springfield Illinois, 1950.  
 C a r l y l e A. a. J. G r a y s o u, Journ. Physiol., 133, 10, 1956.  
 C o b b S. S. a. J. H. T a l b o t t. Цит. по: H. S. Forbes a. S. S. Cobb, Journ. Neurol., 61, 221, 1938.  
 F e i t e l b e r g S. u. H. L a m p l, Naun. Schmiedebergs Arch. Exper. pathol. pharmakol., 177, 5/6 H., 1935.  
 F o r b e s H. S. a. S. S. C o b b, Journ. Neurolog., 61, 221, 1938.  
 G e r a r d Q. W. a. H. S e r o t a, Am. Journ. Physiol., 116, № 1, 1936.  
 K e t y M. D. Journ. Chronic. Diseases, St. Louis 3, № 5, 1956.

Поступило 13 X 1959

## CHANGES IN BLOOD SUPPLY TO THE CORTICAL ENDS OF VISUAL AND AUDITORY ANALYSERS UNDER STIMULATION

By *E. D. Antoshkina* and *A. I. Naumenko*

From the Chair of normal physiology, First Medical Institute, Leningrad

## О КОРКОВОЙ КОМПЕНСАЦИИ ФУНКЦИЙ ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА

Т. В. Иванникова

Кафедра физиологии человека и животных Государственного университета, Ростов-на-Дону

И. П. Павлов (1927) и его сотрудники обнаружили, что разрушение коркового отдела анализаторов приводит к глубоким нарушениям их функций, компенсирующихся в некоторой степени с течением времени (Торопов, 1908; Кудрин, 1910). Однако компенсация, наблюдавшаяся у взрослых животных, оказывалась весьма неполной. Естественно было ожидать, что кора головного мозга молодых животных в силу более высокой пластичности обладает более совершенными компенсаторными возможностями. Такое предположение основывается и на клинических наблюдениях, свидетельствующих о значительной компенсации нарушенных анализаторных функций при опухолях мозга у детей (Бехтерева, 1953; Корнянский, 1954; Хохлова, 1955 и др.), а также на ранних данных Гуддена (Gudden, 1870), отметившего отсутствие нарушений зрительных функций после удаления затылочных долей у молодых кроликов.

Исследования двигательного (Тарабрина, 1949), зрительного (Коган и Иванникова, 1955) и слухового (Гончарова, 1958) анализаторов молодых животных, проводившиеся в Ростовском гос. университете, подтвердили это предположение. Аналогичные результаты были получены при декорткации щенят также и Н. Н. Дзидзишвили (1956, 1959), изучавшим восстановление корковых функций по электроэнцефалографическим показателям.

Проблема компенсации тесно связана с вопросом о регенерации поврежденного субстрата. Особый интерес представляет возможность регенерации нервной ткани, в частности тел нейронов (Троицкий и Руденская, 1950; Windle a. Chambers, 1950; Кацнельсон, 1951; Колосов, 1951; Ржевудская, 1952; Левинсон и Лейкина, 1952; Пасько, 1953; Дзидзишвили, 1956, 1959; Полежаев и др., 1957).

Целью данной работы является выяснение возможности и механизмов компенсации зрительных функций после удаления коркового ядра зрительного анализатора в раннем возрасте.

### МЕТОДИКА

Изучение восстановления зрительного анализа проводили методом условных рефлексов в сочетании с методикой экстирпаций.

Состояние зрительного анализа исследовали у оперированных и интактных (контрольных) животных, взятых из одних и тех же пометов, путем выработки зрительных пищевых условных рефлексов (на общее освещение и на светящиеся круги радиусом в 1 и 4 см), дифференцировок (по месту положения раздражителя, по яркости освещения, по величине освещенной поверхности и по форме фигур) и переделок сигнального значения раздражителей. Запись производили на закопченной ленте кимографа. Эти опыты поставлены на 41 котенке, 9 щенках и 4 взрослых кошках. Кроме того, на группе молодых животных ставились опыты с повторным удалением анатомически восстановившихся затылочных долей. Дополнительно у 19 молодых и 2 взрослых животных изучали восстановление электрической активности коры после односторонней частичной декорткации.



## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Предварительные результаты опытов по изучению компенсаторной возможности коры в раннем возрасте в отношении зрительного анализатора после удаления затылочных долей больших полушарий были нами опубликованы ранее (Юган, Иванникова, 1955). Дальнейшие расширенные исследования, подтверждающие эти результаты, свидетельствуют о практически полном восстановлении зрительного анализа после операции в раннем возрасте.

Зрительный анализ у оперированных животных оказался по всем показателям не только не хуже, но даже лучше, чем у интактных животных. Условные рефлексы, дифференцировки и переделки у оперированных животных вырабатывались обычно быстрее и оказывались более прочными. Степень тонкости зрительного анализа у этих животных была часто даже большей, чем у контрольных.

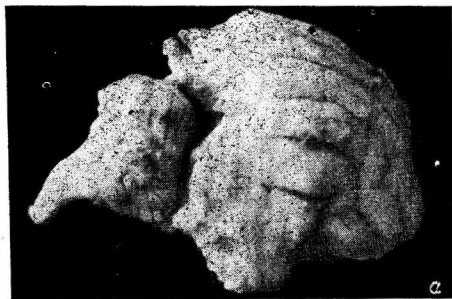


Рис. 1. Фотографии головного мозга котят.

а — через день; б — через 70 дней после удаления затылочных долей больших полушарий.

Для выяснения вопроса о том, в какой степени восстановление зрительного анализа связано с возрастом животного, аналогичные опыты были поставлены на взрослых кошках. В этих опытах обнаружено, что удаление затылочных долей больших полушарий влечет за собой значительные нарушения тонкости зрительного анализа и его подвижности. С течением времени оказывается возможной лишь некоторая компенсация функций, не достигающая нормы.

При морфологическом исследовании мозга оперированных котят и щенят установлено, что через  $1\frac{1}{2}$ —2 месяца после операции происходит восстановление анатомической целостности мозга, на месте удаления появляются затылочные доли, имеющие все типичные извилины (рис. 1).

В то же время у взрослых кошек такого анатомического восстановления мозга не наблюдалось, несмотря на длительный срок, прошедший после операции (до 8 месяцев). Повторное удаление затылочных долей имело результатом лишь частичное восстановление дефекта, в основном заполнившегося рубцовой тканью.

Микроскопическое исследование анатомически восстановившихся затылочных долей, произведенное в гистологической лаборатории Ростовского медицинского института (зав. лаб. проф. К. А. Лавров) показало, что они состоят в основном из нормальных нервных клеток, образующих типичную многослойную структуру коры больших полушарий. Лишь в участке, соответствующем месту спайки твердой мозговой оболочки, на поверхность выходит глиозный рубец, свидетельствующий, по заключению К. А. Лаврова, о регенерации нервной ткани. Для суждения о цитологической природе такого восстановления больших полушарий, наблюдав-

Результаты опытов с выработкой зрительных условных рефлексов, дифференцировок и переделок после первой и второй операций (в средних цифрах из опытов на 2 животных)

### 1. Выработка условных зрительных рефлексов

Стадии исследования	Общее количество сочетаний	№ сочетания, на котором условный рефлекс оказался прочным	Количество проявившихся условных рефлексов из общего числа проб	
			в абсолютных числах	в %
После первой операции . . . . .	40	17	34	85
После второй операции . . . . .	20	1	20	100

### 2. Дифференцировка по месту положения световых раздражителей

Стадии исследования	Общее количество применений дифференцировочного раздражителя	№ применения раздражителя, на котором упрочилась дифференцировка	Количество проявившихся дифференцировок из общего числа проб	
			в абсолютных числах	в %
После первой операции . . . . .	55	26	40	72.7
После второй операции . . . . .	105	65	62	61.9

### 3. Дифференцировка по яркости освещения (процент проявившихся дифференцировок)

Стадии исследования	120-60 в	120-80 в	120-90 в	120-100 в	120-110 в	120-115 в	120-117.5 в
После первой операции . . . . .	78	90	95	74	81	51	26
После второй операции . . . . .	71	75	68	33	Достигнут предел дифференцирования		

### 4. Дифференцировка по величине освещенной поверхности (процент проявившихся дифференцировок)

Стадии исследования	Круги R = 1 и 4 см	Круги R = 1 и 2.5 см	Круги R = 1 и 1.5 см	Круги R = 1 и 1.2 см	Круги R = 1 и 1.1 см
После первой операции . . . . .	95	85	86	75	56
После второй операции . . . . .	50	51	53	30	Достигнут предел дифференцирования

## 5. Дифференцировка по форме фигур (процент проявившихся дифференцировок)

Стадии исследования	Круг и квадрат	Круг и шестиугольник	Круг и восьмиугольник	Круг и двенадцатиугольник	Круг и двадцатичетырехугольник
После первой операции . . . . .	90	100	80	73	36
После второй операции . . . . .	57.5	85	37	Достигнут предел дифференцирования	

## 6. Переделка сигнального значения раздражителей

Стадии исследования	Общее количество применений переделок	№ применения, на котором упрощалась переделка	Количество проявившихся переделок из общего числа проб	
			в абсолютных числах	в %
После первой операции . . . . .	80	37	54	67.5
После второй операции . . . . .	80	Не выработалось	11	13.8

шегося в наших опытах, необходимы дальнейшие специальные исследования. Однако уже имеющийся материал показывает, что при рассмотрении вопроса о механизмах компенсации зрительного анализа после повреждения коры у молодых животных следует считаться с фактом анатомического восстановления удаленного коркового конца анализатора.

Естественно, возник вопрос, за счет каких нервных элементов происходила компенсация зрительных функций, т. е. за счет оставшихся рассеянных элементов зрительного анализатора или за счет мозговой ткани, анатомически восполнившей дефект. Для выяснения этого вопроса у группы молодых оперированных животных после окончания всех серий опытов были вторично (через 5 месяцев и через 1 год после первой операции) удалены восстановившиеся затылочные доли и вновь проведены все опыты с испытанием положительных условных рефлексов, дифференцировок и переделок.

Оказалось, что повторная операция практически не нарушает простых форм условнорефлекторной деятельности. Сохранились все ранее образованные зрительные положительные условные рефлексy. Это дает возможность предполагать, что компенсация простых зрительных функций (образование положительных условных рефлексов) может происходить за счет рассеянных элементов зрительного анализатора, сохранившихся как после первой, так и после второй операции.

Способность же к более тонкому зрительному анализу оказалась после второй операции резко нарушенной, если судить по состоянию дифференцировочного торможения. Уже в отношении такой сложной дифференцировки, как различение местоположения условных раздражителей, ясно выступили последствия повторной операции. Эту дифференцировку пришлось выработать заново, причем для этого потребовалось больше применений положительных и отрицательных условных раздражителей, чем для получения этой же дифференцировки после первой операции, прочность же ее оказалась меньшей.

Однако надо отметить, что в данном случае дифференцировка хотя и с трудом, но все же выработалась, тогда как у первично оперированных взрослых животных она совсем не образовалась. Это дает основание думать, что в раннем возрасте рассеянные элементы зрительного анализатора после первой операции становятся более пластичными и легче поддаются

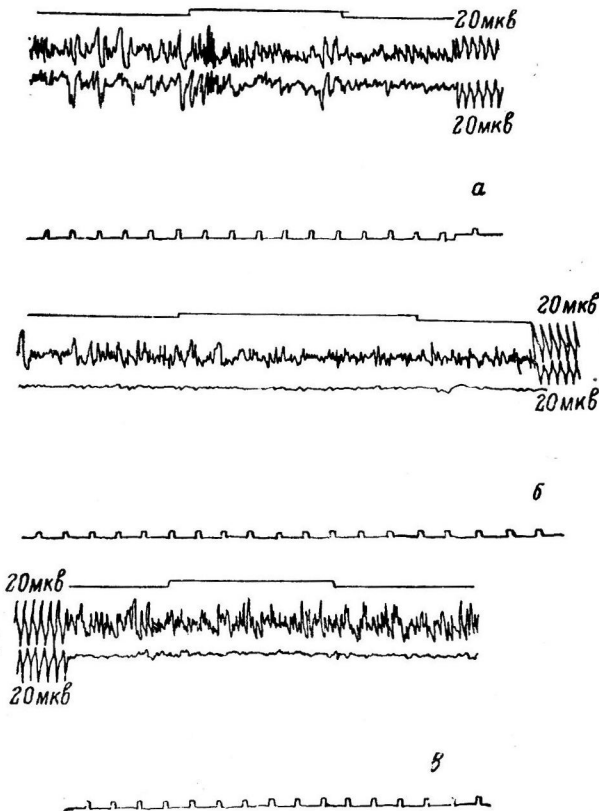


Рис. 2. Динамика изменений электрической активности больших полушарий мозга у котенка № 19 после односторонней декортикации.

а — до операции; б — в день операции; в — на следующий день после операции. Сверху вниз: отметка раздражения, левое (интактное) и правое (декортицированное) полушарие; биполярное отведение из лобных отделов.

Отметка времени (в сек.).

Следует, однако, отметить, что зрительный анализ повторно оперированных животных со временем улучшается. При исследовании условнорефлекторной деятельности этих животных, проведенном через 27 дней после окончания всего цикла опытов (187—225-й дни после повторной операции), было обнаружено некоторое повышение предела дифференцирования яркости освещения и стабилизация показателей тонкости зрительного дифференцирования через 384—440 дней после повторной операции.

Таким образом, нарушения зрительного анализа после повторной операции оказались значительно более глубокими, чем после первой, производившейся в раннем возрасте. Вместе с тем эти нарушения были менее интенсивными, чем после первой операции у взрослых животных. Отсюда можно заключить, что в первом случае более простые зрительные функции компенсируются преимущественно за счет рассеянных элементов

дальнейшей тренировке, чем после такой же операции у взрослых животных.

Еще более наглядно выступили нарушения зрительного анализа после повторной операции в опытах с дифференцированием световых раздражителей по яркости освещения, по величине и форме освещенных фигур. Наблюдалось резкое снижение предела дифференцирования и прочности выработанных дифференцировок. Наиболее тонкие дифференцировки страдали в значительной степени и восстанавливались слабо, в отличие от практически полного восстановления способности к тонкому различению форм фигур у первично оперированных котят и щенят.

В опытах с переделками сигнального значения раздражителей обнаружилось резкое уменьшение подвижности процессов коркового зрительного анализа после повторной операции.

При этом переделка оказалась невозможной, несмотря на значительное количество ее испытаний.

Результаты исследований представлены в таблице.

зрительного анализатора, а более сложные виды анализа — за счет анатомически восстановившихся затылочных долей. Поэтому после повторной операции выпадают наиболее сложные функции, связанные с деятельностью удаленных частей полушарий. Следует также отметить, что у животных, оперированных в раннем возрасте, оставшиеся рассеянные элементы становятся более тренируемыми и поэтому с течением времени после второй операции наблюдается некоторое повышение анализаторных функций.

У отдельной группы животных (13 котят, 6 щенят и 2 взрослые кошки) исследовали восстановление ЭЭГ после односторонней частичной декортикации. ЭЭГ у части животных записывали с помощью вкальзываемых в кость при каждом опыте игольчатых электродов, у другой части — при помощи хронически вживленных корковых электродов. Запись вели на четырехканальном катодном осциллографе. Использовали лобнозатылочное, лобное и затылочное отведения от симметричных точек обоих полушарий мозга — на стороне удаления и на интактной. ЭЭГ записывали до операции, в день операции и после операции в течение 1—2 недель ежедневно или через день, а затем 1—2 раза в неделю на протяжении нескольких месяцев.

В первые дни после операции как у молодых, так и у взрослых животных электрическая активность на стороне удаления отсутствует или составляет в среднем 3—4 колебания в 1 сек. с резко сниженной амплитудой (5—8 мкв), в то время как на интактной стороне сохраняется обычная электрическая активность с частотой 8—9 колебаний в 1 сек. и амплитудой 10—20 мкв (рис. 2). Действие раздражителей (сирена, свет, кожно-проприоцептивные раздражители) не вызывает депрессии основной электрической активности иногда только на оперированной стороне, а чаще — и на интактной. Реакция депрессии при действии раздражителя появляется в среднем через 5—8 дней на оперированной и через 2—5 дней на интактной стороне.

Несколько позднее (через 7—10 дней) происходит некоторая стабилизация ритмов и увеличение амплитуды на оперированной стороне (в среднем 5—6 колебаний в 1 сек. с амплитудой 8—12 мкв). После удаления одного полушария полной нормализации ЭЭГ ни у молодых, ни у взрослых животных не наблюдается. Вместе с тем эти опыты свидетельствуют о необходимости чрезвычайной осторожности в использовании электроэнцефалографического метода для оценки функционального и анатомического восстановления мозга, ибо появление реакции депрессии как у молодых, так и у взрослых животных в ряде случаев наблюдалось даже спустя несколько

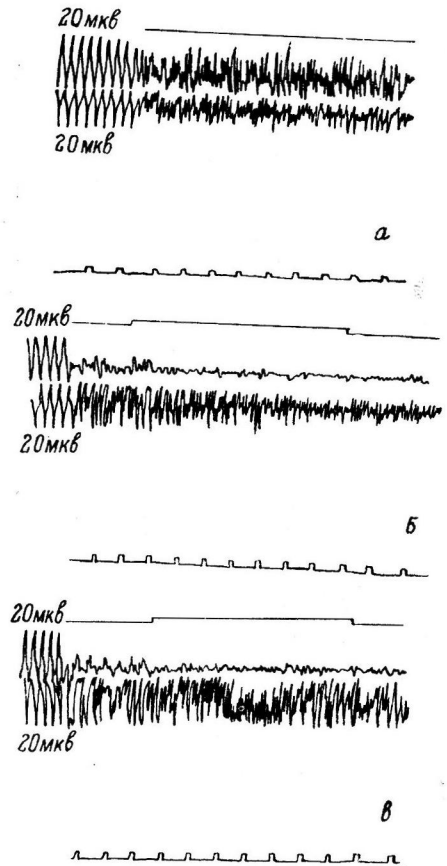


Рис. 3. Динамика изменений ЭЭГ котенка № 18 после односторонней декортикации.

а — до операции; б — в день операции; в — на 17-й день после операции. *Сверху вниз*: левое (декортицированное) и правое (интактное) полушария.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

часов после операции, т. е. в то время, когда еще об анатомическом восстановлении говорить не приходится (рис. 3). Это, возможно, связано с физическим проведением потенциалов от сохранившихся частей мозга. Так, у 1 животного основные ритмы и реакция депрессии регистрировались также и в том случае, когда в дефекте мозга под вживленными электродами был оставлен марлевый тампон. Несмотря на то, что у молодых животных за время опытов произошло функциональное и анатомическое восстановление мозга, а у взрослых этого не наблюдалось, их ЭЭГ принципиально не отличались; в том и в другом случае имело место некоторое снижение частоты по сравнению с нормой, что, возможно, связано с действием рубца.

## ВЫВОДЫ

1. После экстирпации ядра коркового конца зрительного анализатора у молодых животных со временем происходит практически полное восстановление и даже сверхкомпенсация зрительных функций. Наряду с этим наблюдается анатомическое восстановление удаленных затылочных долей больших полушарий.

2. Аналогичные опыты, поставленные на взрослых животных, показали отсутствие такого далеко идущего функционального и анатомического восстановления.

3. После повторного удаления анатомически восстановившихся затылочных долей наступает значительно большее нарушение зрительного анализа, чем после первой операции у данного животного, но меньшее, чем у взрослых, впервые оперированных животных. Это свидетельствует об осуществлении компенсаторной функции как рассеянными элементами зрительного анализатора, так и анатомически восстановившимися затылочными долями.

4. Оценка функционального и анатомического восстановления удаленных частей коры больших полушарий по электроэнцефалографическим показателям затрудняется тем, что в области удаления могут регистрироваться потенциалы, проведенные от функционирующих частей мозга.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерева Н. П., 16-е совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и реф., М.—Л., 1953.
- Гончарова В. К., XII конфер. фил. Юга РСФСР, Тез. докл., 65, Воронеж, 1958.
- Дзидзишвили Н., Н. II Закавказск. съезд физиолог., биохим. и фармаколог., Тез. докл., Тбилиси, 1956; IX съезд Всесоюзн. общ. физиолог., биохим. и фармаколог., Тез. докл., 1, 184, Москва—Минск, 1959.
- Кацнельсон Э. С., ДАН СССР, 76, № 6, 889, 1951.
- Коган А. Б. и Т. В. Иванникова, Бюлл. экспер. биолог. и мед., в. 3, 6, 1955.
- Колосов Н. Г., Тр. V съезда анатом., гистол. и эмбриолог., 615, 1951.
- Корнянский Г. П. В сб.: К физиологическому обоснованию нейрохирургических операций, Медгиз, 141, М., 1954.
- Кудрин А. Н. Условные рефлексы у собак при удалении задних половин больших полушарий. Дисс. СПб., 1910.
- Левинсон Л. Б. и М. И. Лейкина, ДАН СССР, 84, № 1, 151, 1952.
- Павлов И. П. (1927). Собр. соч., 4, Изд. АН СССР, 1951.
- Пасько С. Г., ДАН СССР, 91, № 5, 1211, 1953.
- Полежаев Л. В., А. И. Матвеева и Н. А. Захарова, ДАН СССР, 113, № 2, 472, 1957.
- Ржевцкая О. П., ДАН СССР, 87, № 3, 483, 1952.
- Тарабрина М. Сб. научн. раб. студ. РГУ, в. 1, 90, Ростов-на-Дону, 1949.
- Торопов Н. К. Условные рефлексы с глаза при удалении затылочных долей больших полушарий у собак. Дисс. СПб., 1908.

Троицкий В. В. и М. В. Руденская, ДАН СССР, 71, № 1, № 57, 1950.  
Хохлова В. В. Опухоли больших полушарий мозга у детей. Дисс. Л., 1955.  
Windle W. F. a. W. Chambers. Journ. Comp. Neurol., 93, 2, 1950.

Поступило 17 X 1959

---

ON THE CORTICAL COMPENSATION OF FUNCTIONS OF THE VISUAL  
ANALYSER

By *T. V. Ivannikova*

From the Chair of man and animal physiology, State University, Rostov-on-Don

---



## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ХРОМАТИЧЕСКОГО ЗРЕНИЯ ПРИ УТОМЛЕНИИ

*Ы. Томинг-Рейнтам*

Врачебно-санитарная служба Эстонской железной дороги, Таллин

Многими исследователями (Гельмгольц, Нагель, Энгелькинг и др.) было отмечено, что при более или менее длительной фиксации разных цветов наступает снижение цветоразличительной способности. Изучая это явление, Е. Б. Рабкин (1948) ввел понятие о функциональной устойчивости цветоразличения.

При непрерывном действии цветовых раздражителей на глаз фаза четкого цветоразличения сменяется фазой изменения цветности или, по Рабкину, фазой «подравнивания, сливания» цветов. О степени функциональной устойчивости цветоразличения Е. Б. Рабкин предложил судить по длительности первой фазы, т. е. времени от начала наблюдения до фазы слияния цветов, и назвал этот промежуток временным порогом нарушения цветоразличения. Этот порог может быть использован как показатель цветоразличительной способности организма. Далее Е. Б. Рабкин установил, что утомление цветового восприятия при более или менее длительной экспозиции цветных полей наступает у всех людей и, следовательно, является физиологическим явлением.

Е. Г. Соколова (1956) разделила людей по степени функциональной устойчивости цветоразличения на 3 группы: с высокой, средней и низкой степенью. Она установила, что предварительная световая адаптация (яркость поля около 400 асб) повышает уровень устойчивости цветоразличения по всем наблюдаемым цветам. Темновая адаптация повышает уровень функциональной устойчивости при наблюдении красно-желтого уравнения и резко снижает его при фиксации зелено-желтого.

Работы С. В. Кравкова (1941), Е. Б. Рабкина (1956), Е. Г. Соколовой (1956) свидетельствуют о тесной зависимости цветового зрения от состояния нервной системы.

Для работников транспорта (особенно машинистов) весьма важно во время тумана, снегопадов и в дождь, а также на участках автоблокировки (где одновременно видно несколько сигналов) сохранять высокую устойчивость хроматического зрения. Поэтому нами была в 1959 г. поставлена задача исследовать состояние устойчивости хроматического зрения у машинистов и их помощников на протяжении всего рабочего дня, продолжительность которого в отдельных случаях достигала 12 часов и более.

### МЕТОДИКА

Функциональная устойчивость хроматического зрения определялась по методике Е. Б. Рабкина (1956) по временному порогу нарушения цветоразличения. Исследования проводились в специально оборудованном санитарном вагоне при помощи спектрального аномалоскопа Рабкина (модель АСР). Непосредственно перед определением порогов нарушения цветоразличения испытуемый адаптировался в течение 5—6 мин. к экрану (размером 1×1 м), освещенному лампами типа накаливания при яркости экрана на 15 лк и угловом размере около 30°.

После предварительной адаптации в течение 5 мин. испытуемому экспонировали желто-красное уравнение под угловым размером цветового поля 2°.

При относительно подравненной яркости цветowych полей сравнения длина волн в поле излучения соответствовала примерно для желтого 580 и для красного 624 мкм. Для уточнения измерения временного порога нарушения цветоразличения уравнение



экспонировали два раза с 2—3-минутным интервалом. В результатах приводятся арифметическое среднее этих двух определений.

Исследованию подвергались как дневные, так и ночные смены паровозных бригад. Первая серия исследований проведена на машинистах и их помощниках в паровозных бригадах сборных поездов (паровозы на нефтяном отоплении, типа ТЭ) на дистанции пути 219 км. Испытуемые исследовались непосредственно до поездки (исходный уровень степени функциональной устойчивости цветоразличения) и в пути следования. на тех станциях, где для исследуемых оставалось достаточно свободного времени. После работы исследования проводились непосредственно по окончании поездки, как правило, после сдачи паровоза.

Вторая серия исследований проведена на рабочих локомотивных бригад до поездки и по возвращению из поездки на дистанции в 219 км и в 175 км.

В этой серии во время исследования функциональной устойчивости цветоразличения записывалась на кимографе пневмограмма.

При изменении цветности испытуемый стучал ногой об пол, что давало нам возможность исключить при регистрации дыхания какие-либо разговоры. Степень функциональной устойчивости цветоразличения регистрировалась как на ленте кимографа электромагнитными отметчиками времени, так и секундомером. Отмечалась также и динамометрия обеих рук.

Всего исследовалось 40 человек в возрасте от 23 до 33 лет. Из них 34 человека из паровозных бригад (17 машинистов и 17 помощников) и 6 машинистов дизеля. Все исследуемые машинисты и помощники, результаты обследования которых приводятся в групповых обобщениях, были практически здоровые и нормальные трихроматы с остротой зрения глаз 1.0.

У машинистов паровозных бригад и их помощников проведено 128 определений, а у машинистов дизеля 11 определений степени функциональной устойчивости. 80 определений временного порога цветонарушения сопровождалось пневмографией. Динамометрия рук проводилась 120 раз.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У машинистов и помощников основной группы функциональная устойчивость цветоразличения при экспонировании желто-красного уравнения до работы равнялась в среднем  $109 \text{ сек.} \pm 8^1$  со стандартным отклонением  $\pm 53$ , а после работы в среднем  $69 \pm 7$  со стандартным отклонением  $\pm 45 \text{ сек.}$  (табл. 1).

Наименьший показатель цветовой устойчивости, отмеченный нами до работы, равнялся 29, а наивысший — 270 сек. В табл. 2 приводятся индивидуальные изменения степени функциональной устойчивости цветоразличения в процентах от исходного. При сравнении индивидуальных изменений видно, что они значительно различаются и колеблются от 19 до 74%. В среднем у машинистов после поездки степень функциональной устойчивости оказывалась на  $36 \pm 6\%$  ниже исходного. У помощников понижение в степени функциональной устойчивости после поездки составляло  $41 \pm 5\%$ .

Таким образом, по сравнению с машинистами у помощников утомление зрительного анализатора после поездки было несколько большим, но статистически эта разница несущественна.

По рабочему времени в течение суток мы разделили паровозные бригады на дневные и ночные группы. В дневную группу были включены все бригады, которые начали работать после 5.00 часов и в ночную группу — работавших с 17 часов (продолжительность рабочего времени обычно не менее 12 часов).

Во время дневных поездок снижение устойчивости хроматического зрения было несколько больше, чем ночью: днем у машинистов  $-40 \pm 10\%$  и у помощников  $-44 \pm 10\%$ , а ночью у машинистов  $-33 \pm 7\%$  и у помощников  $-40 \pm 6\%$ .

В серии экспериментов, где вагон-лаборатория был прицеплен к поезду и исследования происходили в пути, удалось выяснить, что на общем

<sup>1</sup> Вместе с арифметическим средним приводится его ошибка (так называемая поправка к среднему).

Таблица 1

Степень функциональной устойчивости цветоразличения до и после поездки

Профессиональные группы	До работы				После работы				Разница (в сек.)	
	количество определений	функциональная устойчивость цветоразличения (в сек.)			количество определений	функциональная устойчивость цветоразличения (в сек.)				
		средняя арифметическая	средняя ошибка	стандартное отклонение		средняя арифметическая	средняя ошибка	стандартное отклонение	средняя	средняя ошибка
Машинисты . . . . .	22	100	±9	±41	22	62	±7	±32	-38	±11
Помощники . . . . .	21	119	±13	±62	22	76	±11	±54	-43	±17
Всего . . . . .	43	109	±8	±53	44	69	±7	±45	-40	±14

Таблица 2

Изменения в степени функциональной устойчивости цветоразличения после поездки

(в % к исходным данным)

испытываемые	Машинисты		Помощники		
	дневные поездки	ночные поездки	испытываемые	дневные поездки	ночные поездки
Э-К . . . . .	-18	-37	Д-С . . . . .	-43	-
Э-К . . . . .	-	-30	К-О . . . . .	-73	-
Н-й . . . . .	-59	-	Р-в . . . . .	-65	-65
Л-в . . . . .	-65	-31	Л-д . . . . .	-34	-
Г-н . . . . .	+2	+7	Д-н . . . . .	-69	-23
Г-н . . . . .	-18	-47	Ш-с . . . . .	-28	-7
Я-п . . . . .	-73	-47	Ш-с . . . . .	-	-47
И-в . . . . .	-50	-	Ч-л . . . . .	+6	-
К-а . . . . .	-	-43	Г-с . . . . .	-	-76
Х-в . . . . .	-	-66	Т-в . . . . .	-	-26
В-я . . . . .	-	-17	П-в . . . . .	-	-46
Р-а . . . . .	-	0	П-в . . . . .	-	-45
К-с . . . . .	-	-74	Л-а . . . . .	-	-59
П-н . . . . .	-	-54	П-в . . . . .	-	-2
Т-к . . . . .	-	-46	А-н . . . . .	-	-37
А-в . . . . .	-	+19	М-в . . . . .	-	-39
			К-н . . . . .	-	-49
Среднее . . . . .	-40 ± 10	-33 ± 7	Среднее . . . . .	-44 ± 10	-40 ± 6
Среднее для дневных и ночных поездок . . . . .	-36 ± 6			-41 ± 5	

фоне падения степени устойчивости хроматического зрения к концу работы нарушение устойчивости цветоразличения на пути исследования протекает волнообразно (см. рисунок):

Для сравнения с машинистами паровозных бригад мы проверили степень функциональной устойчивости у 6 машинистов дизеля непосредственно после поездки на 187 км. Из семи измерений после поездки средняя арифметическая степень функциональной устойчивости цветоразличения соответствовала  $16 \pm 2$  сек.

Динамометрические исследования до и после поездки показали, что сила рук не уменьшилась, а имело место некоторое повышение (в среднем на 2% по 110 измерениям), преимущественно в активно работающей руке.

При измерении временного порога нарушения цветоразличения с одновременной записью пневмограммы выяснилось, что после работы изменения дыхания были выражены больше.

До работы особых изменений со стороны дыхания во время наблюдения цветового поля у многих испытуемых не отмечалось — только у 28% испытуемых. После работы во время исследования устойчивости ахроматического зрения дыхание не изменялось как по амплитуде, так и по частоте.

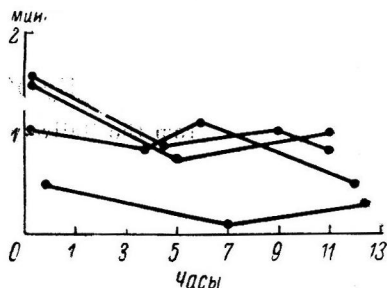
Таким образом, у рабочих паровозных бригад в течение поездки временный порог цветонарушения понижался в среднем примерно на 40%. Разница в уровне функциональной устойчивости до и после работы была статистически весьма существенной ( $P < 0.001$  при  $t = 3.63$  и 85 степенях свободы).

Разница между показателями дневных и ночных бригад, а также между машинистами и помощниками была статистически несущественной.

Предварительные исследования группы машинистов дизеля показали, что средняя степень функциональной устойчивости цветоразличения у них после 4-часовой работы была равна  $16 \pm 2$  сек., что свидетельствовало о большем снижении, чем у рабочих паровозных бригад. Возможно, что при переходе от паровой тяги к тепловозной утомляемость зрительного анализатора у машинистов возрастает. Для разрешения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования.

Измерения функциональной устойчивости цветоразличения сразу по окончании поездки и после сдачи паровоза (т. е. после осмотра, очистки локомотива, на что требуется 1—1.5 часа) показали, что цветоразличение не улучшалось, а продолжало падать.

Показатель временного порога цветонарушения имеет большое значение для характеристики работоспособности членов локомотивных бригад, так как в рабочей обстановке им часто приходится длительно наблюдать цветовые сигналы. Поэтому результаты исследования устойчивости хроматического зрения следует использовать как один из критериев для установления норм рабочей нагрузки.



Степень функциональной устойчивости хроматического зрения у отдельных испытуемых в течение поездки.

По оси абсцисс — время работы (в часах). По оси ординат — временной порог нарушения цветоразличения (в мин.).

## ВЫВОДЫ

1. Изучение степени функциональной устойчивости хроматического зрения позволяет судить о степени утомления зрительного анализатора в процессе труда.

2. При желто-красном уравнении временный порог нарушения цвето-различения у членов бригад паровозов нефтяного отопления после 12-часовой работы падает значительно, в среднем на 40%.

#### ЛИТЕРАТУРА

К р а в к о в С. В., Пробл. физиолог. оптики, 1, 87, 1941.

Р а б к и н Е. Б., Пробл. физиолог. оптики, 6, 325, 1948; Спектральный аномалоскоп проф. Е. Б. Рабкина (модель АСР). Трансжелдориздат, М., 1956.

С о к о л о в а Е. Г. Функциональная устойчивость цветоразличительной способности зрительного анализатора в норме и при некоторых нарушениях деятельности центральной нервной системы и зрительного прибора. Дисс. Л., 1956.

---

## FUNCTIONAL STABILITY OF CHROMATIC VISION IN FATIGUE

By *Y. Toming-Reintam*

From the Railway Medico-Sanitary Service, Tallin

---

## ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ ФОВЕАЛЬНОГО ЗРЕНИЯ

В. Д. Глезер

Лаборатория физиологии зрительного анализатора Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

Предположение о том, что изменения площади, в пределах которой суммируются световые стимулы на сетчатке, обуславливают изменения остроты зрения и световой чувствительности было выдвинуто давно рядом авторов (Lythgoe, 1940; Schönwald, 1941; Davson, 1950; Луизов, 1951; Pirenne a. Denton, 1952; Глезер и Цуккерман, 1957, и др.), но не получило достаточно убедительного экспериментального обоснования.

Зону полной пространственной суммации, получаемую в опытах на человеке, по-видимому, можно сопоставить с рецептивным полем сетчатки, выявляющимся в острых опытах на животных (Самсонова, 1948; Pirenne, 1956). В условиях полной темновой адаптации диаметр этой зоны для палочкового аппарата равен около  $1^\circ$ , для колбочкового (в фовеа) — около  $5'$  (Глезер, 1953а).

При изучении роли пространственного фактора в темновой адаптации человека (Глезер, Мангушев и Атлавин, 1960) удалось показать, что за время палочковой адаптации пространственная суммация действительно меняется очень мало. В то же время при адаптации колбочек способность сетчатки пространственно суммировать световые стимулы претерпевает значительные сдвиги, которые определяются изменениями величины зоны полной пространственной суммации (Глезер, 1959б).

Зона полной пространственной суммации — эффективное рецептивное поле — рассматривается здесь как функциональная единица зрительного анализатора. Она обеспечивает выполнение двух основных функций зрительной системы: обнаружения и различения. Обнаружение связано с формированием (накоплением) сигнала внутри рецептивного поля, различение — с сопоставлением сигналов от различных единиц.

В настоящей работе изучались количественные закономерности функционирования колбочковых фовеальных рецептивных полей в различных режимах работы зрительной системы.

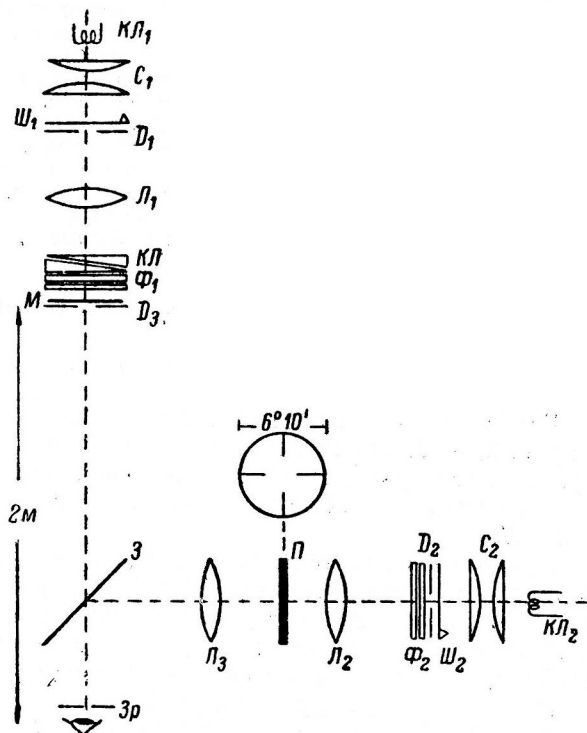


Рис. 1. Схема установки.

Объяснения в тексте.

Следует подчеркнуть, что здесь совершенно не обсуждаются реальные нервные структуры глаза. Являются ли конечным звеном колбочкового рецептивного поля некоторые типы биполяров (Willmer, 1950), ганглиозные клетки или еще более высоко лежащие нейроны? Где происходит сравнение сигналов от соседних рецептивных полей — в сетчатке или выше? Невозможность сейчас ответить на эти вопросы отнюдь не препятствует подходу к зрительной системе как к многоканальной системе связи.

### МЕТОДИКА

**У с т а н о в к а** (рис. 1), Нити кинопроекторных ламп  $KЛ_1$  и  $KЛ_2$  (110 в, 300 вт), контролируемых реостатами, фокусировались конденсаторами  $C_1$  и  $C_2$  на диафрагмах  $D_1$  и  $D_2$ . Последние перекрывались шторками  $Ш_1$  и  $Ш_2$ , установленными на электромагнитных реле. В правой части установки, служившей для создания фона, по ходу лучей за диафрагмой  $D_2$  помещались нейтральные фильтры  $F_2$  и линза  $L_2$ . Лучи фокусировались линзой  $L_3$  после отражения в полупрозрачном зеркале  $Z$  на искусственном зрачке  $Zр$  диаметром 2.5 мм. Наблюдатель видел поверхность  $L_3$ , залитую равномерным светом (вид Максвелла). Глаз наблюдателя аккомодировал на штрихи стеклянной пластинки  $П$ , находившейся на аккомодационном расстоянии в 2 м. Световой поток через искусственный зрачок был измерен фотоэлементом с компенсационным светофильтром (лабораторный люксметр ЛЛЮТа модели ЛЛ 1952 г.) и равнялся без фильтров  $\Phi$  0.016 лм, что давало 3270 лк на зрачке.

Одновременно через полупрозрачное зеркало наблюдатель видел освещенное сзади молочное стекло  $M$ . Яркость на молочном стекле регулировалась нейтральными клиньями и фильтрами. Перед молочным стеклом помещались шторки с диафрагмами  $D$  разной величины (всего 16 отверстий от 0.4 до 25' диаметром), служившие тест-объектами. Они предъявлялись вспышками длительностью 0.115 сек.

Измерение порога производилось методом, предложенным Барлоу (Barlow, 1957). Вспышки шли в ритме 1 в 1 сек. По указаниям наблюдателя устанавливалась такая яркость на молочном стекле, при которой вспыхивающий тест-объект был еле виден в большинстве случаев. Согласно Барлоу, порог при этом соответствует примерно 80% на обычной кривой частоты видения. Исследования были проведены на левых глазах 4 испытуемых с нормальным зрением. Каждая точка на экспериментальных кривых получена усреднением из 5 опытов.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

#### Зона полной суммации и яркость фона

Зависимость зоны полной суммации от яркости фона представлена на рис. 2,  $A, I$ , где по оси абсцисс отложена площадь предъявляемого стимула, по оси ординат — пороговая энергия. Последняя, определялась как произведение полной пороговой яркости  $\Delta B + B_{\phi}$  тест-объекта на его площадь  $S$ .

Принятие в расчет полной яркости, а не инкрементного порога  $\Delta B$ , как это делалось ранее (Blackwell, 1946; Глезер и Цуккерман, 1959а), вытекает из гипотезы о рецептивных полях как функциональных единицах зрительного анализатора: рецептивное поле, являясь интегрирующей ячейкой, накапливает весь световой поток, падающий на его рецепторы.

Зависимость между пороговой яркостью и площадью светового стимула может быть выражена формулой  $BS^n = \text{const}$ , где показатель степени  $n$  выражает суммационную способность сетчатки внутри данной площади  $S$  (Baumgardt, 1949). Зоне полной суммации на рис. 2,  $A$  соответствует горизонтальный ход кривой при нулевом наклоне линии, проведенной через экспериментальные точки,  $n=1$ . При наклоне  $45^\circ$   $n=0$ , что соответствует полному отсутствию суммации. Промежуточные значения  $n$  свидетельствуют о неполной суммации.

Согласно рис. 2,  $A$ , в диапазоне дневного зрения, начиная с яркости фона 0.30 асб, зона полной суммации закономерно уменьшается с увеличением фона. Вне зоны полной суммации после небольшого переходного

Пороговый контраст в зоне полной суммации. Испытуемый В. Г.

$B_{\Phi}$ (асб)	$\lg \sigma$ (мин. <sup>2</sup> )	$\lg (\Delta B + B_{\Phi}) \sigma$ (асб · мин. <sup>2</sup> )	$\lg (\Delta B + B_{\Phi})$ (асб)	$\lg \frac{\Delta B + B_{\Phi}}{B_{\Phi}}$
64.6	1.59	1.76	2.17	0.36
30.9	1.73	1.61	1.88	0.37
11.3	1.96	1.38	1.42	0.37
3.32	0.21	1.09	0.88	0.36
1.2	0.42	0.88	0.46	0.38
0.3	0.70	0.65	1.95	0.47
0.11	1.00	0.57	1.57	0.54
0.04	1.16	0.52	1.36	0.75
0.01	1.16	0.52	1.36	1.36
0	1.16	—	—	—

участка неполной суммации увеличение площади стимула почти не влияет на полную пороговую яркость.

Иная картина наблюдается в диапазоне ночного зрения. Величина зоны полной суммации почти не меняется с увеличением яркости фона.<sup>1</sup> Однако с увеличением площади раздражителя имеет место неполная суммация. Она тем значительнее, чем меньше яркость фона.

Полученные факты поддаются естественному объяснению. В дневных условиях основной функцией сетчатки и особенно ее центральной ямки является различение. Поэтому каждое поле функционирует более или менее изолированно.

В сумерках главное значение приобретает вынужденным образом обнаружение слабо освещенных объектов.<sup>2</sup> При этом основное значение приобретают периферические палочковые поля, высокочувствительные за счет большой площади суммации (Глезер и Цуккерман, 1957). Но и в фовеа, как мы видим, имеет место увеличение световой чувствительности, связанное с расширением зоны неполной суммации. Вопрос этот сложен и представляет большой интерес. Он будет рассмотрен в другом месте.

О зависимости между пороговой энергией, падающей в пределах рецептивного поля, и его площадью

При исследовании роли пространственного фактора в темновой адаптации фовеальных колбочек было установлено, что произведение пороговой энергии светового потока, падающего в пределах зоны полной суммации, на площадь этой зоны является константой (Глезер, 1959б)

$$BS\sigma = \text{const}, \quad (1)$$

где  $\sigma$  — площадь зоны полной суммации.

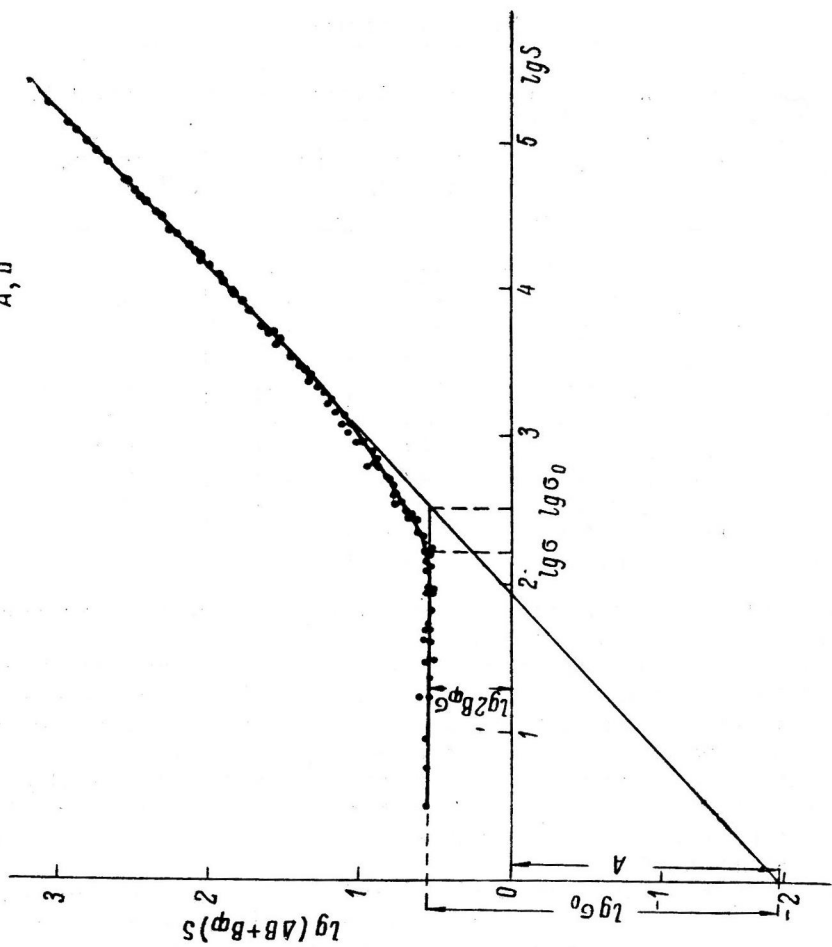
Анализ рис. 2, А, I позволяет распространить эту закономерность на рассматриваемый здесь случай.

<sup>1</sup> У части испытуемых наблюдалось некоторое нарушение закона полной суммации в рецептивном поле в районе ночного зрения (рис. 2, А, I). Это можно объяснить тем, что действительное значение члена  $B_{\Phi}$  в  $(\Delta B + B_{\Phi}) S$  больше учтывавшегося нами, так как в условиях ночного зрения собственный свет сетчатки уже сравним с фоновой освещенностью (см. ниже).

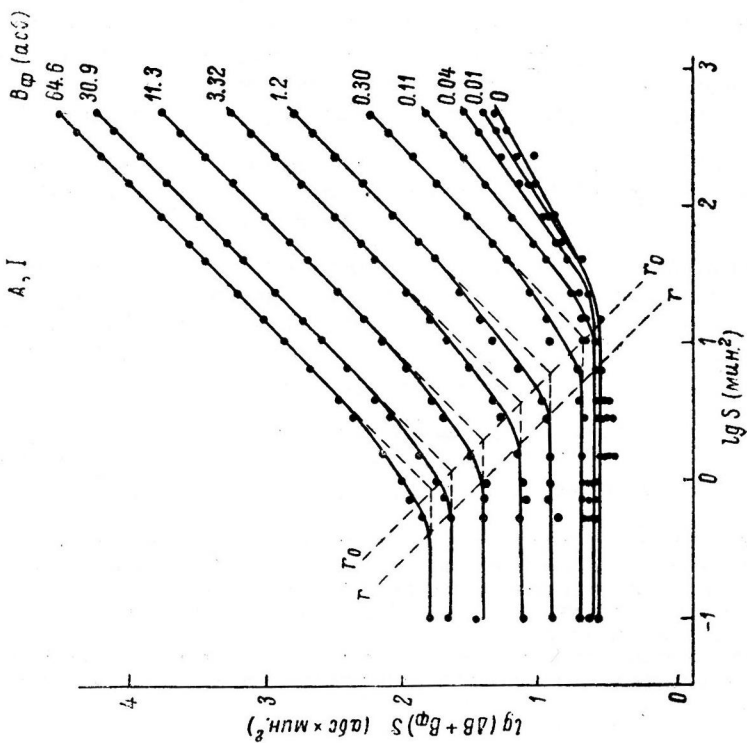
<sup>2</sup> Разумеется, функции обнаружения и различения в зрительной системе неотделимы друг от друга, но в разных условиях наблюдается превалирование той или другой из них.



A, II



A, I







Прямая  $rr$ , проведенная через границы зон полной суммации, имеет наклон  $135^\circ$  (у одного испытуемого наклон равнялся  $131^\circ$ ). Таким образом, в районе дневного зрения

$$(\Delta B + B_\phi)S\sigma = \text{const.} \quad (2)$$

Эта закономерность соблюдается у всех испытуемых, начиная с яркости фона 0.30 асб, что соответствует переходу к дневному зрению. Верхний ее предел несколько варьирует у разных испытуемых. У 2 испытуемых она соблюдалась, пока диаметр зоны полной суммации не уменьшался до  $40''$ , т. е. пока эффективное рецептивное поле не сужалось до одной колбочки. У 2 других испытуемых нарушение зависимости, проявившееся в увеличении произведения (2), наступало несколько ранее. Это нарушение можно связать с вступлением в действие фотохимических факторов адаптации. Однако следует иметь в виду и другую возможность — уменьшение критической длительности временного накопления. Вопрос этот подлежит специальному экспериментальному рассмотрению.

### Рецептивное поле как идеальная накопительная ячейка

Рассмотрим зависимость  $\Delta B + B_\phi$  от  $B_\phi$  при фиксированной площади тест-объекта (рис. 2,  $B$ ). Проведем 2 разграничительные линии. Одна, вертикальная линия  $vv$ , разделяет скотопическую (слева) и фотопическую области. Другая, линия  $rr$ , проведена через точки, соответствующие величинам зоны полной суммации при данном  $B_\phi$ . Таким образом, все, что лежит выше  $rr$  относится к случаю, когда стимул не выходит за пределы рецептивного поля ( $S \leq \sigma$ ).

Рассмотрим сперва район дневного зрения (справа от  $vv$ ).

Согласно современным представлениям (Rose, 1942, 1948), величина зрительного порога определяется квантовыми флуктуациями действующего светового потока.<sup>1</sup> Яркость  $\Delta B + B_\phi$  различима на фоне  $B_\phi$  в том случае, если разностный порог  $\Delta B$  превышает флуктуации фона (рис. 3,  $A, I$ ). В терминах теории информации это означает, что сигнал, каковым является  $\Delta B$ , выделяется из шумов. Так как флуктуации фона связаны с изменениями фона по закону корня квадратного, то

$$\Delta B \sim B_\phi^{\frac{1}{2}}. \quad (3)$$

Попытка рассматривать зрительную систему в целом как идеальное устройство, где обнаружение лимитировано лишь статистическими флуктуациями квантового потока, делалась рядом авторов с различной степенью приближения (Rose, 1948; Луизов, 1951, 1957). Однако при экспериментальной проверке Агиляр и Стайлс (Aguilar a. Stiles, 1954) сомневаются в том, что флуктуационная теория может принести пользу для рассмотрения явлений в реальной зрительной системе, а Барлоу (Barlow, 1957) считает, что рассматриваемая теория применима лишь в районе малых интенсивностей фона.

Эффективность выделения полезного сигнала из шума может быть повышена с помощью накопительного процесса, при котором сигнал растет быстрее шума. Хорошим примером такого накопления может служить полная пространственная суммация в рецептивном поле. Повышение чув-

<sup>1</sup> Как сообщает А. В. Луизов (1951), идея расчета зрительных функций на основании анализа квантовых флуктуаций была независимо выдвинута А. А. Лебедевым в 1943 г., но публикация была значительно позднее.

ствительности с увеличением поля в ходе темновой адаптации связано с этим процессом.

Естественно рассматривать как идеальную накопительную ячейку не зрительную систему в целом, а эффективное рецептивное поле, эквивалентом которого в наших опытах является зона полной суммации. В связи с этим следует напомнить данные Барлоу (Barlow, 1958) о большем приближении к флуктуационному закону (3) с уменьшением площади и длительности светового стимула.

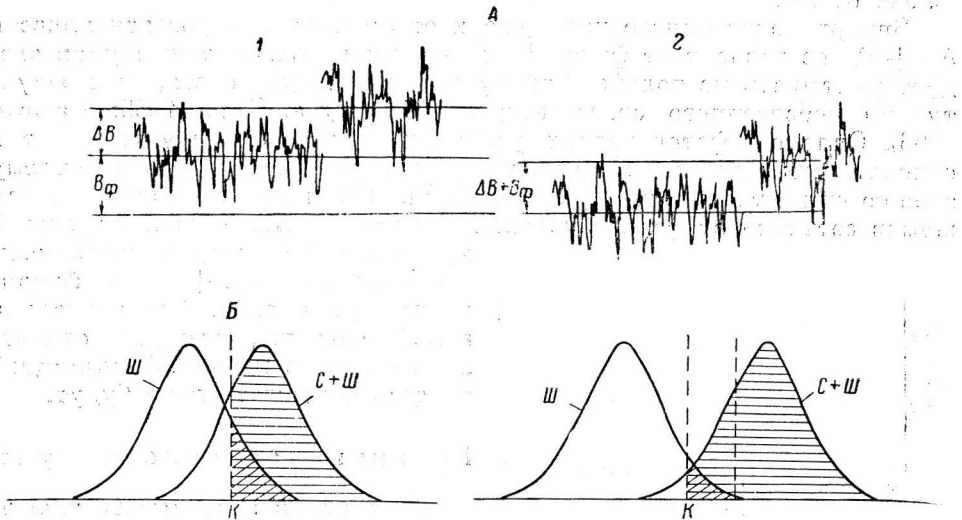


Рис. 3. Выделение сигнала из шума. Схема.

А — объяснения в тексте; Б — увеличение расстояния между кривыми распределения шума (Ш) и сигнала + шум (С + Ш) позволяет, согласно статистической теории обнаружения сигналов; сдвиг критерия К в точку, дающую более оптимальное соотношение вероятностей сигнала + шума (горизонтальная штриховка) и шума (косая штриховка).

После этих вводных замечаний рассмотрим правую половину графика на рис. 2, Б. Если отвлечься от переходных областей (см. рис. 2, А), то видно, что выше линии  $rr$  кривые идут с наклоном 0.5, ниже — наклон равен 1. Таким образом, искомая нами зависимость оправдывается, но не для формулы (3), а в виде

$$\Delta B + B_{\phi} \sim B_{\phi}^{\frac{1}{2}}. \quad (4)$$

Такой результат может быть получен только в том случае, если при выделении сигнала из шума в расчет принимаются лишь флуктуации фона и не учитывается его постоянная составляющая (рис. 3, А, 2).

Подобная гипотеза не является совершенно неожиданной. Можно думать, что адаптация в рецептивном поле, выражающаяся в on и off-эффектах ганглиозной клетки, связана с передачей значений лишь с тех рецептивных полей, где эти значения являются новыми — вывод, вытекающий из наличия процессов декорреляции в нервной системе (Глезер и Цуккерман, 1957). В обсуждаемых опытах при каждой вспышке сравнивались новые значения  $\Delta B + B_{\phi}$  с неизменяющимся фоном.

Следует подчеркнуть, что переход от зависимости (3) к (4) чрезвычайно выгоден. Во-первых, при этом происходит уменьшение порога  $\Delta B$ , так как с размахом флуктуаций теперь соотносится не  $\Delta B$ , а  $\Delta B + B_{\phi}$  (рис. 3, А, 2). Во-вторых, он позволяет сдвиг критерия К в более оптимальную точку, как это следует из статистической модели обнаружения сигналов Таннера и Светса (Tanner a. Swets, 1954).

Если изображение светового стимула выходит за пределы рецептивного поля (ниже пунктира  $rr$ ), то

$$\Delta B + B_{\phi} \sim B_{\phi}, \quad (5)$$

что переписывается в виде обычного закона Вебера—Фехнера

$$\Delta B \sim B_{\phi}. \quad (6)$$

Нам осталось рассмотреть соотношения в районе ночного зрения (слева от  $vv$ ).

Внутри рецептивного поля (вверх от  $rr$ ) полная пороговая яркость  $\Delta B + B_{\phi}$  не зависит от фона. При выделении сигнала из шумов следует учитывать не только флуктуации падающего света, но и флуктуации собственного света сетчатки (Gregory a. Sane, 1955; Barlow, 1956). Однако в фотопических условиях собственные шумы сетчатки относительно малы и могут не учитываться. При переходе к ночному зрению они становятся определяющими. Независимость собственных шумов сетчатки от фона обуславливает постоянство полной пороговой яркости внутри рецептивного поля.

Изменения  $\Delta B + B_{\phi}$  с фоном, когда свет перекрывает несколько полей, связаны, как уже отмечалось выше, с неполной суммацией и здесь обсуждаться не будут.

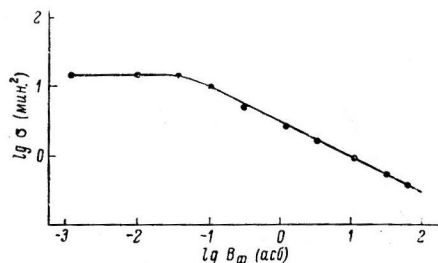


Рис. 4. Зависимость величины рецептивного поля от яркости фона. Испытуемый В. Г.

Объяснения в тексте.

#### Рецептивное поле и шумы

Рассмотрим зависимость площади рецептивного поля  $\sigma$  от  $B_{\phi}$ . Согласно рис. 4, в районе дневного зрения

$$B_{\phi}^{\frac{1}{2}} \sim \frac{1}{\sigma}. \quad (7)$$

Это соотношение устанавливает зависимость между шумами и размером рецептивного поля. Таким образом, следует учитывать шумы, связанные с размером рецептивного поля, т. е. с числом рецепторов, конвергирующих в данный момент на клетку общего конечного пути. Эти шумы поэтому могут быть названы нервными шумами.

#### Рецептивное поле и пороговый контраст

Рассмотрим пороговый контраст  $\frac{\Delta B}{B_{\phi}}$  при площади светового стимула, соответствующей величине рецептивного поля.

Из формулы (2) и простых геометрических соотношений на рис. 2 вытекает

$$\frac{1}{2} [\lg (\Delta B_1 + B_1) - \lg (\Delta B_2 + B_2)] = \frac{1}{2} \lg \frac{B_1}{B_2},$$

где индексы 1 и 2 соответствуют двум любым уровням фона  $B_{\phi}$  в пределах действия закономерности (2).

Отсюда

$$\frac{\Delta B_1 + B_1}{B_1} = \frac{\Delta B_2 + B_2}{B_2}.$$

Следовательно,

$$\frac{\Delta B_1}{B_1} = \frac{\Delta B_2}{B_2} = \text{const.} \quad (8)$$

Таким образом, пороговый контраст в рецептивном поле является константой. Согласно последней графе таблицы,

$$\frac{\Delta B + B_{\Phi}}{B_{\Phi}} \cong 2. \quad (9)$$

Следовательно,

$$\frac{\Delta B}{B_{\Phi}} = 1. \quad (10)$$

Таким образом, независимо от величины рецептивного поля пороговый контраст в нем всегда постоянен и равен 1. Этот вывод подтверждают графики (рис. 2, B).

С уменьшением яркости фона и особенно в районе ночного зрения наблюдается систематически возрастающее отклонение от только что описанной зависимости (10). Его можно объяснить увеличением относительной роли краевой зоны неполной суммации рецептивного поля в формировании порогового сигнала при малых яркостях фона (см. выше).

Отношение сигнала к шуму и рецептивное поле

Формула (4), выражающая зависимость порога в рецептивном поле от флуктуаций фона, справедлива для фиксированной величины тест-объекта. Рассмотрим, какие соотношения должны существовать в реальных условиях работы зрительной системы, когда соотносятся сигналы от рецептивных полей разной величины. Поэтому при рассмотрении формирования сигнала в рецептивном поле следует учитывать изменения площади последнего.

Реальным раздражителем рецептивного поля является, как показано выше, не освещенность на сетчатке, а световой поток. Поэтому для рецептивного поля (4) можно переписать в виде

$$(\Delta B + B_{\Phi}) \sigma \sim B_{\Phi}^{\frac{1}{2}} \quad (11)$$

или

$$\frac{\Delta B + B_{\Phi}}{B_{\Phi}^{\frac{1}{2}}} \cdot \sigma = \text{const.} \quad (11 \text{ a})$$

Это выражение идентично (4), так как в том и другом случае рассматриваются в конечном итоге флуктуации квантового потока. Но (4) определяет зависимость при постоянной площади тест-объекта,<sup>1</sup> а в (11a) учтены изменения рецептивного поля.

Как обсуждалось выше, изменение площади эффективного рецептивного поля является дополнительным источником шума. Подставляя (7) в (11a), получаем

$$\frac{\Delta B + B_{\Phi}}{B_{\Phi}^{\frac{1}{2}} B_{\Phi}^{\frac{1}{2}}} = \text{const.} = \frac{\Delta B + B_{\Phi}}{B_{\Phi}} \quad (12)$$

Физический смысл полученной зависимости в том, что при нормировании по площади меняющегося рецептивного поля, помимо квантовых флуктуационных шумов, необходимо учитывать еще нервные шумы, связанные с изменением числа рецепторов, активно конвергирующих на выходную нервную клетку.

Полученные данные полностью согласуются со сделанным ранее выводом о том, что средняя мощность шума в зрительной системе, в которую входят как собственные шумы системы, так и шумы, связанные с флуктуа-

<sup>1</sup> При этом соблюдается условие, что световой стимул не выходит за пределы минимального из рецептивных полей.

циями светового стимула, находится в линейной зависимости от освещенности фона (Глезер и Цуккерман, 1959, стр. 55). Таким образом, переход от флуктуационного закона к закону Вебера—Фехнера обусловлен нервными шумами.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучалась функциональная структура фовеальной части зрительной системы. Основной функциональной единицей в ней является зона полной суммации, которую, по-видимому, можно отождествить с колбочковым рецептивным полем.

Функциональные единицы фовеального зрения обладают рядом интегральных свойств.

Величина зоны полной суммации определяется только освещенностью данного участка сетчатки. Иными словами, эффективная величина рецептивного поля, т. е. количество фоторецепторов  $m$ , активно сходящихся к одной выходной клетке и могущих суммировать возбуждения от падающих квантов света, определяется только числом квантов  $N$ , падающих в пределах площади суммации ( $m^a N = \text{const}$ , где  $a \approx 1$ ). Эта закономерность является эмпирической и не претендует на какое-либо теоретическое значение. Она справедлива в области умеренных фотопических яркостей (0.1—100 асб). У части испытуемых диапазон ее применимости еще более ограничен. Нарушение ее связано с сужением рецептивного поля до одной колбочки. Можно думать также, что при больших яркостях вступают в действие фотохимические факторы адаптации и изменения временного накопления, которые не учитывались в этих опытах.

Для того чтобы данное рецептивное поле было порогово выделено из окружения, необходимо, чтобы число активных рецепторов в нем было вдвое меньше, чем в соседнем поле, на которое попадает фоновый поток света. При этом число квантов света, падающих в пределах эффективного рецептивного поля (зоны полной суммации), должно быть вдвое больше числа квантов в фоновых полях.

Если рассматривать работу зрительного анализатора в целом (по типу «черного ящика»), независимо от механизмов в отдельных звеньях, то обнаружение объекта на фоне может быть описано дифференциальным порогом. Полученные данные свидетельствуют, что независимо от величины рецептивного поля дифференциальный порог в нем всегда постоянен и равен единице. Этот вывод представляет интерес для понимания передачи информации в зрительной системе.

Еще одним интересным свойством функциональной единицы фовеального зрения является то, что она может рассматриваться как идеальная накопительная ячейка, где накопление и выделение сигнала из шума лимитировано лишь квантовыми флуктуациями света. Но в реальных условиях, когда сравниваются сигналы, поступающие от рецептивных полей разной величины, следует учитывать еще нервные шумы, связанные обратно пропорциональной зависимостью с эффективной величиной рецептивного поля. Общие шумы определяются, таким образом, как квантовыми шумами, связанными с физической природой света, так и собственными нервными шумами зрительного анализатора. Поэтому общие шумы находятся в линейной зависимости от освещенности фона, что обуславливает переход от флуктуационного закона к закону Вебера—Фехнера.

Таким образом, зрительное восприятие связано с нервными перестройками в центральной ямке сетчатки. Уменьшение рецептивного поля при увеличении освещенности следует связать с торможением периферических частей поля (Глезер и Цуккерман, 1959). При высоких яркостях, когда рецептивное поле сужено до одной колбочки, адаптационные изменения световой чувствительности не могут быть объяснены уменьшением рецеп-



тивного поля. Однако, на основании многочисленных данных по электрофизиологии сетчатки, можно думать, что и здесь световая адаптация связана с дальнейшим углублением торможения в редуцированном рецептивном поле.

Скорости перестроек рецептивных полей будут подробно обсуждены в другом месте. Но здесь можно сказать, что если изменения действующей на глаз яркости невелики (100—1000 раз), не превышая яркостного контраста в естественном поле зрения, то перестройка рецептивного поля происходит не более чем за 0.1 сек. При больших изменениях яркости, как это имеет место, например, в опытах по темновой адаптации, перестройка затягивается на длительный срок (Глезер, 1959б).

Все эти данные позволяют рассматривать зрительный анализатор как следящую систему, в которой все время происходит согласование распределения освещенности на сетчатке с нервной мозаикой рецептивных полей. Этот процесс можно назвать нервной адаптацией.

Согласование — нервная адаптация сопровождается возникновением декоррелированного сигнала. Поясним это следующей схемой (рис. 5). Переход на новое большее значение освещенности (от I к II) вызывает перестройку рецептивного поля. Перестройка длится определенное время, в течение которого на поле падает световой поток, «не соответствующий» размеру поля и вызывающий поэтому усиленную импульсацию. Окончание перестройки обрывает последнюю.

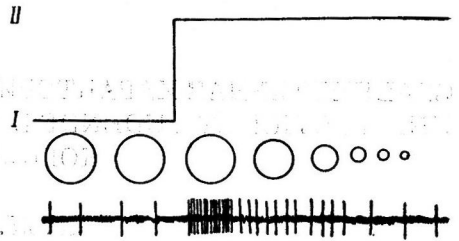


Рис. 5. Гипотетическая схема нервной адаптации и возникновения оп-эффекта. Объяснения в тексте.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Г л е з е р В. Д., IX съезд физиолог., биохим. и фармакол., тез. докл. I, 152, Москва — Минск, 1959а; ДАН СССР, 126, 1110, 1959б.
- Г л е з е р В. Д., Р. Г. М а н г у ш е в и А. Б. А т л а в и н, Биофизика, 5, № 2, 1960.
- Г л е з е р В. Д. и И. И. Ц у к к е р м а н, Техника кино и телевидения, № 12, 29, 1957; Биофизика, 4, 55, 617, 1959.
- Л у и з о в А. В., Природа, № 7, 12, 1951; Инерция зрения. Дисс. Л., 1957.
- С а м с о н о в а В. Г. Зависимость световой чувствительности от интенсивности, площади и места раздражения на сетчатке. Дисс. Л., 1948.
- A g u i l a r M. A., W. S. S t i l e s, Optica Acta, 1, № 1, 59, 1954.
- B a r l o w H. B., Journ. Physiol., 136, 469, 1957; 141, 337, 1958.
- B a u m g a r d t E., Rev. Optique, 28, 453, 1940.
- B l a c k w e l l H. R., Journ. O. S. A., 36, 624, 1946.
- D a v s o n H. The physiology of the eye. London, 1950.
- G r e g o r y R. L. a. V. C a u e, Nature, 176, 1272, 1955.
- L y t h g o e R. J., Brit. Journ. Ophthalmol., 24, 31, 1940.
- M u e l l e r C. G., Journ. Psychol., 63, № 1, 92, 1950.
- P i r e n n e M. H., Biol., Rev., 31, 194, 1956.
- P i r e n n e M. H. a. E. J. D e n t o n, Nature, 170, 1039, 1952.
- R o s e A., Proc. YRE, 30, № 6, 293, 1942; Journ. O. S. A., 38, 196, 1948.
- S c h ö n w a l d B., Das Licht, 11, № 1, 15, 1941.
- T a n n e r P. W. a. J. A. S w e t s, Trans JRE, pgJ-4. 213, 1954.
- W i l l m e r E. N., Quart. Journ. exp. Psychol., 2, 2, 53, 1950.

#### FUNCTIONAL UNITS OF FOVEAL VISION

By V. D. Glezer

From the laboratory of the visual analyser physiology, Pavlov Institute of Physiology, USSR Academy of Sciences, Leningrad

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗОН ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВА NN. PELVICI ET PUDENDI В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ КОШЕК И СОБАК

К. М. Кулланда

Институт нормальной и патологической физиологии АМН СССР, Москва

Применение электрофизиологического метода исследования первичных биоэлектрических потенциалов для выяснения точной локализации на поверхности коры мозга зон представительства висцеральных нервов позволило внести ряд новых данных

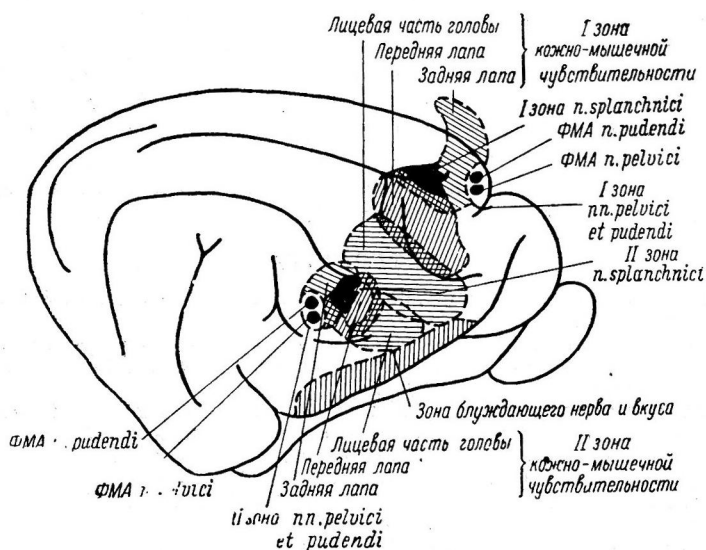


Рис. 1. Схема расположения в коре больших полушарий кошки представительства ряда афферентных систем.

в проблему структуры и локализации мозгового конца интероцептивного анализатора. С помощью этого метода Амассян (Amassian, 1950, 1951) обнаружил в коре больших полушарий зоны представительства чревного нерва. Его опытами, проведенными на кошках, кроликах и собаках, а также на обезьянах (последняя работа была выполнена им совместно с Рачем и Паттоном — Ruch, Patton a. Amassian, 1952) было показано, что раздражение чревного нерва вызывает возникновение первичных реакций в строго определенных и довольно ограниченных участках коры головного мозга. У кошек I зона представительства чревного нерва расположена по обе стороны S. ansatus, а II зона — на G. ectosylvius ant. (рис. 1). Впоследствии эти данные были подтверждены Даунманом (Downman, 1951) и Ньюманом (Newman, 1952).

С помощью той же методики нам удалось обнаружить в коре больших полушарий кошек и собак зоны представительства nn. pelvici et pudendi (Кулланда, 1955, 1957, 1958). Оказалось, что у кошек в каждом полушарии



головного мозга имеются две самостоятельные зоны коры, в которых при раздражении центрального конца одного из упомянутых нервов возникают первичные ответы. Первая из обнаруженных зон располагается по обеим сторонам медиальной и средней части *s. cruciatus*. В пределах этой зоны фокус максимальной активности (ФМА), т. е. та территория коры, с которой регистрируются первичные ответы, имеющие максимальную амплитуду и минимальный латентный период, обычно располагается на *g. cruciatus post*. Вторая зона коркового представительства nn. *pelvici et pudendi* расположена на *g. ectosylvius ant*. Было установлено, что хотя зоны представительства в коре упомянутых нервов территориально широко перекрывают одна другую, ФМА у них не совпадают (рис. 1).

У собак первая зона представительства этих нервов расположена на передней части *g. praesplenialis*, а вторая — на средней части *g. ectosylvius ant*.

В процессе исследования найденных зон нами было отмечено, что, помимо различного расположения (в пределах I и II зон кожно-мышечной чувствительности), они отличаются друг от друга определенными особенностями регистрируемых в них биоэлектрических реакций. Материалы данной работы, полученные в условиях острых опытов на 76 кошках и 16 собаках, представляют собой попытку осветить этот вопрос.

Прежде всего обращает на себя внимание, что на одном и том же препарате ответы наибольшей амплитуды с наиболее коротким латентным периодом обычно регистрируются во II контралатеральной зоне. Ответы в I контралатеральной зоне имеют несколько больший латентный период, а амплитуду — меньшую или равную амплитуде ответов во II контралатеральной зоне. Первичные ответы в ипсилатеральных зонах обладают более продолжительным латентным периодом и меньшей амплитудой, чем ответы в соответствующих им контралатеральных зонах. Например, на рис. 2 приведены ответы, возникающие во II зоне коры кошки при раздражении правого и левого nn. *pudendi* (рис. 2, 1). Из сравнения ответов видно, что раздражение левого нерва приводит к возникновению в правом полушарии (контралатеральная по отношению к нерву зона) ответа с амплитудой 150 мкв и латентным периодом 12 мсек. Раздражение правого нерва (для которого эта зона является ипсилатеральной) сопровождается возникновением в той же точке ответа, амплитуда которого равна лишь 50 мкв, а латентный период достигает 15 мсек.

Другой опыт (рис. 3), поставленный на собаке, был проведен несколько иначе: раздражался один правый n. *pudendus*, а регистрация возникавших при этом ответов велась в симметричных участках противоположных полушарий. Как показал опыт, и в этом случае первичный ответ в контралатеральной зоне имел большую амплитуду и меньший латентный период (рис. 3, 1), чем ответ в ипсилатеральной зоне (рис. 3, 5). Таким образом, на одном препарате ответы, возникающие в разных зонах представительства, отличаются друг от друга величиной латентного периода и амплитуды.<sup>1</sup>

Сказанное может быть отнесено не только к первичным реакциям, но и к вторичным. Так, если сравнить вторичные реакции, возникающие либо при стимуляции противоположных нервов в одних и тех же точках одного полушария (рис. 2, 2—4), либо при стимуляции одного нерва в симметричных точках противоположных полушарий (рис. 3, 2—4 и 6—8), то создается впечатление, что контралатеральные вторичные реакции имеют более выраженную амплитуду, чем ипсилатеральные.

<sup>1</sup> Следует отметить, что, говоря о первичных ответах в зонах представительства и сравнивая их, мы всякий раз имеем в виду ответы в ФМА.

Сравним теперь первичные ответы в одних и тех же зонах, но зарегистрированные на разных препаратах. Оказывается, что между ними наблюдаются определенные различия (табл.).

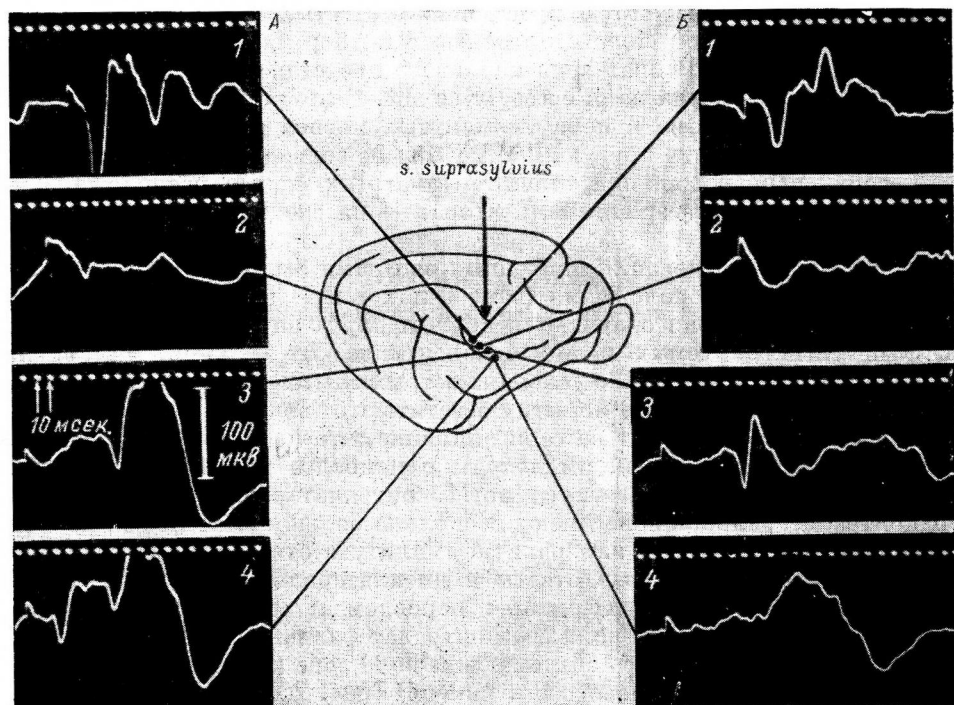


Рис. 2. Сравнение биоэлектрических реакций, возникающих во II корковой зоне представления nn. pelvici et pudendi при раздражении контра-(А) и ипсилатерального (В) nn. pudendi.

Амплитуда раздражающего импульса 9.5 в, длительность 0.2 мсек. Наркоз средней глубины смесью уретана с хлоралозой. 1 — первичные ответы в ФМА; 2—4 — вторичные реакции. Кот № 161; опыт 16 I 1957.

Ответы в I ипсилатеральной зоне крайне нестойки и обнаруживаются лишь под наркозом умеренной глубины. В тех случаях, когда их удается зарегистрировать, латентный период превышает латентный период ответов во II ипсилатеральной зоне, а амплитуда колеблется (у кошек) от 30 до 100 мкв. Такие колебания латентных периодов и амплитуд первичных

Т а б л и ц а

Колебания величины латентных периодов и амплитуд первичных ответов в специфических корковых проекционных зонах тазового нерва

Зоны	Кошки		Собаки	
	латентный период (в мсек.)	амплитуда (в мкв)	латентный период (в мсек.)	амплитуда (в мкв)
II контралатеральная . . . . .	8.0—13.6	100—300	9.3—14.5	80—200
I контралатеральная . . . . .	9.5—14.5	50—200	11.5—15.5	50—150
II ипсилатеральная . . . . .	11.0—15.5	45—150	11.9—16.0	50—100

ответов могут объясняться неодинаковыми у различных животных функциональными состояниями коры полушарий и других отделов центральной нервной системы. Несомненно, что решающая роль принадлежит функциональному состоянию синаптических связей проводящих путей, включенных в проведение афферентного залпа с периферии до коры. Очевидно, что различия функциональных состояний препаратов в условиях наших опытов определялись в первую очередь индивидуальными особенностями реагирования разных животных на один и тот же вид и

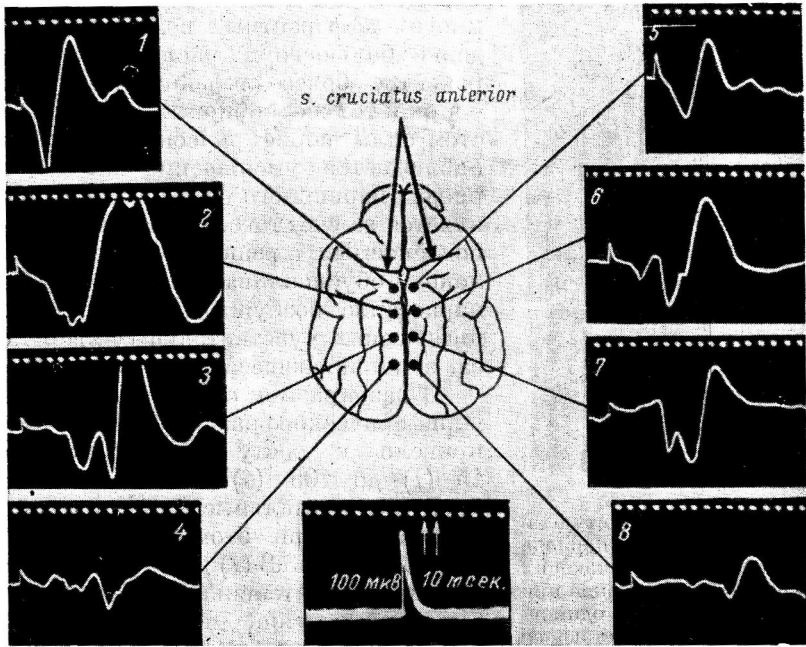


Рис. 3. Сравнение ответов, возникающих в коре контра- и ипсилатерального полушарий мозга собаки при раздражении правого n. pudendi. Амплитуда раздражающего импульса 5.5 в, длительность 0.2 мсек. Наркоз средней глубины смесью хлоралозы с нембуталом. Первичные (1—5) и вторичные (2—4 и 6—8) реакции.

дозу наркотического вещества. Другие факторы, способные изменять функциональное состояние (степень обогрева тела и коры мозга животного, интенсивность и глубина искусственного дыхания и пр.), в большей степени поддавались контролю и соответствующему регулированию.

К числу особенностей II контралатеральной зоны следует отнести более низкий сравнительно с I контралатеральной зоной порог стимула, приводящего к возникновению первичного ответа. Несмотря на то что порог для каждого животного величина индивидуальная и зависит также от глубины и вида наркоза, можно привести средние величины пороговых интенсивностей стимулов для хлоралозно-нембуталового наркоза средней глубины (нембутал 20 мг и хлоралоза 30 мг на 1 кг веса животного). Обычно для II контралатеральной зоны величина порогового стимула при раздражении тазового нерва не превышала 0.2—0.5 в (при длительности импульса 0.26 мсек. и нерве, залитом маслом). Ответы максимальной амплитуды могли быть получены при интенсивности стимула 0.8—5.0 в. Обычно наиболее устойчивые реакции вызываются импульсами, интенсивность которых в 10—15 раз превышает пороговую. Увеличение интенсивности

стимула, приложенного к нерву, при неизменной длительности его сопровождается увеличением амплитуды первичного ответа и уменьшением его латентного периода (рис. 4).

Подобное явление А. И. Ройтбак (1955) объясняет следующим образом: усиление периферического раздражения приводит к увеличению числа возбужденных нервных волокон, это вызывает возбуждение в большем числе таламических нейронов, в силу чего увеличивается количество пришедших в активность нейронов IV слоя коры. Так как на каждом нейроне IV слоя коры могут оканчиваться коллатерали от многих афферентных волокон, то возбуждение большего их числа может повлечь развитие более сильного возбуждения в одних и тех же корковых нейронах. С ростом силы периферического раздражения наблюдается уменьшение латентного периода первичного ответа, что осуществляется за счет того, что все большее число вовлекаемых в реакцию афферентных волокон обуславливает все более быстрое нарастание возбуждения в клетках специфических чувствительных ядер таламуса, заканчивающееся их разрядом в кору.

В разбираемом случае (рис. 4) усиление периферического раздражения с 0.2 до 2.0 в привело к росту амплитуды ответа с 15 (1) до 105 (6) мкв (сравниваются лишь положительные фазы колебания потенциала). При этом латентный период сократился с 13.8 (1) до 11.3 (6) мсек. Видимому, интенсивности стимула в 2 в было достаточно, чтобы осуществились все условия, необходимые для возникновения ответа с максимальной амплитудой и минимальным латентным периодом, так как дальнейшее увеличение силы стимуляции не вызвало изменений ни амплитуды, ни латентного периода.

Результаты этого опыта, а также данные литературы могут свидетельствовать

в пользу существования линейной зависимости между числом возбужденных афферентных волокон и степенью выраженности первичного биоэлектрического потенциала соответствующей зоны коры. Однако такая зависимость не может быть принята без существенных оговорок. Прежде всего при неизменном количестве афферентных волокон, возбуждаемых периферическим стимулом, величина биоэлектрического потенциала и его латентного периода может меняться в соответствии с изменением возбудимости в любом звене специфической проекционной системы. С этим приходится постоянно встречаться даже в условиях острого опыта, когда число действующих на организм внешних раздражителей сведено до минимума. Например, увеличение раздражающего тока на 0.1 в (рис. 4, 2, 3) вызвало, хотя и незначительный, но все же заметный рост амплитуды ответа. В то же время латентный период ответа не только не уменьшился, но, наоборот, увеличился на 1.4 мсек. С другой стороны, мы неоднократно наблюдали, когда под действием двух стимулов одинаковой интенсивности, приложенных к нерву

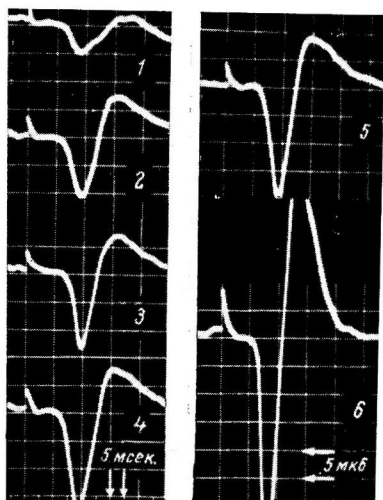


Рис. 4. Возрастание амплитуды и уменьшение латентного периода первичных ответов, возникающих во II контралатеральной зоне при раздражении п. *pelvisi* одиночными ударами тока возрастающей интенсивности. 1 — 0.2 в, 2 — 0.3 в, 3 — 0.4 в, 4 — 0.5 в, 5 — 0.6 в, 6 — 2.0 в.

Длительность импульса 0.2 мсек. Хлоралозный наркоз средней глубины. Диплацил. Искусственное дыхание. Кот № 177; опыт 5 II 1957.

с различными интервалами, в одной и той же точке коры возникали ответы с разной амплитудой: она могла быть больше то на первое, то на второе раздражение. Реакция могла возникнуть лишь на второй стимул или, напротив, только на первый и т. д. (чаще всего такие отношения имеют место при силах стимула, лежащих близко к пороговой).

Зависимость увеличения амплитуды ответа и некоторого уменьшения его латентного периода от увеличения интенсивности периферического раздражения представляется нам в следующем виде. С одной стороны, в основе этой зависимости лежит линейность отношений между количеством возбужденных нервных волокон и ростом первичного ответа. Эта линейность проявляется тем ярче, чем более «аналитичен» опыт, т. е. чем глубже наркоз и чем полнее устранены факторы, способные так или иначе влиять на функционирование нервной системы. С другой стороны, отклонения от линейной зависимости, вызываемые колебаниями возбудимости отдельных центров нервной системы в результате воздействия внешних и внутренних факторов, не могут считаться исключением. Напротив, чем ближе условия опыта к естественным условиям функционирования нервной системы, тем чаще и закономернее будут описанные отклонения. Следовательно, для каждого случая корковый эффект периферического раздражения явится результатом взаимодействия указанных двух факторов, и чем ближе к естественным условиям, тем больше обсуждаемая зависимость будет утрачивать характер линейности.

Аналогичный вывод по отношению к «кривым реактивности мозга» был ранее сделан М. Н. Ливановым (1944). В своих исследованиях он обнаружил отсутствие линейной зависимости между нарастанием силы света (раздражитель) и нарастанием интенсивности колебаний в упомянутых кривых.

После того как было прослежено влияние на первичные ответы возрастающей стимуляции nn. *pelvici et pudendi*, были проведены опыты, имевшие целью выяснить отношение регистрируемых нами реакций к периферическим стимулам неизменной силы, но разной частоты.

Данные по «воспроизводимости» первичных ответов в висцеро-соматических проекционных зонах довольно разноречивы. Так, А. И. Ройтбак (1955) получал, правда сильно измененные, ответы при раздражении седалищного нерва в ритме 50 ударов в 1 сек., в то время как Маршалл, Вульси и Бард (Marshall, Woolsey a. Bard, 1941), раздражая поверхностный лучевой нерв у кошек, пришли к другим результатам. По их мнению, оптимальной является частота раздражения 7 в 1 сек., а при увеличении ее амплитуда ответов резко уменьшается. При ритме 22 в 1 сек. ответ воспроизводится, но с крайне незначительной амплитудой. Эти же авторы в более ранней работе (Marshall, Woolsey a. Bard, 1937) установили, что при адекватном раздражении (механическое раздражение волосков на задней конечности кошки) первичный ответ полностью исчезает при частоте от 12 до 15 в 1 сек. Амассиян (Amassian, 1951) нашел, что «воспроизводимость» ответов для чревного и локтевого нервов примерно одинакова. В его опытах при ритме 9 стимулов в 1 сек. происходит редукция отрицательного компонента у обоих видов первичных ответов и полная их «потеря» при ритме 13.6 в 1 сек. Эти цифры он приводит по отношению ко II контралатеральной зоне. В ипсилатеральной зоне для чревного нерва оптимальным был ритм 1.6 в 1 сек., а при ритме 5.8 в 1 сек. ответ уже не воспроизводился.

Определение «высших ритмов» показало, что они близки у nn. *pelvici et pudendi*, но уступают соматическим нервам. На рис. 5 приведены результаты, полученные в опыте на кошке под хлоралозным наркозом. При ритме 1 удар в 2 сек. (рис. 5, А) хорошо воспроизводится как первичный ответ, так и следующая за ним ассоциативная таламо-корковая вторичная реакция (раздражается тазовый нерв, регистрация в I контралатеральной зоне). При ритме раздражения 1 удар в сек. первичный ответ



хорошо воспроизводится, а сопутствующая вторичная ассоциативная таламокорковая реакция (Кулланда, 1958) воспроизводится через один удар (рис. 5, Б). Дальнейшее повышение ритма до 4 в 1 сек. явно изменяет форму первичного ответа (рис. 5, В). Он полностью выпадает на второй от начала раздражения удар, а на последующие возникает с резко уменьшенной ам-



Рис. 5. Некоторые свойства первичных и вторичных реакций, возникающих в коре больших полушарий при ритмических раздражениях.

Ритмы раздражения: А — 0,5, Б — 1, В — 4, Г — 8 в 1 сек.; амплитуда раздражающего импульса 7,5 в, длительность 0,5 мсек. Д и Е — «облегчение», наступающее вслед за первым стимулом (интервал между двумя стимулами в Д — 770 мсек.; в Е — 1015 мсек.). Ж — длительное торможение, наступающее вслед за первым стимулом (интервал между двумя стимулами 750 мсек.). Отметка времени: расстояние между двумя точками 10 мсек., между двумя «разрывами» — 1 сек. Глубокий хлоралозный наркоз.

Кот № 147; опыт 5 XII 1956.

плитудой. Обращает внимание сильное изменение отрицательного компонента первичного ответа (сравнить с Б). Вторичная реакция, имевшая место при первом раздражении, при последующих полностью теряется. Ритм 8 ударов в 1 сек. приводит к полному выпадению как первичной, так и сопутствующей вторичной реакции, начиная уже со второго удара, хотя на первое раздражение они возникли с обычной интенсивностью (рис. 5, Г).

В той же зоне «высший ритм» для седалищного нерва обычно колеблется между 10—12 в 1 сек.



Во II контралатеральной зоне ответ, возникающий при раздражении тазового нерва, имеет несколько большую стойкость и воспроизводится при ритме 10—14 в 1 сек., в то же время и для седалищного нерва «высший ритм» в этой зоне возрастает до 15—20 ударов в 1 сек. Эти данные дают возможность заключить, что корковые зоны представительства интересовавших нас нервов, помимо амплитуды и латентного периода регистрируемых в них ответов, могут характеризоваться еще и степенью «стойкости» этих реакций к определенному ритму раздражения. Иными словами, корковые зоны отличаются друг от друга степенью восстановления возбудимости. В этом отношении на первом месте стоит II контралатеральная зона, за ней идет I контралатеральная, затем II ипсилатеральная и I ипсилатеральная зоны. Характерно, что в отношении устойчивости регистрируемых в них ответов к углублению наркоза эти зоны располагаются в той же самой последовательности. Это означает, что ответ во II контралатеральной зоне наиболее стоек по отношению к действию наркоза и способен возникать при очень глубокой анестезии, когда ответы во II и I ипсилатеральной зонах либо совсем не определяются, либо претерпевают значительные изменения, выражающиеся в уменьшении амплитуды и удлинении латентного периода. В тех же случаях, когда при значительной глубине наркоза ритмические раздражения приводят к изменению латентных периодов и амплитуд ответов не только в ипсилатеральных, но и в контралатеральных зонах, в первых эти изменения всегда бывают наиболее глубокими.

Разница между реакциями в ипсилатеральных и контралатеральных зонах, а именно: большая латентность ипсилатеральных ответов и меньшая стойкость их при ритмических раздражениях и углублении наркоза, наводит на мысль о существовании дополнительных синаптических связей в проводящих путях этих зон. Эти синаптические связи являются «дополнительными» по отношению к тем, которые включены в проводящие пути контралатеральных зон.

Как отмечалось выше, глубина наркоза оказывает значительное влияние на способность определенных проекционных систем генерировать биоэлектрические потенциалы. Так, при глубоком хлоралозном наркозе или при нембуталовом наркозе средней глубины нанесение на тазовый нерв двух одиночных ударов тока обычно сопровождается тем, что у второго ответа увеличивается латентный период, а амплитуда либо не меняется, либо становится меньше. В этом случае мы, по-видимому, сталкиваемся со следами торможения, оставшегося после возникновения первого ответа. Интервалы, в пределах которых еще наблюдается это торможение, различны. Согласно Амассияну (Amassian, 1951), этот интервал для чревного нерва равен 150—250 мсек. В наших опытах наблюдались даже такие случаи, когда второй удар, нанесенный на нерв спустя 760 мсек. после первого, все еще заставлял следы торможения (рис. 5, Ж).

Совершенно иная картина может наблюдаться при поверхностном (особенно хлоралозном) наркозе. В этих случаях второй удар, нанесенный на нерв приблизительно с тем же интервалом (рис. 5, Д), может вызвать ответ с более коротким, чем на первый удар, латентным периодом и с большей амплитудой. То же самое, но при еще большем интервале между раздражениями представлено на рис. 5, Е. Очевидно, что в данном случае мы имеем дело с явлением «облегчения».

Остается отметить, что ответы, регистрируемые в контра- и ипсилатеральных зонах, не являются следствием внутрикорковой передачи активности из одной зоны в другую. Это было установлено по отношению n. pelvici специальными опытами, в которых последовательное коагулирование зон представительства, начиная с самой «активной» — II контралатеральной зоны, не устраняло возникновения ответов в оставшихся

зонах. Данные опытов с коагуляцией зон специфических проекций могут свидетельствовать в пользу того, что выше таламуса существуют анатомически раздельные пути, проводящие к соответствующим зонам коры импульсы, возникающие в афферентных волокнах nn. *pelvici et pudendi*. Эти же опыты указывают и на то, что между зонами специфических проекций нет прямых связей, которые включались бы в генерирование первичных ответов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Кулланда К. М., Аннот. научн. раб. АМН СССР, 114, М., 1955; Бюлл. эксп. биол. и мед., 5, 3, 1957; О представительстве некоторых внутренних органов в коре головного мозга и коре мозжечка кошек и собак. Дисс. М., 1958.
- Ливанов М. Н., Изв. АН СССР, сер. биолог., 6, 331, 1944.
- Ройтбак А. И. Биоэлектрические явления в коре больших полушарий, ч. 1, Тбилиси, 1955.
- Amassian V. E., Fed. Proc., 9, 5, 1950; Journ. Neurophysiol., 14, 435, 445, 1951.
- Downman C. B. B., Journ. Physiol., 113, 434, 19 1.
- Marshall W. H., Woolsey C. H. a. Bard P., Science, 85, 388, 1937; Journ. Neurophysiol., 4, 1, 1941.
- Newman P. P., Journ. Physiol., 116, 8, 1952.
- Ruch T. C., Patton H. D. a. V. E. Amassian, Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis., 30, 403, 1952.

Поступило 25 IV 1959

## THE COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF REPRESENTATION ZONES OF THE NN. PELVICI ET PUDENDI IN THE CAT AND DOG BRAIN CORTEX

By *K. M. Kullanda*

From the Institute of Normal and Pathological Physiology, USSR Academy of Medical Sciences, Moscow

In the preceding works (1955, 1957, 1958) representation zones of the nn. *pelvici et pudendi* in the cat and dog brain cortex were found by the author. The said zones, apart from their different position, are characterized by different nature of primary responses recorded in them. Responses in the contralateral zone II have the largest amplitude and the shortest latent period. Responses in the contralateral zone I have a somewhat greater latent period, whereas their amplitude is either shorter or equal to the response amplitude in the contralateral zone II. Primary responses in the ipsilateral zones are characterized by a more prolonged latent period and by a shorter amplitude.

An increase of the stimulus strength, applied to the nerve, is followed by an increase of the amplitude of primary responses and by a reduction of their latent period. The threshold of responses in the contralateral zone II is lower, than in the other zones, and these responses are the most stable with respect to anaesthesia and repeated stimulations. It is found that at rhythmical stimulations of the nn. *pelvici et pudendi* the optimal frequency of stimuli for these nerves is lower than for the somatic ones. At rhythmical stimulations the phenomena of trace inhibition as well as facilitation phenomena may be observed.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ НАРКОТИЗИРОВАННЫХ И НЕНАРКОТИЗИРОВАННЫХ ЖИВОТНЫХ

*Н. А. Альтман и А. М. Марусева*

Лаборатория физиологии слухового анализатора Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

Электрические реакции, возникающие в том или ином отделе анализатора при действии адекватных раздражений, широко используются при изучении различных сторон деятельности анализаторных систем. К настоящему времени накопился значительный материал, характеризующий электрические (вызванные) ответы различных отделов слуховой системы при действии звуковых раздражений. Наибольшее количество работ посвящено исследованию ответов периферического отдела звукового анализатора — улитки (см. обзор Davis, 1957). Электрические ответы слуховой зоны коры также исследовались многими авторами (см. обзоры Ройтбак, 1955; Bremer, 1958). Значительно меньше изучены электрические ответы промежуточных звеньев слуховой системы, в частности внутреннего коленчатого тела (Kemp, Copee a. Robinson, 1937; Гершуни, 1940; Ades a. Brookhart, 1950; Gross a. Thurlow, 1951; Galambos a. o., 1952).

Следует указать, что большинство электрофизиологических работ, посвященных изучению деятельности того или иного отдела слуховой системы, было проведено на наркотизированных животных. Кроме того, ни в одной из упомянутых работ не была осуществлена одновременная регистрация электрических ответов нескольких отделов слуховой системы. Между тем совершенно очевидно, что наиболее полное представление о работе слуховой системы в целом может быть получено при параллельном исследовании электрических ответов различных ее отделов. Возможность регистрации афферентной импульсации по всему ходу слухового пути (Альтман и Марусева, 1959) позволяет поставить вопрос о механизмах регуляции функции слуховой системы. Такая постановка вопроса требует прежде всего изучения особенностей электрических ответов различных отделов слуховой системы у нормального бодрствующего животного. Анализ электрических явлений, развивающихся в периферическом отделе этой системы, должен явиться существенным звеном такого исследования.

Задачей настоящей работы явилось сравнение электрических ответов 3 отделов слуховой системы, зарегистрированных в бодрствующем и наркотизированном состояниях животного. Работа проводилась на кошках с хронически вживленными электродами в следующие отделы слуховой системы: улитку, внутреннее коленчатое тело и слуховую зону коры. Нам представлялась существенной оценка следующих показателей: 1) порогов возникновения электрических ответов в каждом отделе, 2) скрытых периодов ответов, 3) формы ответов и ее постоянства, 4) величины и длительности отдельных компонентов ответов и 5) зависимости указанных показателей от интенсивности звукового раздражения.

## МЕТОДИКА

Подробное описание методики вживления электродов в каждый исследуемый отдел слуховой системы дано в предыдущей работе (Альтман и Марусева, 1959). Отведение потенциалов было монополярным. Общий «индифферентный» электрод помещался или в лобной кости, или в задней части теменной. В качестве звукового раздражения использовались короткие звуковые щелчки длительностью менее 1 мсек. Источником щелчков служил генератор электрических импульсов (длительность электрического импульса равнялась 0.1 мсек.). Электрические импульсы подавались на специальный высокочастотный громкоговоритель. Интенсивность звуковых щелчков регулировалась аттенуаторами. Для раздражения использовались интенсивности в пределах от 0 до 100 дб над уровнем обнаружения реакций. Интенсивность изменялась ступенями по 10 дб, а при определении порогов реакций более мелкими ступенями (4—2 дб). Во время исследования животные помещались в специальном станке в звукозаглушенную камеру. Электрические ответы, зарегистрированные при движениях животного или при изменении расстояния между ухом животного и динамиком, при обработке материала не учитывались.

Регистрация электрических реакций производилась с экранов катодных осциллографов при помощи фотоаппаратов. Возможность такой регистрации создавалась ждущей разверткой и синхронизацией развертки лучей с подачей электрического импульса на динамик. Ответы внутреннего коленчатого тела и слуховой зоны коры регистрировались на двухлучевом осциллографе. Для регистрации ответов улитки использовался осциллограф типа ОК-17, у которого было увеличено время развертки луча. Для усиления электрических ответов использовались соответствующие усилительные системы. На входе осциллоскопа, регистрирующего электрический ответ улитки, подключался широкополосный усилитель, частотная характеристика которого была линейной от 50 гц до 100 кгц. Для усиления электрических ответов внутреннего коленчатого тела и слуховой зоны коры использовался электроэнцефалографический усилитель, частотная характеристика которого была линейной от 0.5 гц до 1.5 кгц.

Получение достоверных данных обеспечивалось многократной регистрацией реакций на каждой ступени интенсивности звукового раздражения. Специальное устройство, перемещающее нулевые линии лучей по экрану осциллографа в вертикальном направлении (Рожевников, 1958), позволяло осуществлять регистрацию 5—10 электрических ответов на одном кадре.

Наркотический сон животного вызывался внутривенным введением 4%-го раствора амиталя натрия из расчета 75 мг/кг веса.

Электроды, отводящие потенциалы от слуховой области коры, располагались в зоне, указанной на рис. 3, в. Локализация электродов, отводящих потенциалы внутреннего коленчатого тела, была установлена в 2 случаях макроскопически, в 3 — с помощью метода маркировки — микрохимическая реакция на никель (Гусельников, 1957). У 5 животных локализация электродов была определена на сериях срезов, окрашенных по Нисслю.<sup>1</sup> У всех животных местом отведения потенциалов являлась задняя половина внутреннего коленчатого тела.

Работа была проведена на 33 животных. Наиболее трудной оказалось отведение потенциалов от внутреннего коленчатого тела. В одних случаях не удавалось получить электрические ответы достаточной амплитуды, в других случаях амплитуда ответов резко падала в течение короткого периода времени (2—3 часов). В 2 случаях животные погибли от кровоизлияния в области вживления электрода. Из 33 обследованных животных только у 10 удалось длительное время сохранить потенциалы внутреннего коленчатого тела наряду с ответами 2 других отделов. У каждого удачно оперированного животного производились измерения порогов всех исследуемых реакций и определялись кривые изменения амплитуд ответов при изменении интенсивности звукового раздражения. На первом этапе работы исследование электрических ответов бодрствующих и наркотизированных животных производилось в разные опытные дни. В дальнейшем мы перешли к последовательной регистрации реакций в 2 различных состояниях животного в одном опыте. Эксперимент начинался с измерений в бодрствующем состоянии, затем животному вводился наркоз и через 30 мин. те же измерения повторялись. Этим приемом исключались возможные изменения порогов и формы ответов, связанные с реактивными изменениями ткани в месте расположения электрода, а также обеспечивалась более или менее одинаковая глубина наркоза. Показателями достаточной глубины наркоза служили: отсутствие реакции на болевое раздражение, отсутствие роговичных рефлексов и характер ЭЭГ (появление медленных волн большой амплитуды).

<sup>1</sup> Авторы выражают признательность А. С. Ионтову за постоянную консультацию и просмотр препаратов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При исследовании порогов ответа улитки было установлено, что у 12 кошек потенциалы периферического отдела анализатора возникали при минимальной интенсивности звуковых щелчков, равной человеческому порогу, измеренному в тех же условиях. В 16 случаях пороги обнаружения указанной реакции были выше человеческого порога на 10—30 дб, в 5 — они оказались ниже на 10 дб. Многократные измерения пороговой интенсивности, произведенные в один и тот же опытный день, показали более низкий порог ответа улитки в состоянии наркоза у всех исследованных животных. Среднее расхождение порогов было равно 5.3 дб (табл. 1). Форма электрических ответов улитки, наблюдавшаяся нами, соответствует многократным описаниям ее в литературе (см. обзор Davis, 1957). Ответ улитки состоит из микрофонного (М) и нервных компонентов ( $N_1$  и  $N_2$ ) (рис. 1, а).

При сравнении скрытых периодов 1-го нервного компонента в наркотизированном и бодрствующем состояниях животного были обнаружены некоторые отличия их величин. Скрытые периоды указанной реакции оказались большими в состоянии наркоза на всех интенсивностях раздражения. Величина расхождения не превышала 10% (рис. 1, б, табл. 1). Амплитуды  $N_1$  оказались большими на 14% на всех ступенях интенсивности раздражения (рис. 1, в, табл. 1). Длительность  $N_1$  уменьшалась в состоянии наркоза на 16% (табл. 1).

Имеющиеся в литературе описания формы электрических<sup>1</sup> ответов внутреннего коленчатого тела (в. к. т.) основаны на данных, полученных в наркотическом состоянии животных (Гершуни, 1940; Ades a. Brookhart, 1950; Gross a. Thurlow, 1951) или на препарате «encephale isolé» (Desmedt a. La Grutta, 1957). В хронических условиях эксперимента была осуществлена лишь запись спонтанной ритмики в. к. т. (Любимов и Трофимов, 1958). Характеристики ответов на звук в указанной работе не исследовались. Данные авторов, изучавших форму ответов в. к. т., несколько отличаются. Г. В. Гершуни (1940), Гросс и Тарлоу (Gross a. Thurlow, 1951) описали лишь положительную фазу ответа, Эйде и Брукхарт (Ades a. Brookhart, 1950) зарегистрировали только длительную негативную волну. В работе Десмедт и Ла Грутта (Desmedt a. La Grutta, 1957) приводятся записи ответов в. к. т., начинающихся позитивной фазой, за которой следует длительная негативная волна. Латентные периоды указанной реакции, по данным различных авторов, колеблются от 3 до 5 мсек.

Электрические реакции в. к. т., зарегистрированные в настоящей работе, близки по форме к описанным в работе Десмедт и Ла Грутта (Desmedt a. La Grutta, 1957). Они состоят из позитивной волны с латентным периодом 5—6 мсек. и последующей негативной волны большой амплитуды и длительности (рис. 2, а). При многократных измерениях порогов возникновения указанной реакции последовательно в бодрствующем и наркотическом состояниях животного были обнаружены некоторые различия величин этого показателя. В состоянии наркоза пороги были ниже, чем у бодрствующих животных в среднем на 5.7 дб (табл. 1). Амплитуды позитивной и негативной волн изменялись при переходе животного из бодрствующего состояния в состояние наркоза в различных направлениях. Амплитуда позитивной волны увеличивалась в наркозе на 29%, в то время как негативная волна отчетливо уменьшалась в своей величине в среднем на 37% (рис. 4, табл. 1, А). В остальном форма ответов не претерпевала заметных изменений. В состоянии наркоза длительность позитивной фазы ответа уменьшалась на 22% по сравнению с бодрствующим состоянием.

Наибольшие отличия в форме электрических ответов у бодрствующих и наркотизированных животных были обнаружены в корковом отделе звукового анализатора. Ответ слуховой зоны коры бодрствующего животного чрезвычайно изменчив как по форме, так и по амплитуде. Чаще всего он представлен 2 позитивными фазами с последующей негативной волной, выраженной с большей или меньшей отчетливостью у различных живот-



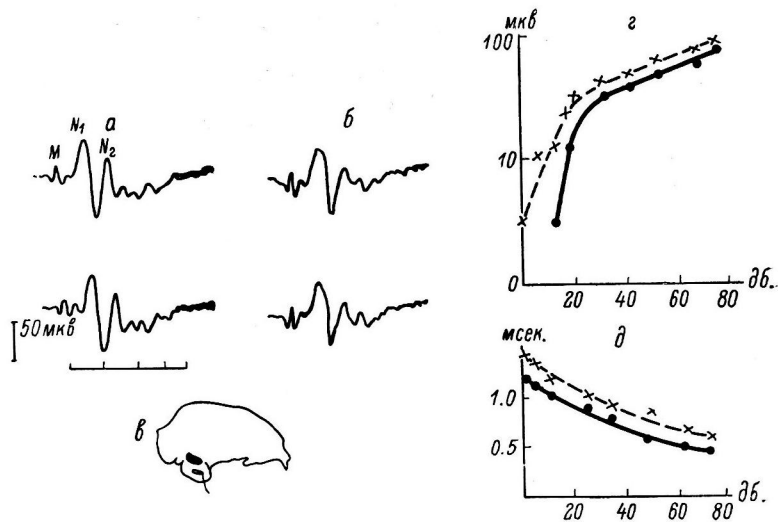


Рис. 1. Электрические ответы улитки наркотизированного (а) и бодрствующего (б) животного. М — микрофонный компонент ответа, N<sub>1</sub>N<sub>2</sub> — нервные компоненты ответа.

Осциллограммы зарегистрированы при интенсивности 50 дб над порогом обнаружения реакций. Отметка времени — 1 мсек. z и d — кривые зависимости амплитуды (z) и величин латентного периода (d) от интенсивности звукового раздражения.

По оси абсцисс на z, d — интенсивность звукового раздражения (в дб) над порогом обнаружения реакции; по оси ординат на z — амплитуда (в мкв), на d — (в мсек.). Сплошная линия — бодрствующее состояние, пунктир — нарков.

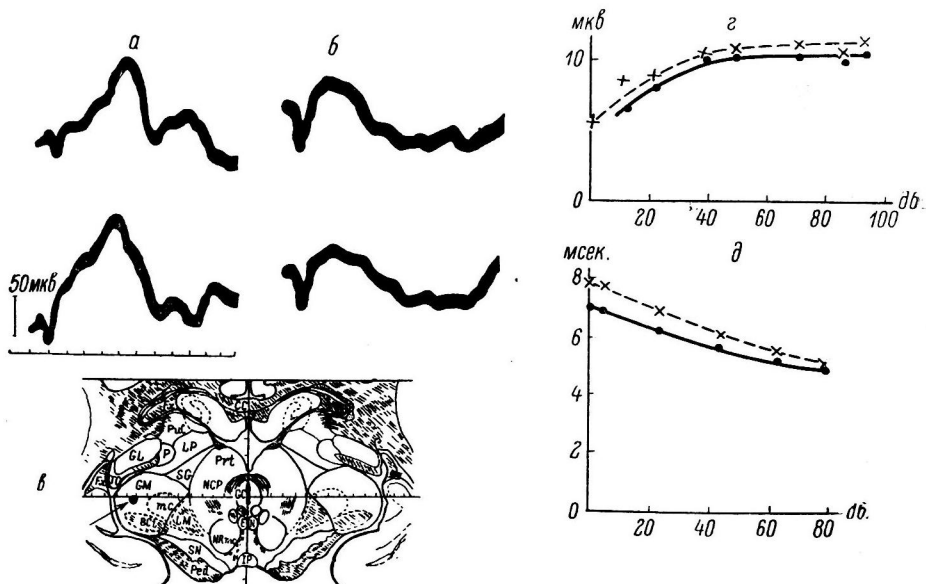


Рис. 2. Электрические ответы внутреннего коленного тела бодрствующего (а) и наркотизированного (б) животного и кривые зависимости амплитуды позитивной фазы в. к. т. (z) и латентных периодов опытов (d) от интенсивности звукового раздражения.

e — локализация электрода (указана точкой). Верхние осциллограммы зарегистрированы при интенсивности звукового раздражения 50 дб над порогом обнаружения реакции, нижние — при интенсивности 40 дб. Отметка времени — 10 мсек.

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



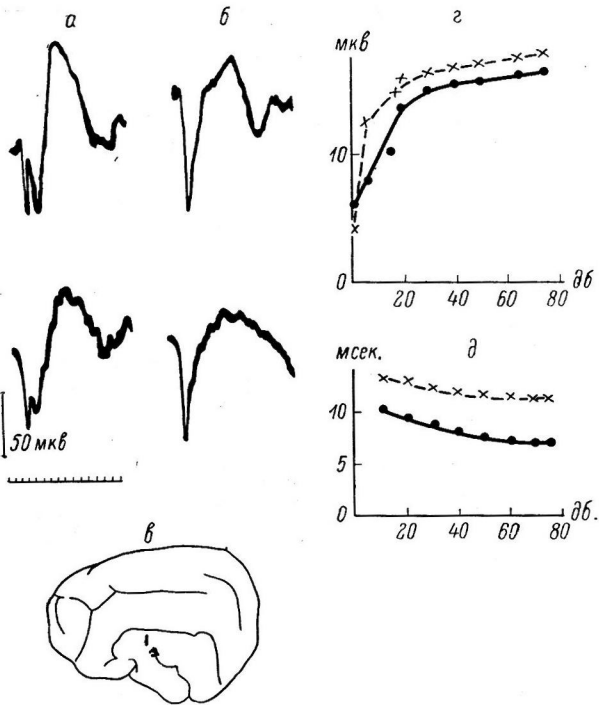


Рис. 3. Электрические ответы слуховой зоны коры бодрствующего (а), наркотизированного (б) животного и кривые зависимости амплитуды I положительной фазы (г) и величин латентных периодов (д) коркового ответа от интенсивности звукового раздражения.

в — зона расположения отводящих электродов. Верхние осциллограммы зарегистрированы при интенсивности звукового раздражения 50 дБ над порогом обнаружения реакции, нижние — при интенсивности 40 дБ. Отметка времени — 10 мсек.

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

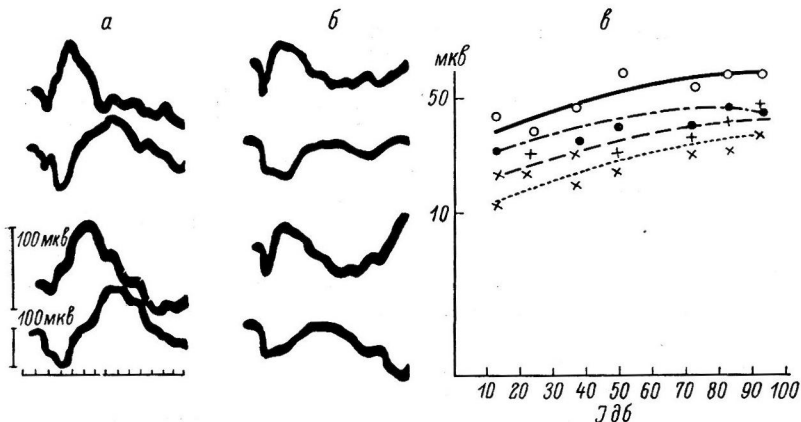


Рис. 4. Электрические ответы внутреннего коленчатого тела (верхние кривые), слуховой зоны коры (нижние кривые) у бодрствующего (а) и наркотизированного (б) животного.

Интенсивность раздражения 50 дБ над порогом обнаружения реакций. Отметка времени — 10 мсек. в — кривые зависимости амплитуд отрицательных фаз ответов коры и внутреннего коленчатого тела от интенсивности звукового раздражения. Светлые кружочки — кора, крестики — внутреннее коленчатое тело бодрствующего животного. Черные кружочки — кора, косые крестики — внутреннее коленчатое тело наркотизированного животного.

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

ных (рис. 3, а). В наркозе этот ответ заметно упрощается по форме, увеличивается по амплитуде, становится менее изменчивым, вторая позитивная волна исчезает (рис. 3, б). Описываемая форма ответа соответствует имеющимся по этому вопросу литературным данным (Ройтбак, 1956). По остальным показателям корковый ответ претерпевал у наркотизированных животных те же изменения, что и ответы 2 других отделов слуховой системы. Только здесь все изменения были выражены в более отчетливой форме. Среднее расхождение порогов реакций в бодрствующем и наркотизированном состояниях оказалось равным 5.2 дб (табл. 1). Скрытые

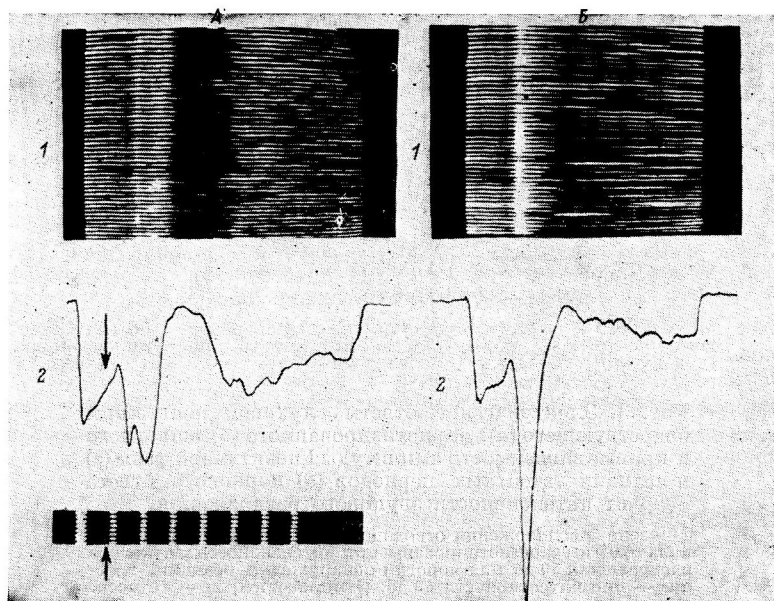


Рис. 5. Записи коркового ответа животных в состоянии бодрствования (А, 1) и наркоза (В, 1) и их фотogramмы (А, 2, В, 2).

Записи получены методом синхронного накопления с яркостной модуляцией. Отметка времени — 20 мсек. Стрелка — момент нанесения раздражения (интенсивность раздражения 50 дб над порогом обнаружения реакции).

периоды реакций увеличивались в состоянии наркоза на 17% на всех ступенях интенсивности (рис. 3, д, табл. 1). Амплитуда первой позитивной фазы возрастала на 48%. Негативная волна резко уменьшалась — в среднем на 63% (рис. 3 и 4, табл. 1). Длительность первой позитивной фазы в состоянии наркоза уменьшалась на 27% по сравнению с бодрствующим состоянием (табл. 1).

Достоверность различий корковых ответов в наркотическом и бодрствующем состояниях была проверена методом синхронного накопления с использованием яркостной модуляции луча (Кожевников, 1958). На рис. 5 представлена полученная таким способом запись 50 ответов на звук в бодрствующем (А, 1) и наркотизированном (В, 1) состояниях животного. Позитивные отклонения нулевой линии луча изображаются на этой записи белыми отрезками строчек, негативные — черными отрезками. Результаты фотометрирования полученных снимков представлены кривыми, помещенными под осциллограммами.<sup>1</sup> Полученные таким образом усред-

<sup>1</sup> Фотометрирование производилось на микрофотометре типа МФ-4.

ненные кривые (рис. 5, А, 2; В, 2) позволяют убедиться в том, что различия характеристик ответов, продемонстрированные на рис. 3, являются типичными. Результаты усреднения фоновой активности в этих 2 состояниях не обнаруживают заметных отличий. Это происходит потому, что распределение позитивных и негативных фаз фоновой активности является случайным и при суммировании дает нулевой результат. К аналогичному выводу пришел в своей работе Тунтури (Tunturi, 1959), изучавший статистические свойства фоновой активности в состоянии наркоза. Однако если сравнивать отдельные отрезки строчек записи, то можно обнаружить существенные различия. Так, например, меньшая продолжительность черных и белых отрезков строки в бодрствующем состоянии свидетельствует о преобладании более высоких частот, большая яркость черных и белых отрезков строки в наркотизированном состоянии характеризует преобладание медленных волн значительной амплитуды.

Результаты статистической обработки материала по всем исследованным отделам слуховой системы представлены на табл. 1. Как видно из приведенных данных, обнаруженные изменения характеристик электрических ответов в состоянии наркоза закономерно нарастают от периферического отдела к корковому концу анализатора. Это касается как изменений амплитуд электрических ответов, так и уве-

Таблица 1

Результаты статистической обработки материала

№ п/п	Отдел слуховой системы	Число животных	Количество опытов	Изменения порогов в состоянии наркоза (в дБ)	Изменения латентных периодов в состоянии наркоза в % (за 100% принят латентный период в бодрствующем состоянии)	Изменения амплитуд ответов в % (за 100% приняты амплитуды ответов в бодрствующем состоянии)		Изменения длительности ответов в состоянии наркоза в % (за 100% принята длительность ответов в бодрствующем состоянии)	
						Позитивные фазы ответов в. к. т. и коры	Негативные фазы ответов в. к. т. и коры	Позитивные фазы ответов в. к. т. и коры	Негативные фазы ответов в. к. т. и коры
1	Улитка	24	51	$+5.3 \pm 4.0$ $p < 0.05$	$+10.3 \pm 2.6$ $p < 0.01$	$+14 \pm 3.95$ $p < 0.05$	—	—16	—
2	Внутреннее коленчатое тело	10	42	$+5.7$ $p < 0.1$	$+16 \pm 5.9$ $p < 0.01$	—	$+29\% \pm 8.1$ $p < 0.01$	—22	+48
3	Кора	33	95	$+5.2 \pm 2.4$ $p < 0.05$	$+17 \pm 6.9$ $p < 0.02$	—	$+48 \pm 8.2$ $p < 0.01$	—27	+67

личения их скрытых периодов. Изменения порогов не подчиняются этой закономерности: их понижение оказывается почти одинаковым во всех исследованных отделах слуховой системы.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Определенные отличия характера электрических реакций на звук у наркотизированных и бодрствующих животных, установленные в настоящей работе для ответов слуховой зоны коры и в. к. т., сходны с экспериментальными данными, полученными другими авторами при исследовании коркового ответа (Артемьев, 1951; Ройтбак, 1956; Galambos a. Sheatz, 1959). В этих работах имеются указания на большое постоянство ответов в наркозе, большую их величину и более простую форму. Некоторые предположения о возможных причинах наблюдаемых различий были высказаны А. И. Ройтбаком (1956). Вопрос этот нельзя, однако, считать окончательно решенным. Данные, полученные в настоящей работе при одновременной регистрации электрических ответов с 3 отделов слуховой системы, позволили, прежде всего, обнаружить общее направление изменений ответов всех исследуемых отделов при переходе животного из бодрствующего состояния в наркотическое. Эти изменения проявляются в увеличении амплитуд электрических ответов, увеличении скрытых периодов, понижении порогов и уменьшении длительности ответов. Кроме того, в ответах центральных отделов слуховой системы (коры и в. к. т.) установлено уменьшение негативных фаз электрических реакций в состоянии наркоза. Следует специально подчеркнуть, что все данные о характеристиках электрических ответов в состоянии наркоза были получены при строго определенных условиях (через 30 мин. после внутрибрюшинного введения амитал натрия). Динамика изменений электрических ответов в различных стадиях наркоза, так же как и изменения под влиянием других наркотиков, не исследовалась.

Величина наблюдаемого во всех отделах понижения порогов была незначительной — она не превышала 6 дБ. Это небольшое и более или менее равное для всех отделов повышение порогов в бодрствующем состоянии животного можно, очевидно, рассматривать как результат маскировки, связанной с двигательной активностью животного. Увеличение скрытых периодов, возрастающее от периферической части анализатора к его корковому отделу, связано, по всей вероятности, с замедлением синаптической передачи под влиянием действия наркоза. Хотя соединение афферентных волокон с волосковыми клетками улитки не носит всех черт типичного синаптического соединения, тем не менее некоторые морфологические данные (Engstrom, 1958) позволяют рассматривать это соединение как чрезвычайно близкое к синапсам.

Наиболее сложным является вопрос о причинах изменения амплитуд электрических ответов в. к. т. и слуховой зоны коры. Достоверность увеличения амплитуд позитивных фаз в наркотизированном состоянии не вызывает сомнений и отчетливо демонстрируется методом синхронного накопления, использованного в настоящей работе. А. И. Ройтбак (1956) связывает эти изменения с понижением возбудимости нейронов IV—III слоев коры под влиянием наркоза. В пользу этого предположения, по его мнению, говорит факт увеличения длительности и амплитуды корковых ответов. По данным настоящей работы, длительность электрических ответов всех исследуемых отделов оказывается большей в бодрствующем состоянии. Поскольку изменения других характеристик электрических реакций (амплитуд, латентных периодов) при переходе животного из бодрствующего состояния в состояние наркоза наблюдались во всех исследуемых отделах слуховой системы, закономерно возрастают от периферического отдела к его

корковому концу, обнаруженное увеличение длительности коркового ответа представляется закономерным. Для того чтобы понять причины расхождения данных настоящей работы с данными А. И. Ройтбака, необходимо обратиться к вопросу о способе измерения длительности коркового ответа. Дело в том, что эта величина определяется в значительной степени тем уровнем, на котором производятся ее измерения. Если сравнивать длительность коркового ответа бодрствующего и наркотизированного животных на уровне нулевой линии лучей, то в ответе бодрствующего животного эта величина будет представлять практически сумму длительностей 2 позитивных фаз (рис. 5, А,2; Б,2). Сравнение на различных уровнях (в наркозе на уровне нулевой линии, а в бодрствующем состоянии на уровне появления II позитивной фазы) также едва ли правомерно. Нам представляется, что наиболее правильным будет сопоставление длительностей ответа на одинаковом расстоянии от точки максимального отклонения I позитивной фазы в обоих случаях. При этом способе измерения продолжительность I позитивной фазы оказывается меньше в состоянии наркоза на 27%. Таким образом, можно думать, что расхождение данных настоящей работы с данными А. И. Ройтбака определяется различными уровнями измерения. Так как его данные об увеличении длительности ответов в состоянии наркоза не могут быть приняты безоговорочно, то должны быть предложены и другие возможные объяснения изменений электрических ответов центральных отделов слуховой системы. Изменение порогов реакций всех отделов слуховой системы в состоянии наркоза, обнаруженное в настоящей работе, несомненно может оказывать некоторое влияние на величину ответов, но едва ли оно имеет решающее значение. То обстоятельство, что изменения характеристик электрических ответов наблюдаются во всех исследованных в настоящей работе отделах слуховой системы, позволяет высказать предположение о существовании каких-то единых для всей системы регулирующих влияний. Резкие уменьшения амплитуд электрических реакций при увеличении их длительности, так же как и преобладание высоких частот в спонтанной ритмике 2 центральных отделов слуховой системы в бодрствующем состоянии животного, свидетельствуют о том, что деятельность первых элементов в этом состоянии недостаточно синхронизирована. В состоянии наркоза все характеристики реакций изменяются в противоположном направлении: скрытые периоды увеличиваются, амплитуды возрастают, а продолжительность ответов уменьшается. Эти изменения можно, очевидно, рассматривать, с одной стороны, как результат прямого действия наркоза на слуховую систему и, с другой — как следствие выключения десинхронизирующих влияний. Проявлением прямого действия наркоза может явиться, очевидно, увеличение скрытых периодов реакций. Уменьшение длительности ответов в состоянии наркоза могло бы, конечно, рассматриваться как результат блокирования наркозом отдельных нервных элементов, однако резкое увеличение амплитуд электрических ответов всех отделов противоречит такому предположению. Таким образом, увеличение амплитуд и уменьшение длительностей ответов являются, очевидно, результатом выключения десинхронизирующих влияний. Источник этих влияний не может быть указан в настоящее время с достаточной определенностью. Однако некоторые литературные данные последних лет позволяют связывать изменения характеристик электрических ответов, наблюдаемые в бодрствующем состоянии животного, с деятельностью неспецифических систем ствола мозга и таламуса. Электрическое раздражение указанных отделов приводит, как известно, к отчетливому уменьшению ответов, возникающих в специфических системах (см. обзор Livingston, 1958), т. е. в этом случае наблюдается картина, сходная с той, которая имеет место в бодрствующем состоянии животных. Можно думать, что у бодрствующего животного эти системы приводятся



в возбужденное состояние всей суммой раздражений различных модальностей, непрерывно поступающих из внешней среды. В работе Эрнандес-Пеон (Hernández-Peón, 1955) приводятся данные, свидетельствующие о том, что разрушение ретикулярной формации среднего мозга вызывает увеличение амплитуд и уменьшение длительностей ответов ядра тройничного нерва. Все указанные факты говорят в пользу высказанного выше предположения о причинах различий характеристик электрических реакций в бодрствующем и наркотизированном состояниях животных. Факт изменений амплитуд электрических ответов улитки, установленный в настоящей работе, дает основание для заключения о том, что распространение этого влияния не ограничивается центральными отделами анализатора. Некоторые данные об изменениях амплитуды ответа улитки, полученные при электрическом раздражении ретикулярной формации среднего мозга, говорят о возможности прямого влияния этого образования на импульсацию в периферическом отделе слуховой системы (Desmedt a. Mechelse, 1957). Подобное же влияние было обнаружено Р. Гранитом (1957) при исследовании нервных элементов периферического отдела зрительного анализатора.

### ВЫВОДЫ

1. При сравнении электрических ответов 3 отделов слуховой системы в бодрствующем и наркотизированном состояниях животных были обнаружены определенные различия характеристик этих ответов, общие для всех отделов.

2. Скрытые периоды ответов улитки оказались увеличенными в состоянии наркоза на 10%, внутреннего коленчатого тела на 16% и слуховой зоны коры на 17%.

3. Амплитуды ответов в каждом из указанных отделов оказались большими в состоянии наркоза. Амплитуда 1-го нервного компонента ответа улитки увеличивалась на 14%, позитивной волны ответа внутреннего коленчатого тела на 29%, 1-й позитивной волны коркового ответа на 48%.

4. Пороги обнаружения электрических ответов, измеренные через 30 мин. после внутрибрюшинного введения наркоза, оказались пониженными во всех 3 отделах слуховой системы (в среднем на 5 дБ).

5. Длительность ответов всех отделов была большей в бодрствующем состоянии (длительность ответа улитки на 16%, позитивной фазы внутреннего коленчатого тела на 22% и 1-й позитивной фазы ответа коры на 27%).

6. Амплитуды негативных фаз ответов центральных отделов слуховой системы отчетливо уменьшаются в состоянии наркоза (амплитуда негативной фазы ответа внутреннего коленчатого тела на 37%, ответа коры на 63%).

7. Увеличение латентных периодов электрических ответов всех исследуемых отделов определяется, очевидно, замедлением синаптической передачи под влиянием наркоза. Повышение порогов реакций в бодрствующем состоянии является, по всей вероятности, результатом маскировки, связанной с двигательной активностью животного. Увеличение амплитуд электрических ответов, наблюдающееся в состоянии наркоза, может до некоторой степени быть связано с понижением порогов. Однако, основной причиной указанных изменений является, по-видимому, выключение (барбитуровым наркозом) десинхронизирующих влияний со стороны ствола мозга и таламуса.

### ЛИТЕРАТУРА

Альтман Я. А., А. М. Марусева, Физиолог. журн. СССР, 45, № 6, 724, 1959.  
Артемьев В. В., Физиолог. журн. СССР, 37, № 6, 688, 1951.

Гершуни Г. В., Физиолог. журн. СССР, 29, № 5, 369, 380, 1940.



- Гранит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., 1957.  
 Гусельников В. И., Журн. высш. нервн. деят., 7, 4, 626, 1957.  
 Кожевников В. А., Физиолог. журн. СССР, 44, № 9, 801, 1958.  
 Любимов Н. Н., Л. Г. Трофимов, Журн. высш. нервн. деят., 8, 4, 617, 1958.  
 Ройтбак А. И., Биоэлектрические явления в коре больших полушарий. Тбилиси, 1955; Тр. Инст. физиолог. АН Груз. ССР, 10, 103, 1956.  
 A des H. W. a. J. M. B r o o k h a r t, Journ. Neurophysiol., 13, 189, 1950.  
 B r e m e r F., Physiol. Rev., 38, 357, 1958.  
 D a v i s H., Physiol. Rev., 37, 1, 1957.  
 D e s m e d t J. E. a. G. L a G r u t t a, Journ. Physiol., 136, 20, 1957.  
 D e s m e d t J. E. a. K. M e c h e l s e, C. r. Soc. Biol., 151, 2209, 1957.  
 E n g s t r o m H., Acta oto-laryngol., 49, 109, 1958.  
 G a l a m b o s R., J. E. R o s e, R. B. B r o m i l e y, I. R. H u g h e s, Journ. Neurophysiol., 15, 359, 1952.  
 G a l a m b o s R. a. S h e a t z, Fed. Proc., 18, № 1, part 1, 49, 1959.  
 G r o s s N. B. a. W. R. T h u r l o w, Journ. Neurophysiol., 14, 409, 1951.  
 H e r n a n d e z - P e ò n R., Acta Neurolog. Latinoamer., 1, 256, 1955.  
 K e m p E. H., G. E. C o p e e, E. R o b i n s o n, Am. Journ. Physiol., 120, 34, 1937.  
 L i v i n g s t o n R. B., in Reticular formation of the brain, Henry Ford Hospital International Symposium, Little, Brown a. Co, Boston—Toronto, 177, 1958.  
 T u n t u r i A., Am. Journ. Physiol., 196, 1175, 1959.

Поступило 4 II 1960

## CHARACTERISTICS OF ELECTRICAL RESPONSES FROM VARIOUS DIVISIONS OF THE AUDITORY SYSTEM IN ANAESTHETIZED AND UNANAESTHETIZED ANIMALS

By *Ja. A. Altman* and *A. M. Maruseva*

From the laboratory of the auditory analyzer physiology, Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

## ОБ ОТРАЖЕНИИ В ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАММЕ ПРОЦЕССА ИРРАДИАЦИИ И РЕСИПРОКНЫХ ОТНОШЕНИЙ ПРИ ЗАМЫКАНИИ ВРЕМЕННОЙ СВЯЗИ<sup>1</sup>

*В. С. Русинов*

Институт высшей нервной деятельности АН СССР и Институт нейрохирургии им. Н. Н. Бурденко АМН СССР, Москва

В общее учение о межцентральных отношениях Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский (1909) внесли одно положение, которое сейчас в свете данных о ретикулярной формации привлекает к себе внимание. В этой работе они писали: «Возбуждение, возникающее в центральной нервной системе, способно в крайне широкой степени разливаться в ней по самым отдаленным ее частям». Они считали, что одна единственная волна возбуждения, приходящая в ц. н. с., может обнаружить свое действие на очень отдаленных ее центрах, если эти последние были предварительно подготовлены теми или другими влияниями.

Вопрос об иррадиации возбуждения и путях иррадиации теснейшим образом связан с более общим вопросом о физиологических механизмах функции замыкания, ибо решение первого вопроса сказывается и на выводах о месте замыкания временной связи. На происходившей в 1958 г. в США конференции по физиологии ц. н. с. и поведению, на которой было уделено большое внимание советской физиологии и особенно учению о в. н. д., выступил ряд участников конференции, отвергавших учение И. П. Павлова о движении основных нервных процессов по коре больших полушарий. Так, например, Тейбер (Teuber, 1959) считал, что распространение возбуждения, концентрация, иррадиация — понятия только гипотетические. Сперри (Sperry, 1959) утверждал, что учение Павлова об иррадиации — уже отставленная теория. Пожалуй, главным аргументом, который выставлялся против признания движения нервных процессов по коре, было отсутствие электрофизиологических данных, иллюстрирующих это движение. Поэтому каждый электрофизиологический факт, указывающий на иррадиацию нервных процессов в коре больших полушарий, привлекает к себе внимание.

В нашей лаборатории Цуй Чжи-пин исследовал вопрос об иррадиации нервных процессов на людях с хорошо выраженным  $\alpha$ -ритмом в задних отделах больших полушарий и  $\alpha$ -подобным ритмом в центральных областях.

Использовалась методика выработки двигательных условных рефлексов на основе речевого подкрепления на комплексные звуковые или световые раздражения, состоящие из трех одинаковых сигналов, подаваемых с равными интервалами. Для дифференцировки были использованы также комплексные звуковые раздражители, состоящие из трех сигналов: два первых звука были того же тона, что и в условных положительных, третий сигнал был другого тона. Двигательная реакция регистрировалась в виде электромиограммы. Для записи ЭЭГ электроды располагались на коже черепа цепоч-

<sup>1</sup> Доклад в Московском обществе физиологов в сентябре 1959 г. на заседании, посвященном 110-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова.

кой от лобной до затылочной области на расстоянии 4—5 см друг от друга и в 3—4 см от средней линии. ЭЭГ записывалась биполярно.

Мы выбрали комплексные раздражители, исходя из мысли, что простые условные раздражители не показывают особенно больших, заметных изменений в ЭЭГ человека, предъявление же более сложной задачи может выявить такие детали, которые обычно проходят незамеченными.

В начале исследования при осуществлении двигательного рефлекса у испытуемых отмечается генерализованная блокада доминирующего ритма электрической активности коры больших полушарий. По мере укрепления условного рефлекса генерализованная реакция сменяется депрессией в сенсо-моторной области. Эти данные были уже установлены рядом авторов. Однако в процессе исследования двигательных условных рефлексов у человека на комплексный раздражитель Цуй Чжи-пин выявил некоторые детали, оказавшиеся очень ценными для решения вопроса об иррадиации нервных процессов. Им было обнаружено, что локальная реакция проявляется на ЭЭГ в виде «воронки» — депрессии основного ритма, которая раньше начинается в моторной области и запаздывает из-за увеличения латентных периодов в направлении к затылочной области (рис. 1). Восстановление ритма происходит раньше в задних отделах и значительно позже в передних. На кривых при многоканальной записи депрессия в ЭЭГ выражается в виде воронки (см. жирные линии под кривыми). Как правило, явление воронки наиболее четко наблюдается у тех испытуемых, у которых выражен так называемый центральный  $\alpha$ -ритм. В ходе исследования при дальнейших предъявлениях условных раздражителей локальные изменения в ЭЭГ (локальная депрессия и явление «воронки») становятся менее отчетливыми или исчезают. Однако они вновь появляются при применении дифференцировочных раздражителей или при переделке положительного раздражителя в тормозный.

Эти данные отчетливо указывают на иррадиацию нервных процессов. Где происходит этот процесс иррадиации: в коре больших полушарий, в ретикулярной формации ствола мозга или в таламусе? Явление воронки может иметь место в одном полушарии. На рис. 1, А это видно, в частности, по ЭЭГ IV и V затылочных областей. Известно, что ретикулярная система ствола мозга вызывает изменения электрической активности одновременно в обоих полушариях головного мозга, причем эти изменения генерализованы по всем областям коры. Влияния диффузной системы таламуса хотя и вызывают локальные изменения электрической активности, но также происходят одновременно в обоих полушариях головного мозга. Следовательно, явление воронки скорее свидетельствует о наличии иррадиации в коре больших полушарий, чем в ретикулярной системе.

Воронка может совпадать во времени и маскироваться генерализованной депрессией основного ритма электрической активности. Однако при детальном анализе изменений ЭЭГ во время выработки условного рефлекса у человека на комплексный раздражитель эти две реакции можно отдифференцировать.

Явление воронки было получено не только на звуковой, но и на световой комплексный раздражитель. В последнем случае обнаружилось явление двойной воронки, свидетельствующее о встречной иррадиации нервных процессов в коре больших полушарий. На рис. 1, Б видно, что депрессия на световой раздражитель начинается раньше в затылочной области, затем с большим латентным периодом появляется в направлении к моторной области. При осуществлении же движения депрессия начинается в моторной области и распространяется к затылочной. Эти явления воронки и встречной воронки, наблюдаемые при выработке условных рефлексов у человека, являются электрографическим отражением иррадиации нервных процессов в коре больших полушарий.

Когда М. Н. Ливанов (1957) показывал на электроэнцефалоскопе при съемке с 50 и больше пунктов коры большого мозга кролика на определенном этапе выработки условного оборонительного рефлекса встречную световую дорожку от зрительной к моторной области, то у некоторых физиологов это вызвало сомнение. На основе наших электрофизиологических данных мы должны подтвердить наличие встречной иррадиации в коре

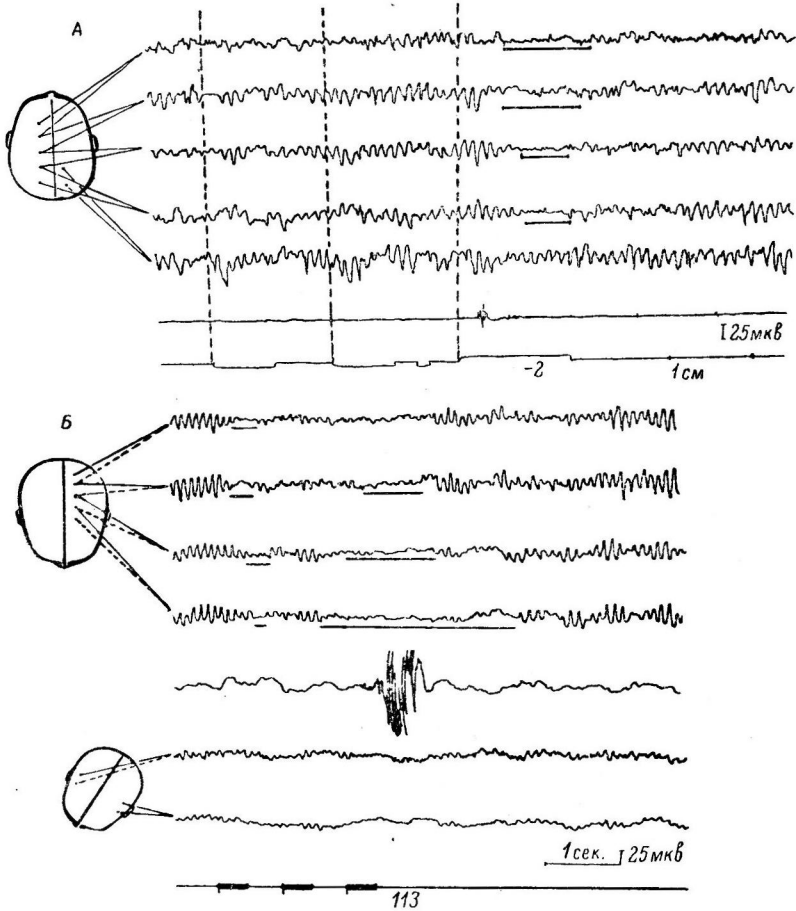


Рис. 1. Явление воронки в ЭЭГ человека.

А — 2-е применение дифференцировочного раздражителя. Сверху вниз: ЭЭГ (3 кривых) ЭЭГ правой руки; отметка звуковых раздражителей. Начало каждого звука отмечено вертикальной пунктирной линией. Б — явление двойной воронки. Сверху вниз: ЭЭГ (4 кривых); ЭЭГ, ЭЭГ (2 кривых); отметка светового раздражителя.

при выработке рефлексов. Не могут быть случайными одинаковые данные, полученные на разных объектах исследования с применением разных методов: электроэнцефалоскопии и электроэнцефалографии.

Наличие процесса иррадиации наблюдалось у нас в лаборатории не только при выработке двигательных условных рефлексов, но и при условнорефлекторном усвоении ритма в ЭЭГ человека при сочетании звука с ритмическим светом (Г. Н. Болдырева). В лаборатории М. Н. Ливанова (Ливанов и Поляков, 1945) впервые было получено условнорефлекторное усвоение ритма в ЭЭГ животных. Данное явление затем было подтверждено рядом авторов: Йошии, Прево и Гасто (Yoshii, Pruvot, Gastaut, 1956), Морелл, Джаспер (Morrell, Jasper, 1956), Морелл, Накэ, Гасто

(Morrell, Naquet, Gastaut, 1957) и др. В. Е. Майорчик и Б. Г. Спири (1951) наблюдали условнорефлекторное учащение ритма у человека. В. С. Русинов и Р. А. Павлыгина (1957) получили условнорефлекторное усвоение ритма в ЭЭГ человека.

Г. Н. Болдырева продолжала эти исследования.

В ее работе сначала определялась оптимальная частота световых мельканий, усваиваемых корой большого мозга, и угасалась ориентировочная реакция на звук. Затем проводилось сочетание звука с ритмическим светом, причем звук обычно опережал световые мелькания на 1—2 сек. Совместное их действие продолжалось 8—10 сек.

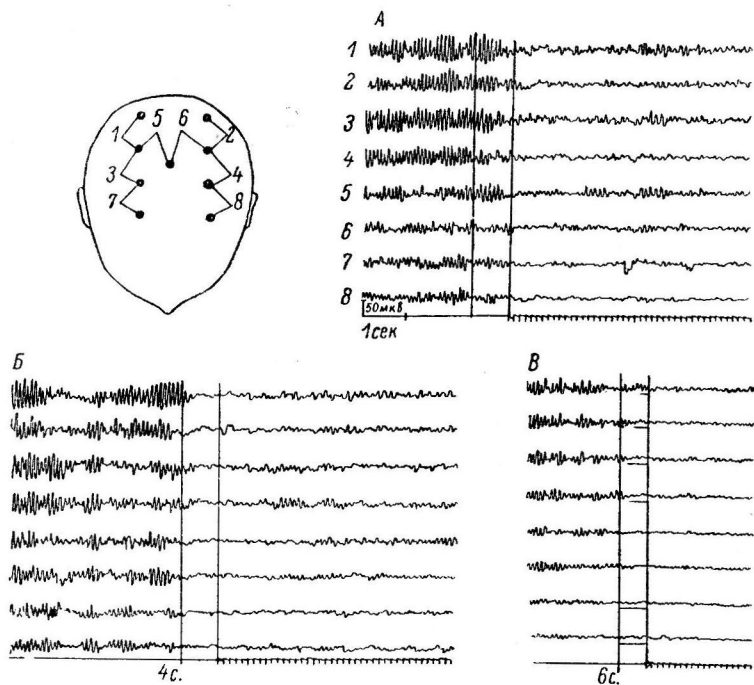


Рис. 2. Условнорефлекторное усвоение ритма в ЭЭГ человека.

А — 1-е сочетание звука с ритмическим светом (7 мельканий в 1 сек.); Б — 4-е; В — 6-е сочетание. Первая вертикальная линия — начало действия звука, вторая — начало действия ритмического света.

Регистрация ЭЭГ проводилась биполярно. Электроды располагались по обоим полушариям от затылочной до лобной области на расстоянии 4—5 см друг от друга, а также в височной области и по сагиттальной линии. Звук и мелькающий свет подавались от фотофостимулятора при постоянной длительности световой вспышки 75 мсек. Испытуемый сидел в удобном кресле с закрытыми глазами в экранированной камере, в темноте.

При сочетании звука с ритмическим светом условнорефлекторное усвоение ритма выявлялось в интервале между началом звука и световых мельканий, а также при отставлении ритмического света на несколько секунд от звука. Процесс выработки условнорефлекторной перестройки ритма представлен на рис. 2. При первом сочетании (в силу того что ориентировочная реакция на звук была предварительно угашена) никаких заметных изменений фоновой активности в ответ на включение звука не отмечается (рис. 2, А). Мелькающий (7 в 1 сек.) свет вызывает перестройку ритмики задних отделов полушарий с частоты 11 в 1 сек. на 7 в 1 сек. Далее, уже в 4-м сочетании, на звук регистрируется генерализованная депрессия фоновой активности, наступающая во всех областях (рис. 2, Б). Затем, в 6-м сочетании, появляется разница в величине латентных перио-

дов депрессии по областям: в ответ на включение звука депрессия сначала появляется в теменных, позже в заднетеменных и еще с большим латентным периодом в затылочных отведениях (рис. 2, В). Эти данные также свидетельствуют о процессе иррадиации по коре больших полушарий.

В электрофизиологической лаборатории Института нейрохирургии АМН СССР имеется восьмиканальный волновой анализатор с электронным интегратором, изготовленный на заводе «Биофизприбор», для автоматического анализа получаемых ЭЭГ. Теоретическое основание, давшее возможность изготовления аппарата, изложено в работах В. А. Кожевникова (1954, 1955, 1958). Анализатор и интегратор работают в комплексе с восьмиканальным чернилопишущим электроэнцефалографом. В основу анализатора положен принцип действия электронных анализаторов со сменными полосовыми фильтрами. Полосы пропускаемых фильтрами частот выбраны в соответствии с полосами частот ритмов ЭЭГ человека. Каждый канал анализатора может пропускать одну любую (по выбору) из шести частотных полос:  $\delta$ ,  $\theta$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$  пиков (14—20 в 1 сек.), бета высокий (21—30 в 1 сек.) и  $\gamma$ -ритм. Анализатор позволяет наблюдать изменения этих частот в каждой полосе во времени совместно с изменениями ЭЭГ и измерять их значение по частоте и амплитуде. Каждый из каналов анализатора может регистрировать не только результаты анализа, но и вести регистрацию самой ЭЭГ. Частоты, лежащие за пределами полос пропускания, не влияют на результаты измерений. На той же ленте с записью результата частотного анализа одновременно регистрируются результаты измерения восьмиканального электронного интегратора, выраженные в мкс-сек. Интегратор предназначен для определения суммарной активности биоэлектрических потенциалов. Он обеспечивает интегрирование одновременно по всем восьми каналам в любой комбинации проанализированных ритмов, выдаваемых анализатором. Интегрирование производится автоматически. Необходимо отметить справедливое замечание В. А. Кожевникова (1958), что интегратор вычисляет не «продукцию энергии» электричества мозга или другого органа, как думают некоторые авторы (Jakobson, 1940; Ford, 1954; Шимпке, 1954), а измеряет вольтаж переменной компоненты разности потенциалов между отводящими электродами, записывающими ЭЭГ. Для измерения частот различных компонентов ЭЭГ и определения малейших отклонений в комплексе прибор имеет электронный периодметр. Его чувствительность такова, что позволяет обнаружить изменения до 0.001 длительности, например в каждой  $\alpha$ -волне. Данные периодметра записываются автоматически на той же ленте под каждой измеряемой волной. Запись идет в виде импульсов, амплитуда которых строго пропорциональна длительности каждой измеряемой волны.

Работая на этом анализаторе, Цуй Чжи-пин подтвердил свои данные об иррадиации. Пропуская в анализатор только одну полосу доминирующего ритма и анализируя ее по всем отведениям от лба до затылка в одном полушарии, он при выработке условного рефлекса у человека измерил скорость процесса иррадиации в коре в направлении от моторной области к затылочной. Она оказалась в среднем равной 25—30 см/сек. (рис. 3).

Какой нервный процесс, происходящий в коре, отражает депрессию  $\alpha$ -ритма при раздражении афферентных систем — возбуждение или торможение? Депрессия  $\alpha$ -ритма, проявляющаяся в ЭЭГ человека на любое афферентное раздражение, применяемое впервые, была исследована нами с помощью анализатора. Оказалось, что при даче светового раздражения происходит генерализованная депрессия не только  $\alpha$ -ритма, но и  $\beta$ -ритма, как по более низким, так и по высоким его компонентам. Депрессируются также  $\theta$ - и  $\delta$ -ритмы;  $\gamma$ -ритм депрессируется лишь в начале раздражения, а затем, еще во время раздражения, быстро восстанавливается до исходного уровня. В других случаях  $\gamma$ -ритм совсем не меняется (рис. 4). Следовательно, при депрессии или блокаде электрической активности, вызываемой афферентным раздражением, не происходит перехода на более высокие частоты, а получается действительно депрессия всех ритмов, входящих в ЭЭГ, за исключением  $\gamma$ -ритма. При визуальном анализе иногда складывается впечатление о переходе на более высокие частоты при афферентных раздражениях из-за того, что при подавлении других ритмов  $\gamma$ -ритм более отчетливо проявляется, но этот ритм, как показывают анализ и интегрирование, имелся в ЭЭГ и до раздражения. Во время депрессии  $\alpha$ -ритма периодметр показывает, что каждая из депрессированных  $\alpha$ -волн увеличивает свой период.



Интересные данные были получены по анализу последствий от афферентных раздражений. Сейчас же после выключения раздражения по

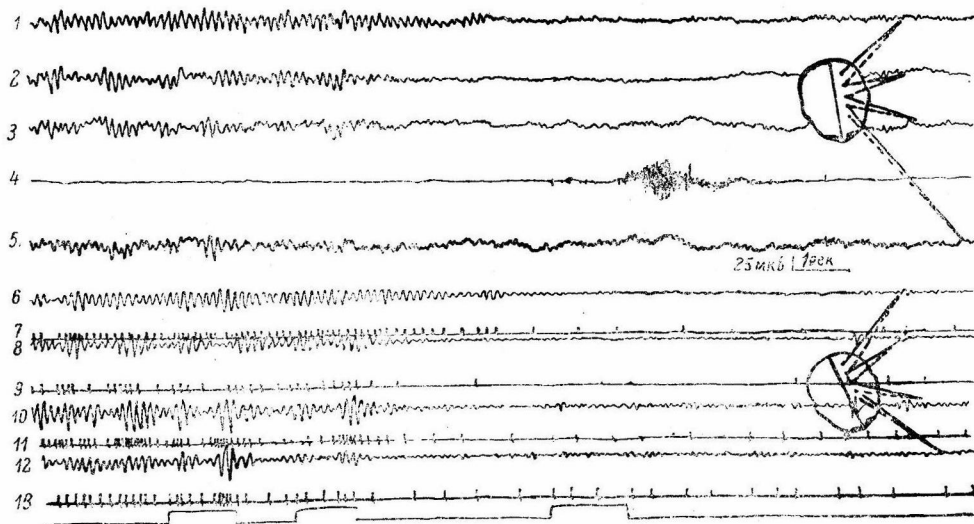


Рис. 3. Одновременная запись ЭЭГ, частотного анализа и интегрирования.

1, 2, 3, 5 — ЭЭГ; 4 — ЭМГ правой руки; 6, 8, 10, 12 — запись анализатора по полосе альфа-ритма с тех же областей, что и ЭЭГ; 7, 9, 11, 13 — соответствующая 6, 8, 10 и 12 запись показаний интегратора; внизу — отметка звуковых раздражений.

В данном наблюдении 3-й сигнал отставлен от второго.

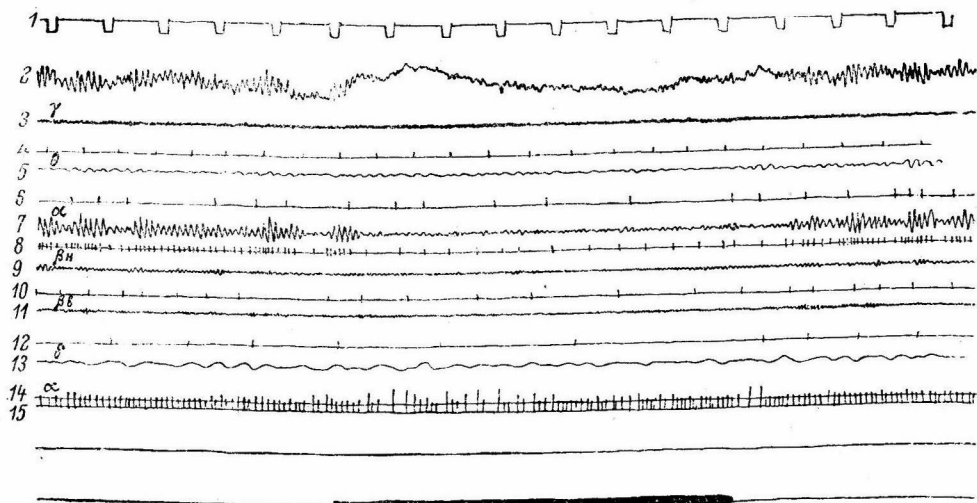


Рис. 4. Действие светового раздражения на ЭЭГ.

1 — отметка времени (в сек.); 2 — ЭЭГ, затылочно-теменное отведение слева. Анализ ЭЭГ по полосам: 3 — гамма, 5 — тэта, 7 — альфа, 9 — бета низкий, 11 — бета высокий, 13 — дельта-ритм. Под каждой кривой анализатора записываются показания интегратора (4, 6, 8, 10, 12, 14); 15 — запись периодометром альфа-ритма; внизу — отметка света.

полосам  $\alpha$  и  $\beta$  происходит учащение ритма и нарастание амплитуды. Периодметр также свидетельствует об увеличении частоты ритма. Период каждой  $\alpha$ -волны уменьшается после выключения раздражения по сравнению с периодом  $\alpha$ -волн как до раздражения, так и во время раздражения (рис.4).

Несколько иная картина наблюдается в состоянии дремоты. Частотный анализ и интегрирование указывают, что  $\delta$ -ритм во время раздражения вначале увеличивается, но затем депрессируется.  $\theta$ -ритм слегка депрессируется, как и  $\beta$ -ритм. Отчетливо депрессируется  $\alpha$ -ритм;  $\gamma$ -ритм не меняется. Но и здесь привлекает внимание реакция последействия. Если в состоянии бодрствования увеличение частоты и амплитуды по всем полосам, где это наблюдалось, происходит одновременно, то при дремоте мы видим расхождение во времени в реакции последействия. В то время как  $\alpha$ - и  $\beta$ -ритмы в последействии от раздражения одновременно увеличивают свои частоты и амплитуды,  $\theta$ -ритм значительно отстает от них (рис. 5).

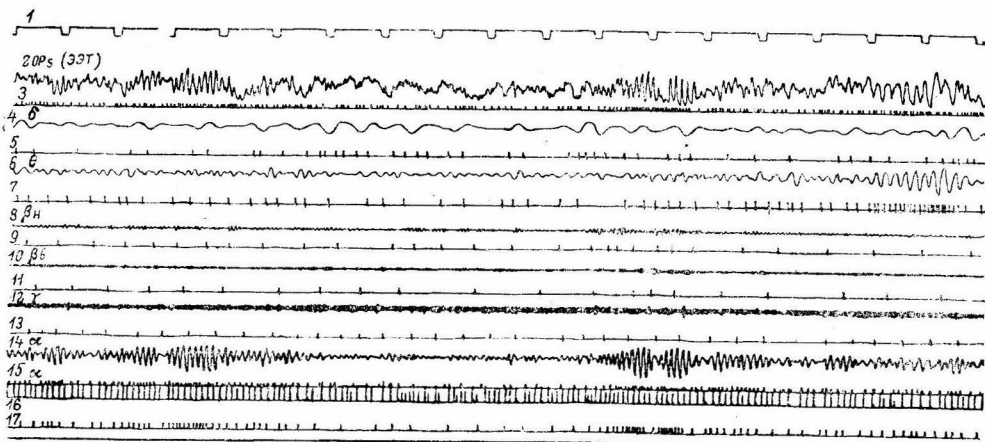


Рис. 5. Действие светового раздражения во время дремоты.

1 — отметка времени (в сек.); 2 — ЭЭГ, затылочно-теменное отведение слева; 3 — запись интегратором общей суммарной активности ЭЭГ. Анализ ЭЭГ по полосам: 4 — дельта, 6 — тета, 8 — бета низкий, 10 — бета высокий, 12 — гамма, 14 — альфа-ритм. Под каждой кривой анализатора записываются показания интегратора (5, 7, 9, 11, 13, 15); 16 — запись периодметром альфа-ритма; 17 — интегрирование по полосе альфа-ритма; внизу — отметка раздражения.

Как понять физиологический смысл указанных изменений ЭЭГ во время раздражения и в последействии от него? По-видимому, в этих изменениях электрической активности надо видеть действие тех же механизмов, что в явлениях «возбуждение вслед за торможением» Сеченова и «отдача» Шеррингтона. Как известно, Сеченов показал, что если во время применяемого раздражения реакция отсутствует или она незначительна, а вслед за прекращением раздражения происходит усиленный ответ, то это означает, что раздражение во время своего действия вызывало тормозную реакцию. Исходя из результатов анализа изменений ЭЭГ, мы понимаем генерализованную депрессию альфа-, бета- и других ритмов, дающих отдачу после раздражений, применяемых впервые, как реакцию торможения корковых структур.

Данные Цюй Чжи-пина, полученные при выработке условного двигательного рефлекса у человека на комплексный раздражитель, показывают, что по мере выработки рефлекса, помимо локальных реакций, появляются и другие закономерные изменения в ЭЭГ. Обращают на себя внимание изменения, происходящие в последействии от раздражения. Они состоят в следующем: в задних отделах полушарий по отношению к передним появляется реципрокность электрической активности. Наличие доминирующего ритма колебаний в задних отделах полушарий и одновременно иду-

щая депрессия электрической активности в передних отделах сменяется появлением колебаний в передних отделах с одновременно идущей депрессией в задних. Реакция реципрокности в виде переменных индукционных отношений электрической активности — вырабатывается. Она видна на ЭЭГ при выработке условных рефлексов вслед за выключением раздражителей и осуществлением рефлекса. Реципрокность электрической активности между передними и задними отделами больших полушарий, по-видимому, отражает соответствующие индукционные отношения в их функциональном состоянии.

Это интересное явление можно объяснить следующим образом. Очаг возбуждения в корковом конце двигательного анализатора в последствии от условных раздражителей и осуществлении рефлекса испытывает периодические колебания в своем функциональном состоянии. Эти колебания в порядке индукции вызывают реципрокные изменения в состоянии задних отделов полушарий, что отражается в периодических изменениях электрической активности. Но может быть дано и другое объяснение. Аfferентные импульсы от дистантных рецепторов (звук, свет) обычно вызывают депрессию альфаритма в затылочных областях. Проприоцептивные импульсы вызывают депрессию альфаподобного ритма в центральных областях. Временные отношения между этими импульсами в ходе выработки условного двигательного рефлекса закрепляются в виде определенного стереотипа, который отражается на ЭЭГ в последствии от раздражителей (рис. 6).

Независимо от объяснения сам факт появления на определенном этапе выработки условных рефлексов четких реципрокных отношений в электрической активности коры больших полушарий позволяет предположить, что физиологический механизм, вызывающий это явление, принимает участие в образовании временной связи. Если в спинном мозге реципрокная иннервация закреплена статически анатомическими связями и проявляется в координации мышц-антагонистов, то уже при образовании доминанты реципрокные отно-

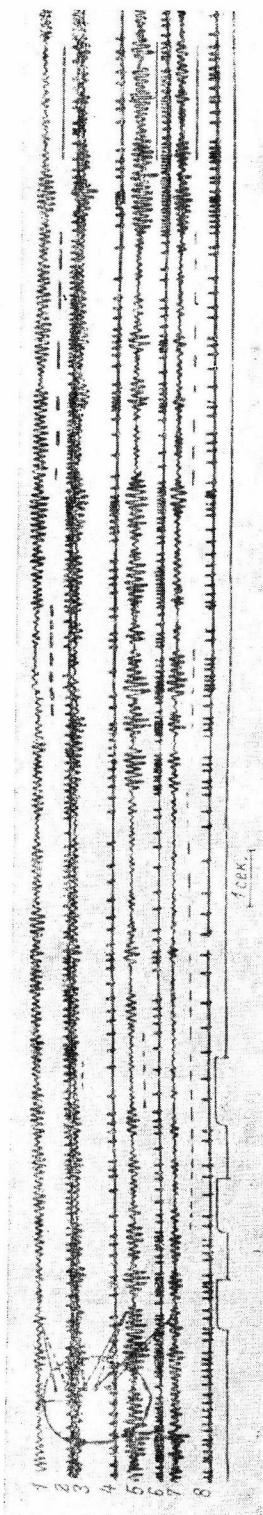


Рис. 6. Реципрокные отношения электрической активности между передними и задними отделами полушария большого мозга в последствии от раздражителей.

Запас на анализаторе и интеграторе. Каждый канал анализатора пропускает только полосу  $\alpha$ -ритма. 1, 2, 3, 5, 6, 7 — запись анализатора; 4, 6, 8 — запись интегратора. Пунктирные линии — отметка раздражителя.

шения в ц. н. с. складываются в ходе самой реакции. При выработке и упрочении условного рефлекса, как показывают электрографические данные, реципрокность в коре большого мозга вырабатывается. Мы полагаем, что в основе вырабатываемой реципрокности, отражаемой в ЭЭГ быстро меняющимися переменными индукционными отношениями электрической активности, лежат безыпульсные электротонические влияния. Они представляют собой один из видов функциональной межнервной связи, имеющей большое значение при образовании условных рефлексов.

#### ВЫВОДЫ

На основании исследования изменений электрической активности при выработке условных двигательных рефлексов у человека на комплексный звуковой и световой раздражитель и результатов частотного анализа и интегрирования биопотенциалов можно сделать следующие выводы.

1. На первом этапе выработки условных рефлексов вслед за фазой генерализованных изменений электрической активности в период локальных реакций наблюдается явление «воронки», которое проявляется в виде депрессии основного ритма, раньше начинающейся в моторной области и запаздывающей в направлении к затылочной области. Восстановление ритма происходит раньше в задних отделах и значительно позже в передних. «Воронка» является выражением иррадиации нервных процессов. Скорость иррадиации равна в среднем 25—30 см/сек.

2. Явление «воронки» может наблюдаться в одном полушарии. Поэтому более вероятно, что отображаемая им иррадиация нервных процессов происходит в коре больших полушарий, а не в ретикулярной формации ствола мозга или диффузной системе таламуса.

3. Наличие двойной, встречной воронки при выработке условного двигательного рефлекса на комплексный световой раздражитель (первой — из коркового конца зрительного анализатора и второй — из коркового конца двигательного анализатора) свидетельствует о встречном процессе иррадиации как об одном из механизмов образования временной связи.

4. В период появления на ЭЭГ локальных реакций в последствии от раздражений наблюдается реципрокность в виде быстро меняющихся индукционных отношений электрической активности между передними и задними отделами полушарий.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. и А. А. Ухтомский (1909). А. А. Ухтомский, Собр. соч., 1, 5, Изд. ЛГУ, 1950.
- Кожевников В. А., Физиол. журн. СССР, 40, № 4487, 1954; Пробл. физиол. акуст., 3, 102, 1955; EEG a. clin. Neurophysiol., 10, 269, 1958.
- Ливанов М. Н., Докл. в Моск. общ. физиол., 1957.
- Ливанов М. Н. и К. Л. Поляков, Изв. АН СССР, серия биол., 3, 286, 1945.
- Майорчик В. Е. и Б. Г. Спириин, Вопр. нейрохирург., 3, 3, 1951.
- Павлов И. П., Полн. собр. соч., 4, 131, Изд. АН СССР, 1947.
- Русинов В. С. и Р. А. Павлыгина, Докл. В. С. Русинова и Г. Д. Смирнова на IV Международном электроэнцефалогр. конгрессе, 17, Изд. АН СССР, 1957.
- Сеченов И. М. В кн.: Сеченов И. М., И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы. Избр. тр. в. 3, 135, 1952. М.—Л.
- Шминке Г. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 38, 71, 1954.
- Ford A., Electronics, 27 (5), 176, 1954.
- Jakobson E., Rev. Sci. Instrum., 11, 415, 1940.
- Morrell F., H. Jasper, EEG a. clin. Neurophysiol., 8, 201, 1956.
- Morrell F., R. Naquet, H. Gastaut, Journ. Neurophysiol., 20, 574, 1957.
- Moruzzi G., H. Magoun, EEL a. clin. Neurophysiol., 1, 455, 1949.
- Sperry R. The central nervous system and behavior I-st conference, 217, USA, 1959.
- Tenber H. The central nervous system and behavior, I-st conference, 180, USA, 1959.
- Yoshii N., P. Pruvot, H. Gastaut, C. r. Acad. Sci., 242, 1361, 1956.

## ELECTROENCEPHALOGRAPHIC EVIDENCE OF IRRADIATION PROCESS AND RECIPROCAL RELATIONSHIPS ACCOMPANYING THE LINKAGE OF A TEMPORARY CONNECTION

By *V. S. Rusinov*

From the Institute of Higher Nervous Activity, USSR Academy of Sciences, and the Burdenko Institute of Neurosurgery, USSR Academy of Medical Sciences, Moscow

Changes in EEG accompanying the elaboration of conditioned motor reflexes to complex sound and light stimulations in man, as well as the results of frequency analysis and of integration of biopotentials have shown the following. In the period of local responses a «funnel» pattern is observed as a depression of the basic rhythm at first occurring in the motor zone and lagging towards the occipital lobe. The «funnel» pattern is an evidence of irradiation of nervous processes taking place in the cortex rather than in the reticular formation of the brain stem or in the thalamus diffusive system as the above phenomenon may occur in one hemisphere. The average rate of irradiation amounts to 25—30 cm/sec. The occurrence of a double inverse «funnel» pattern during the elaboration of a conditioned motor reflex to complex sound stimulations (the first «funnel» arising from the cortical end of the visual analyser and the second one — from the cortical end of the motor analyser) reveals the counterprocess of irradiation as one of the mechanisms underlying the formation of a temporary connection. When local responses appear in EEG the reciprocity is observed, in after-effect of stimuli, in the form of rapidly changing inductive relationships of electrical activity between the anterior and posterior portions of the hemispheres.



## ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ НЕРВНЫХ КЛЕТОК РАЗНЫХ АНАЛИЗАТОРОВ ПРИ ДЕЙСТВИИ АДЕКВАТНЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

*Н. И. Николаева*

Кафедра физиологии человека и животных Ростовского-на-Дону государственного университета

Одним из важных и в то же время сложных вопросов физиологии в. н. д. является вопрос о механизме образования временной связи. И. П. Павлов уделял особое внимание этому вопросу. В последнее время известные успехи в этой области достигнуты с помощью методики хронического вживления электродов (Коган, 1952; Ливанов и Рябиновская, 1947).

Электрическое раздражение мозга через вживленные электроды применялось как в качестве сигнала при образовании условных рефлексов (Лагутина, 1951; Николаева, 1955), так и в качестве подкрепления (Ливанов и Рябиновская, 1947; Ливанов и Каролькова, 1951; Ливанов и др., 1951; Николаева, 1955, 1957, 1958, и др.) Было установлено, что при действии неадекватных раздражений, применяемых в виде электрического раздражения мозга, возникают характерные изменения возбудимости в раздражаемых пунктах.

В пункте сигнального раздражения по мере образования и закрепления временной связи возбудимость закономерно возрастает. Величины напряжения тока, необходимые для получения условной реакции, делаются все более и более низкими. Однако так называемая местная реакция, вызывавшаяся раньше при приложении тока к данному участку мозга, требует для своего появления все больших и больших величин напряжения и может даже вовсе не наблюдаться.

В пункте подкрепляющего раздражения снижение величин порогов (повышение возбудимости) наблюдается еще до появления первых видимых признаков образовавшейся временной связи. По мере закрепления этой связи возбудимость в пункте подкрепляющего раздражения продолжает возрастать, пока не стабилизируется на некотором уровне, гораздо более высоком, чем исходный.

В пунктах, соседних с исследуемым и отстоящих от него на 2—3 мм, в начальной фазе образования временной связи тоже видно заметное повышение возбудимости, но далее в этих участках возбудимость резко падает, что соответствует фазе стойкого упрочения условного рефлекса. Затем, однако, исчезают и эти изменения, в то время как в пункте подкрепляющего раздражения возбудимость остается стойко повышенной на все время существования временной связи.

Целью настоящей работы было выяснение динамики изменений возбудимости мозга в местах приложения адекватных раздражений в процессе образования временной связи.



## МЕТОДИКА

Опыты ставились на кошках с электродами, вживленными в корковые области зрительного, слухового и двигательного анализаторов: 4 кошки с электродами в зрительной области коры больших полушарий, 3 — в слуховой области и 3 — в двигательной.

В качестве адекватных раздражений использовались: свет электрической лампы в 200 в, тоны разной высоты, получаемые от звукогенератора типа ЗГ-2А (от 200 до 3000 гц), электрокожное раздражение лапы, сочетаемое со звуковым раздражением — метрономом.

Изменение порогов электрического раздражения мозга производилось по методике, описанной ранее (Коган, 1960; Николаева, 1955, 1957а).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

## Опыты с применением светового раздражения

Реакцией, характерной для раздражения корковой области зрительного анализатора, была так называемая реакция «оглядывания». Исследование начиналось с установления величин порогов прямого раздражения коры. Каждое раздражение отделялось от соседнего таким интервалом, чтобы предыдущее раздражение не влияло на эффект последующего. Если пороги представляли достаточно стабильную величину, мы приступали к измерению их на фоне светового раздражения.

Приводим в качестве примера протокол опыта (табл. 1).

Таблица 1  
Протокол № 8 от 16 VII 1955, Кот Заяц

№ раздражения	Время	Применение адекват. раздражителя	Порог (в мм шкалы потенциометра)	Реакция	Примечание
1	12 ч. 02 м.	Не применяли	20	Оглядывание	Беспокоен
2	12 09	То же	20	То же	Спокоен
3	12 16	Свет 200 вт	25	» »	»
4	12 23	То же	26	» »	»
5	12 30	Не применяли	22	» »	»
6	12 37	То же	21	» »	»
7	12 44	Свет 200 вт	25	» »	»
8	12 51	То же	25	» »	»
9	12 58	Не применяли	23	» »	»
10	13 ч. 05 м.	То же	22	» »	»

Из протокола видно, что двукратное измерение порога электронной возбудимости мозга в начале опыта дает постоянную цифру — 20 мм шкалы потенциометра. Измерение порога на фоне действия светового раздражения дает более высокие цифры — 25 и 26 мм. Последующие измерения без применения светового раздражения вновь дают величины, близкие к исходным. Затем опять дважды измеряется порог на фоне адекватного раздражения, и снова величины порогов оказываются более высокими, чем при контрольных измерениях.

В каждом опыте применялось не более 10 раздражений, так как при увеличении продолжительности опыта у животных развивалась сонливость. Снижение возбудимости у кота Заяц под влиянием адекватного раздражения было весьма значительным, так как применение раздражения той же силы, которая вызывала пороговый эффект на фоне действия адекватного раздражения, вне его действия вызывало резко усиленную реакцию вплоть до судорожной.

Результаты ряда опытов на коте Заяц представлены на рис. 1. Анализ изменений порогов прямого раздражения мозга на фоне действия адекватного раздражения и без него показывает, что кривые не соприкасаются на всем их протяжении и пороги электрической возбудимости мозга без раздражения светом всегда были выше величин порогов на фоне действия света.

Однако постепенно характер отношений меняется. По мере дальнейшего применения электрического раздражения на фоне света обе кривые начинают сближаться. Постепенно световое раздражение приобретает способность вызывать такую же двигательную реакцию, как и непосредственное раздражение мозга электрическим током. Другими словами, сочетание света с электрическим раздражением мозга привело к образованию временной связи, где свет являлся сигнальным раздражителем, а электрическое раздражение мозга — подкрепляющим. Этот процесс сопровождался снижением величин порогов на электрическое раздражение, если оно сопровождалось световым раздражением. В конце концов пороги, определяемые на фоне света, стали ниже порогов, определяемых вне его действия.

В опыте № 14 (рис. 1, Д) появляются первые признаки образующейся временной связи, а в опыте № 16 (рис. 1, Е) она уже проявляется вполне отчетливо. Соответственно пороги в опыте № 16 были ниже при определении их на фоне светового раздражения по сравнению с пороговыми, отмечавшимися вне его действия. Явления того же порядка имели место и у двух других кошек.

У четвертой кошки из этой группы (Мурзилка) во всех опытах наблюдались другие отношения. Первые же опыты, поставленные на этом животном, показали, что применение адекватного раздражения сразу же вызывало снижение порогов прямого раздражения мозга (рис. 1, Ж и З).

Приведенные здесь факты можно объяснить следующим образом. По всей вероятности, у разных кошек локализация электродов не была одинаковой. Можно думать, что в последнем случае они располагались в той группе клеточных элементов, которая воспринимала именно данную интенсивность светового раздражения, а в первых трех случаях — в участках, соседних с ними. При действии светового раздражения возбуждение в соответствующих клеточных группах сопровождается торможением в соседних клеточных группах, что и находит свое выражение в величинах порогов прямого раздражения.

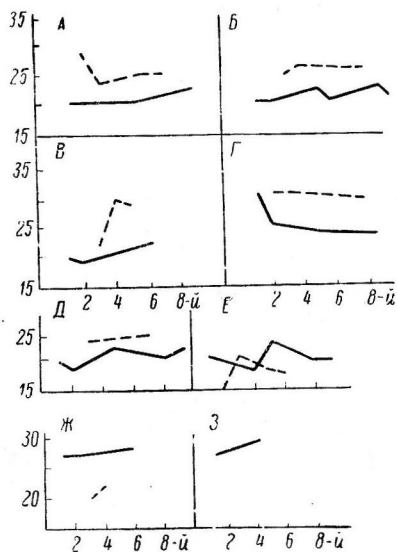


Рис. 1. Определение порогов без действия (сплошная линия) и при действии светового раздражения (пунктирная линия) при включении лампочки 200 вт.

А, Б, В, Г, Д, Е — опыты на коте Заяц, Ж и З — на коте Мурзилка. По оси абсцисс — порядковые номера раздражений; по оси ординат — сила раздражения (в мм шкалы потенциометра). А — опыт № 3, Б — № 5, В — № 7, Г — № 8, Д — № 14, Е — № 16, Ж — № 3, З — опыт № 4.

Опыты с применением звуковых раздражений

У кошки Полосатой производилось определение порогов прямого раздражения мозга на фоне действия тона 800 гц.

Порядок опытов был тот же, что и в случае действия световых раздражителей.

Таблица 2

Протокол № 6 от 18 VII 1955, кошка Полосатая

№ раздражения	Время опыта	Применение адекватн. раздр.	Порог (в мм шкалы по-тенциометра)	Реакция
1	14 ч. 30 м.	Не применяли	21	} Движение головы и ушных раковин
2	14 37	То же	21	
3	14 44	Тон 800 гц	23	
4	14 51	То же	25	
5	14 58	Не применяли	22	
6	15 05	То же	22	
7	15 12	Тон 800 гц	25	
8	15 19	То же	25	
9	15 ч. 26 м.	Не применяли	21	

Из приведенного протокола видно, что пороги прямого раздражения мозга растут на фоне действия звукового раздражения (рис. 2, А, Б, В). Однако уже с седьмого опыта картина меняется. По мере того как звуковое раздражение сочетается с электрическим раздражением мозга, наблюдается заметное снижение величин порогов, и к моменту образования временной связи, т. е. к моменту, когда звуковое раздражение получает способность вызывать такую же двигательную реакцию,

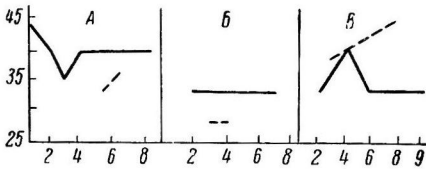


Рис. 2. Определение порогов под влиянием тона.

Кошка Симка (А, Б) под влиянием sireны (В).  
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

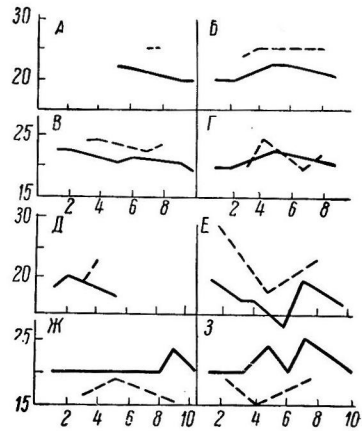


Рис. 3. Определение порогов под влиянием тона 800 гц.

Кот Полосатый, тон 800 гц, А — опыт № 2; Б — № 5; В — № 6; Е — № 7. Кошка Лисичка: Д, Е — тон 800 гц, Ж, З — тон 400 гц. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

как и ток, пороги, измеренные на фоне действия адекватного раздражения, обнаруживают величины гораздо более низкие, чем до этого.

В предельно четкой форме эти отношения видны у кошки Лисички. При применении тона 800 гц пороги, измеренные на фоне адекватного раздражения, неизменно дают более высокую величину, чем при его отсут-

ствии (рис. 2, *Д, Е*). С образованием временной связи, напротив, величины порогов начинают снижаться (рис. 2, *Ж, З*). Однако у этой кошки можно отметить следующую интересную особенность. Первые же применения тона 400 гц вызывают заметное снижение величин порогов. В то же время тон в 3000 гц вызывает ту же реакцию, что и тон в 800 гц.

Можно, следовательно, думать, что у этой кошки электроды располагались в группе клеточных элементов, воспринимающих частоту в диапазоне 200—400 гц. Частоты более высокие адресуются, видимо, в другие, соседние клеточные элементы. Поэтому первые применения тонов 800 и 400 гц дают совершенно различную картину. Под влиянием тона 800 гц пороги повышаются (рис. 2, *Д, Е*), в то время как под влиянием тона 400 гц они снижаются (рис. 2, *Ж, З*). Такую же картину относительно тона 800 гц обнаруживает кошка Симка. Применение в первых же опытах тона 800 гц вызывает снижение величин порогов прямого раздражения мозга. Применение же звука сирены вызывает повышение величин порогов (рис. 3, *В*).

**Опыты с применением электрокожных раздражений (образование двигательных условных рефлексов на электрокожном подкреплении)**

Опыты поставлены на трех кошках с электродами, вживленными в область двигательного анализатора. При раздражении пунктов двигательной коры наблюдались движения лапы на стороне, противоположной раздражению. Движения имели характер физических реакций, и величины порогов прямого раздражения мозга отличались относительным постоянством.

В этом случае задачей исследования было проследить за динамикой возбудимости в пункте двигательного анализатора, когда временная связь вырабатывалась на основе раздражения кожных рецепторов электрическим током.

Ввиду того, что движения лапы, вызываемые электрическим раздражением мозга и электрическим раздражением лапы, были весьма сходны по характеру, возник вопрос, как измерять пороги прямого раздражения мозга на фоне действия условного раздражителя (в нашем случае — метронома), вызывавшего ту же самую двигательную реакцию, что и приложение электрического раздражения к двигательному пункту коры больших полушарий. Мы решили принять следующий порядок опытов. До начала выработки двигательного оборонительного условного рефлекса в течение нескольких дней производилось систематическое измерение порогов коркового пункта двигательного анализатора. Если величины порогов отличались достаточным постоянством, мы приступали к выработке условного рефлекса. Измерение порогов продолжалось, но осуществлялось теперь эпизодически: в начале опыта по выработке условного рефлекса и в конце опытного дня. Затем, когда временная связь уже начинала намечаться, о чем можно было судить по общим движениям животного при действии условного раздражителя, хотя локальная условная реакция еще отсутствовала, мы производили измерения порогов раздражения мозга через 5 сек. после действия условного раздражителя. Такие определения производились, как правило, один раз в опытный день и лишь изредка — два раза. Затем такие же измерения производились в момент первых проявлений условного рефлекса и, наконец, в фазе его окончательного упрочения.

В результате этих наблюдений можно было видеть следующую закономерность. У всех трех кошек в начальную фазу образования условного рефлекса при наличии первых его двигательных признаков пороги раздражения мозга более или менее заметно снижались, что говорило о повышении возбудимости в корковой части двигательного анализатора. Но затем по мере упрочения условного рефлекса у одной из кошек пороги продолжали снижаться под влиянием условного раздражителя, у другой, напротив, они стали заметно повышаться, у третьей эти изменения колебались.

Таблица 3

Кот Серый

Дата и № опыта	Величина порогов (в делениях шкалы потенциометра)			Примечание
	исходная	на фоне условного раздражения	конечная	
11 III 1959, опыт № 3	2.02	2.00	2.02	16—17-е сочетания; первые признаки условного рефлекса
11 IV 1959, опыт № 8	2.02	1.49	1.63	45—46-е сочетания; прочный условный рефлекс
18 IV 1959 . . . . .	1.48	1.46	1.48	57—58-е сочетания

Из данных табл. 3 видно, что в начальную фазу образования условного рефлекса имеется повышение возбудимости мозгового пункта под влиянием условного раздражителя, но предельно резкого своего выражения оно достигает в момент окончательного упрочения условного рефлекса, и в дальнейшем величина порогов для мозгового пункта снижается вообще, а не только под влиянием острого действия условного раздражителя (рис. 4, А). Наблюдавшаяся в этом случае картина полностью соответствует тому, что мы видели на примере выработки условных рефлексов при действии неадекватных раздражений.

Иные отношения наблюдались у другого животного (кот Усатый). Здесь с появлением первых признаков условного рефлекса тоже наблюдалось значительное понижение величин порогов раздражения мозга, но затем, по мере того как условный рефлекс становился все более и более прочным, величины порогов стали заметно расти, пока, наконец, не превысили исходный уровень (рис. 4, Б).

Мы полагаем, что у Усатого раздражаемый через электроды двигательный мозговой пункт не вполне соответствовал тому очагу, где формировалась временная связь. Пункт, в котором мы производили измерения возбудимости, был соседним относительно того, где формировалась временная связь, так как он обнаружил все те характерные изменения возбудимости, которые нами были установлены для соседних пунктов при выработке условных рефлексов на неадекватные раздражения. В начальную фазу образования условного рефлекса, когда реакция генерализована, имеет место повышение возбудимости и в пунктах, соседних с пунктом подкрепляющего раздражения, но по мере специализации рефлекса обнаруживаются индукционные отношения, что выражается снижением возбудимости в пунктах, соседних с пунктом подкрепляющего раздражения.

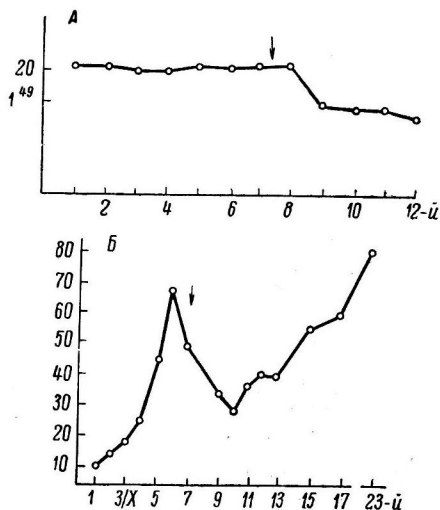


Рис. 4. Изменения возбудимости в двигательном пункте коры при образовании оборонительного условного рефлекса. А — кот Серый, Б — кот Усатый.

По оси абсцисс — опытные дни, по оси ординат — величина порогов раздражения мозга (в делениях шкалы потенциометра). Стрелка — первые проявления условного рефлекса.

## ВЫВОДЫ

1. При действии адекватных раздражений (звук, свет), адресующихся в корковые отделы соответствующих анализаторов, происходит либо снижение возбудимости корковых клеток анализатора, определяемое через хронически вживленные электроды по порогам прямого электрического раздражения, либо, напротив, повышение возбудимости. Различие эффектов определяется различием локализации электродов относительно тех клеточных структур, которые непосредственно воспринимают данное раздражение.

2. При частых определениях порогов прямого раздражения коры зрительного и слухового анализаторов на фоне действия адекватного раздражителя возникает временная связь, для которой сигнальным раздражителем является адекватное, а подкрепляющим — электрическое раздражение мозга, вызывающее ту или иную двигательную реакцию (оглядывание, настораживание). В результате образования временной связи пороги раздражения мозга начинают заметно снижаться, что говорит об увеличении возбудимости соответствующих мозговых клеток.

3. В процессе образования двигательного оборонительного условного рефлекса на электрокожное подкрепление при сигнальном действии адекватного раздражителя пороги мозговых пунктов двигательного анализатора либо снижаются, если этот пункт принимает непосредственное участие в образовании временной связи, либо после временного снижения возрастают, что говорит о территориально более далеком расположении этого пункта от того, который участвует в формировании временной связи.

## ЛИТЕРАТУРА

- К о г а н А. Б. Методика хронического вживления электродов для отведения потенциалов и раздражения мозга. М., 1952; Физиолог. журн. СССР, 56, № 2, 251, 1960.
- Л а г у т и н а Н. И., Бюлл. exper. биолог. и мед., № 4, 1951.
- Л и в а н о в М. Н. и А. М. Р я б и н о в с к а я, Физиолог. журн. СССР, 33, № 5, 523, 1947.
- Л и в а н о в М. Н. и Т. А. К о р о л ь к о в а, Журн. высш. нервн. деят., 1, в. 2, 1951.
- Л и в а н о в М. Н., Т. А. К о р о л ь к о в а и Г. М. Ф р е н к е л ь, Журн. высш. нервн. деят., 1, в. 4, 1951.
- Н и к о л а е в а Н. И., Физиолог. журн. СССР, 39, № 1, 52, 1953; Уч. зап. Ростовск. гос. унив., 26, № 4, 1956; Физиолог. журн. СССР, 43, № 1, 32, 1957; 41, № 6, 1958.

Поступило 7 IV 1960

## CHANGES IN THE EXCITABILITY OF NERVOUS CELLS OF VARIOUS ANALYSERS UNDER THE ACTION OF ADEQUATE STIMULI

By *N. I. Nicolaeva*

From the Chair of man and animal physiology, State University, Rostov-on-Don



## ИССЛЕДОВАНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ УРОВНЯ СВОБОДНОГО АММИАКА В МОЗГУ ПРИ ДИФФЕРЕНЦИРОВОЧНОМ ТОРМОЖЕНИИ И В НЕКОТОРЫХ УСЛОВИЯХ НЕВРОТИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ У КРЫС<sup>1</sup>

*Е. А. Владимирова*

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

Вопрос о механизме возникновения внутреннего торможения до настоящего времени остается недостаточно изученным. Применяя метод условных двигательных-пищевых рефлексов и определяя содержание свободного аммиака в больших полушариях мозга крыс, мы установили в процессе выработки дифференцировки и при развитии угасательного торможения наличие определенных стадий, переходящих одна в другую (Владимирова, 1956а, 1957а).

Первым воздействием дифференцировочного раздражителя в самом начале выработки дифференцировки, равно как и первым применением угашаемого положительного условного раздражителя, сопутствуют ярко выраженная положительная двигательно-пищевая и ориентировочно-исследовательская реакции, сопровождающиеся значительным нарастанием свободного аммиака в мозгу. При наибольшей степени упрочения дифференцировки, а также в случаях полного угашения положительного двигательно-пищевого условного рефлекса повышения уровня аммиака в больших полушариях уже нет. Содержание аммиака при этом достигает величин, характерных для состояния равновесия возбуждательных и тормозных процессов, т. е. состояния относительного покоя нормальных контрольных крыс. Отсюда у нас возникла необходимость в специальном исследовании вопроса об активном характере дифференцировочного торможения.

Методика исследования подробно описана в предыдущих наших сообщениях (Владимирова, 1956б, 1957а, б). Условные двигательно-пищевые рефлексы у крыс вырабатывали в камере, дно которой можно было вместе с животным автоматически погружать в жидкий кислород. Это давало возможность в любой момент быстро фиксировать химический состав головного мозга. Содержание преформированного аммиака в больших полушариях мозга определяли методом вакуумной дистилляции, пользуясь несколько видоизмененным прибором Парнаса и последующей несселеризацией.

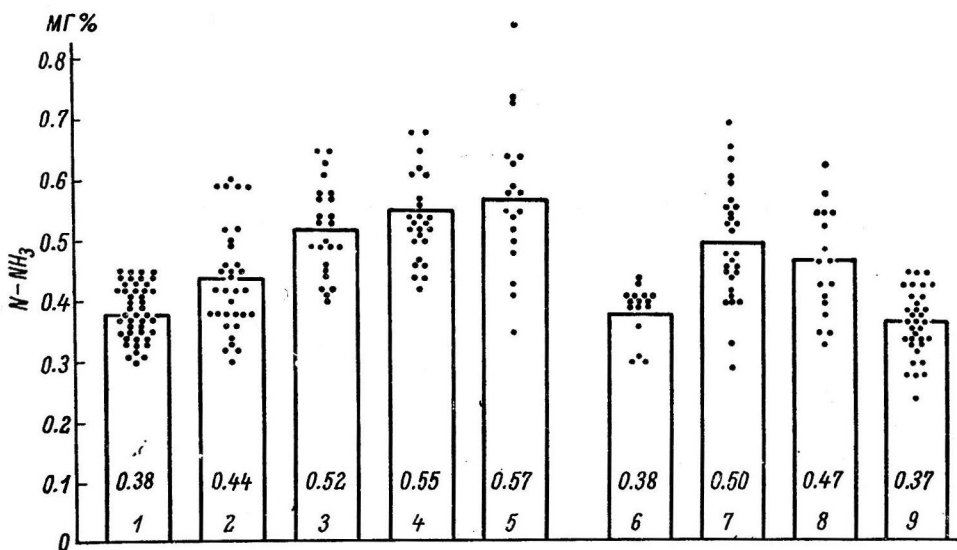
### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В опытах на крысах, у которых была выработана абсолютная дифференцировка, определяли содержание аммиака в мозгу в первые 5, 30 и 60 сек. воздействия отрицательного условного раздражителя (зуммера) и за те же интервалы воздействия положительного раздражителя (звонка). Полученные результаты подтверждают активный характер дифференци-

<sup>1</sup> Доложено на заседании Отдела высшей нервной деятельности Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 20 II 1958.

ровочного торможения, наиболее выраженный в первые секунды (рисунок).

Через 5 сек. от начала воздействия положительного условного раздражителя содержание аммиака в мозгу увеличивается в среднем до 0.44 мг%, т. е. становится на 15.8% выше нормы ( $p < 0.01$ ), а через тот же промежуток времени после начала применения дифференцировочного раздражителя уровень аммиака достигает в среднем 0.50 мг%, т. е. превышает норму уже на 32% ( $p < 0.01$ ). Таким образом, во втором случае нарастание содержания аммиака оказывается более выраженным (на 13%), несмотря на то, что действие положительного условного раздражителя сопрово-



Изменение содержания аммиака в мозгу за 5, 15, 30 и 60 сек. от начала действия положительного условного раздражителя (звонок) и за те же отрезки времени при абсолютной дифференцировке.

Норма (1); условно-рефлекторное возбуждение: 5 сек. (2), 15 сек. (3), 30 сек. (4), 60 сек. (5); пауза перед включением зуммера (6); дифференцировка: 5 сек. (7), 30 сек. (8), 60 сек. (9).

ждается бурной двигательной-пищевой реакцией. Обнаруженная разница количества аммиака статистически достоверна ( $p < 0.02$ ).

Повышенное содержание аммиака, но уже с тенденцией к снижению (в среднем 0.47 мг%) имеет место и через 30 сек. воздействия отрицательного условного раздражителя, т. е. на 24% выше нормы ( $p < 0.01$ ). Однако если сравнить этот уровень с содержанием аммиака в мозгу через 30 сек. воздействия раздражителя, вызывающего положительную двигательную-пищевую реакцию, то он оказывается пониженным на 14.5%. Это различие в содержании аммиака статистически достоверно ( $p < 0.01$ ).

К концу первой минуты дифференцировочного торможения количество свободного аммиака в мозгу колеблется уже в пределах нормы, составляя в среднем 0.37 мг%. Разница в содержании аммиака в мозгу в данной стадии дифференцировочного торможения и во время соответствующего периода двигательной-пищевой возбуждения достигает 54% ( $p < 0.01$ ).

Естественно, встает вопрос, чем же обусловлено повышение уровня аммиака в мозгу в первые секунды действия дифференцировочного раздражителя? Результаты предыдущих наших исследований с воздействием фармакологических веществ (Владимирова, 1938, 1950), а также опытов, проведенных с применением двигательной-оборонительной и двигательной-пищевой методик, свидетельствуют о существовании закономерной связи

между состоянием возбуждения ц. н. с. и образованием аммиака в мозговой ткани (Владимирова, 1951, 1954). Следовательно, и в данном случае можно думать, что в первые секунды воздействия дифференцировочного раздражителя происходит усиление активности нервной ткани высших отделов ц. н. с.

Вместе с тем более значительное повышение содержания свободного аммиака в мозгу в первые секунды применения дифференцировочного раздражителя позволяет опровергнуть предположение о повышении уровня аммиака в мозгу якобы за счет аммиака крови, поступающего в нее из мышц во время мышечной работы. В данном случае увеличение количества аммиака наблюдалось при отсутствии заметной двигательной реакции. Очевидно, что в условиях прочно выработанной дифференцировки происходит активное затормаживание положительной двигательной-пищевой реакции, сопровождающееся даже более интенсивным образованием аммиака в мозгу, чем при осуществлении положительной двигательной-пищевой реакции.

Приведенные выше данные об изменении содержания свободного аммиака в больших полушариях головного мозга интересно сопоставить с данными об изменении электрической активности мозговой ткани, описанными в работах, посвященных изучению электроэнцефалограмм (ЭЭГ) в связи с образованием условных рефлексов и особенно при корковом торможении. В литературе имеется указание, что учащение биоэлектрических колебаний в мозговой ткани и возрастание амплитуды этих колебаний в период выработки дифференцировки свидетельствуют об усилении активности корковых клеток, в то время как появление медленных волн большой амплитуды говорит о развитии тормозного состояния (Сахиулина, 1957; Мнухина, 1957). Это усиление биоэлектрической активности мозговой ткани хорошо согласуется с результатами наших опытов, а именно, с резким повышением уровня свободного аммиака в больших полушариях мозга крыс как в начальном периоде выработки дифференцировки, так и в случаях упроченной дифференцировки в первые секунды действия отрицательного условного раздражителя.

В наших опытах имело место значительное повышение уровня аммиака в мозгу и при первом неподкреплении угашаемого условного раздражителя. Во второй фазе угашения положительного условного рефлекса, как известно, установлено появление медленных волн большой амплитуды, свидетельствующих о более низком уровне функциональной активности. Нами в тех же условиях полного угашения положительного двигательного-пищевого условного рефлекса найдено понижение уровня свободного аммиака в мозгу до нормы (Владимирова, 1957б). Такое же снижение повышенного уровня аммиака наблюдалось и при абсолютной дифференцировке длительностью в 60 сек.

Таким образом, фазность имеет место не только в процессе выработки данного вида внутреннего торможения, но и в осуществлении уже выработанного дифференцировочного торможения. Фактический материал, приведенный нами, дает основание полагать, что представление И. П. Павлова о развитии процесса торможения из процесса возбуждения получило подтверждение и при биохимическом исследовании коркового торможения. Активный характер внутреннего торможения в условиях наших опытов проявился в быстром устранении избытка свободного аммиака в мозгу и в соответствующем уравнивании возбужденных и тормозных процессов при абсолютной дифференцировке длительностью в 60 сек.

О действительном равновесии нервных процессов в данном периоде абсолютной дифференцировки свидетельствует следующий факт. В ответ на положительный условный раздражитель, примененный через 1—2 сек.

с момента выключения зуммера, т. е. на фоне последствия абсолютной дифференцировки, почти мгновенно проявляется ярко выраженная двигательно-пищевая реакция. Содержание свободного аммиака при этом за первые 15 сек. увеличивается в среднем до 0.57 мг% — на 54% выше исходного количества аммиака, обнаруженного в мозгу на 60-й сек. абсолютной дифференцировки (таблица, №№ 1, 2 и 3). Этот опыт, как нам кажется, говорит о необычайной подвижности нервных процессов у нормальных животных и одновременно подкрепляет правильность предположения о состоянии равновесия возбуждательных и тормозных процессов в указанный период абсолютной дифференцировки.

Содержание аммиака (в мг%) в мозгу нормальных крыс (I) и в невротическом состоянии (II) при абсолютной дифференцировке (зуммер), в условиях экспериментальной «сшибки» и при других воздействиях

№ п/п	Условия опытов	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Количество опытов <i>n</i>	Средние и крайние данные <i>M</i>	Ошибка средней <i>m</i>	<i>p</i>
1	Норма . . . . .	—	45	0.38 (0.28—0.45)	±0.0065	—
2	Абсолютная дифференцировка (зуммер) . . .	60	34	0.37 (0.24—0.45)	±0.0095	$p > 0.1$
3	Зуммер 60 сек. и через 2 сек. звонок (I) . .	15	18	0.57 (0.40—0.77)	±0.0247	$p < 0.01$
4	Зуммер 60 сек. и через 2 сек. звонок (II) . .	15	25	0.40 (0.30—0.46)	±0.0086	$p = 0.02$
5	Сильный звонок (I) . . . . .	60	16	0.52 (0.37—0.63)	±0.0225	$p < 0.01$
6	Сильный звонок (II) . . . . .	60	17	0.42 (0.28—0.66)	±0.0279	$p < 0.05$
7	Электрический ток (I) . . . . .	60	9	0.56 (0.47—0.68)	±0.0238	$p < 0.01$
8	Электрический ток (II) . . . . .	60	15	0.60 (0.47—0.76)	±0.0261	$p < 0.01$

Для дальнейшего исследования вопроса о состоянии равновесия возбуждательных и тормозных процессов при абсолютной дифференцировке длительностью в 60 сек. нами была сделана попытка выяснить влияние безусловного, именно запредельного, торможения на характер и скорость проявления положительной двигательно-пищевой реакции при экспериментальной «сшибке» у крыс в невротическом состоянии с явлениями некой заторможенности.

В свое время И. П. Павловым было высказано важное положение о развитии запредельного (охранительного) торможения как при воздействии сильных раздражителей, так и в том случае, когда очень слабый условный раздражитель, действуя чрезмерно долго, превышает предел работоспособности нервной клетки (Павлов, 1938).

Белых крыс, у которых были выработаны положительный двигательно-пищевой условный рефлекс на звонок и к нему абсолютная дифференци-

ровка на зуммер, подвергали воздействию сильных звуковых раздражителей (чередование сильного звонка и зуммера ежедневно в среднем по 4). По окончании раздражений каждый раз проверяли состояние условно-рефлекторных ответов на положительный и отрицательный раздражители по принятому нами стереотипу.

Первые признаки нарушения условнорефлекторной деятельности появились на 4—5-й день применения сильных звуковых раздражителей. При дальнейшем применении раздражения у ряда крыс выпадали отдельные положительные двигательно-пищевые условные рефлексы, не восстанавливающиеся и после 2—3 дней отдыха животных. Наряду с этим встречались и такие животные, у которых не удавалось вызвать нарушенные условнорефлекторной деятельности в указанных условиях. При соответствующей проверке такие животные оказались мало чувствительными к сильному звуковому воздействию. Создать невротическое состояние у них удалось, применяя раздражение сильным звонком в специальном ящике по способу, сходному с методом Л. В. Крушинского (1949).

Для данной серии опытов специально отбирали крыс, реагирующих на включение сильного звонка энергичной двигательной оборонительной реакцией. Раздражение применяли по 120 сек. два раза в день с перерывом в 2—3 мин., после чего проверяли состояние условных рефлексов и изредка скорость проявления положительной двигательно-пищевой реакции на внезапно примененный звонок на фоне последствия абсолютной дифференцировки.

Поскольку нас интересовало состояние физиологической подвижности нервных процессов в начальной стадии развития невротического состояния, мы исследовали содержание аммиака в мозгу у тех животных, у которых в день опыта нормальная положительная двигательно-пищевая реакция имела место не только в момент первой, но иногда и второй экспериментальной «спибок». Внезапное же применение звонка на фоне третьей по порядку дифференцировки, как правило, не сопровождалось положительной двигательно-пищевой реакцией. В последнем случае содержание свободного аммиака в больших полушариях мозга за первые 15 сек. изолированного действия положительного условного раздражителя оказалось в среднем 0.40 мг%, всего на 8.1% больше количества аммиака, обнаруженного при абсолютной дифференцировке непосредственно перед воздействием звонка (табл. № 4). Это незначительное различие количества аммиака статистически, однако, достоверно ( $p = 0.02$ ). Следует заметить, что те же самые животные в нормальном состоянии выдерживали на протяжении одного опыта до 4 внезапных переключений с отрицательного на положительный условный раздражитель, неизменно реагируя ярко выраженной двигательно-пищевой реакцией.

Мы склонны допустить, что указанное нарушение нервной деятельности у крыс в невротическом состоянии обусловлено понижением работоспособности корковых клеток, возникновением запредельного торможения, которое, охраняя корковые клетки от дальнейших энергетических затрат, замедляет подвижность нервных процессов, задерживает проявление положительной двигательно-пищевой реакции в ответ на изолированное действие условного раздражителя. О немедленном развитии торможения у крыс в невротическом состоянии при предъявлении той или иной задачи свидетельствуют характерное удлинение латентного периода, выпадение отдельных положительных двигательно-пищевых условных реакций, а в некоторых случаях исчезновение и безусловного пищевого рефлекса, наступление сонливости. Кроме того, у крыс в невротическом состоянии наблюдалось некоторое ослабление активности общей двигательной реакции на сильный звонок и соответственно более низкое содержание свободного аммиака в мозгу (0.42 мг% — см. табл., № 6), чем у нормальных



крыс в аналогичных условиях опыта (0.52 мг% — см. таблицу, № 5). Однако двигательльно-оборонительная реакция на электрокожное раздражение в обоих случаях сопровождалась почти одинаковым повышением уровня аммиака в мозгу — в среднем 0.60 и 0.56 мг% (см. таблицу, № 7 и 8). Очевидно, у данных крыс в начальной стадии невротического состояния сохраняется способность нормально реагировать на раздражители, адресованные к другому анализатору.

Отсутствие как положительной двигательльно-пищевой реакции, так и повышения уровня аммиака в больших полушариях мозга крыс в невротическом состоянии в ответ на внезапное переключение дифференцировочного раздражителя на положительный условный раздражитель свидетельствует о возникновении в последнем случае запредельного торможения и одновременно подтверждает предположение о состоянии относительного равновесия возбуждательных и тормозных процессов при такой же дифференцировке у нормальных крыс.

В картине электрофизиологических изменений ц. н. с., приводимой в ряде работ (Соколов, 1958; Трофимов, Любимов, Наумова, 1958), имеются данные, указывающие на большое участие в осуществлении условной реакции не только коры, но и подкорки и в той или иной степени ретикулярной формации. Кроме того, экспериментальный материал, представленный на международном коллоквиуме по электроэнцефалографии в. н. д. (Москва, 1958), со всей очевидностью показал, что в разные стадии выработки условных реакций наблюдаются изменения, которые, помимо коры, охватывают и другие области ц. н. с., в частности, ретикулярную формацию среднего мозга. По мере выработки условных реакций эти изменения становятся все более ограниченными и локализуются в значительной мере в специфических системах и в их корковых отделах (Гершуни, 1959). Последнее наблюдение для нас особенно важно, ибо указанные изменения аммиака мы обнаружили, определяя его количество во всей массе больших полушарий головного мозга. Мы допускаем, что применяемые нами безусловные раздражители — электрокожные и пищевые, а следовательно, и выработанные на их основе оборонительные и двигательльно-пищевые условные рефлексы сопровождаются изменением функциональной активности обширной части мозга. Вместе с тем, поскольку в настоящее время вопрос о локализации условного торможения не выяснен, мы склонны высказать предположение (на основании биохимического исследования мозга) о том, что дифференцировочное торможение не только в период формирования, но и при абсолютной дифференцировке в первые секунды воздействия отрицательного условного раздражителя охватывает немалую часть структурно-динамического комплекса ц. н. с. С другой стороны, едва ли можно думать, что в осуществлении условного торможения принимают участие только кора головного мозга или определенные зоны специфических анализаторов, ибо трудно допустить столь высокое содержание свободного аммиака до (0.50 мг%) в ограниченном участке мозга, как это нами было обнаружено в первые 5 сек. абсолютной дифференцировки.

Таким образом, применение павловского метода условных рефлексов в сочетании с быстрейшим способом фиксирования прижизненного химического состава головного мозга дает возможность изучать биохимическую характеристику нервных процессов и сложных механизмов в. н. д.

#### ВЫВОДЫ

1. При изучении биохимической характеристики коркового торможения необходимо учитывать фазный характер его развития, особенно ярко выраженный при выработке дифференцировочного и угасательного торможения.



2. Фазность в развитии дифференцировочного торможения, выработанного на основе неподкрепления двигательной-пищевой реакции, наблюдается не только в процессе упрочения данного вида внутреннего торможения, но и в том, что абсолютная дифференцировка начинается с фазы возбуждения.

3. О наступлении стадии относительного равновесия нервных процессов у нормальных крыс в конце первой минуты абсолютной дифференцировки свидетельствует мгновенное проявление ярко выраженной положительной двигательной-пищевой реакции и резкое повышение уровня аммиака в мозгу при экспериментальной «сшибке».

4. У крыс уже в начальной стадии невротического состояния при внезапном применении положительного условного раздражителя вслед за выключением отрицательного раздражителя не происходит ответной двигательной-пищевой реакции и повышения уровня аммиака в мозгу. Это можно объяснить возникновением запредельного торможения, в силу чего нарушается физиологическая подвижность нервных процессов.

5. Характер изменений уровня свободного аммиака в больших полушариях мозга при развитии тормозных процессов подтверждает представление И. П. Павлова о единой физико-химической природе безусловного и условного торможений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- В л а д м и р о в а Е. А., Физиолог. журн. СССР, 25, № 6, 930, 1938; Бюлл. эксперим. биол. и мед., 29, № 3, 219, 1950; 31, № 4, 228, 1951; в сб.: Биохимия нервной системы, 47. Изд. АН УССР, Киев, 1954; ДАН СССР, 106, № 5, 937, 1956а; Вопросы мед. химии, 2, в. 2, 229, 1956а; Физиолог. журн. СССР, 43, № 2, 117, 1957а; в сб.: Вопросы биохимии нервной системы, 164, Киев, 1957б.
- Г е р ш у н и Г. В., Физиолог. журн. СССР, 45, № 2, 208, 1959.
- К р у ш и н с к и й Л. В., Усп. совр. биол., 28, № 1, 108, 1949.
- М н у х и н а Р. С., Журн. высш. нервн. деят., 7, в. 4, 608, 1957.
- П а в л о в И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных, 608. Изд. 6, Л., 1938.
- С а х и у л и н а Г. Т., Журн. высш. нервн. деят., 7, в. 5, 741, 1957.
- С о к о л о в Е. Н., Конфер. по вопр. электрофизиол. ц. н. с., 115, М., 1958.
- Т р о ф и м о в Л. Г., М. Н. Л ю б и м о в, Т. С. Н а у м о в а, Конфер. по вопр. электрофизиол. ц. н. с. 127, М., 1958.

Поступило 13 V 1959

## AN INVESTIGATION OF CHANGES IN THE FREE AMMONIAC LEVEL IN THE BRAIN DURING DIFFERENTIAL INHIBITION AND UNDER CERTAIN CONDITIONS OF THE NEUROTIC STATE IN RATS

By *E. A. Vladimirova*

From the Pavlov Institute of Physiology, USSR Academy of Sciences, Leningrad

In experiments on rats with elaborated motor-food reflexes a consistent change was observed in free ammoniac content in the cerebral hemispheres revealing the presence of certain stages in the process of the elaboration as well as in the course of established differentiation. The latter begins with an excitation phase. In normal rats the condition of relative equilibrium of nervous processes at the end of the first minute of absolute differentiation is evidenced by an instantaneous manifestation of a pronounced positive motor food response and by a sharp rise of the ammoniac level in the brain accompanying the experimental «conflict». The said phenomena do not occur in rats at an early stage of development of neurosis under exactly similar conditions of experimentation. Loss of the animals ability to respond to a rapid transition from a differential conditioned stimulus to a positive one very likely depends on the appearance of overlimit inhibition, owing to which the physiological mobility of nervous process slows down.

## ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АФФЕРЕНТНЫХ СВЯЗЕЙ ПОЧКИ С ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМОЙ

Ю. Л. Пинес

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

Ранее проведенное нами исследование было посвящено изучению афферентной импульсации с сосудистых рецепторов почки (Пинес, 1959). В настоящей работе наряду с расширением и дополнением сведений об импульсации с сосудистых рецепторов изучалась импульсация с рецепторов, заложенных в других структурных элементах почки. О наличии рецепторов в лоханке, капсуле и паренхиме почки и возможности

рефлексов с них свидетельствуют данные гистологии (Kölliker, 1893; Смирнов, 1901; Haebler, 1925; Губергриц и Ищенко, 1926; Lehman, 1926; Kaufmann a. Gottlieb, 1931; Zanne, 1937, и др.), физиологии (Симановский, 1881; Fischer, 1930; Меркулова, 1948; Адам, 1955; Коханова, 1956, и др.) и клинки (Kast u. Meltzer, 1907; Neuman, 1910; Papin a. Ambard, 1924; Millikan a. Karr, 1925, и др.)

### МЕТОДИКА

Работа выполнена на кошках в условиях острого опыта под тиопенталовым наркозом. После разреза по белой линии живота почка обнажалась, нервы перерезались, отпрепаровывались между почечными артерией и веной, возможно дальше от ворот почки. Потенциалы афферентных импульсов отводились с периферических отрезков нервов почечного сплетения. Применялись воздушные и в отдельных случаях погружные серебряные электроды с межэлектродным расстоянием около 5 мм. Животное экранировалось. Отводимые потенциалы подавались на вход усилителя и регистрировались двулучевым катодным осциллографом. Применяемая чувствительность установки достигала 1 мкв на 1 мм отклонения луча на экране осциллографа. Кровенаполнение почки регистрировалось онкометрически.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Без специальных воздействий на почку афферентная импульсация в почечных нервах либо отсутствует, либо выражается не синхронными с пульсом колебаниями потенциалов — до 5 колебаний в 1 сек., амплитудой 10—30 мкв и длительностью 1—2 мсек. Как было нами показано ранее, эта импульсация отражает сосудистые изменения в почках.

Сужение сосудов почки, вызываемое раздражением индукционным током периферических отрезков большого и малого чревных нервов, а также нервов в почечном сплетении, сопровождается ослаблением,

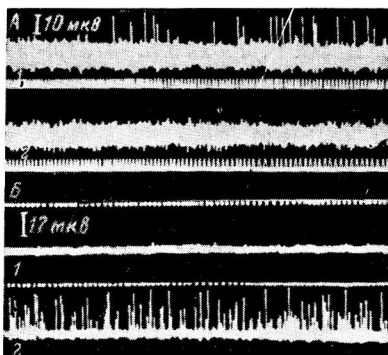


Рис. 1. Изменение афферентной импульсации в нервах почки при непосредственных воздействиях на почечное кровообращение.

А. 1 — до воздействия; 2 — через 20 сек. после прекращения раздражения периферических отрезков большого и малого левых чревных нервов индукционными ударами (в первичной цепи 4 в., р. к. — 10 см, частота 25—30 уд. в 1 сек.). Б. 1 — до воздействия; 2 — через 20 сек. после введения в почечную артерию 5 мкг гистамина в концентрации  $10^{-5}$ . Отметка времени — 0.02 сек. Левая почка.

а расширение сосудов почки, вызываемое введением в почечную артерию растворов гистамина, ацетилхолина или мочевины — возрастанием осцилляций по амплитуде и частоте (рис. 1).

При воздействиях на общее кровообращение интенсивность афферентной импульсации определяется кровенаполнением почек. Вследствие происходящих при этом изменений тонуса почечных сосудов

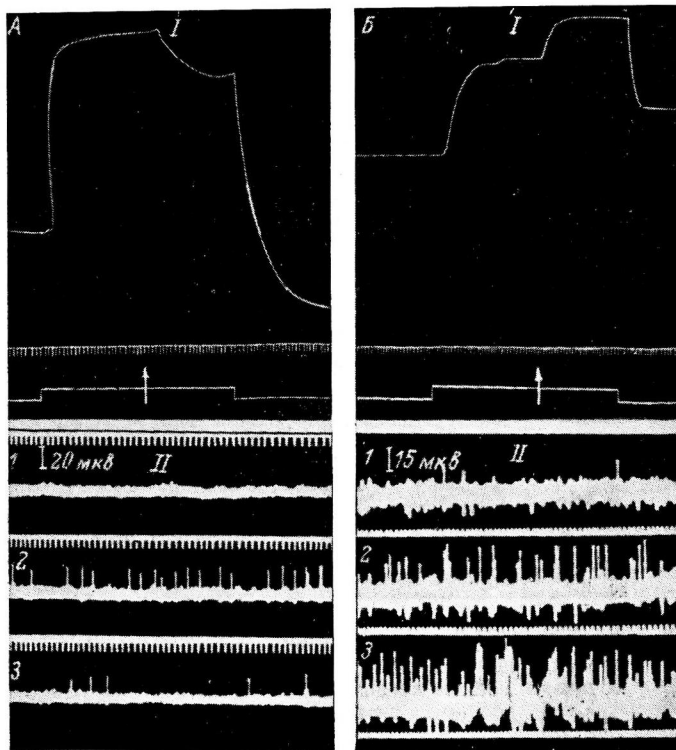


Рис. 2. Изменение почечного кровенаполнения (I) и афферентной импульсации в нервах почки (II) при понижении и повышении общего кровяного давления.

А, I. *Сверху вниз*: онкометрическая регистрация объема почки; отметка раздражения (40 уд. в 1 мин.); отметка пережатия почечной вены (подъем вверх); стрелка — введение в бедренную вену 250 мкг ацетилхолина. А, II, 1 — до воздействия; 2 — усиление импульсации после пережатия почечной вены; 3 — ослабление импульсации после введения в бедренную вену 100 мкг ацетилхолина на фоне пережатия почечной вены. Б, I. Обозначения те же, что и на А, I. Стрелка отмечает введение в бедренную вену 20 мл физиологического раствора. Б, II, 1 — до воздействия; 2 — усиление импульсации после пережатия почечной вены; 3 — дальнейшее усиление импульсации после введения в бедренную вену 20 мл физиологического раствора на фоне пережатия почечной вены. Отметка времени — 0.02 сек.

изменения интенсивности импульсации не всегда находятся в прямой зависимости от уровня общего кровяного давления. Так, импульсация может понижаться не только при падении кровяного давления (выпускание через бедренную артерию 25—50 мл крови), но и при повышении давления, создаваемого сужением сосудов (введение в бедренную вену 200—500 мкг адреналина). Аналогично импульсация может усиливаться не только при повышении кровяного давления (введение в бедренную вену 100—150 мл физиологического раствора), но и при его понижении в результате расширения сосудов (введение в бедренную вену 10—20 мкг гистамина).

Влияние уровня общего кровяного давления на кровенаполнение почки и, следовательно, на интенсивность импульсации можно изучать при неизменном тонусе почечных сосудов. В наших опытах для устранения рефлекторных влияний на тонус почечных сосудов почка денервировалась, а для того чтобы вводимые в общее кровяное русло с целью изменения кровяного давления агенты непосредственно не действовали на сосуды почки, почечный кровоток прекращался путем пережатия почечной вены. В результате прекращения оттока крови сосуды почки расширяются (о чем свидетельствует увеличение ее объема), при этом импульсация значительно возрастает. В этих условиях понижение общего кровяного

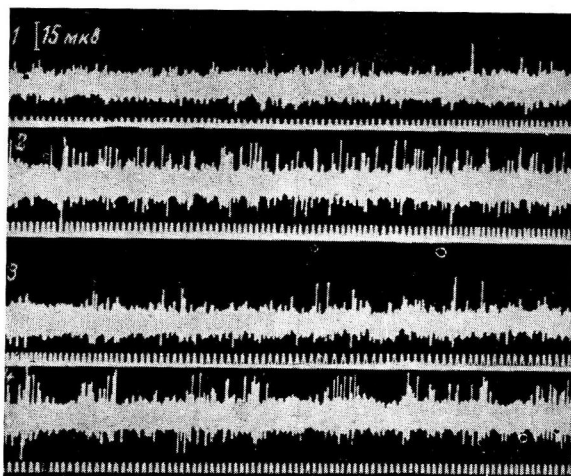


Рис. 3. Изменения афферентной импульсации в нервах почки по прекращении оттока крови из почки до и после введения в общее кровяное русло гистамина.

1, 2 — импульсация до и после пережатия почечной вены;  
3, 4 — импульсация до и после пережатия почечной вены на фоне действия гистамина (20 мкг), введенного в общее кровяное русло.

Отмечается группирование потенциалов в ритме пульса (180 в 1 мин.). Отметка времени — 0.02 сек.

давления выпусканием из бедренной артерии 10—20 мл крови или введением в общее кровяное русло 100—250 мкг ацетилхолина вызывает спадение почечных сосудов (о чем свидетельствует уменьшение объема почки) и ослабляет импульсацию (рис. 2, А). Наоборот, повышение в этом случае кровяного давления введением в общее кровяное русло 20—50 мл физиологического раствора дополнительно увеличивает почечный объем, т. е. еще больше расширяет сосуды почки и ведет к дальнейшему возрастанию импульсации (рис. 2, Б).

Следовательно, частота и амплитуда не синхронных с пульсом осцилляций в нервах почки определяются как тонусом почечных сосудов, так и уровнем общего кровяного давления. Интенсивность импульсации находится в обратной зависимости от величины тонуса почечных сосудов и в прямой зависимости от уровня общего кровяного давления. Величина кровяного давления отражается на импульсации в той мере, в какой оно вызывает расширение или сужение почечных сосудов.

Кроме несинхронных с пульсом колебаний, в нервах почки обнаруживаются также колебания, синхронные с пульсом. Можно предполагать, что эти колебания связаны с рецепторами, заложенными в капиллярной

сети и в венозной системе, а синхронные с пульсом колебания — с рецепторами той части сосудистой системы почки, где пульсация сосудов выражена более значительно (артериальная система). Об этом, в частности, говорит тот факт, что после пережатия почечной вены, когда сильнее всего

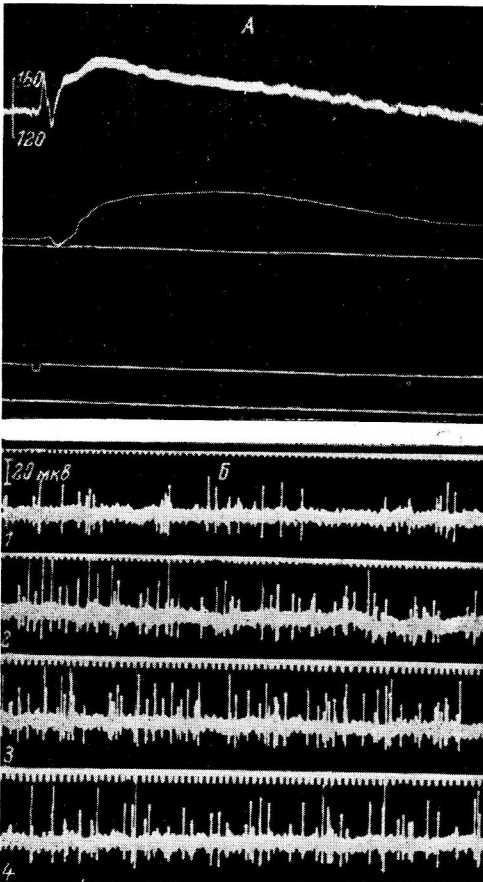


Рис. 4. Изменение общего кровяного давления, объема почки и афферентной импульсации в нервах почки после введения в общее кровяное русло питуитрина.

А — сверху вниз: регистрация кровяного давления в сонной артерии; онкометрическая регистрация объема почки; отметка введения в бедренную вену 2 единиц питуитрина; отметка времени (40 уд. в 1 мин.). Б. 1 — исходная импульсация; 2, 3, 4 — через 0.5, 3.8 мин. после введения в бедренную вену 1 единицы питуитрина. Отметка времени — 0.02 сек.

расширяются вены и капилляры почки, усиливается негрупповая импульсация. Однако если предварительно расширить прекапилляры введением в общее кровяное русло гистамина, когда возникают явления капиллярного пульса, то при пережатии почечной вены выявляются групповые осцилляции в ритме пульсовых толчков (рис. 3).

Помимо импульсации, связанной с рецепторами кровеносных сосудов, в нервах почки отмечается импульсация, возникающая, очевидно, в рецеп-

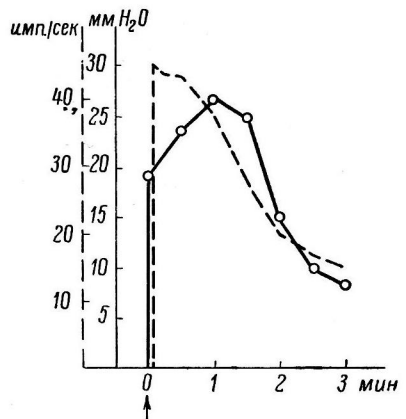


Рис. 5. Изменение внутрислоханочного давления и афферентной импульсации в нервах почки при наполнении почечной лоханки.

По оси ординат — внутрислоханочное давление в мм вод. ст. (сплошная линия) и частота афферентной импульсации в нервах почки в имп./сек. (штриховая линия) и количество импульсов в 1 сек.; по оси абсцисс — время (в мин.). Стрелка — момент введения в лоханку 2 мл физиологического раствора.

торах других ее структурных элементов. Так, после введения в общее кровяное русло 1—2 единиц питуитрина происходит длительное (до 30 мин.) увеличение объема почки, вопреки общеизвестному сосудосуживающему действию этого агента. Афферентная импульсация при этом возрастает по частоте и амплитуде (рис. 4). Принимая во внимание данные А. Г. Гинецинского, М. Г. Зака и Л. К. Титовой (1958), возрастание объема почки после введения питуитрина можно связать с раскрытием лимфатических капилляров вследствие увеличения проницаемости собирательных канальцев для воды и выхода последней в лимфатическую систему почки.

Афферентная импульсация в этом случае может отражать активность рецепторов лимфатических сосудов почки.

Нами осуществлялись также воздействия на почечную лоханку и мочеточник. Афферентная импульсация сопоставлялась с изменением внутрилоханочного давления, измеряемого в миллиметрах водяного столба флеботонометром, игла которого вводилась в лоханку через паренхиму почки. Медленное повышение давления в лоханке, осуществляемое пережатием мочеточника на 5—10 мин., сопровождается постепенным возрастанием им-

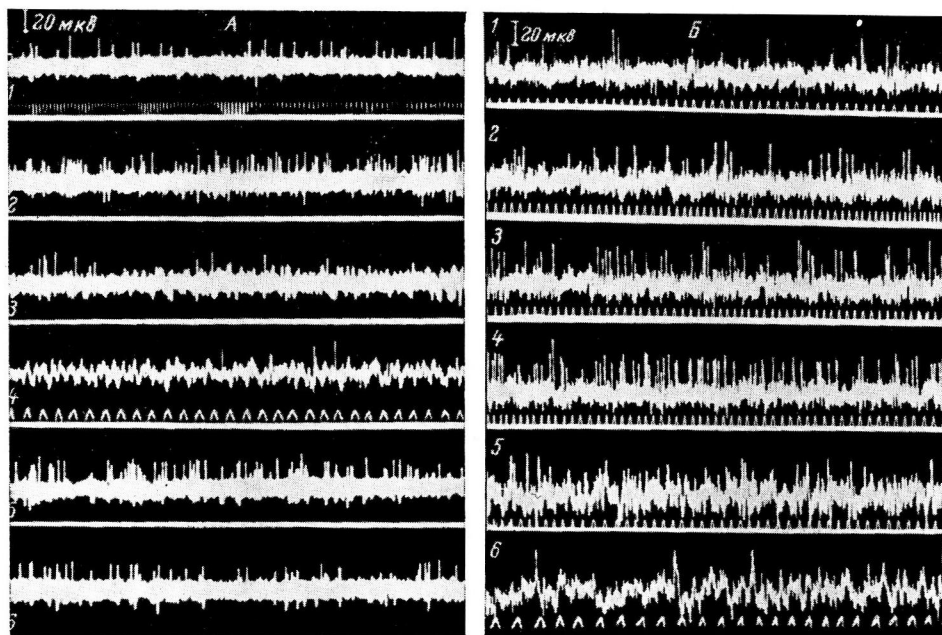


Рис. 6. Соотношение быстрых и медленных колебаний потенциалов в нервах почки.

А — пережатие почечной артерии. 1 — исходная импульсация; 2, 3 — через 1 и 3.5 мин. после пережатия артерии; 4 — то же, что и на 3, при большой скорости движения фотопленки; 5, 6 — через 0.5 и 2 мин. после снятия зажима с артерии. Б — введение в почечную артерию гипертонического раствора хлористого натрия. 1 — исходная импульсация; 2, 3, 4, 5 — после введения в артерию 1 мл 2, 4, 6, 8%-го растворов; 6 — то же, что и на 5, при большей скорости движения фотопленки. Отметка времени — 0.02 сек.

пульсации по частоте и амплитуде. Быстрое же повышение внутрилоханочного давления введением в нее через мочеточник 2—3 мл физиологического раствора ведет к резкому возрастанию импульсации. Наиболее интенсивная импульсация отмечается в момент введения раствора (40—80 осцилляций в 1 сек. амплитудой до 100—150 мкВ). По прекращении введения раствора импульсация постепенно ослабевает вместе с понижением давления в лоханке (рис. 5).

Наряду с быстрыми колебаниями потенциалов афферентных импульсов в нервах почки обнаруживаются также относительно медленные колебания длительностью до 20 мсек. и амплитудой до 30 мкВ. Эта импульсация, свидетельствующая об относительно медленном проведении возбуждения в афферентных нервных аппаратах почки, выявляется, в частности, при воздействиях ацетилхолином, гистамином, адреналином или никотином на рецепторы различных структурных элементов почек: капсулы (смазывание ацетилхолином в концентрации  $10^{-3}$ ), лоханки (введение через мочеточник ацетилхолина, адреналина или гистамина в concentra-



ции  $10^{-4}$ — $10^{-5}$ ), сосудистого русла (введение в почечную артерию ацетилхолина, гистамина или никотина той же концентрации).

При ряде воздействий на сосудистое русло почки можно было выявить некоторые соотношения между быстрой и медленной импульсацией. Так, угнетение интенсивными раздражениями быстрой импульсации не препятствует выявлению медленной. На рис. 6, А видно, что через 1 мин. после прекращения почечного кровообращения пережатием артерии почки быстрая импульсация учащается, а через 3.5 мин., когда она уже угнетается, выявляются медленные колебания. После же снятия зажима с артерии медленная импульсация исчезает, а быстрая вновь восстанавливается, проходя стадию учащения. На рис. 6, В можно видеть, как с возрастанием концентрации вводимого в почечную артерию раствора хлористого натрия быстрая импульсация вначале усиливается, затем угнетается и выявляется медленная импульсация.

Сопоставляя эти результаты с данными Эрлангера и Гассера (Erlanger a. Gasser, 1937) о меньшей возбудимости волокон, обладающих малой скоростью проведения возбуждения, можно полагать, что в наших случаях медленная импульсация выражает активность афферентных нервных систем, обладающих сравнительно высокими порогами раздражения.

### ВЫВОДЫ

1. Импульсация с сосудистых рецепторов представлена в нервах почек главным образом не синхронными с пульсом быстрыми осцилляциями длительностью 1—2 мсек. и амплитудой около 30 мкв. Интенсивность импульсации определяется соотношением тонуса почечных сосудов и уровнем общего кровяного давления. Импульсация связана, по-видимому, с рецепторами, заложеными в капиллярной, лимфатической и венозной системах. Реже наблюдаемые в связи с пульсацией сосудов синхронные с сердечной деятельностью осцилляции отражают, вероятно, активность рецепторов артериальной системы почки.

2. Быстрая импульсация амплитудой до 100—150 мкв выявляется в нервах почки при наполнении лоханки.

3. Медленные колебания потенциалов афферентных импульсов длительностью до 20 мсек., возникающие в нервах почки при воздействии некоторыми агентами (ацетилхолин, гистамин, адреналин, никотин) на рецепторы капсулы, лоханки или сосудистого русла почки, свидетельствуют об относительно малой скорости проведения возбуждения в этих случаях.

4. Выявление медленной импульсации на фоне угнетения быстрой при интенсивных раздражениях сосудистых рецепторов почек свидетельствует, что медленная импульсация может выражать активность афферентных нервных систем, обладающих более высоким порогом раздражения.

5. Полученные факты свидетельствуют о многообразном характере афферентной связи почек с центральной нервной системой.

### ЛИТЕРАТУРА

- Адам Г. Материалы о связи функции почки с корой головного мозга. Дисс. Л., 1955.  
 Гинецкинский А. Г., М. Г. Закс, Л. К. Титова, ДАН СССР, 120, № 1, 216, 1958.  
 (Губергриц М. и И. Ищенко) Gubergritz a. Jtschenko, Ztschr. f. exp. Med., 52, 619, 1926.  
 Коханова М. И., Физиолог. журн. СССР, 42, № 5, 369, 1956.  
 Меркулова О. С., Изв. АН СССР, № 4, 493, 1948.  
 Пинес Ю. Л., Физиолог. журн. СССР, 45, 1339, 1959.  
 Симановский Н. П. К вопросу о влиянии раздражений чувствительных нервов на отравление и питание сердца. СПб., 1881.  
 (Смирнов А. Е.) S m i r n o v, Anat. Anz., 19, 349, 1901.

- Erlanger J. a. G. Gasser. Electrical signs of nervous activity. Philadelphia, 1937.
- Fischer K., Deutsche Zs. Chir., 222, 228, 1930.
- Haebler H., Zs. Urolog., 19, 332, 1925.
- Kastl u. S. Meltzer, Berl. klin. Wochenschr., № 19, 600, 1907.
- Kaufmann J. a. R. Gottlieb, Am. Journ. physiol., 96, 40, 1931.
- Kölliker A., Sitzungsber. Würzburg., № 2, 17, 1893.
- Lehman E., Zs. Urolog., 20, 167, 1926.
- Millikan L. a. W. Karr, Journ. Urolog., 13, 1, 1925.
- Neuman A., Zentralbl. Physiolog., 24, 1, 1910.
- Papin E. a. L. Ambar, Journ. Urolog., 11, 337, 1924.
- Zanne D., Zs. Urolog., 31, 464, 1937.

Поступило 5 IX 1959

---

## ELECTROPHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF AFFERENT CONNECTIONS BETWEEN THE KIDNEY AND THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM

By *J. L. Pines*

From the electrophysiological laboratory of Pavlov Institute of physiology, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad

---

## НОВИЗНА КАК СВОЕОБРАЗНЫЙ РАЗДРАЖИТЕЛЬ ПРИ ВВЕДЕНИИ ВЕЩЕСТВА ВНУТРЬ ОРГАНИЗМА

*А. А. Крамова и Т. М. Воробьева*

Лаборатория физиологии высшей нервной деятельности Украинского научно-исследовательского психоневрологического института, г. Харьков

Общезвестно, что всякое новое для организма изменение внешней среды вызывает с его стороны многокомпонентный рефлекс, впервые описанный И. П. Павловым и названный им ориентировочным.

Ориентировочный рефлекс способствует, во-первых, наилучшему ознакомлению с новым явлением, на что прямо направлен ряд таких компонентов этой реакции, как поворот головы, настораживание, расширение зрачков и т. п.; во-вторых, развитие внешнего торможения, способствующего задержке или ослаблению ряда процессов, протекающих в организме, вследствие чего создается рабочая доминанта вокруг нового очага раздражения. При повторениях нового раздражения, в связи с утратой им новизны, зона иррадиированного торможения становится менее обширной (Анохин, 1941; Павлов, 1947; Татаренко, 1953; Соколов, 1958).

Некоторые наблюдения над изменениями различных реакций, наступавшими при введении в организм новых для него препаратов, привели нас к мысли, что рабочая доминанта создается также и при встрече организма с новым для него фармакологическим препаратом или бактериальным раздражителем, введенными внутрь организма.

К этой мысли мы пришли на основании следующих наблюдений. При первом введении 10 собакам с выработанными пищевыми условными рефлексами дизентерийной вакцины у большей части животных наступало глубокое, нередко до нуля, затормаживание условных рефлексов. Такое глубокое торможение условнорефлекторной деятельности отмечалось лишь при первой инъекции вакцины, последующие же инъекции, несмотря на то что доза вакцины при этом увеличивалась вдвое, не вызывали столь глубокого торможения деятельности коры. Другие защитнобиологические реакции, исследованные одновременно с в. н. д., наоборот, усиливались с повторными введениями вакцины.

Следующее наблюдение касается опытов, проведенных на 2 собаках, одной — сильного, другой — слабого типа нервной системы, которым в течение длительного времени вводили барбитал в дозах 2.5—4 мг/кг. У собак исследовались условные пищевые рефлексы, фагоцитарная активность лейкоцитов и активность лизоцима слюны. При этом было установлено, что первое введение барбитала в количестве 2.5 мг/кг вызвало у обеих собак снижение активности лизоцима до нуля. Реакция восстановилась к следующему дню и, несмотря на продолжавшееся введение барбитала и повышение дозы, более не изменялась. Условные рефлексы и фагоцитарная активность лейкоцитов изменялись не только при первом, но и при последующих введениях барбитала.

Таким образом, введение в организм животного двух веществ различного происхождения и биологического действия — дизентерийной вакцины или барбитала — сопровождалось усилением одних и затормаживанием других реакций. Однако в то время как некоторые из реакций изменялись также и при повторных введениях одного и того же препарата, затормаживание отдельных реакций было кратковременным и связанным только с первым или с первыми двумя введениями в организм нового препарата; оно не повторялось более, несмотря на повышение дозы вводимого вещества.

Кратковременное затормаживание определенных реакций с очень быстрым последующим их восстановлением привело нас к предположению, что новый препарат вызывает в организме явление, в какой-то мере подобное ориентировочной реакции на новое внешнее раздражение. Если действительно существует реакция, подобная ориентировочной при введении нового вещества, то она должна проявляться при попадании в организм очень малых его количеств, еще не имеющих токсических свойств,

так как в противном случае организм сразу же реагировал бы развитием защитных реакций.

Исходя из этого предположения, мы предприняли изучение влияния на деятельность наиболее высокорезактивных отделов мозга очень малых доз различных фармакологических препаратов: люминала, барбамила, кофеина, фенамина, аспирина и синтомицина.

Препараты вводили в очень малых дозах — 0.025—0.25 мг/кг за 1 час до опыта перорально в молоко собакам с предварительно выработанными пищевыми условными рефлексами. Мы выясняли влияние этих препаратов на процесс возбуждения и разные виды внутреннего торможения; одновременно выясняли порог действия веществ на кору головного мозга. Подопытных животных было 5, все они относились к сильному типу нервной системы.

Изложим прежде всего данные, полученные в опытах с введением люминала 2 собакам — Лис и Медок. У обеих собак были выработаны 3 положительных условных рефлекса — на свет, звонок, трещотку — и дифференцировка на слабый свет. Исследования проводили по классической секреторной методике. Величина условных и безусловных рефлексов учитывалась по шкале диаметром 1.5 мм, каждое деление которой равнялось 2 мм.

Испытания люминала в дозе 0.025 мг/кг показали, что эта доза является подпороговой и не изменяет условнорефлекторную деятельность животных. Следующей была испытана доза в 0.05 мг/кг; при этом были получены четкие данные, указывающие на углубление внутреннего торможения и усиление возбудительного процесса. Это видно из данных табл. 1, где представлены результаты опытов на собаке Лис, сильного возбудимого типа нервной системы, с некоторой слабостью тормозного процесса. Дифференцировка у этой собаки часто растормаживалась, что было удобно в целях изучения влияния люминала на внутреннее торможение (табл. 1).

Таблица 1

Изменение положительных условных рефлексов и дифференцировочного торможения у собаки Лис под влиянием люминала в дозе 0.05 мг/кг

Дата исследования	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы) на раздражители				Примечания
	свет	звонок	трещотка	свет (дифференцировка)	
28 XII 1958	20	30	55	40	Дан люминал
29 XII 1958	20	35	—	5	
30 XII 1958	65	125	50	0	
31 XII 1958	15	45	35	8	
2 I 1959	30	50	70	40	

В дни, предшествовавшие введению люминала, условные рефлексы Лиса находились в правильных силовых отношениях, дифференцировка была расторможена. В день введения препарата условные рефлексы повысились; особенно резким было это повышение на звонок (в 4 раза). Условный рефлекс на трещотку существенным образом не изменился. Дифференцировка на слабый свет стала абсолютной. Со следующего дня условные рефлексы начали возвращаться к норме, дифференцировка вновь стала растормаживаться.

Таким образом, люминал в дозе 0.05 мг/кг вызвал у этой собаки упрочение дифференцировки и значительное повышение условных рефлексов. В дальнейшем было испытано влияние этой же дозы люминала

на другой вид внутреннего торможения — на недейтельную фазу запаздывающего рефлекса. Опыты проводили на собаке Медок, возбуждаемого типа нервной системы. Введение 0.05 мг/кг люминала и у этой собаки привело к углублению запаздывающего торможения и к повышению положительных условных рефлексов. Полученные данные убедили нас в том, что люминал в дозе 0.05 мг/кг стимулирует возбуждательный процесс и усиливает внутреннее торможение. При увеличении дозы до 0.25 мг/кг наблюдались фазовые явления, дифференцировка растормаживалась.

Влияние барбамила в дозах 0.025—0.15 мг/кг на в. п. д. собак Волчок (безудержного типа) и Пират (сильного уравновешенного типа нервной системы) изучала в нашей лаборатории З. М. Боздуган на примере дифференцировочного, запаздывающего и угасательного торможений. Она показала, что барбамил в дозе 1 мг/кг вызывает углубление внутреннего торможения и стимуляцию возбуждательного процесса. Следовательно, и барбамил в указанной дозе вызывает, подобно люминалу, истинную стимуляцию деятельности коры больших полушарий.

В дальнейшем мы перешли к изучению влияния на кору головного мозга очень малых доз стимуляторов.

Исследования с кофеином проводили на 2 собаках: Медке и Рябке; последняя собака относилась к сильному уравновешенному типу нервной системы. Действие кофеина испытывалось в дозах 0.025—0.15 мг/кг.

Приводим протоколы опытов №№ 95—97 на собаке Медок.

Из приведенных данных видно, что кофеин в дозе 0.05 мг/кг привел к укреплению дифференцировочного и запаздывающего торможения, но не повлиял существенным образом на процесс возбуждения. Подобным же образом подействовал кофеин в дозе 0.15 мг/кг.

У другой собаки (Рябка) гораздо меньшая доза кофеина — 0.025 мг/кг вызвала углубление дифференцировочного и запаздывающего торможения без изменения величин условных положительных рефлексов.

Таким образом, микродозы кофеина (0.025—0.15 мг/кг) привели к углублению внутреннего торможения у подопытных собак.

Влияние другого стимулятора — фенамина — было изучено на 3 собаках — Лисе, Медке и Пирате. Испытывалось влияние фенамина в дозе 0.05 мг/кг на дифференцировку, удлинение дифференцировки, а также на запаздывающее и угасательное торможение.

Приводим протоколы опытов №№ 84—86, проведенных на одной из собак — Медке.

Как видно из протоколов 84—86, условные рефлексы накануне введения фенамина равнялись: на свет — 10, на электромолоток за 1-ю минуту 70, за 2-ю — 60, за 3-ю минуту — 48, на трещотку — 25; дифференцировка была нарушена. В день введения фенамина наблюдалась абсолютная дифференцировка, углубление запаздывающего торможения, а также заметное повышение условных положительных рефлексов. На следующий день условнорефлекторная деятельность приблизилась к исходному состоянию. Из этих данных следует, что фенамин в дозе 0.05 мг/кг приводит к углублению запаздывающего и дифференцировочного торможения, а также к усилению возбуждательного процесса. Эта же доза фенамина была испытана на 2 других собаках. Полученные данные были аналогичны описанным.

Таким образом, введение собакам микродоз веществ, различных по своему действию на кору головного мозга и по своей токсичности, привело к сходным результатам. Одна и та же доза каждого из препаратов, равная 0.05 мг/кг, вызвала во всех без исключения опытах углубление внутреннего торможения. Следует отметить, что эта доза являлась либо пороговой, либо очень близкой к пороговой, что и позволяет сделать заключение о том, что влияние испытанных нами препаратов на кору больших полушарий начинается с углубления внутреннего торможения.

## Опыт № 95 от 29 I 1959

Время	Раздражители	Интервал между действиям раздражителей (в мин.)	Время изолирован. действия раздражителей	Латентный период (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делен. шкалы)	Величина без-условного рефлекса (в делен. шкалы)	Примечание
11 ч. 00 м.	Кормушка	—	30 сек.	—	—	280	
11 04	Свет	3	15 сек.	10	20	200	
11 08	Электро-молоток	3	3 мин.	1-я	—	40	220
2-я				—	200		
3-я				—	25		
11 18	Свет (дифференцировка)	3	30 сек.	2	20	—	
11 ч. 22 м.	Трещотка	3	15 сек.	14	6	275	

## Опыт 96 от 30 I 1959

11 ч. 10 м.	Кормушка	—	30 сек.	—	—	320	Дан кофеин в дозе 0.05 мг/кг
11 14	Свет	3	15 сек.	9	30	300	
11 18	Электро-молоток	3	3 мин.	1-я	—	0	
2-я				—	70		
3-я				—	123		
11 28	Свет (дифференцировка)	3	30 сек.	—	0	—	
11 ч. 32 м.	Трещотка	3	15 сек.	12	10	140	

## Опыт 97 от 31 I 1959

11 ч. 20 м.	Кормушка	—	30 сек.	—	—	175
11 24	Свет	3	15 сек.	4	10	210
11 28	Электро-молоток	3	3 мин.	1-я	—	35
2-я				—	50	
3-я				—	200	
11 38	Свет (дифференцировка)	3	30 сек.	7	10	—
11 ч. 42 м.	Трещотка	3	15 сек.	1	18	165

Три испытанные нами вещества из четырех в одной и той же дозе (0.05 мг/кг) вызвали, кроме того, и усиление возбуждательного процесса. Одно из веществ — кофеин — в этой дозе оказывало действие только на процесс внутреннего торможения, по-видимому, ввиду меньшей его токсичности по сравнению с другими веществами. Можно предполагать, что доза кофеина, способная влиять на возбуждательный процесс, должна быть большей.

В дальнейшем мы изучали влияние на в. н. д. собак малых доз аспирина и синтомицина. Опыты показали, что стимуляцию коры головного мозга вызывают малые дозы не только тех препаратов, которые обладают типичным возбуждающим или тормозящим действием на ее деятельность, но малые дозы и таких веществ, как аспирин и синтомицин, не имеющих установленного избирательного действия на кору (табл. 2). При этом они



## Опыт № 84 от 15 I 1959

Время	Раздражители	Интервал между действиями раздражителей (в мин.)	Время изолированного действия раздражителей	Латентный период (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)	Величина безусловного рефлекса (в делениях шкалы)	Примечание
11 ч. 30 м.	Кормушка	—	30 сек.	—	—	190	
11 34	Свет	3	15 сек.	12	10	120	
22 38	Электро-молоток	3	3 мин.	1-я	70	170	
2-я				60			
3-я				48			
11 48	Свет (дифференцировка)	3	30 сек.	7	20	—	
11 ч. 52 м.	Трещотка	3	15 сек.	8	25	210	

## Опыт № 85 от 16 I 1959

11 ч. 15 м.	Кормушка	—	30 сек.	—	—	400	Дан феномен в дозе 0.05 мг/кг
11 19	Свет	3	15 сек.	2	80	185	
11 23	Электро-молоток	3	3 мин.	1-я	35	150	
2-я				51			
3-я				230			
11 33	Свет (дифференцировка)	3	30 сек.	—	0	—	
11 ч. 37 м.	Трещотка	3	15 сек.	4	86	200	

## Опыт № 86 от 17 I 1959

11 ч. 24 м.	Кормушка	—	30 сек.	—	—	400
11 28	Свет	3	15 сек.	4	40	190
11 32	Электро-молоток	3	3 мин.	1-я	63	170
2-я				74		
3-я				40		
11 42	Свет (дифференцировка)	3	30 сек.	6	6	—
11 ч. 46 м.	Трещотка	3	15 сек.	—	0	163

также усиливают возбуждательный процесс и укрепляют внутреннее торможение.

Полученные нами данные показывают прежде всего, что реакция коры головного мозга на микродозы разнородных веществ является неспецифической. По-видимому, в начальной стадии поступления препарата в организм (например, при всасывании первых порций из кишечника) кора головного мозга реагирует усилением деятельности, что улучшает возможность дифференцирования и регуляции функций, вызванных уже специфическими свойствами вещества.

Предполагая, что описанная реакция может быть по своему биологическому значению близкой к ориентировочной, мы проверили, обладает ли она способностью к угасанию. С этой целью было проведено хроническое угашение реакции на синтомицин путем ежедневного введения его в организм в дозе 0.05 мг/кг.

Приводим данные, полученные на одной из собак — Рябко.

Таблица 2

Изменение положительных условных рефлексов и дифференцировочного торможения у собаки Рябок под влиянием синтомицина в дозе 0.05 мг/кг

Дата исследования (1959)	Величина условного рефлекса на раздражители							Примечание
	свет	звонок	электромолоток за:			трещотка	свет (дифференцировка)	
			1-ю минуту	2-ю минуту	3-ю минуту			
30 III	15	20	37	33	64	17	0	— Дан синтомицин то же » » » » » »
31 III	43	60	0	15	47	50	0	
1 IV	34	41	12	9	41	30	0	
2 IV	20	43	—	—	—	—	—	
3 IV	12	24	0	2	12	20	0	
4 IV	3	20	35	5	6	5	0	
6 IV	8	14	6	2	7	5	0	

Как видно из данных табл. 2, в 1-й день введения синтомицина условные рефлексы повысились, дифференцировка осталась абсолютной. Повышение условных рефлексов отмечалось также на 2-й и 3-й дни введения препарата. Начиная с 4-го дня введение синтомицина более не вызывало усиления условнорефлекторной деятельности.

Таким образом, усиление деятельности коры головного мозга, наблюдавшееся при первом введении синтомицина, при повторных применениях его постепенно ослаблялось и на 4-й день не обнаруживалось. Привыкание к лекарственным веществам при повторном введении в организм общеизвестно. Возможно, что угасание реакции высших отделов ц. н. с. с повторным введением вещества представляет собой один из компонентов привыкания.

Затем мы проверили, способна ли описанная реакция к восстановлению после угашения. С этой целью через 6 дней Рябку вновь ввели 0.05 мг/кг синтомицина; при этом удалось отметить, что способность этого раздражителя усиливать условнорефлекторную деятельность восстановилась.

Резюмируя весь приведенный материал, мы можем отметить, что первое введение в организм различных по своему действию веществ вызывает кратковременное затормаживание некоторых реакций с быстрым последующим восстановлением их. Это явление не наблюдается при повторном введении и даже повышении дозы того же препарата.

Микродозы разнородных препаратов в дозах 0.05—0.15 мг/кг приводят к усилению деятельности коры больших полушарий, что выражается в углублении внутреннего торможения и усилении возбуждательного процесса. Мы рассматриваем эти явления как неспецифическую реакцию, близкую по своему значению к ориентировочной. Разумеется, мы не отождествляем обе реакции. Дальнейшее углубленное изучение покажет, в какой мере наблюдавшаяся нами реакция подобна по своему характеру ориентировочной.

Мы не видим оснований к предположению, что только изменения внешней среды вызывают в организме готовность к анализу, дифференцированию и соответствующим защитным реакциям, а колебания внутренней среды организма подобной реакции не вызывают. В целостном организме следует предполагать некоторые изменения, предшествующие специфическим реакциям, которыми организм отвечает на введение чужеродного

вещества. Улучшение состояния обоих нервных процессов в коре головного мозга при введении микродоз различных препаратов, по-видимому, и приводит к возможности наилучшего дифференцирования и затем наилучшего регулирования специфических реакций.

## ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., Тр. Физиолог. лаб. им. И. П. Павлова, 10, 163, 1941.  
Крамova А. А. Материалы к изучению охранительного торможения. Дисс. Харьков, 1958.  
Павлов И. П., Полн. собр. трудов, 4, 27 и 31, 1947.  
Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.  
Татаренко Н. П., Вопр. физиолог., № 6, 3, 1953.

Поступило 22 VIII 1959

NOVELTY AS A CERTAIN STIMULUS ACTING AT INTRODUCTION  
OF AGENTS IN THE ORGANISM

By *A. A. Kramova* and *T. M. Vorob'ieva*

From the laboratory of physiology of higher nervous activity, Ukrainian Psychoneurological Research Institute, Kharkov

## РАЗВИТИЕ ТРЕНИРОВАННОСТИ ОРГАНИЗМА ПОДРОСТКОВ В ТЕЧЕНИЕ 1-го ГОДА ПРОИЗВОДСТВЕННОГО ОБУЧЕНИЯ

*С. И. Крапивинцева, О. И. Галецкая, Б. Н. Артамонов и Н. Н. Малинская*

Институт гигиены труда и профзаболеваний АМН СССР и Московский научно-исследовательский институт санитарии и гигиены имени Ф. Ф. Эрисмана, Москва

Огромное положительное влияние труда для подростков (при правильной его организации) определяется существенными изменениями функционального состояния различных физиологических систем, способствующими выработке, закреплению и совершенствованию как трудовых навыков, так и других качеств, повышающих уровень работоспособности вследствие возрастания тренированности.

Для успешного развития этого сложного процесса имеет большое значение физиологически целесообразная степень рабочей нагрузки, неодинаковая для взрослых и подростков. Подростки при больших, но кратковременных напряжениях в состоянии мобилизовать относительно большие возможности организма, что свидетельствует о высокой степени развития ряда систем. Исследования В. С. Фарфеля и его сотрудников (1954—1956) указывают на высокий уровень развития двигательного анализатора к 14 годам; данные Г. И. Марковской (1957), А. П. Борисова, Г. О. Ефремова, З. М. Золиной, Л. И. Лившиц, Б. И. Немеровского, Т. Н. Павловой, В. С. Фарфеля, И. М. Фрейдберг, О. М. Шуст (1947), А. А. Маркосяна (1956) и других авторов говорят о больших функциональных возможностях сердца подростков. Я. А. Эголинский (1957) нашел, что течение энергетических процессов при скоростном беге на 50 и 100 м у детей и подростков младших возрастов по сравнению со старшими протекает не менее полноценно.

Тем не менее К. М. Смирнов (1956) считает, что возможности увеличения тренировочной нагрузки в подростковом возрасте все же заметно меньше, чем у взрослых спортсменов вследствие более высокой возбудимости нервной системы, состояния сердечно-сосудистой системы и некоторых других функций. Можно также полагать, что высокий уровень развития ряда систем еще не обеспечивает высокого уровня работоспособности при более или менее длительных работах. Имеются достаточные основания для осторожного подхода к оценке тяжести работы у подростков (Гессен, Крыга, Харахоркина, Чистякова, 1956). Работа средней тяжести для взрослых может оказаться тяжелой для подростков, если она длительна.

Наблюдения ряда авторов убедительно показывают, что перенапряжение в зависимости от его глубины и длительности способно не только затормозить развитие тренированности, но и дать отрицательный эффект. Так, А. Д. Храмова (1956) обнаружила замедление темпов роста в одной из групп подростков-учащихся ремесленного училища, занимающихся гимнастикой, вследствие недооценки преподавателями возрастных особенностей учащихся. Шломка и Крюгер (Schlomka u. Krüger, 1956), а также Н. Н. Малинская (1957) нашли повышенную (по сравнению со взрослыми)

заболеваемость нервно-мышечного аппарата рук у подростков при некоторых работах, особенно с большим статическим напряжением.

Все изложенное выше делает необходимым исследование динамики тренированности и особенностей ее развития у подростков ремесленного училища на первом году их производственного обучения, что и явилось задачей нашей работы.

### МЕТОДИКА

Мы наблюдали развитие этого процесса при существующем в училище режиме, имея в виду его оценку и последующую рационализацию. Исходя из исследований И. Б. Крамаренко (1957), была избрана группа учащихся (25 человек) по специальности слесаря-инструментальщика. Наблюдения вели непосредственно в слесарной мастерской, санитарно-гигиенические условия которой были вполне удовлетворительными. Все подростки были здоровыми, в возрасте от 14<sup>1</sup>/<sub>2</sub> до 15 лет, с хорошим, как правило, физическим развитием: из 25 человек у 10, т. е. у 40%, физическое развитие было выше среднего, у 12 подростков (48%) среднее и только у 3 подростков (12%) — ниже среднего.

Производственное обучение (3 дня в неделю) проводилось по понедельникам, средам и пятницам с номинальным временем работы по 6 часов и одним 50-минутным регламентированным (не входящим в рабочее время) перерывом через 2 ч. 15 м. от начала работы. В остальные дни недели проводились теоретические занятия. Утренние и вечерняя смены чередовались через неделю. В настоящем сообщении даются материалы наблюдений только в утренние смены.

Физиологические наблюдения проводили в динамике рабочего дня в следующие периоды учебного года: в начальном периоде обучения (на 2—3-м месяце), в середине года (на 6—7-м месяце) и в конце года на 10-м месяце — последнем перед экзаменами и летним отпуском.

В каждом из указанных периодов определяли: а) основные показатели рабочего процесса (процент рабочей загрузки и основной работы), а также фактическую продолжительность работы в течение рабочего дня методом фотохронометража; б) максимальную силу (в мм рт. ст.) и показатель выносливости (в сек.) правой руки (динамометром Розенблата, 4 раза на протяжении рабочего дня: до работы, перед перерывом, после перерыва и в конце работы); при определении показателя выносливости подростки производили давление сжатой кистью, равное  $\frac{3}{4}$  максимальной силы; в) возбудимость (по реобазе и хронаксии) ряда мышц предплечья и кисти правой руки до и после работы с помощью электронного стимулятора; г) устойчивость координации движений (тремометрия правой руки) 4 раза на протяжении рабочего дня.

Кроме перечисленных показателей, отражающих в основном состояние двигательного анализатора, определяли функциональное состояние сердечно-сосудистой системы по длительности и характеру восстановления после дозированной опилочки (при записи пульса с ноги подростка с помощью сфигмомонометра). Эффективность опилочки определялась по взвешиванию куска металла до и после работы.

В каждом из периодов наблюдения, а иногда и чаще, обследовалось состояние здоровья и физическое развитие учащихся по всем основным показателям (по росту, весу, окружности грудной клетки и половой формуле).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Интересующее нас состояние тренированности организма подростков характеризовалось сопоставлением величины трудовой нагрузки с тем функциональным напряжением, которое она вызывает. В начальном периоде производственного обучения (первые 2—3 месяца) фактическая продолжительность рабочего дня составляла 4 ч. 48 м., т. е. 80% от номинального времени работы, принятого за 100%. Рабочая нагрузка была высокой (92% от фактического времени работы), причем основная работа для слесарей, требующая физического напряжения, занимала  $\frac{3}{4}$  общего объема работы (3 ч. 21 м.).

Наиболее важные производственные показатели (рабочая нагрузка и основная работа) в динамике дня производственного обучения (за каждые 30 мин.) имеют тенденцию к снижению, особенно выраженную во 2-й половине рабочего дня, что свидетельствует о падении работоспособности в результате развивающегося утомления (рис. 1).

Такие показатели работоспособности, как максимальная сила и показатель выносливости правой руки, в начале обучения имеют наиболее

низкий уровень в сопоставлении с соответствующими данными в другие периоды обследования. Произведение этих 2 величин, которое графически можно изобразить в виде площади, выражающей единый показатель состояния работоспособности (предложение М. А. Грицевского), является также наиболее низким для подростков и принято нами в целях сравнения за 100%. Однако, несмотря на низкий уровень как максимальной силы, так и показателя выносливости, степень напряжения этих функций в процессе работы очень высока. Об этом свидетельствует нарастающее падение показателя выносливости на протяжении рабочего дня, а также снижение его к концу рабочей недели, что, очевидно, происходит в результате неполного восстановления за дни теоретического обучения, чередующиеся с днями производственного обучения. Низкий уровень выносливости в понедельник, в первую половину рабочего дня, и быстрое восстановление этой функции уже во вторую половину того же дня говорят, по-видимому, о затрудненном вработывании подростков после дня отдыха.

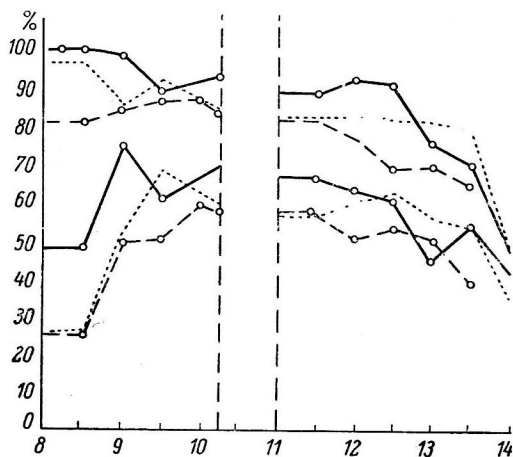


Рис. 1. Динамика рабочей загрузки (3 верхние кривые) и основной работы (3 нижние кривые) на протяжении дня производственного обучения в различные этапы обследования в течение 1-го года обучения.

По оси абсцисс — часы работы; по оси ординат — рабочая нагрузка и основная работа в %. Сплошная линия — 1-е обследование (на 2—3-м месяце обучения); пунктирная линия — 2-е обследование (на 6—7-м месяце обучения); штриховая линия — 3-е обследование (на 10-м месяце обучения).

при последующем обследовании на 6—7-м месяце обучения (рис. 2).

Высокое функциональное напряжение у подростков в этом периоде характеризуется также более высокой реактивностью сердечно-сосудистой системы. Восстановление ее (по пульсу) после дозированной опиловки идет значительно медленнее по сравнению с восстановлением после аналогичной или даже несколько большей работы на 6—7-м месяце обучения.

Таким образом, начальный период производственного обучения (первые 3 мес.) при фактической продолжительности рабочего дня около 5 часов является для подростков напряженным в силу малой тренированности их организма. Об этом свидетельствуют низкий уровень ряда функций и высокая степень их напряжения при работе, а именно: снижение максимальной силы и статической выносливости к концу недели, более выраженное снижение возбудимости нервно-мышечного аппарата к концу рабочего дня, большая реактивность сердечно-сосудистой системы и слабая устойчивость двигательного стереотипа (по основным производственным показателям).

В середине учебного года (на 6—7-м месяце производственного обучения) тренированность организма подростков оказывается значительно возросшей. Резко повысились уровни максимальной силы и выносливости правой руки и их единый показатель в виде произведения этих величин

теоретического обучения, чередующиеся с днями производственного обучения. Низкий уровень выносливости в понедельник, в первую половину рабочего дня, и быстрое восстановление этой функции уже во вторую половину того же дня говорят, по-видимому, о затрудненном вработывании подростков после дня отдыха.

О высоком функциональном напряжении у подростков на протяжении дня в начальном периоде производственного обучения свидетельствует также значительно более выраженное снижение возбудимости нервно-мышечного аппарата. Так, увеличение реобазы и хронаксии ряда мышц, участвующих в работе от начала к концу ее в этом периоде обследования, относительно больше по сравнению с увеличением этих показателей



по сравнению с данными в начальном периоде обучения, принятыми за 100% (рис. 3). Однако если сопоставить величину прироста единого показателя и отдельно выносливости (в %) у подростков с разным физическим развитием, то у лиц с развитием выше среднего тренированность к 6—7-у месяцу обучения возросла значительно больше, чем у подростков, имеющих средний и ниже среднего уровни развития. В связи с повышением работоспособности уменьшилось функциональное напряжение при работе. Возросла устойчивость функционального состояния нервно-мышечного аппарата, что видно по относительно меньшему снижению реобазы и хро-

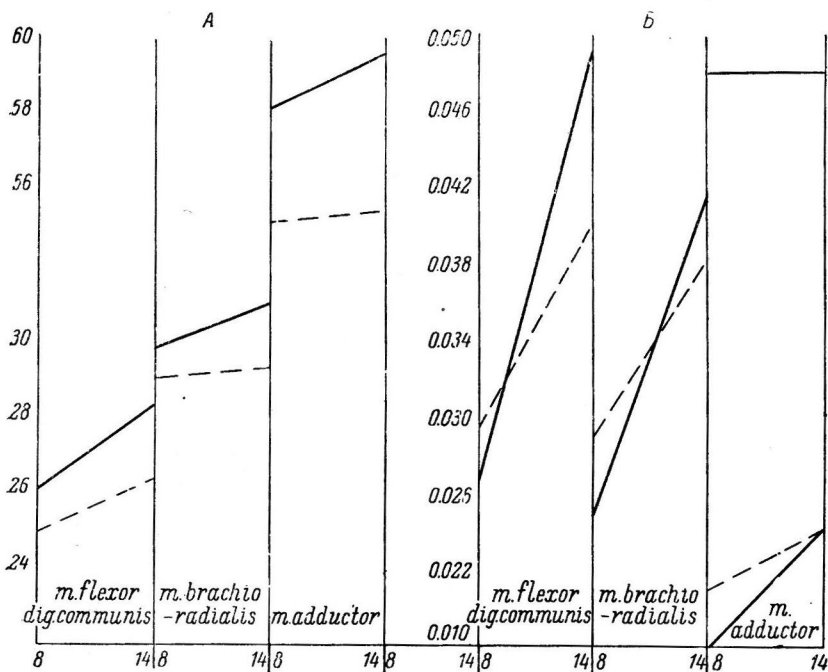


Рис. 2. Изменение реобазы (А) и хронаксии (Б) мышц правой руки под влиянием производственного обучения до и после работы при 1-м и 2-м обследовании (по 88 наблюдениям у 22 испытуемых).

По оси абсцисс — часы работы; по оси ординат: на А — реобаза (в в); на Б — двигательная хронаксия (в сигмах). Сплошная линия — 1-е обследование; штриховая линия — 2-е обследование.

наксии к концу дня (рис. 2), и снизилась реактивность сердечно-сосудистой системы. Наиболее благополучным днем по показателю выносливости и по данным треметрии является среда: общая картина сдвигов оказывается хуже в понедельник, вследствие медленного вработывания, и еще хуже в пятницу — в результате нарастающего утомления. Снижения максимальной силы к концу рабочей недели более не отмечается. Отмеченные нами признаки снижения напряженности работы по ряду функций к середине учебного года следует отнести за счет возросшей тренированности подростков, а не за счет уменьшения их рабочей загрузки или снижения удельного веса физически напряженной работы. В самом деле, средняя продолжительность работы и основные показатели рабочего процесса как в первом (начальном), так и во втором периодах обследования (на 6—7-м месяце обучения) имеют почти одинаковые значения и существующие незначительные различия не могут сколько-нибудь существенно повлиять на ход и направленность физиологических сдвигов.

При обследовании тех же подростков на 10-м месяце обучения — непосредственно перед экзаменами и летним отпуском оказалось, что фактиче-

ская продолжительность их производственного обучения была также значительно меньше номинальной (около 5 часов). Обращает на себя внимание снижение рабочей загрузки и основной работы, а также возрастание произвольных перерывов в процессе работы по сравнению с данными первого и второго обследования. Динамика основных показателей работы на протяжении дня свидетельствует о слабой устойчивости двигательного стереотипа: рабочая загрузка и основная работа (при наиболее низком уровне) начинают снижаться очень рано — почти через 3 часа от начала работы (рис. 1). Показатель выносливости резко падает, несмотря на необычное возрастание максимальной силы (рис. 3). Наблюдается явная задержка в приросте веса тела (рис. 4). Описан-

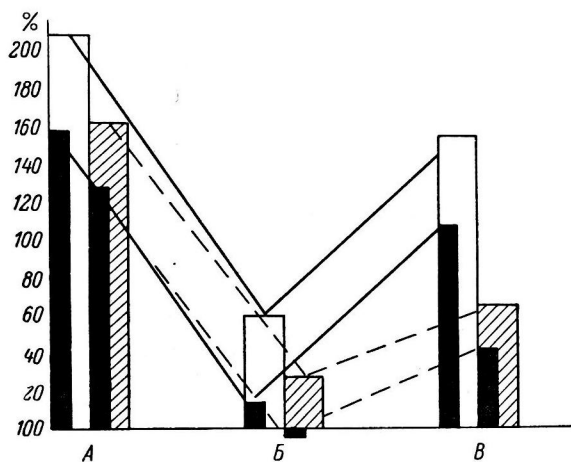


Рис. 3. Динамика тренированности подростков на различных этапах производственного обучения 1-го года по величине прироста «единого показателя» (произведение максимальной силы на выносливость) и отдельно выносливости.

Белые столбики — «единый показатель» у подростков выше среднего физического развития; заштрихованные — «единый показатель» у подростков, имеющих средний и ниже среднего уровни развития; черные столбики — показатель выносливости в этих группах. А — на 6—7-м месяце обучения, Б — на 10-м месяце обучения, В — на 13—14-м месяце обучения (после летнего отпуска). По оси ординат — величина прироста (в %).

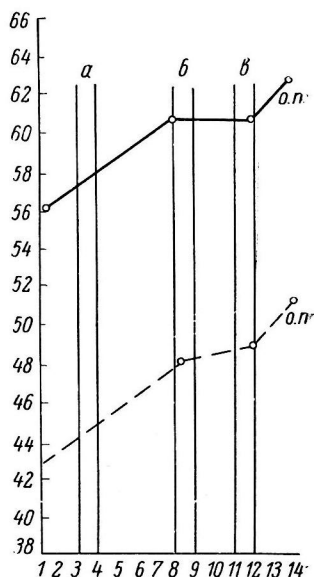


Рис. 4. Характеристика физического развития подростков наблюдаемой группы по весу в течение первого года обучения.

По оси абсцисс — месяцы наблюдения начиная с 1-го августа; по оси ординат — вес (в кг). а — 1-е обследование; б — 2-е обследование, в — 3-е обследование. Сплошная линия — у подростков выше среднего физического развития и прерывистая линия — у подростков, имеющих средний и ниже среднего уровни физического развития.

ное изменение всех этих показателей имеет временный характер. После отпуска (в 4-м периоде обследований) происходит восстановление этих функций, которое, однако, явно отстает у подростков, имеющих средний и ниже среднего уровня развития.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сопоставление высокой напряженности работы подростков в начальном периоде обучения с фактом возросшей тренированности их организма к середине учебного года (к 6—7-у месяцу обучения) позволяет сделать вывод, что развитие тренированности в ходе производственного обучения идет через напряжение функциональных возможностей организма, сопровождающееся известным утомлением.

Для достаточно эффективного развития тренированности существует, по-видимому, оптимум утомления; как слабая его степень, так и переутомление — нежелательны. В пользу этого говорит отмеченное выше различие в результатах тренировки к середине учебного года у подростков с разным физическим развитием. Можно предполагать, что перенапряжение в отдельные отрезки рабочего дня, особенно к концу недели, оказало неблагоприятное влияние и снизило результат тренировки у подростков среднего и ниже среднего физического развития по сравнению с развитыми выше среднего. Такое предположение вполне допустимо в свете следующих фактов. Наши наблюдения на всех этапах обследования 1-го года обучения показывают, что работоспособность (по уровням максимальной силы и выносливости, а также по их единому показателю) у подростков со средним и ниже среднего развитием значительно меньше, чем у подростков с физическим развитием выше среднего (рис. 3), а степень функционального напряжения при тех же условиях работы — больше. Большая глубина падения выносливости по ходу работы с меньшей способностью к восстановлению за время отдыха, большая реактивность сердечно-сосудистой системы по сравнению с соответствующими данными у подростков выше среднего физического развития подтверждают это положение.

Предположение о неблагоприятном влиянии перенапряжения на ход развития тренированности становится более убедительным в ходе последующих исследований. Все перечисленные тесты при пробе на 10-м месяце обучения характеризуют снижение уровня тренированности подростков, свидетельствующее о слабой ее устойчивости. Временный характер этого снижения, его развитие в предотпускном периоде, наибольшая его выраженность (по ряду функций) у подростков со средним и ниже среднего уровнями физического развития, относительное отставание восстановления (после отпуска) в этой же группе позволяют полагать, что функциональное перенапряжение на отдельных отрезках рабочего дня, особенно к концу недели, при существующем режиме производственного обучения (иными словами, перетренировка) является причиной снижения тренированности.

На основании изложенного можно сделать следующий вывод. Существующий режим производственного обучения в ремесленном училище при освоении трудовых навыков, связанных с известным физическим усилием, не обеспечивает условий, предупреждающих неблагоприятное влияние перенапряжения на развитие тренированности подростков, особенно лиц, имеющих средний и ниже среднего уровни физического развития. Необходимо, следовательно, рационализация режима обучения. Наиболее рациональная, по нашему мнению, схема обучения приводится на рис. 5.

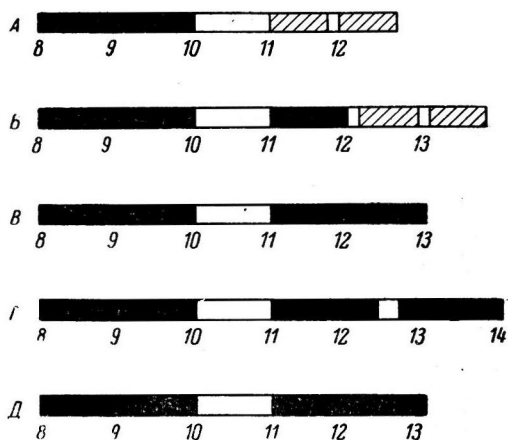


Рис. 5. Примерная схема рационализации режима 1-го года производственного обучения слесарей в утренние смены.

А — первый месяц обучения, Б — второй месяц, В — третий месяц, Г и Д — последующие месяцы обучения; начиная с 4-го мес. соответственно по понедельникам, средам (Г) и по пятницам (Д). Черные отрезки — производственное обучение, заштрихованные — теоретическое обучение и светлые отрезки — перерывы. Цифры — время (в час.).

## ВЫВОДЫ

1. Начальный период производственного обучения в ремесленном училище при фактической продолжительности рабочего дня около 5 часов является для подростков-слесарей напряженным вследствие слабой тренированности их организма.

2. На 6—7-м месяце производственного обучения тренированность организма подростков значительно возрастает.

3. Развитие тренированности в ходе производственного обучения связано с напряжением функциональных возможностей организма и с утомлением определенной степени.

4. Снижение тренированности подростков к 10-му месяцу обучения характеризует слабую ее устойчивость; это снижение является результатом функционального перенапряжения на отдельных отрезках рабочего дня и недели — особенно у подростков, имеющих средний и ниже среднего уровни физического развития.

5. При освоении трудовых навыков, связанных с известным физическим усилием, режим производственного обучения в училище должен быть рационализирован для предупреждения неблагоприятного влияния перенапряжения на развитие тренированности подростков.

## ЛИТЕРАТУРА

- А. П. Борисов, Г. О. Ефремов, Э. М. Золина, Л. И. Лившиц, Б. И. Немецкий, Т. Н. Павлова, В. С. Фарфель, И. М. Фрейдберг, О. М. Шуст, Тез. докл. VII Всесоюзн. съезда физиолог., биохим., фармаколог., 1947.
- Гессен А. И., Л. П. Крыга, К. Д. Харахоркина, А. М. Чистякова, Тр. Ленинградск. сан.-гиг. мед. инст., 31, Л., 1956.
- Крамаренко И. Б. В кн.: Вопросы физиологии труда АМН СССР. М., 1957.
- Малинская Н. Н. О роли производственных факторов в возникновении нервно-мышечных заболеваний рук у рабочих некоторых профессий на конвейере и потоке. Дисс. 1957.
- Марковская Г. И., Материалы III научн. конфер. по вопр. возрастн. морфолог., физиолог. и биохим. Тез. докл., 123, 1957.
- Маркосян А. А., Тез. докл. XIII Всесоюзн. съезда гигиенистов, эпидемиолог. и микробиолог., Л., 1956.
- Смирнов К. М., Тез. докл. открытого научн. заседания каф. физиолог., посв. вопр. физическ. восп. и спорта детей и подростков, М., 1956.
- Фарфель В. С., Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда гигиенист., эпидемиолог., микробиолог. и инфекционист., Л., 1956.
- Храмцова А. Д., Тр. Ленинградск. сан.-гиг. мед. инст., 31, Л., 1956.
- Эголинский Я. А. Материалы III научн. конфер. по вопр. возрастн. морфолог., физиолог. и биохим. Тез. докл., 214, 1957.
- Schlomka P. D. Krüger, Arch. Gewerbepath. u. Gewerbesch., 14, № 6, 631, 1956.

Поступило 28 VIII 1959

THE DEVELOPMENT OF TRAINING OF THE YOUTH'S ORGANISM  
DURING THE 1-st YEAR OF INDUSTRIAL LEARNING

By *S. I. Krapivintseva, O. I. Galetskaja, V. N. Artamonov and  
N. N. Malinskaia*

From the Institute of Occupational Hygiene and professional diseases and the Erisman  
Research Institute of Sanitation and Hygiene, Moscow

## ТОНУС И ПРОПРИОЦЕПТИВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ШЕЙНЫХ МЫШЦ

И. Г. Антонова и М. В. Коровина

Педиатрический медицинский институт, кафедра нормальной физиологии, Ленинград

Рефлекторная активность отдельных мышечных групп конечностей и туловища подвергалась детальному изучению. Что касается мышц шеи, то специального изучения их методами электрофизиологии и механографии почти не производилось.

На важную роль этих мышц в позно-тонической деятельности организма указывают исследования Магнуса (Magnus, 1924). Краткое сообщение А. М. Марусевой и Л. А. Чистович (1951) свидетельствует о повышении электрической активности лестничных мышц человека при осуществлении ориентировочного рефлекса.

В связи с этим перед нами была поставлена задача изучения рефлекторных реакций отдельных шейных мышц, а именно: грудинно-сосцевидных и ключично-сосцевидных мышц кролика.

В отличие от человека и других высших животных, имеющих единую грудинно-ключично-сосцевидную мышцу, у кролика имеются две самостоятельные мышцы: грудинно-сосцевидная и ключично-сосцевидная. Эти мышцы на всем своем протяжении изолированы друг от друга и имеют одну общую точку прикрепления — сосцевидный отросток. Грудинно-сосцевидная мышца начинается от грудины и прикрепляется к сосцевидному отростку. Ключично-сосцевидная мышца берет начало от рудиментарной ключицы и прикрепляется также к сосцевидному отростку. Обе эти мышцы представляют собой длинные узкие тяжи, причем ключично-сосцевидная несколько длиннее и в то же время уже и тоньше. Так, например, если у кролика длина грудинно-сосцевидной мышцы составляет 10 см, ширина 7 мм и толщина 3 мм, то соответствующие размеры ключично-сосцевидной мышцы составляют 10,5 см, 6 и 2 мм.

Мейлар (Maillard, 1957) полагает, что грудинно-ключично-сосцевидная мышца кролика состоит из трех компонентов: грудинно-сосцевидной, ключично-сосцевидной и ключично-затылочной. П. В. Терентьев, В. Б. Дубинин и Г. А. Новиков (1952), а также В. Н. Жеденов с сотрудниками (1957) не считают ключично-затылочную мышцу компонентом грудинно-ключично-сосцевидной. В. Н. Жеденов отмечает, что ключично-сосцевидный мускул начинается не только от ключицы, но и от верхнего конца плечевой кости.

В отношении иннервации мнение указанных авторов едино: обе эти мышцы иннервируются XI парой черепномозговых нервов — добавочным нервом (n. accessorius).

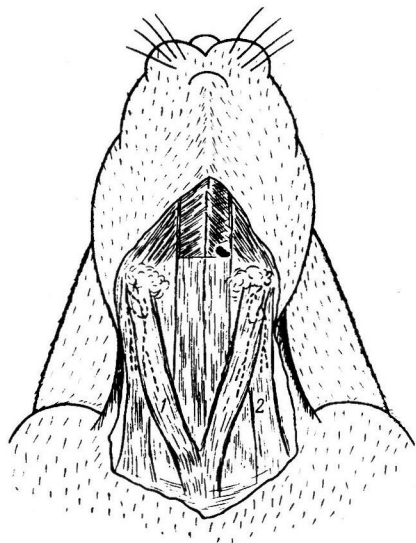


Рис. 1. Грудинно- и ключично-сосцевидные мышцы кролика.

1 — грудинно-сосцевидная мышца; 2 — ключично-сосцевидная мышца; 3 — добавочный нерв.

Это же подтверждают и наши наблюдения, показавшие, что нижняя ветвь добавочного нерва вступает в дорзальные отделы этих мышц на расстоянии 2.5 см от сосцевидного отростка. Нервная ветвь, вступающая в грудинно-сосцевидную мышцу, проследживается в дистальном направлении, а в ключично-сосцевидной мышце — как в дистальном, так и в проксимальном направлениях. Схематическое изображение этих мышц дано на рис. 1.

### МЕТОДИКА

Тоническая активность и рефлекторные реакции отдельных шейных мышц изучались с применением электрофизиологической методики. Для этого использовалась двухканальная катодно-осциллографическая установка. Наблюдения проводились в условиях острых и хронических экспериментов.

В остром эксперименте под эфирным наркозом препарировались либо грудинно-сосцевидные, либо ключично-сосцевидные мышцы кролика, либо те и другие. Электрические потенциалы отводились с помощью игольчатых электродов; межэлектродное расстояние было равно 1 см. В хронических опытах исследуемые мышцы предварительно выводились в кожный лоскут. Их электрические потенциалы отводились с помощью игольчатых электродов, которые прокалывались через кожу, причем участки электродов, соприкасающиеся с кожей, изолировались лаком. Ввиду ограниченности операционного поля в хроническом опыте выводились в кожный лоскут только две мышцы: или обе грудинно-сосцевидные, или обе ключично-сосцевидные. Условия хронического эксперимента позволяли производить исследования многократно и в условиях естественной позы животного. Кроме того, в этих опытах исключались побочные болевые раздражения.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Экспериментальные данные показали, что электрическая активность грудинно-сосцевидных и ключично-сосцевидных мышц кролика в покое невелика. При естественной позе, когда кролик удерживал голову теменем вверх, амплитуда потенциалов на обеих мышцах составляла 5—12 мкв при частоте около 20—25 импульсов в 1 сек.

Активность этих мышц испытывала закономерные колебания при изменении положения головы животного по отношению к туловищу. Характерные изменения активности наблюдались при поворотах головы в стороны. Так, например, поворот головы вправо вызывал депрессию электрической активности правых грудинно-сосцевидных и ключично-сосцевидных мышц и значительное увеличение амплитуды потенциалов этих же мышц слева. Следовательно, между симметричными мышцами имеются выраженные сопряженные (реципрокные) отношения.

На рис. 2 (А) зарегистрированы потенциалы левой (верхний луч) и правой (нижний луч) грудинно-сосцевидных мышц. Как видно на осциллограммах, при повороте головы вправо (а, в) возникали электрические потенциалы на левой мышце, а влево (б, г) — на правой. При поворотах головы в сторону на грудинно-сосцевидных мышцах реакция была более выражена, чем на ключично-сосцевидных.

Изменения активности этих мышц наблюдались также при приведении головы к груди. У кролика, фиксированного в станке спинкой вниз, пассивное приведение головы к груди сопровождалось усилением потенциалов обеих мышц. Причем и здесь более отчетливая реакция наблюдалась на грудинно-сосцевидных мышцах (рис. 2, Б). В тех же случаях, когда голова кролика активно приводилась к груди, возникало более резкое усиление активности отдельных шейных мышц. Но если кролик сидел в естественной позе, то активное опускание головы и приведение ее к груди не только не вызывало усиления потенциалов, но в ряде случаев их уменьшало.

Различие реакции мышц в зависимости от позы кролика при одинаковом направлении движения головы — приведение ее к груди — может быть понято следующим образом. Увеличение тонуса грудинно- и ключично-сосцевидных мышц сопутствует сокращению мышц, сгибающих голову



(*m. rectus capitis anterior*, *m. longus capitis* и др.) с тем, чтобы прочно фиксировать голову по отношению к туловищу и исключить ее резкие движения.

Повышение активности исследуемых мышц наблюдалось также при пассивном и активном поднимании головы кролика, сидящего в естественной позе, когда угол наклона темени по отношению к горизонту составлял 90 и более градусов. Рефлекторные реакции исследуемых шейных мышц на изменения положения головы относительно туловища являются рефлексами, возникающими с лабиринтов (Magnus, 1924; Rademaker, 1931).

Не меньший интерес представляет изучение рефлекторных реакций отдельных шейных мышц на растяжение их.

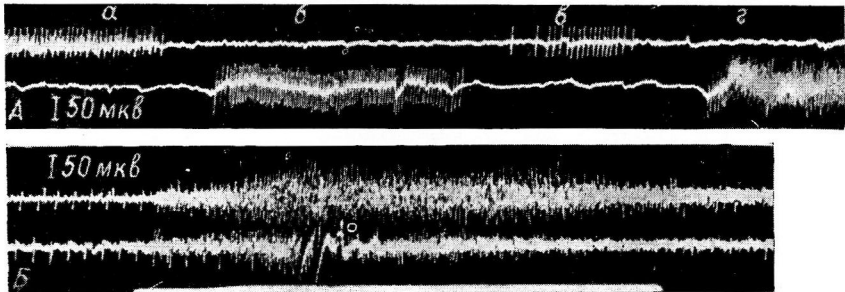


Рис. 2. Электрическая активность шейных мышц при изменении положения головы.

А — грудинно-сосцевидные мышцы. а и в — поворот головы вправо (амплитуда потенциалов возросла от 0 до 85 мкв); б и г — поворот головы влево (амплитуда потенциалов возросла от 0 до 110 мкв). Б — ключично-сосцевидные мышцы. Исходная амплитуда потенциалов на обеих мышцах — 10 мкв. При пригибании головы к грудине активность левой мышцы — 140 мкв, правой — 85 мкв. Одновременно возросла частота разрядов.

Остальные объяснения в тексте.

Известно, что проприорецептивное возбуждение способно широко иррадиировать по центральной нервной системе. На это указывали Магнус и Левен (Magnus и. Leeuwen, 1914), Радемакер (Rademaker, 1931), А. Ф. Самойлов и М. А. Киселев (1927) и другие авторы. Важные данные об иррадиации проприорецептивного возбуждения получены в нашей лаборатории (Глебовский, 1954; Коровина, 1956; Маревская, 1958, и др.).

Растяжение этих мышц, как отделенных, так и неотделенных от грудины и ключицы, вызывалось различными грузами. Под неотделенный участок одной из растягиваемых мышц проводилась нитка, которая перебрасывалась через блок. К нитке подвешивались грузы. Если мышца предварительно отделялась от места своего прикрепления, то наступало ее укорочение. Величина этого укорочения составляла  $\frac{1}{8}$  —  $\frac{1}{10}$  общей длины мышцы и свидетельствовала о тоническом ее напряжении. Для достижения исходной длины на отделенную мышцу навешивался груз, в среднем равный 25 г. В тех случаях, когда фоновый уровень активности был неотчетлив, голова кролика слегка поворачивалась в противоположную сторону. Затем на этом фоне производилось растяжение одной из мышц.

По изменению биопотенциалов исследуемых мышц были выяснены оптимальные и пессимальные условия рефлекса растяжения. Груз от 25 до 100 г, как правило, не вызывал изменения потенциалов растягиваемой мышцы. Заметное увеличение активности растягиваемой мышцы наблюдалось при нагрузках от 200 до 400 г. При этих же грузах чаще всего возникала иррадиация проприорецептивного возбуждения с растягиваемой мышцы на другие исследуемые мышцы. Как правило, на контралатеральной мышце активность возникала позднее и была значительно слабее выражена. На осциллограммах, представленных на рис. 3, видно, что растя-

жение левой ключично-сосцевидной мышцы (верхний луч) грузом 200 г сопровождалось усилением амплитуды потенциалов этой же мышцы до 15 мкв. Активность мышцы противоположной стороны (нижний луч) не изменилась (а). При дальнейшем увеличении нагрузки потенциалы растягиваемой мышцы продолжали возрастать, а иррадиация проприоцептивного возбуждения становилась более выраженной. Так, при растяжении грузом 400 г амплитуда потенциалов равнялась 20 мкв (рис. 2, б). Груз 500 г вызвал увеличение потенциалов до 40 мкв, а на контралатеральной мышце — 10 мкв (в). При грузе 1200 г активность растягиваемой мышцы достигла 60 мкв, а противоположной — 30 мкв (г).

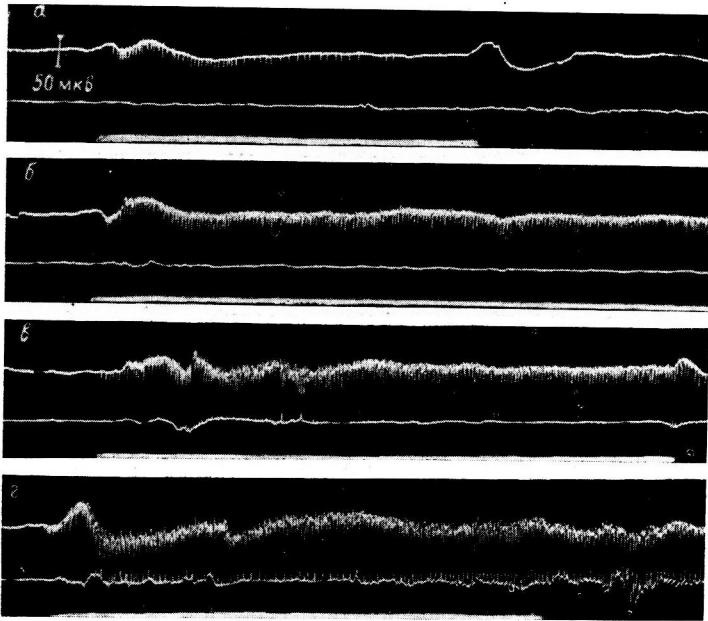


Рис. 3. Изменения активности грудинно-сосцевидных мышц при стимуляции проприоцепторов одной из них.

а — растяжение левой мышцы грузом 200 г, б — 400 г, в — 500 г, г — 1200 г.  
Остальные объяснения в тексте.

Однако в ряде опытов сравнительно небольшие грузы вызвали депрессию электрической активности исследуемых мышц. В некоторых же опытах чрезмерные для данной мышцы грузы сравнительно быстро угнетали активность растягиваемой мышцы при сохранении ее на мышце противоположной стороны. В данном случае необходимо допустить, что сильная стимуляция проприоцепторов растягиваемой мышцы вызывала развитие пессимального торможения в ее нервном центре. В это же время нервные центры контралатеральной мышцы продолжали находиться в возбужденном состоянии.

В контрольных опытах производилась перевязка п. accessorius или мышцы центральнее электродов на фоне электрической активности, вызванной растяжением мышцы или изменением положения головы. Во всех случаях перевязка нерва и мышцы приводила к исчезновению активности.

Результаты серии опытов с растяжением указывают, что в зависимости от силы раздражителя и функционального состояния нервных центров

рефлекторная реакция на растяжение изменяется, т. е. процесс возбуждения может смениться торможением и наоборот.

Экспериментальные исследования показали, что исследуемые мышцы активно участвуют в ориентировочном рефлексе организма. В одном из «острых» опытов регистрировались потенциалы обеих ключично-сосцевидных мышц, амплитуда которых достигла 20 мкв. На рис. 4 видно, что поглаживание по шерсти сопровождалось увеличением амплитуды потенциалов обеих мышц до 75 мкв. Подобная же реакция наблюдалась и на грудинно-сосцевидных мышцах. Если раздражение производилось многократно, то наблюдаемая реакция постепенно угасала. Активность возникла снова при нанесении раздражения на другие участки кожи или при применении иного раздражителя. Обращает внимание то, что у хронически оперированных животных подобные раздражители вызывали менее отчетливые изменения активности исследуемых мышц. По-видимому, в остром опыте у фиксированного в станке кролика выражен (кроме ориентировочно-исследовательского) рефлекс биологической настороженности. Этот рефлекс в естественных условиях опыта проявлялся только

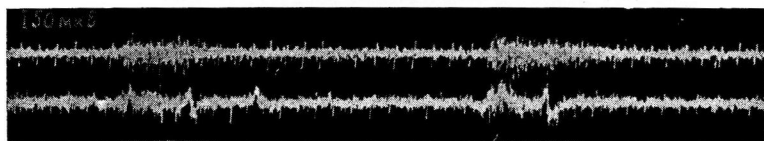


Рис. 4. Изменения активности ключично-сосцевидных мышц при поглаживании (отметка внизу) по шерсти.

тогда, когда кролик, например, видел занесенную над его головой руку экспериментатора. Внешне эта реакция проявлялась в напряжении мышц шеи, а животное как бы подтягивало голову к туловищу и выжидательно настораживалось. Активность исследуемых мышц при этом сильно возрастала с обеих сторон.

Различия в электрической картине и в поведении животного еще раз позволяют дифференцировать ориентировочный рефлекс от рефлекса биологической настороженности, на что указывал Д. Г. Квасов (1956).

При изучении роли шейных мышц в осуществлении ориентировочных рефлексов хронически оперированный кролик усаживался таким образом, чтобы он не мог видеть экспериментатора. В исследуемые мышцы вкалывались игольчатые электроды. После этого кролик привыкал к условиям опыта в течение 20—25 мин. Нами применялись звуковые (шорох, шуршание бумаги, хруст капусты, свист), световые и тактильные раздражители. Звуковые и световые раздражители в большинстве опытов вызывали поворот головы животного в сторону раздражителя, а также установку ушных раковин. Амплитуда потенциалов мышц той стороны, с которой давался раздражитель, уменьшалась. В это же время активность контралатеральных мышц значительно возрастала.

Несмотря на различное протекание этих реакций как у отдельных животных, так и в зависимости от условий опыта, можно было выявить общие для них черты. Во всех опытах был отчетливо выражен латентный период ориентировочной реакции, который составлял 0.5—1.5 сек. Наблюдалось значительное последствие. Величина ответной реакции возрастала при увеличении силы раздражителя. Наконец, ответная реакция уменьшалась при повторении раздражителя и полностью угасала. Уменьшение ответной реакции, как это выражалось в изменении активности мышц, наступало после 3—4 повторений раздражителя. После 4—6 повторений раздражи-

теля фоновая активность мышц не менялась, что говорило об угашении ориентировочного рефлекса. Аналогичные результаты были получены Д. П. Матюшкиным (1956) при изучении ориентировочной реакции мышц ушной раковины кролика на звук.

Наиболее отчетливая ориентировочная реакция в наших опытах возникала на хруст капусты. При нанесении раздражения можно было наблюдать не только изменение положения головы и ушных раковин, но и поворот всего тела в сторону раздражителя. На животных с повышенной возбудимостью пищевого центра многократное применение экологически адекватного, по терминологии Д. А. Бирюкова (1952), раздражителя (хруст капусты) не вызывало угасания ориентировочного рефлекса.

При осуществлении ориентировочного рефлекса можно было наблюдать перераспределение тонического возбуждения исследуемых мышц шеи

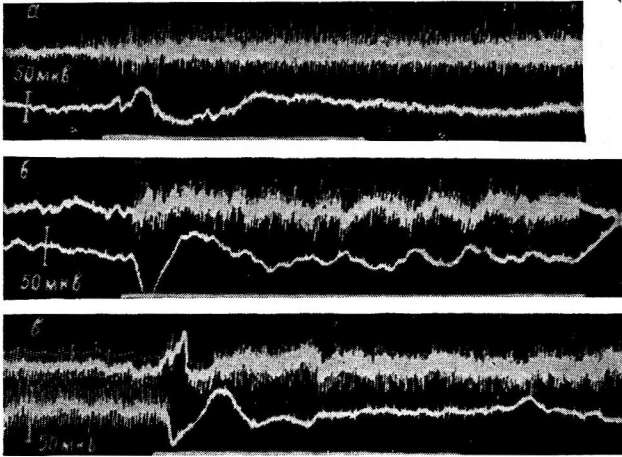


Рис. 5. Активность грудинно-сосцевидных мышц при осуществлении ориентировочного рефлекса.

*а* — световое раздражение, *б* — звуковое и *в* — тактильное раздражение.

кролика в зависимости от исходного положения головы. Когда голова животного находилась в естественном положении, теменем вверх, то при применении индифферентного раздражителя возникал поворот головы в сторону раздражителя. Это сопровождалось увеличением активности обеих мышц противоположной стороны. Иллюстрацию этого можно видеть на рис. 5. Во всех опытах, представленных на рис. 5, потенциалы отводились от грудинно-сосцевидных мышц. В первом случае (*а*) голова кролика предварительно была слегка повернута вправо. Активность левой (16 мкв) превалировала над правой (8 мкв). Нанесение светового раздражения справа вызвало поворот головы вправо и увеличение потенциалов левой мышцы. Электрическая активность возросла как по частоте, так и по амплитуде, причем последняя достигла 40 мкв. Во втором опыте (*б*) голова располагалась по средней линии: потенциалы обеих мышц равнялись 12—15 мкв. Применение звукового раздражителя (свист) справа сопровождалось поворотом головы вправо и увеличением активности левой мышцы до 45 мкв. Как видно на приведенной электромиограмме, различие в активности исчезло после прекращения действия раздражителя. Внешне это выражалось в возвращении головы в исходное положение.

Если голова животного была активно поднята вверх, то применение раздражения с любой стороны вызывало поворот головы в сторону раздражителя и соответствующее перераспределение тонической активности шейных мышц. Сказанное можно подтвердить осциллограммой в рис. 5. Исходная активность мышц характеризовалась амплитудой разрядов в 35 мкв и сравнительно небольшой частотой их. Нанесение тактильного раздражения на кожу туловища справа (дуновение на шерсть) привело к тому, что на правой мышце активность исчезла почти полностью, а на левой произошло значительное увеличение частоты при небольшом усилении амплитуды разрядов. Кроме того, в этом опыте отмечалось значительное последствие.

Рефлекторные реакции грудинно-сосцевидных и ключично-сосцевидных мышц на изменение положения головы, на растяжение и различные индифферентные раздражители наблюдались на ненаркотизированных животных или в условиях очень слабой наркотизации.

При достаточно глубоком наркозе (отсутствие роговичного рефлекса) активность исследуемых мышц отсутствовала. Рефлекторные реакции с этих мышц (как и следовало ожидать) не вызывались. При ослаблении наркоза можно наблюдать такой период, при котором восстанавливалась активность шейных мышц и появлялись характерные «вестибулярные» реакции на поворот головы, а индифферентные раздражители не вызывали изменения тонуса мышц. При более или менее полном прохождении наркоза появлялись ориентировочные реакции этих мышц, имеющие своей целью установку головы и высших рецепторов в пространстве. Таким образом, мы здесь встречаемся с рефлекторными реакциями разной функциональной устойчивости.

#### ВЫВОДЫ

1. Электрическая активность (тонус) грудинно- и ключично-сосцевидных мышц кролика в состоянии покоя невелика и составляет 5—12 мкв.
2. Этим мышцам присущ рефлекс растяжения.
3. Раздражение рецепторов мышц одной стороны вызывает содружественную реакцию мышц противоположной стороны.
4. При осуществлении ориентировочного рефлекса активность этих мышц испытывает закономерные изменения в зависимости от пространственной установки головы на раздражитель.
5. Рефлекторным реакциям шейных мышц присущи черты доминанты (ориентировочно-исследовательской), что выражается в значительном увеличении их активности при применении разнообразных новых раздражителей (звуковых, световых, тактильных и т. д.).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Д. А., Тр. XV совещ. по пробл. высш. нервн. деят., 166, М., 1952.  
 Глебовский В. Д. Проприоцептивные рефлексy скелетных мышц в условиях децеребрации. Дисс. Л., 1954.  
 Жеденов В. Н. Анатомия кролика. М., 1957.  
 Квасов Д. Г., Физиолог. журн. СССР, 42, 8, 621, 1956.  
 Коровина М. В. Материалы к физиологии внешних глазных мышц и их центральной нервной регуляции. Дисс. Л., 1956.  
 Маревская А. П. Материалы к физиологии жевательной мускулатуры. Дисс. Л., 1958.  
 Марусева А. М. и Л. А. Чистович, Тез. докл. XIV совещ. по пробл. высш. нервн. деят., 32, М., 1951.  
 Матюшкин Д. П., Физиолог. журн. СССР, 42, 8, 639, 1956.  
 Самойлов А. Ф. и М. А. Киселев, Журн. exper. биол. и мед., 5, 5, 35, 1927.  
 Терентьев П. В., В. Б. Дубинин и Г. А. Новиков. Кролик. М., 1952.

- Maillard J. P., Arch. Anatom. d'Histolog. et d'Embriolog. norm. et experim., 40, 103, 1957.  
Magnus R. Körperstellung. Berlin, 1924.  
Magnus R. u. S. Leeuwen, Pfl. Arch., 159, 157, 1914.  
Rademaker C. C. Das Stehen. Berlin, 1931.

Поступило 19 III 1960

---

## TONICITY AND PROPRIOCEPTIVE REFLEXES OF THE CERVICAL MUSCLES

By *I. G. Antonova* and *M. V. Korovina*

From the Chair of normal physiology, Paediatric Medical Institute, Leningrad

---



## БЛИЗКИЕ И ОТДАЛЕННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ РАЗРУШЕНИЯ ОБЛАСТИ ДОРЗАЛЬНОГО ЯДРА X ЧЕРЕПНОМОЗГОВОГО НЕРВА ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА

В. Н. Дроздова и Б. Д. Стефанцов

Физиологическая лаборатория АН СССР, Москва

Многочисленные экспериментальные исследования, посвященные изучению последствий повреждения области продолговатого мозга, проводились в основном в условиях острого опыта Льюмсен (Lümsden, 1923; Терегулов, 1928; М. В. Сергиевский, 1950; Borison a. Brodie, 1956; Баумгартен, 1956, и др.).

Подобных опытов, проведенных в условиях хронического эксперимента на животных, почти не имеется.

Из многочисленных клинических наблюдений, описанных в литературе, известно, что любое поражение области продолговатого мозга человека (опухоли, кровоизлияния, различные травмы и т. д.) чрезвычайно опасно для жизни прежде всего из-за резких расстройств дыхания и деятельности сердечно-сосудистой системы.

Исходя из изложенного, нам казалось целесообразным провести серию экспериментальных исследований на животных в условиях хронического опыта с различным повреждением области продолговатого мозга, причем главное внимание нами обращалось на расстройства дыхания и сердечной деятельности.

В предыдущем сообщении (Стефанцов, 1958) были описаны результаты исследований, полученные на взрослых интактных собаках после повреждения области дорзального ядра X черепномозгового нерва. Было отмечено, что разрушение этого ядра вело к острому нарушению дыхания и сердечной деятельности животных.

В данном сообщении изложены результаты исследования нарушения и восстановления дыхательной и сердечной деятельности у интактных собак и у собак с предварительно удаленной корой больших полушарий после хирургического повреждения области дорзального ядра X черепномозгового нерва.

### МЕТОДИКА

Исследования проводились на 34 взрослых собаках: интактных, с удаленной корой одного полушария, с удаленной корой обоих полушарий. Разрушение указанного ядра всегда производилось односторонне (с левой стороны) специально изготовленным пинцетом, на конце которого имелись чашечкообразные углубления. Опыты ставились следующим образом. Во время разрушения ядра на кимографе регистрировались дыхательные движения и кровяное давление. В серии опытов, где удалялась кора одного полушария, разрушение дорзального ядра блуждающего нерва проводилось спустя 15—90 дней после экстирпации коры. В последней серии опытов в начале удалялась кора одного полушария, а затем (через 1.5—2 месяца) кора второго полушария. Спустя 3—4 месяца после удаления коры второго полушария производилась операция на продолговатом мозге.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты на интактных собаках (14 опытов). Как правило, сразу же после разрушения дорзального ядра блуждающего нерва прекращалось дыхание, а через несколько минут и сердечная деятельность. Перед почти полным падением кровяного давления включалось искусственное дыхание (рис. 1). Естественное дыхание восстанавливалось в разных случаях по-разному — в некоторых случаях через 30—40 мин., а в других — через 1—2 часа.

После восстановления естественного дыхания оно было частое и поверхностное, а иногда и аритмичное; пульс был также учащенным, аритмичным и неполного наполнения. Помимо этих расстройств наблюдались расстройства локомоции, пищеварения, терморегуляции и др.

Тщательный уход, применение хлористого кальция и снотворных веществ увеличивали процент выживаемости оперированных животных примерно до 50%. Более подробно динамика нарушения и восстановления указанных функций описана в предыдущем сообщении.

Опыты на собаках с предварительно удаленной корой одного полушария (13 опытов). Данная серия опытов была предпринята исходя из следующих соображений. В наших

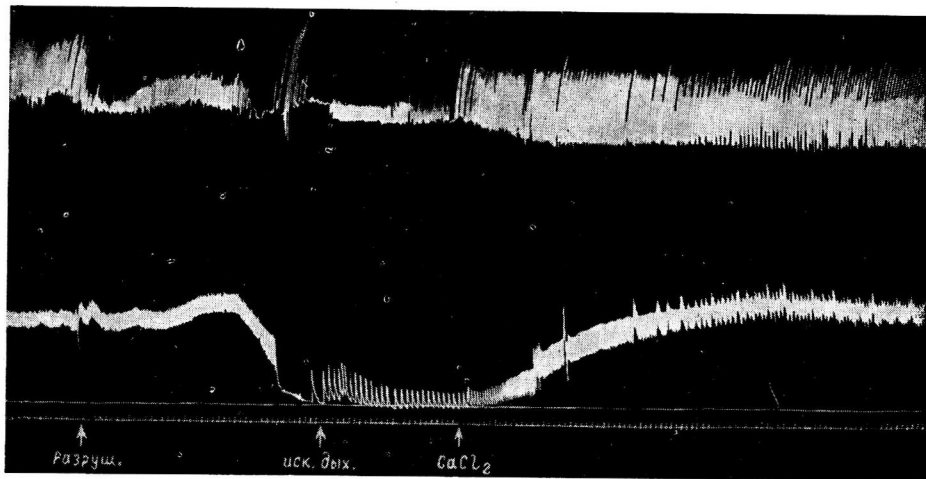


Рис. 1. Дыхание и кровяное давление при разрушении дорзального ядра (собака Буйный).

Сверху вниз: дыхательные движения, кровяное давление, нулевая линия; отметка времени (в сек.).

и в некоторых других исследованиях было отмечено, что предварительно поврежденная ц. н. с. менее реактивна, менее уязвима к дополнительным травмам, чем интактная.

Опыты показали, что животные с предварительно экстирпированной корой одного полушария менее уязвимы, менее реактивны к травме продолговатого мозга. У этих собак не наблюдалось таких резких глубоких изменений дыхания и кровяного давления как во время самой операции, так и в последующие дни по сравнению с тем, что мы имели у интактных собак. Если у интактных собак в большинстве случаев сразу же после повреждения дорзального ядра блуждающего нерва прекращалось естественное дыхание и резко падало кровяное давление, то у собак, лишенных коры одного полушария, естественное дыхание, как правило, не прекращалось, хотя изменялись его глубина и частота. Также почти совсем не изменялся уровень кровяного давления (рис. 2).

В ближайший после операции период дыхание существенно не изменялось. Более глубокие расстройства наблюдались со стороны сердечно-сосудистой системы. Пульс в течение 7—12 дней после операции был учащенным.

Вследствие такой повышенной резистентности собак, лишенных коры одного полушария, к хирургическому повреждению дорзального ядра блуждающего нерва возрастал процент выживаемости оперированных

животных. Следует отметить, что глубина расстройств и процент выживаемости животных в значительной мере зависели от количества дней, прошедших между операцией удаления коры полушария и повреждением дорзального ядра блуждающего нерва. Так, в тех случаях, когда вторая операция следовала за первой через 15—35 дней, расстройства были более значительными, а большинство оперированных животных гибло на 2—4-й день после операции. Если же вторая операция происходила примерно через 3—4 месяца после первой операции, тогда расстройства в сердечно-сосудистой и дыхательной деятельности не были глубокими, а животные не погибали.

У нас имеются данные, говорящие о том, что некоторое значение для выживаемости оперированных животных имеет положение поврежденного ядра блуждающего

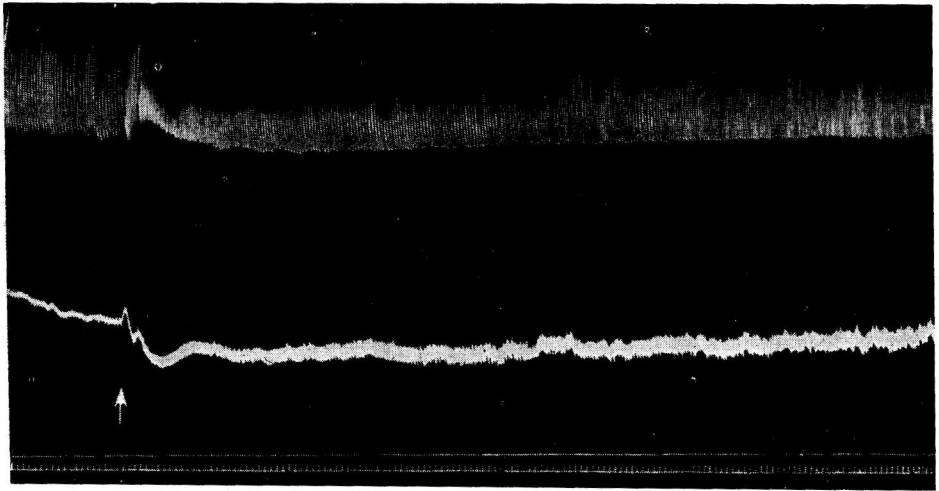


Рис. 2. Дыхание и кровяное давление при разрушении дорзального ядра (собака Рыжая, у которой предварительно была экстирпирована кора одного полушария).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

нерва по отношению к удаленной коре. По нашим данным, поражение дорзального ядра блуждающего нерва на стороне удаления коры больших полушарий вызывало менее глубокие расстройства указанных функций и меньший процент гибели животных, чем разрушение этого ядра на противоположной стороне. Указанный факт требует, однако, дальнейшего изучения.

Опыты на собаках с предварительно удаленной корой обоих полушарий (7 опытов). В этой серии опытов изучались последствия поражения дорзального блуждающего нерва у бескорковых собак. Вначале удалялась кора одного полушария, а спустя 1.5—2 месяца кора второго полушария. Спустя 3—4 месяца после удаления коры второго полушария производилась операция на продолговатом мозге.

Результаты этих опытов в основном были такими же, как и результаты опытов на собаках с экстирпированной корой одного полушария. Сразу же после разрушения дорзального ядра блуждающего нерва у бескорковых собак не отмечалось каких-либо резких изменений в сердечно-сосудистой и дыхательной деятельности — естественное дыхание не прекращалось, кровяное давление не падало (рис. 3).

В последующие дни также не наблюдалось резких сдвигов в указанных функциях.

Гистологические исследования 9 препаратов продолговатого мозга собак показали, что во всех случаях наблюдалось полное или почти полное разрушение дорзального ядра блуждающего нерва, в некоторых слу-

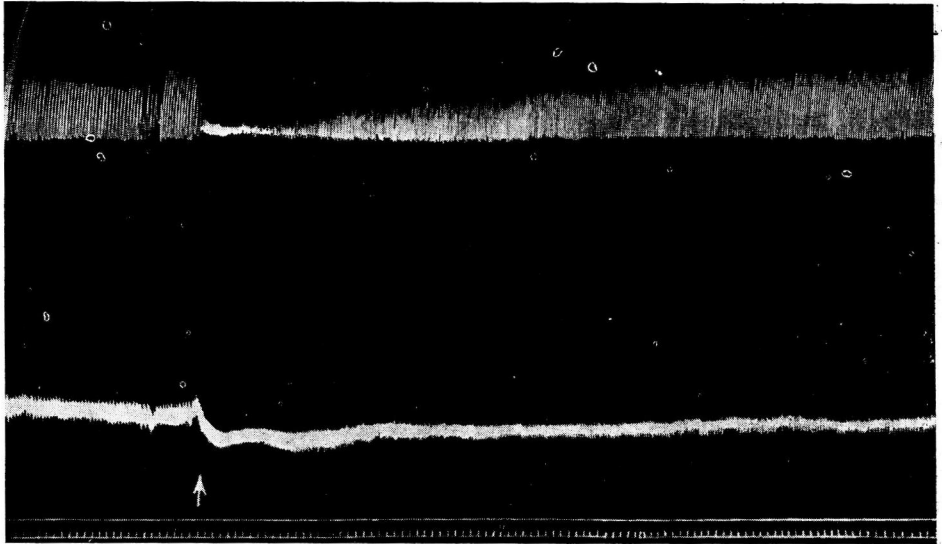


Рис. 3. Дыхание и кровяное давление при разрушении дорзального ядра (собака Серый, у которой предварительно была экстирпирована кора больших полушарий).

Обозначения те же, что и на рис. 1

чаях дегенерация части ядра XII нерва, ядра Бурдаха, ядра Голля и нейронов ретикулярной субстанции. В области разрушения имелись очаги кровоизлияния и отек мозга.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Расстройства сердечно-сосудистой и дыхательной деятельности организма животного после повреждения области дорзального ядра блуждающего нерва обуславливаются прежде всего тем, что дорзальное ядро блуждающего нерва имеет непосредственное отношение как к регуляции сердечной деятельности, так и к регуляции акта дыхания. Кроме того, эти расстройства могут быть обусловлены кровоизлияниями, отеком мозга, а также нарушением координации в деятельности дыхательных центров и ядер блуждающих нервов неповрежденной стороны. Можно полагать, что нормально сердечно-сосудистая деятельность в какой-то степени обуславливается правильным координационным взаимодействием всех ядер блуждающего нерва, расположенных в обеих половинах продолговатого мозга, и ядер, регулирующих сосудистую систему. Таким образом, те расстройства сердечно-сосудистой системы, которые мы наблюдали у собак после повреждения дорзального ядра блуждающего нерва на одной стороне, являются не только следствием выпадения функции разрушенного ядра, но и нарушения функции ядер блуждающего нерва другой стороны.

То же самое можно сказать и о дыхании. Расстройство акта дыхания является следствием не только выпадения функции разрушенного дорзального ядра блуждающего нерва, но и следствием нарушения функции ядер

блуждающего нерва другой стороны продолговатого мозга и нарушением взаимодействия ядер блуждающего нерва с дыхательными центрами.

Как понять факт повышенной резистентности животных с удаленной корой больших полушарий к травме продолговатого мозга? Почему у таких собак повреждение дорзального ядра блуждающего нерва вызывает менее глубокие расстройства сердечно-сосудистой и дыхательной деятельности организма, чем у интактных собак? Дать исчерпывающий ответ на этот вопрос нам пока трудно.

С одной стороны, известно, что у интактных высших позвоночных животных коре больших полушарий принадлежит главная роль в явлениях восстановления нарушенных функций. С другой стороны, из наших и литературных данных известно, что животные без коры больших полушарий или с перерезанным спинным мозгом слабее реагируют на дополнительную травму. Так, М. Л. Боровский (1958) отмечал, что бескорковые собаки менее реактивны к заражению анаэробной инфекцией. П. Ф. Минаев (1956) показал, что спинальные животные более устойчивы к лучевой травме, чем интактные.

В наших опытах мы также обнаружили снижение реактивности собак, у которых до хирургического повреждения дорзального ядра блуждающего нерва была удалена кора одного или двух полушарий. Думается, эти факты могут быть обусловлены тем, что после декортикации (в результате дегенеративных и других процессов) у оперированных животных жизненные процессы протекают на более низком уровне.

В этом плане может быть понято и значение промежутка времени с момента удаления коры полушария до разрушения дорзального ядра блуждающего нерва.

Конечно, подобная трактовка основного факта, полученного в нашем исследовании, не является исчерпывающей.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Баумгартен Р., Тез. докл. Междунар. конгресса, Брюссель, 1956.  
Боровский М. Л., Тез. конфер. по пробл. компенсаторн. приспособлений. М., 1958.  
Миславский Н. А. О дыхательном центре. Дисс. Казань., 1885.  
Сергиевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих животных. Медгиз., 1950.  
Стефанцов Б. Д., Физиолог. журн. СССР, 54, 8, 709, 1958.  
Терегулов А. Г. Физиолог. журн. СССР, 11, 259, 1928.  
Arnheim R., Arch. Anat. u. Physiol., 175, 1893.  
Vorison A. D. A. Brodie, Тез. докл. Междунар. конгресса, Брюссель, 1956.  
Lumsden T., Journ. Physiol., 57, 354, 1923.

Поступило 10 II 1959

## NEAR AND PROSPECTIVE CONSEQUENCES OF DESTRUCTION OF THE DORSAL NUCLEUS REGION OF THE MEDULLA OBLONGATA X CRANIAL CEREBRAL NERVE

By V. N. Drozdova and B. D. Stefantsov

From the laboratory of physiology, USSR Academy of Sciences, Moscow

## МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

### ХВОСТОВОЙ ПЛЕТИЗМОГРАФ С ОПТИЧЕСКОЙ РЕГИСТРАЦИЕЙ

В. В. Орлов и Д. И. Паролла

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

Использование плетизмографа для задней конечности собаки (Амитин-Шапиро, 1951; Пшоник, 1952; Прийма, 1954; Яковлев, 1955а; Орлов, 1958, и др.) сопряжено со значительными трудностями, обусловленными главным образом невозможностью устранения механических смещений конечности при двигательных реакциях живот-

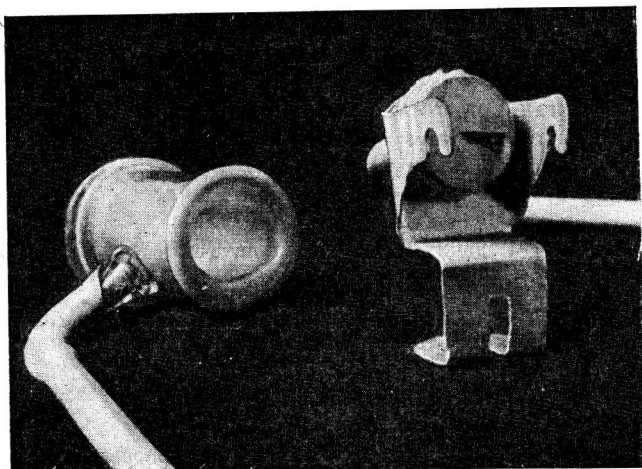


Рис. 1. Хвостовой плетизмограф и каркас с капсулой для осциллографа системы Сименса.

ного (Яковлев, 1955б). Необходимо учесть и то обстоятельство, что плетизмограф регистрирует суммарное изменение кровенаполнения кожи и мышц, а реакции сосудов этих тканей могут иметь противоположный характер при одном и том же воздействии (Rein, 1931; Grant a. Pearson, 1938; Abramson a. Ferris, 1940).

По аналогии с пальцевым плетизмографом человека, в значительной степени лишенным этих недостатков, мы считаем более удобным использовать в хронических опытах на собаках хвостовой плетизмограф.

Плетизмограф для хвоста собаки был предложен Детерлингом и Эссексом (Deterling a. Essex, 1945) для определения систолического давления крови, но для непрерывной регистрации плетизмограммы он не был использован.

Наиболее удобной формой воспринимающей части плетизмографа оказался воздушный пальцевой плетизмограф, предложенный Р. Р. Овакимяном (1958). Герметичность его достигается за счет чехла из тонкой резины, концы которого заворачиваются на края каркаса и прикрепляются ниткой. Для хвоста собаки удобнее применять плетизмограф конической формы. Он надевается на выстриженный участок дистальной трети хвоста, практически лишенной мышечной ткани.



Незначительная величина объемных изменений, регистрируемых при плетизмографии хвоста, затрудняет использование механической записи с помощью мареевской капсулы. Удобнее всего производить регистрацию оптическим путем. Для этого нами применены два способа.

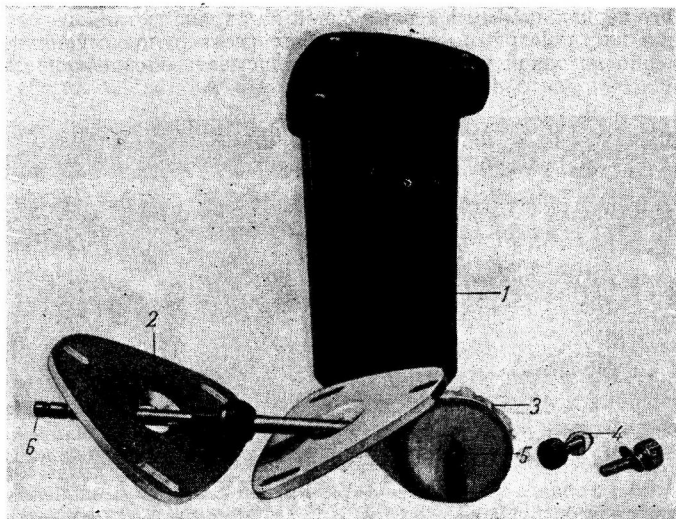


Рис. 2. Приспособление для регистрации плетизмограммы на осциллографе типа МПО-2.

1 — корпус вибратора; 2 — крышка вибратора; 3 — капсула с резиновой мембраной; 4 — винт для крепления крышки; 5 — зеркальце; 6 — трубка, соединяющая капсулу с плетизмографом.

Первый способ заключался в том, что тень от рычажка маленькой капсулы Мареев, помещенного перед щелью фотокимографа, регистрировалась на светочувствительной ленте, освещенной параллельным пучком света. Одновременно перед щелью фотокимографа можно было установить рычажки электромагнитных отметчиков, капсулы, регистрирующей дыхание, отметчика времени и т. д.

Более тонкая запись осуществлялась путем использования оптической системы лентопротяжного механизма стандартных шлейфных осциллографов. Плетизмограф был соединен при помощи резиновой трубки с маленькой мембранной капсулой, на которой эксцентрически располагалось зеркальце. Капсула укреплялась на специальном каркасе, гнезда которого соответствовали гнездам шлейфного вибратора. Это давало возможность укреплять каркас на место одного из вибраторов. Схема установки с использованием осциллографа системы Сименса приведена на рис. 1.

Для регистрации плетизмограммы на осциллографе типа МПО-2 был использован корпус ваттметрового вибратора, в котором была вмонтирована капсула с зеркальцем. Капсула укреплялась в корпусе при помощи шарнирного соединения в крышке, устройством которой позволяло перемещать капсулу с зеркальцем во всех трех плоскостях. Это обстоятельство значительно облегчало установку зеркальца и фокусировку луча на экране осциллографа и на светочувствительной ленте (рис. 2).

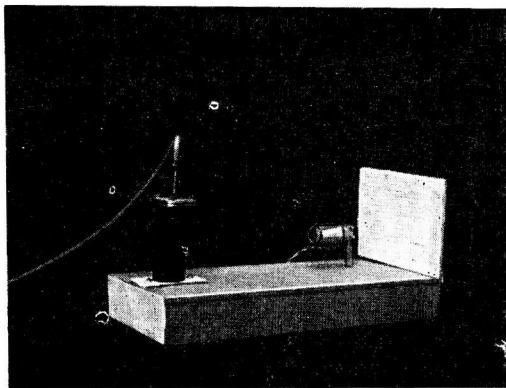


Рис. 3. Установка для фокусировки луча на светочувствительную ленту.

Предварительную фокусировку луча значительно удобнее было производить с помощью специальной установки, состоявшей из гнезда для корпуса вибратора, осветителя с диафрагмой и белого экрана (рис. 3).

Первоначально в гнезда вставлялся стандартный шлейфный вибратор и на экране отмечалось положение отраженного луча. Затем стандартный вибратор заменялся вышеописанным прибором и нужное положение капсулы достигалось путем совмещения отраженного зеркальцем луча с нанесенной на экране меткой.

Регистрация плетизмограммы этим способом имеет то преимущество, что позволяет одновременно на одной и той же ленте записывать биоэлектрические процессы

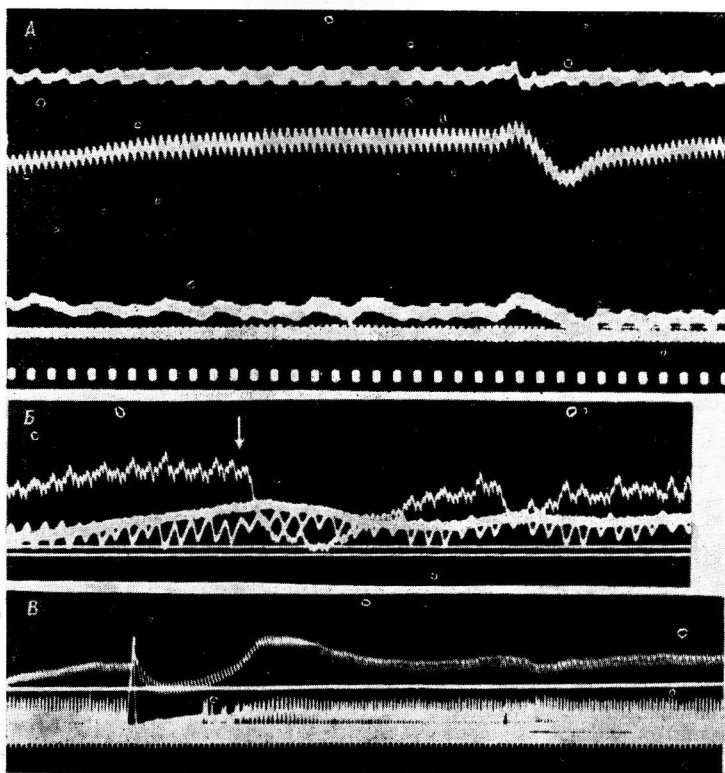


Рис. 4. Плетизмограммы хвоста собаки.

А — регистрация на фотокимографе: *Сверху вниз*: пневмограмма; плетизмограмма; систолическое давление крови; отметка времени (в сек.); Б и В — регистрация на шлейфном осциллографе типа МПО-2. *Сверху вниз*: плетизмограмма; термоэнцефалограмма; пневмограмма, отметка времени (сек.). *Стрелка* — начало запахового раздражения.

(ЭКГ, ЭЭГ, биоэлектрическая активность мышц и прочие). На рис. 4 приведена запись плетизмограммы и температуры коры больших полушарий головного мозга.

Для возможности количественного анализа плетизмограмм необходима предварительная калибровка прибора. Определение чувствительности плетизмографа, или так называемая статическая калибровка, производится путем введения в систему (с помощью шприца) строго определенного объема воздуха. Статическая калибровка прибора показала, что при изменении объема в пределах  $\pm 0.3$  мл чувствительность системы остается линейной. Поэтому для определения коэффициента чувствительности в ходе исследования достаточно однократного введения строго определенного объема воздуха (например, 0.1 мл) и последующего измерения соответствующего смещения линии записи. Одновременно это служит контролем герметичности системы. Зная коэффициент чувствительности, легко выразить изменение плетизмограммы непосредственно в объемных единицах.

Для сравнения результатов, полученных в различных опытах на разных животных, необходимо выразить регистрируемые объемные изменения в процентах к объему части органа, заключенного в плетизмографе.

Частота собственных колебаний регистрирующей системы в наших опытах равнялась 40—60 гц, что являлось вполне достаточным для неискаженной регистрации объемного пульса. Давление воздуха в регистрирующей системе при практически встречавшихся изменениях объема не превышало нескольких миллиметров водяного столба.

Для записи плетизмограммы с помощью хвостового плетизмографа не требовалось длительно приучать собаку стоять или лежать в станке.

Предлагаемый способ регистрации плетизмограммы был применен нами одновременно с термоэнцефалографией для сравнительного изучения реакции сосудов мозга и периферии (Паролла, 1958). В этих исследованиях хвостовой плетизмограф оказался более удобным прибором, чем плетизмограф для задней конечности.

## ЛИТЕРАТУРА

- А м и т и ц - Ш а н и р о М. Л., Тр. III Узбекск. конфер. физиолог., биохим. и фармаколог., 208, Ташкент, 1951.  
 О в а к и м я н Р. Р., Врач. дело, 3, 289, 1958.  
 О р л о в В. В., Физиолог. журн. СССР, 44, № 8, 727, 1958.  
 П а р о л л а Д. И. Термоэлектрографическое исследование некоторых реакций сосудов головного мозга в остром и хроническом опыте. Дисс. Л., 1958.  
 П р и й м а Г. Я., Физиолог. журн. СССР, 40, 351, 1954.  
 П ш о н и к А. Т. Кора головного мозга и рецепторная функция организма. М., 1952.  
 Я к о в л е в В. В., Бюлл. exper. биол. и мед., 39, 2, 77, 1955а; 40, 8, 79, 1955б.  
 A b r a m s o n D. I. a. E. V. F e r r i s, Am. Heart Journ., 19, 5, 541, 1940.  
 D e t e r l i n g R. A. a. H. E. E s s e x, Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 58, 3, 247, 1945.  
 G r a n t R. T. a. B. P e a r s o n, Clin. Sci., 3, 119, 1938.  
 R e i n H., Ergebn. Physiol., 32, 28, 1931.

Получено 5 X 1959

## CAUDAL PLETISMOGRAPH WITH OPTICAL RECORDING

By V. V. Orlov and D. I. Parolla

From the Pavlov Institute of Physiology, USSR Academy of Sciences, Leningrad

## К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ МОЧЕВОГО ПУЗЫРЯ

М. М. Канторович и А. И. Фрейдович

Петрозаводск.

В целях изучения функции мочевого пузыря в хроническом опыте на животных пользуются цистостомией — наложением фистулы мочевого пузыря (Сперанская, 1953). Однако при этом нарушается его целостность, физиологическая подвижность передней (нижней) стенки. Полость мочевого пузыря постоянно открыта для проникновения инфекций, что ведет к возникновению хронического цистита.

Введение инструментов в мочевой пузырь собак через естественные пути неосуществимо, так как наружное отверстие мочеиспускательного канала у самок расположено глубоко в узком влагалище, а у самцов не удается преодолеть дуговидный изгиб задней уретры.

Для инструментального проникновения в полость мочевого пузыря нами применена уретростомия, которая производится следующим образом: под местной инфилтративной анестезией или эфирным наркозом у собаки (самец) разрезом по средней линии промежности обнажается мочеиспускательный канал. Частично тупым, частично острым путем уретра отделяется от кавернозных тел полового члена на протяжении трех-пяти сантиметров, рассекается вдоль или пересекается поперек и слизистая ее тщательно сшивается с кожей промежности. Через две недели рана заживает и

<sup>1</sup> Доложено 24 декабря 1959 г. на заседании Петрозаводского отделения Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им И. М. Сеченова.

образовавшаяся фистула, расположенная между задним проходом и основанием мошонки, открывает доступ через выпрямленный мочеиспускательный канал в полость мочевого пузыря (рис. 1).

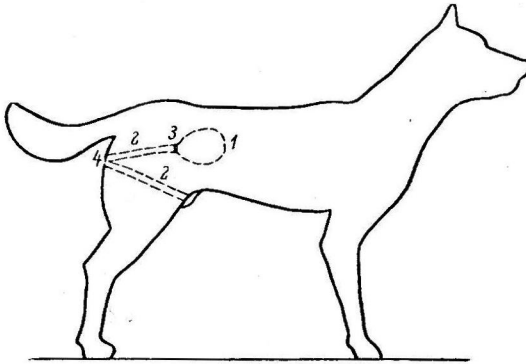


Рис. 1. Схематическое изображение уретростомы.

1 — Мочевой пузырь, 2 — мочеиспускательный канал, 3 — сфинктр, 4 — фистула уретры.

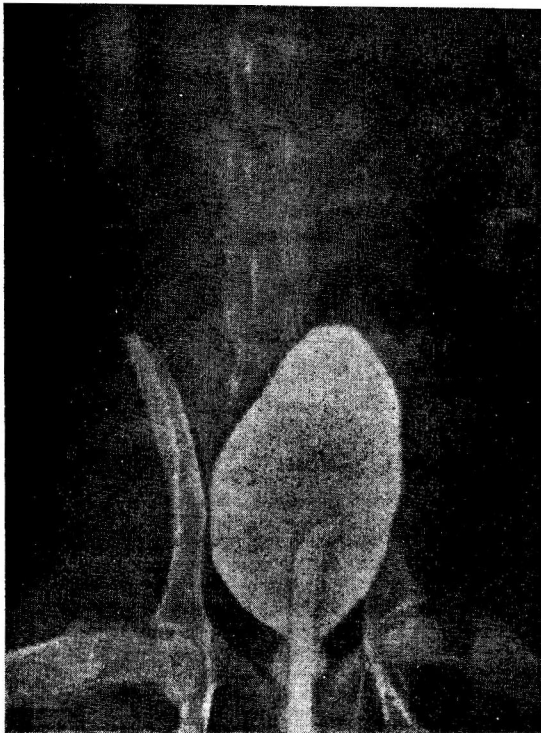


Рис. 2. Контрастная (сергозишная) рентгенограмма мочевого пузыря собаки с введенным в его полость катетеризационным цистоскопом.

Операция сохраняет в неприкосновенности мочевой пузырь и его сфинктеры. Благодаря этому затрудняется проникновение в него инфекций и сохраняется нормальный акт мочеиспускания.

Прооперированные таким образом собаки живут уже около 6 месяцев.

Методика позволяет при сохранности анатомо-физиологических связей мочевого пузыря в хроническом эксперименте производить забор мочи, вводить в полость пузыря различные инструменты (рис. 2), а с целью создания экспериментальных моделей заболеваний — инородные тела, конкременты, микроорганизмы, воздействовать на слизистую различными химическими, физическими (термическими и радиационными) факторами, дозируя их действие по продолжительности и интенсивности. С помощью цистоскопа создается возможность изучения хромофункций почек и катетеризации почечных лоханок.

При необходимости возможно собирание спермы и изучение задней уретры и семенного бугорка уретроскопом.

Методика обеспечивает длительную физиологическую сохранность экспериментального животного.

#### ЛИТЕРАТУРА

С пер а н с к а я Е. Н. Методики операций на собаках и проведение хронических опытов в физиологии. Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.

Поступило 4 II 1960

## CONTRIBUTION TO THE TECHNIQUE OF STUDYING THE URINARY BLADDER

By *M. M. Kantorovich* and *A. I. Freidovich*  
Petrozavodsk

## НОВЫЙ ВАРИАНТ НАЛОЖЕНИЯ ФИСТУЛЫ ПРОТОКА ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

*Ф. А. Мещеряков и В. А. Суворова*

Кафедра физиологии сельскохозяйственных животных Сельскохозяйственного института, Ставрополь

После классической павловской методики наложения фистулы протока поджелудочной железы, сыгравшей исключительную роль в изучении панкреатической секреции, важным этапом явилась методика наложения постоянной фистулы панкреатического протока у крупного рогатого скота, разработанная Д. С. Жиловым (1935) в лаборатории А. Г. Крафинова. Сущность этого метода заключается в том, что путем иссечения небольшого участка двенадцатиперстной кишки на месте впадения большого протока поджелудочной железы создается мешочек, в который вставляется фистульная трубка. Пройдя кишечник восстанавливается обычным соустьем. На двенадцатиперстную кишку ниже анастомоза накладывается вторая фистульная трубка. Вне опыта обе фистульные трубки соединяются наружным анастомозом, по которому сок поджелудочной железы поступает в кишечник. Основными недостатками этого метода являются разобщение интрамуральной нервной системы кишечника, большая травма двенадцатиперстной кишки и сложность выполнения операции.

А. Н. Бакурадзе (1941), сохранив такой же принцип операции, предложил для наложения фистул протока поджелудочной железы у собак новую конструкцию кишечно-поджелудочной канюли, которая заменяла две фистульные трубки (применяемые по методу Д. С. Жилова).

А. В. Соловьев (1954) существенно изменил методику, предложенную А. Н. Бакурадзе, устранив ее важный недостаток — разобщение интрамуральных нервных сплетений кишечника, значительно уменьшив оперативную травму. Сущность ее заключается в том, что на боковой отрезок канюли кисетным швом натягивается и обшивается лоскут двенадцатиперстной кишки с большим протоком поджелудочной железы. Эта методика наложения фистулы протока поджелудочной железы в настоящее время широко применяется при изучении панкреатической секреции у собак.

К сожалению, в связи с особенностью процесса пищеварения у жвачных животных употребляющих грубый корм, методику А. В. Соловьева нельзя было полностью перенести на крупных рогатый скот.

А. В. Маханько (1956) усовершенствовал канюли для операций на крупном рогатом скоте, полностью сохранив принцип операции по Д. С. Жилову. Нами же по предложению проф. И. П. Салмина разработана новая методика наложения фистулы протока поджелудочной железы у крупного рогатого скота, в которой мы сочетали положительные стороны методов Д. С. Жилова и А. В. Соловьева.

Разрез брюшной стенки производится в правом краниальном углу голодной ямки, отступая от него на 3—4 см, параллельно заднему краю последнего ребра, длиной 7—8 см. В разрез извлекается двенадцатиперстная кишка с прилегающей поджелудоч-

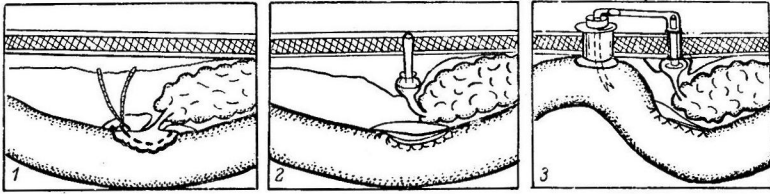


Схема последовательных этапов операции по наложению фистулы протока поджелудочной железы у крупного рогатого скота.

ной железой. Отыскивается проток, и овальный участок кишки в месте его впадения отшивается швом в строчку (рисунок) или сапожным швом через обе противоположные стенки кишки. Участок берется диаметром 4—5 см. Затем, не вырезая отшитого участка, накладывается кисетный шов через серозномышечный слой, отступая от первого на 0.4—0.5 см, так как вырезанный лоскут кишки сильно уменьшается вследствие сокращения мышц. После наложения кисетного шва между швами производится разрез. Вырезанный участок кишки после среза слизистой оболочки по окружности надевается на небольшую канюлю из плексигласа или нержавеющей стали, как это делается по методу А. В. Соловьева. Для бычков от одного года и старше канюля берется диаметром 4 мм, длиной 40—50 мм, диаметр фланца 20/16 мм. Чтобы отверстие протока не ущемлялось при наложении фистулы, необходимо производить небольшой разрез ампулы протока по ходу его в кишечной стенке.

Двенадцатиперстная кишка в месте выреза зашивается вторым погружающим П-образным швом. Ниже этого места накладывается фистула на двенадцатиперстную кишку нужного размера. Фистула протока поджелудочной железы выводится в прокол брюшной стенки, а фистула двенадцатиперстной кишки вшивается в разрез. Выведение и закрепление фистул производится по общепринятым методам. Вне опыта фистула протока поджелудочной железы соединяется наружным анастомозом с фистулой двенадцатиперстной кишки через пробку. Для предотвращения закупорки трубки химвискусом на ее конец следует надевать клапан.

Предложенный метод наложения фистул позволяет одновременно исследовать моторно-эвакуаторную функцию двенадцатиперстной кишки и секреторную функцию поджелудочной железы, кроме того, дает возможность более точно изучать рефлекторные взаимоотношения различных отделов пищеварительного тракта, так как при нем сохраняется непрерывность интрамуральных нервных сплетений кишечника.

Техника операции очень проста по сравнению с имеющимися у крупного рогатого скота и более асептична. Метод предварительного отшивания участка кишки в месте впадения протока можно применять у крупных собак при выполнении операции по методу А. В. Соловьева.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бакурдзе А. Н., Физиолог. журн. СССР, 30, 791, 1941.  
 Жилов Д. С., в сб.: Физиология пищеварения сельскохозяйственных животных. 143, 1935.  
 Маханько А. В., Научные записки. Белоцерковский: с/х институт, 4, 217, 1956.  
 Соловьев А. В., Физиолог. журн. СССР, 40, 603, 1954.



---

A NEW TECHNIQUE OF CREATING FISTULA OF THE PANCREAS DUCT IN  
CATTLE

By *F. A. Mescheriakov* and *V. A. Suvorova*

From the Chair of farm animal physiology, Agricultural Institute, Stavropol

---

## ИЗ ИСТОРИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

ВИДНЫЙ РУССКИЙ ФИЗИОЛОГ Б. Ф. ВЕРИГО

(К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

К. Гамбароглу

Педагогический институт, Кировабад

Среди русских физиологов конца XIX и начала XX века видное место занимает ученик И. М. Сеченова Бронислав Фортуналович Вериго.

Б. Ф. Вериго родился в 1860 г. в Витебской губернии в небогатой семье мелкого чиновника. Окончив в Витебске гимназию, с 1877 по 1882 г. он учился в Петербургском университете. В годы учебы Вериго, там лекции по физиологии читал И. М. Сеченов. Под влиянием И. М. Сеченова Б. Ф. Вериго, еще будучи студентом, приступил к исследованиям по физиологии.

По окончании университета он стал работать ассистентом в лаборатории физиологии Высших женских курсов в Петербурге, где по предложению И. М. Сеченова занялся выяснением действия электрического тока на нерв. В 1883 г. Б. Ф. Вериго поступил в Медико-хирургическую академию (на 3 курс), по окончании которой в 1886 г. был оставлен при ней для совершенствования по физиологии. Спустя два года, в 1888 г., он защитил диссертацию на степень доктора медицины.

С 1889 по 1895 г. Б. Ф. Вериго находился в заграничной научной командировке. Занимаясь исследованием газообмена у животных и человека, Вериго в 1892 г. удалось установить влияние  $O_2$  на способность крови связывать  $CO_2$  (эффект Вериго). В лаборатории И. М. Мечникова (в Париже) он выполнил ряд ценных работ по иммунитету.

Вскоре после возвращения из командировки Б. Ф. Вериго был избран профессором естественного отделения физико-математического факультета Новороссийского университета (в Одессе). В Одессе с 1897 по 1914 г. Б. Ф. Вериго разрабатывал вопросы нервной физиологии, обмена веществ, иммунитета.

В 1914 г. в разгар кипучей научно-педагогической и общественной деятельности, Б. Ф. Вериго должен был оставить кафедру в связи с исполнением 25 лет работы в высших учебных заведениях. Реакционный министр Л. Кассо отказался утвердить его в должности профессора еще на пять лет. Б. Ф. Вериго уехал в Петроград, где он продолжил исследовательскую работу в институте им. М. Ф. Лесгафта и читал курс физиологии в Психоневрологическом институте, созданном В. М. Бехтеревым.

После февральской революции в 1917 г. Б. Ф. Вериго пригласили профессором физиологии во вновь открывшийся университет в Перми.

В начальный период своей исследовательской деятельности Б. Ф. Вериго — под прямым влиянием И. М. Сеченова — занимался вопросами изучения возбудимости нервной ткани и электрофизиологии. Его первые широкоизвестные статьи, опубликованные в *Pflüg. Archiv* (1883, 1885), и докторская диссертация «К вопросу о действии на нерв гальванического тока прерывистого и непрерывного (попытка объяснения физиологических явлений электротона)», изданная в 1888 г. (немецкое издание — 1890), касаются вопроса влияния электрического тока на возбудимость нервных волокон. Б. Ф. Вериго открыл ряд важных закономерностей раздражения нервов. Он установил, что если сила электрического тока превышает известную величину, то вместо повышения возбудимости на катоде получается «катодическая депрессия», при которой понижается также и проводимость. Этим открытием Б. Ф. Вериго существенно дополнил правила Пфлюгера об электротонусе нерва.

В 1889 г. Б. Ф. Вериго была опубликована работа с описанием электрических явлений в мозгу. Изучая электрическую активность мозга лягушки, он обнаружил, что при движениях конечностей лягушки или при различных раздражениях ее кожи области спинного мозга приобретают электроотрицательный заряд. А в больших полушариях в это время гальванометр показывает непрерывные колебания потенциала.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Вестн. клин. и судебн. психиатрии и невропатол., т. VII, в. 1, 1889. Перепечатано в кн.: В. Я. Данилевский, И. М. Сеченов, Б. Ф. Вериго. Первые отечественные исследования по электроэнцефалографии. Медгиз, 1949.

Таким образом, Б. Ф. Веригу можно считать одним из пионеров в изучении электрических процессов в мозгу.

Наряду с исследованием вопросов, касающихся нейрофизиологии, Б. Ф. Веригу интересовала также физиология обмена веществ в организме животных.

Ряд исследований Б. Ф. Веригу посвятил вопросам иммунитета. Эти исследования касаются роли лейкоцитов как защитников крови, иммунитета у кролика по отношению к сибирской язве, истории открытия анафилактического шока, течения куриной холеры у кроликов и т. д. Они опубликованы на русском и французском языках.

Кроме сорока с лишним научно-исследовательских работ, Б. Ф. Веригу принадлежит капитальный труд «Основы физиологии человека и высших животных» в 2 томах объемом свыше 2000 стр. Он вышел в издании Риккера в Петербурге в 1905 и 1910 гг. Выход в свет остальных написанных им томов, к сожалению, не осуществился. Они были посвящены физиологии нервной системы и внутриклеточным процессам. Б. Ф. Веригу издал также книгу «Биология клетки как основа учений о зародышевом развитии и размножении» (1913) и другие.

Б. Ф. Веригу являлся не только глубоко и разносторонне образованным естествоиспытателем своего времени. Он был также талантливым педагогом и прогрессивным общественным деятелем. Идеалом Веригу было служение народу и науке. Всю сознательную жизнь он посвятил этому благородному идеалу. Его большие заслуги перед русской физиологией достойно оценивал И. П. Павлов. По случаю юбилея научно-педагогической деятельности Б. Ф. Веригу он писал: «Дорогой и глубокоуважаемый Бронислав Фортунатович. От моих сотрудников и от себя шлю Вам сердечный привет ко дню 40-летия Вашей деятельности. Мы поздравляем Вас как крупного представителя русской физиологии и образцового учителя, который как устно, так и печатно своей отменно ясной мыслью и отчеканенным словом чрезвычайно способствовал распространению физиологического знания. От души желаю Вам доброго здоровья и сил для дальнейшего продолжения Вашей жизненной работы. Искренне Ваш Иван Павлов».<sup>1</sup>

В Перми Веригу развил широкую научную и педагогическую деятельность, которая была неожиданно прервана болезнью (воспаление легких), приведшей к безвременной кончине его на 65 году жизни.

Поступило 18 V 1960

## THE RENOWNED RUSSIAN PHYSIOLOGIST B. F. WERIGU (HIS BIRTHDAY'S CENTENARY)

By K. Gambaroglu

From the Pedagogical Institute, Kirovabad

## III ВСЕСОЮЗНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ВОПРОСАМ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

З. А. Сорокина и Ю. П. Лиманский

Киев

С 27 июня по 2 июля 1960 г. в Киеве состоялась III конференция по вопросам электрофизиологии нервной системы и симпозиум «Основные вопросы электрофизиологии ц. н. с.». Они были организованы Институтом физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР совместно с Всесоюзным физиологическим обществом им. Павлова и Институтом физиологии животных при Киевском университете.

В работе конференции приняло участие около 600 человек, в том числе 300 физиологов Москвы, Ленинграда, Тбилиси, Еревана, Горького, Одессы, Вильнюса, Караганды и других городов Советского Союза. В связи с большим количеством заявок на доклады и с целью представления участникам возможности заслушать максимальное количество докладов на конференции была организована параллельная работа трех секций. Благодаря этому участники конференции имели возможность заслушать 144 наиболее актуальных доклада, остальные были опубликованы в тезисах конференции.

<sup>1</sup> Журнал общей биологии АН СССР, 12, 55, 1951.

Конференция открылась пленарным заседанием, посвященным основным вопросам электроэнцефалографии. С кратким вступительным словом выступил проф. А. Ф. Макаренко. Затем доклад «Несколько замечаний о нейрофизиологическом значении электрических феноменов коры головного мозга» сделал проф. П. К. Анохин. С большим вниманием были выслушаны доклады проф. Н. В. Голикова «Синхронизация медленных и быстрых потенциалов как показатель реактивности и возбудимости нервных клеток» и проф. Ф. Н. Серкова «К вопросу о генезе  $\alpha$ -ритма».

За время работы конференции было проведено 15 секционных заседаний и одно пленарное заседание по методике электрофизиологических исследований. На заседании «Природа биоэлектрических потенциалов» с докладом на тему «Электротон как мембранный процесс» выступил один из старейших электрофизиологов нашей страны проф. Д. С. Воронцов. Используя собственные наблюдения, а также литературные данные, Д. С. Воронцов показал, что мембрана теснейшим образом связана с метаболической системой клетки, которая поддерживает потенциал мембраны и регулирует ее стабильность. Электротон является весьма чувствительным средством для познания ряда клеточных процессов. Большой интерес у слушателей вызвали также доклады Г. А. Курелла, Е. А. Либермана и Л. М. Цофиной, М. Ф. Шубы. На заседании, посвященном электрофизиологии нервного волокна и нервно-мышечной передаче, можно отметить доклад Г. Ю. Велицкого «Анализ биоэлектрических характеристик живой ткани». Автор считает, что физиологические свойства тканей нельзя свести к постоянным значениям таких характеристик, как электрическое сопротивление, потенциал и емкость. Привлекли внимание доклады М. Ф. Кирзона и С. А. Чепурного «К функциональной характеристике гигантского аксона кальмара» и Н. М. Шамариной «Механизм блокирования синаптического проведения при пессимальном торможении Н. Е. Введенского». Одним из центральных докладов на заседании по электрофизиологии афферентных и эфферентных путей в нервной системе был доклад проф. М. Г. Удельнова, Г. Н. Архиповой и Г. Е. Самониной «Некоторые закономерности биоэлектрической активности вегетативной нервной системы». Авторы получили данные, позволяющие уяснить количественные соотношения между эфферентной и афферентной активностью вегетативных рефлекторных путей. На заседании, посвященном вызванным потенциалам коры больших полушарий и мозжечка, интерес вызвал доклад проф. Н. Н. Дзидзишвили и Т. Д. Джавришвили «Вопросы корковой электрической активности в онтогенезе». Новые данные по электрофизиологии рецепторов и анализаторов были представлены в докладе проф. Г. В. Гершуни «Исследование центральных влияний, изменяющих деятельность периферического нейрона слуховой системы». Автор привел факты, показывающие, что падение амплитуды общего электрического ответа слуховых нервных волокон обязано влияниям, исходящим из центральной нервной системы и передаваемым к улитке по центральным волокнам оливо-кохлеарного тракта или по каким-либо другим центробежным волокнам. Среди докладов, посвященных электрической активности коры больших полушарий при условнорефлекторной деятельности, отмечаем доклады проф. М. Н. Ливанова, Н. А. Гавриловой и Г. И. Шульгиной «Локальные изменения в биоэлектрической мозаике коры головного мозга при выработке условного двигательного рефлекса», проф. Л. Г. Трофимова и Н. Н. Любимова «Исследование потенциалов различных структур головного мозга при выработке условных рефлексов на ритмические звуковые и световые раздражения». Большое количество докладов было посвящено электрофизиологии ствола мозга, электрофизиологии спинного мозга, общим вопросам электроэнцефалографии, электроэнцефалограмме человека в норме и клинической электроэнцефалографии. Среди них необходимо отметить доклад проф. А. Ф. Макаренко и Н. Л. Горбача «Десинхронизация и снижение электрической активности мозга человека при некоторых физиологических и патологических состояниях». В полученных данных отмечается определенная связь между низкоамплитудными изменениями ЭЭГ и дизэнцефалическими и подкорковыми нарушениями. Авторы считают, что нельзя рассматривать все низкоамплитудные ЭЭГ с точки зрения десинхронизации, возникающей в результате неспецифического активирования коры больших полушарий ретикулярной формацией ствола мозга. Проведенное в докладе проф. Шевелевой В. С. «Закономерности развития возбуждения и торможения в нервной системе при раздражении рецепторов в онтогенезе» рассмотрение особенностей соотношения процессов возбуждения и торможения на различных этапах онтогенеза позволяет подойти к пониманию развития в организме патологических реакций, возникающих при действии чрезмерных по силе раздражений.

Для глубокого обсуждения основных теоретических вопросов электрофизиологии ц. н. с. был созван специальный симпозиум. Его заседаниями руководили ведущие электрофизиологи Советского Союза проф. В. С. Русинов и проф. М. Н. Ливанов. На первом заседании был заслушан доклад проф. П. Г. Костюка «Электрофизиология нейрона», в котором были рассмотрены вопросы, посвященные анализу как общих свойств, так и различий в электрической активности отдельных нейронов. Особое внимание в своем докладе П. Г. Костюк уделил природе поляризации и электрической активности нервной системы, механизму синаптического действия, механизму генерации в клетке распространяющегося возбуждения, механизму торможения. На

втором и третьем заседаниях были заслушаны доклады проф. А. И. Ройтбака «Вызванные потенциалы коры больших полушарий» и доц. Е. Н. Соколова «Механизмы фоновой ритмики коры больших полушарий». Благодаря остроте поднятых дискуссионных вопросов и предварительному ознакомлению участников симпозиума с текстами докладов на заседаниях была развернута оживленная дискуссия, в ходе которой были вскрыты как положительные стороны, так и недостатки основных теорий происхождения биоэлектрических потенциалов, механизмов ритмической электрической активности больших полушарий, природы различных фаз первичных ответов коры и ряда других.

Конференция и симпозиум помогли критически рассмотреть полученный за последние годы в лабораториях СССР экспериментальный материал по вопросам электрофизиологии нервной системы, в значительной мере координировать деятельность в этом направлении различных лабораторий и наметить дальнейшие пути развития советской электрофизиологии.

---

THE 3-RD CONFERENCE CONCERNING THE PROBLEMS OF ELECTROPHYSIOLOGY OF THE NERVOUS SYSTEM

By *Z. A. Sorokina* and *Ju. P. Limansku*

Kiev

---

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр
Е. Д. Антошкина и А. И. Науменко. Изменения кровоснабжения корковых концев зрительного и слухового анализаторов при их раздражении . . . . .	1305
Т. В. Ивановова. О корковой компенсации функций зрительного анализатора . . . . .	1312
Ю. Томинг-Рейнтам. Функциональная устойчивость хроматического зрения при утомлении . . . . .	1320
В. Д. Глезер. Функциональные единицы фовеального зрения . . . . .	1325
К. М. Кулланда. Сравнительная характеристика зон представительства n. n. pelvici et pudendi в коре больших полушарий кошек и собак . . . . .	1336
Я. А. Альтман и А. М. Марусева. Характеристика электрических реакций различных отделов слуховой системы наркотизированных и пена-ротизированных животных . . . . .	1345
В. С. Русинов. Об отражении в электроэнцефалограмме процесса иррадиации и реципрокных отношений при замыкании временной связи . . . . .	1356
Н. И. Николаева. Изменения возбудимости нервных клеток разных анализаторов при действии адекватных раздражителей . . . . .	1366
Е. А. Владимирова. Исследование изменений уровня свободного аммиака в мозгу при дифференцированном торможении и в некоторых условиях невротического состояния у крыс . . . . .	1373
Ю. Л. Пинес. Электрофизиологическая характеристика афферентных связей почки с центральной нервной системой . . . . .	1380
А. А. Крамова и Т. М. Воробьева. Новизна как своеобразный раздражитель при введении вещества внутрь организма . . . . .	1387
С. И. Крапивинцева, О. И. Галецкая, В. Н. Артамонов и Н. Н. Малинская. Развитие тренированности организма подростков в течение 1-го года производственного обучения . . . . .	1394
И. Г. Антонова и М. В. Коровина. Тонус и проприоцептивные рефлексы шейных мышц . . . . .	1401
В. Н. Дроздова и Б. Д. Стефанцов. Близкие и отдаленные последствия разрушения области дорзального ядра X черепномозгового нерва продолговатого мозга . . . . .	1409
<i>Методика физиологических исследований</i>	
В. В. Орлов и Д. И. Паролла. Хвостовой плевтизограф с оптической регистрацией . . . . .	1414
М. М. Канторович и А. И. Фрейдович. К методике изучения мочевого пузыря . . . . .	1417
Ф. А. Мещеряков и В. А. Суворова. Новый вариант наложения фистулы протока поджелудочной железы у крупного рогатого скота . . . . .	1419
<i>Из истории физиологической науки</i>	
К. Гамбароглу. Видный русский физиолог Б. Ф. Вериго (К 100-летию со дня рождения) . . . . .	1422



## CONTENTS

	Стр.
E. D. Antothkina and A. I. Naumenko. Changes in blood supply to the cortical ends of visual and auditory analysers under stimulation . . . . .	1305
T. V. Iyannikova. On the cortical compensation of functions of the visual analyser . . . . .	1312
Y. Toming-Reintam. Functional stability of chromatic vision in fatigue. . . . .	1320
V. D. Glezer. Functional units of foveal vision . . . . .	1325
K. M. Kullanda. The comparative characteristics of representation zones of the nn. pelvici et pudendi in the cat and dog brain cortex . . . . .	1336
Ia. A. Altman and A. M. Maruseva. Characteristics of electrical responses from various divisions of the auditory system in anaesthetized and unanaesthetized animals . . . . .	1345
V. S. Rusinov. Electroencephalographic evidence of irradiation process and reciprocal relationships accompanying the linkage of a temporary connection . . . . .	1356
N. I. Nicolaeva. Changes in the excitability of nervous cells of various analysers under the action of adequate stimuli . . . . .	1366
E. A. Vladimirova. An investigation of changes of the free ammoniac level in the brain during differential inhibition and under certain conditions between the neurotic state in rats . . . . .	1373
Iu. L. Piness. Electrophysiological characteristics of afferent connections between the kidney and the central nervous system . . . . .	1380
A. A. Kramova and T. M. Vorob'eva. Novelty as a certain stimulus acting at introduction of agents in the organism . . . . .	1387
S. I. Krapivintseva, O. I. Galetskaja, V. N. Artamonov and N. N. Malinskaia. The development of training of the youth's organism during the 1-st year of industrial learning . . . . .	1394
I. G. Antonova and M. V. Korovina. Tonicity and proprioceptive reflexes of the cervical muscles . . . . .	1401
V. N. Drozdova and B. D. Stefan'sov. Near and prospective consequences of destruction of the dorsal nucleus region of the medulla oblongata X cranial cerebral nerve . . . . .	1409
<i>Technique of physiological investigations</i>	
V. V. Orlov and D. I. Parolla. Caudal pletismograph with optical recording . . . . .	1414
M. M. Kantorovich and A. I. Freidovich. Contribution to the technique of studying the urinary bladder . . . . .	1417
F. A. Mescheriakov and V. A. Suvorova. A new technique of creating fistula of the pancreas duct in cattle . . . . .	1419
<i>Historical notes</i>	
K. G. Ambarglu. The renowned russian physiologist B. F. Verigo (his birthday's centenary) . . . . .	1422



Подписано к печати 30/X 1990 г. № 4-26913. Бумага  $70 \times 108^{1/16}$ . Бум. л.  $37/8$ .  
Печ. л.  $73/8$ . 40.61 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 10.71. Тираж 2735. Заказ 814.

—я тип. МАТОНРЕК СССР. Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

## К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

Статья должна быть написана сжато, ясно и тщательно отредактирована. К статье необходимо приложить ее резюме (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 допускаются.

Рисунки, диаграммы, фотографии и т. п. посылаются при описи. Подписи к рисункам должны даваться на отдельном листе в двух экземплярах. Фотоспикм 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 в пинципалы его даются по-русски в круглых скобках, например: (Иванов С. Н.) Ivanoff S. N., Pflug. Arch., 60, 693, 1895.

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

Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи.

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

В случае невозможности помещения статьи в «Физиологическом журнале» один из двух экземпляров 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.