

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XLVI, № 12

ДЕКАБРЬ



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

ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ И ЦИКЛЫ ВОЗБУДИМОСТИ ПРИ ДЕЙСТВИИ СВЕТОВОГО СТИМУЛА В ХРОНИЧЕСКОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ

В. Г. Скребицкий

Электрофизиологическая лаборатория Института мозга АМН СССР, Москва

Волна афферентного возбуждения, возникнув на периферии в ответ на действие внешнего стимула, достигает центральной структуры и вызывает в ней электрический знак, который носит название вызванного потенциала. Этот потенциал имеет различную форму, длительность и латентный период в зависимости от условий и места отведения. Он регистрируется локально в специфических структурах с небольшим латентным периодом в виде так называемого «первичного ответа» и с большей латентностью и более диффузно в коре и подкорке, имея характер «вторичного ответа».

«Первичные ответы» на свет изучались в острых опытах под наркозом рядом авторов (Bishop, 1933; Bishop a. O'Leary, 1938; Marshall, Talbot a. Ades, 1943; Chang a. Kaada, 1950; Mallis a. Kruger, 1956, и др.). «Вторичные ответы» в системе зрительного анализатора регистрировались при различных видах и степенях наркоза, а также на кураризированных животных и препаратах *encéphale isolé* при раздражении током зрительного нерва или адекватном раздражении сетины (Bartley, 1934; Gastaut a. Hunter, 1950; Wall a. o., 1953; Clare a. Bishop, 1954; Hunter a. Ingvar, 1955; Buser et Borenstein, 1955, 1956; Brazier, 1957, и др.).

Между тем имеется лишь сравнительно небольшое количество работ, в которых реакция центральных структур на залп афферентных импульсов и последующие изменения возбудимости изучались бы на нормальных бодрствующих животных. Для зрительного анализатора — это данные Гасто и других (Gastaut a. o., 1951), К. Каца (1959), М. Н. Ливанова (1934, 1944), Морина с соавторами (Morin, Gastaut et Naquet, 1951; Morin, Gastaut et Roger, 1951), Шульмана и Эварта (Schoolman a. Evarts, 1959), Эрнандес-Пеона с соавторами (Hernandez-Peon a. o., 1956), В. Д. Глезера, Б. Х. Гуревича и Л. И. Леушиной (1958).

Однако в этих работах отсутствует анализ отдельных компонентов вызванного потенциала. Детальное изучение вызванных потенциалов и циклов возбудимости коры и подкорки в хроническом эксперименте при наличии нормальной спонтанной активности чрезвычайно важно для понимания динамики и характера протекания нервных процессов у животного в естественных условиях.

МЕТОДИКА

Работу проводили на 6 собаках с хронически вживленными электродами по методике, разработанной в нашей лаборатории (Любимов и Трофимов, 1958). Electroды вживляли в различные области коры и подкорки — зрительную, слуховую, двигательную, теменную (по карте Адрианова и Меринг, 1959), ассоциативную (Buser et Borenstein, 1956), а также латеральное и медиальное коленчатое тело. В качестве источника света использовали фотостимулятор, позволявший в широких пределах

варьировать частоту световых мельканий и интервал между двумя отдельными вспышками. Лампу помещали за пределами звуконепроницаемой камеры, в которой находилось животное, во избежание звуковых щелчков, которыми сопровождаются вспышки. Голова животного находилась на расстоянии около 1 м от освещаемого экрана. Животное во время опыта спокойно стояло в станке с открытыми глазами и головой, повернутой в сторону источника света. Опыты вели в темноте. Регистрацию производили на чернилопишущем аппарате и шлейфном осциллографе при биполярном и монополярном способах отведения. Опыты ставили в течение нескольких месяцев. Затем животных забивали и извлекали головной мозг. Фиксацию и окраску проводили по методу Ниссля. Положение электродов определяли под микроскопом на окрашенной серии срезов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Вызванный потенциал, возникающий в ответ на вспышку света, появлялся в зрительной области коры и латеральном коленчатом теле со скрытым периодом соответственно около 70 и около 50 мсек. На рис. 1, А приведены записи ЭЭГ, сделанные на шлейфном осциллографе. Видно, что ответы обеих структур имеют сходную конфигурацию, но отличаются величиной скрытого периода, который больше в коре (70 мсек.), чем в латеральном коленчатом теле (50 мсек.).

Реакция на вспышку света не ограничивалась зрительной областью коры, но могла приблизительно с таким же латентным периодом возникать в слуховой, двигательной и ассоциативной областях. Однако степень выраженности ответов в различных участках коры была не одинакова и менялась от животного к животному и от опыта к опыту. Динамика этих изменений в настоящее время еще не вполне ясна. На рис. 1, Б показаны вызванные потенциалы различных областей коры. В данном случае ответ имеет наибольшую амплитуду и лучшую степень выраженности в зрительной коре, меньшую амплитуду в слуховой и почти совсем не заметен в двигательной области. Следует обратить внимание на то, что при первых предъявлениях ответ возникал во многих структурах коры и подкорки. В дальнейшем территория его появления значительно ограничивалась. В тех случаях, когда эксперимент длился слишком долго, а также когда имелись какие-либо необычные внешние раздражители (шум, неудобное положение в станке и т. д.), изменяющие экспериментальную обстановку, вызванные потенциалы исчезали.

Амплитуда ответа значительно варьировала в пределах от 20 до 200 мкв. В некоторых случаях, когда электроды были расположены на поле 17, ему предшествовало двухфазное или монофазное колебание меньшей амплитуды со скрытым периодом порядка 30—50 мсек. Однако надо указать на то, что этот «первичный ответ» не всегда был выражен достаточно отчетливо и во многих случаях, по-видимому, сливался с фоновыми колебаниями (рис. 1, Б, 4).

Второй компонент, напротив, всегда был выражен вполне отчетливо. Первая его фаза всегда была позитивна, за ней следовала негативная фаза, а затем, как правило, длительное позитивное колебание. Кортикальный ответ приблизительно с таким же латентным периодом был описан Бартли (Bartley, 1934) на кроликах, В. Д. Глезером, Б. Х. Гуревичем и Л. И. Леушиной (1958) — на собаках и К. Кац (1959) — на человеке.

Длительность протекания различных компонентов сильно варьировала и была, по-видимому, связана с характером спонтанной активности: она увеличивалась в тех случаях, когда спонтанная активность состояла в основном из медленных колебаний, и укорачивалась, когда в фоновой записи преобладали быстрые ритмы. Такого рода зависимость между спонтанной активностью и характером вызванного ответа была ранее отмечена М. Н. Ливановым (1934). У бодрствующего животного длительность всего комплекса ответа от начала первого четко регистрируемого колебания до конца последней медленной волны могла достигать 250 мсек. Однако сле-

дует отметить, что не во всех случаях различные компоненты были выражены одинаково определенно. В некоторых записях последнее медленное колебание выпадало. Иногда ответ ограничивался только первым позитивным компонентом.

Вызванные потенциалы на свет наблюдались в медиальном коленчатом теле, причем по своей форме, длительности и латентности они были

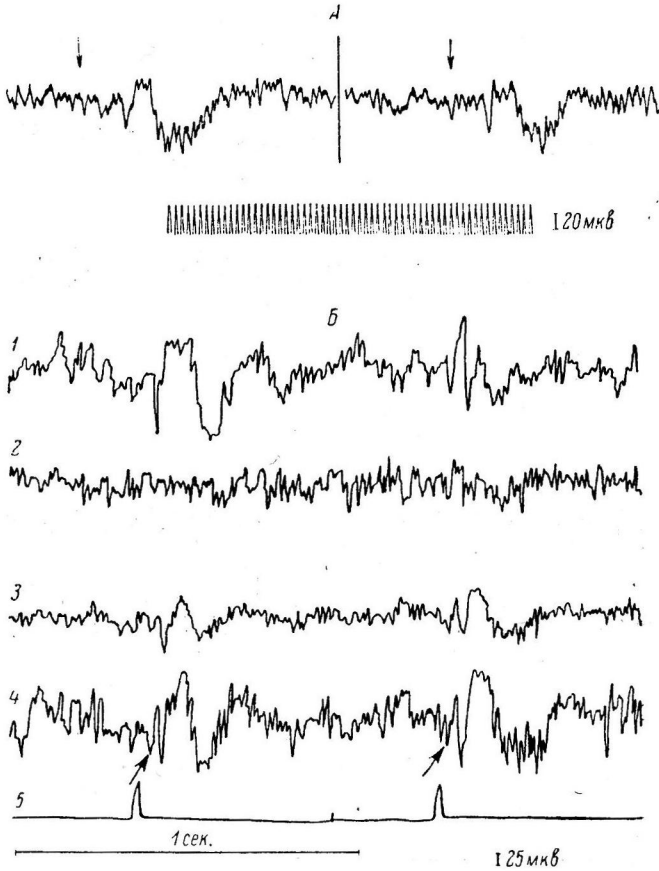


Рис. 1. Вызванные потенциалы в различных структурах мозга.

А — в зрительной области коры (слева) и латеральном коленчатом теле (справа); Б: 1 — в латеральном коленчатом теле; 2 — в двигательной области (гуг. sigmoideus post); 3 — в слуховой (гуг. ectosylvius med.); 4 — в зрительной области коры (гуг. lateralis); 5 — отметка раздражения.

Стрелки: на А — момент светового раздражения; на Б — первичные ответы зрительной области. Время: на А — 10 мсек., на Б — 1 сек.

На этом и на последующих рисунках отклонение кривой вверх означает электроотрицательность по отношению к индифферентному электроду, который был расположен либо на носовых костях черепа, либо на затылочном бугре.

очень близки к ответам латерального коленчатого тела. Это наблюдение соответствует анатомическим данным Перри (Perri, 1954), показавшим, что волокна зрительного тракта входят в медиальное коленчатое тело, и микроэлектродным записям Вернье и Галамбос (Vernier a. Galambos, 1957), обнаружившим ответы отдельных нейронов медиального коленчатого тела при действии света.

Если животное начинало засыпать, то предъявленный световой стимул мог вызвать реакцию со значительно большим, чем в норме, латентным периодом. На рис. 2, а показана ЭЭГ, записанная в одном и том же опыте в случае, когда животное начинало дремать и когда оно затем было разбужено. Световой стимул, предъявленный в этих двух разных функциональных состояниях, вызывал ответы, отличающиеся друг от друга как в отно-

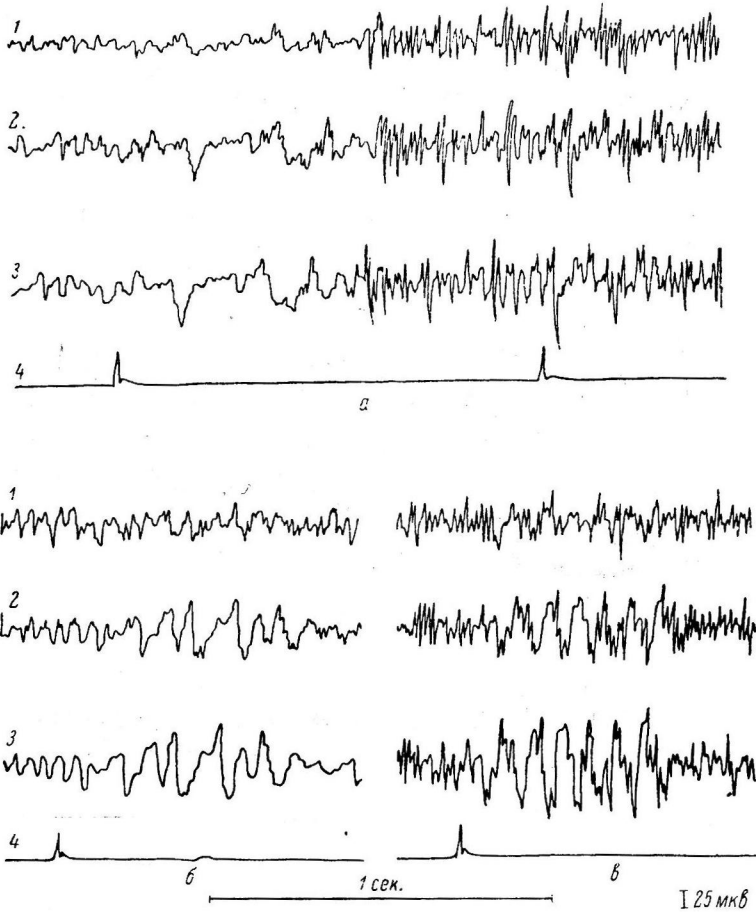


Рис. 2. Вызванные потенциалы при различных функциональных состояниях животного (а) и серия колебаний в ответ на одиночный стимул (б, в).

На а: левая половина записи — животное дремлет, правая половина — животное разбужено. 1 — двигательная, 2 — слуховая и 3 — зрительная области коры, 4 — отметка раздражения. б — животное дремлет, в — животное бодрствует. На б и в: 1 — латеральное коленчатое тело; 2 — слуховая и 3 — зрительная области коры; 4 — отметка раздражения.

пении латентного периода, так и в отношении своей конфигурации. На этом же рис. 2 также ясно видна зависимость между формой вызванного ответа и характером основной электрической активности. Когда животное дремало, то часто в ответ на одиночный стимул, вместо обычного медленного потенциала, возникала серия медленных колебаний (рис. 2, б).

В некоторых случаях и у бодрствующего животного предъявленный световой стимул вызывал в коре ряд потенциалов, разделенных одинаковыми интервалами. Рис. 2, в иллюстрирует такой случай. Как видно из этого рисунка, реакция, возникшая в зрительной и слуховой областях, напо-

минает по своему внешнему виду «реакцию вовлечения», описанную Демпси и Морисоном (Dempsey a. Morison, 1942) при ритмической стимуляции интраламинарных ядер таламуса.

Для изучения циклов возбудимости использовались два световые стимула с различными интервалами. По характеру ответа на второй (тестирующий) стимул судили об изменении возбудимости в период и после ответа на первый (кондиционирующий) стимул.

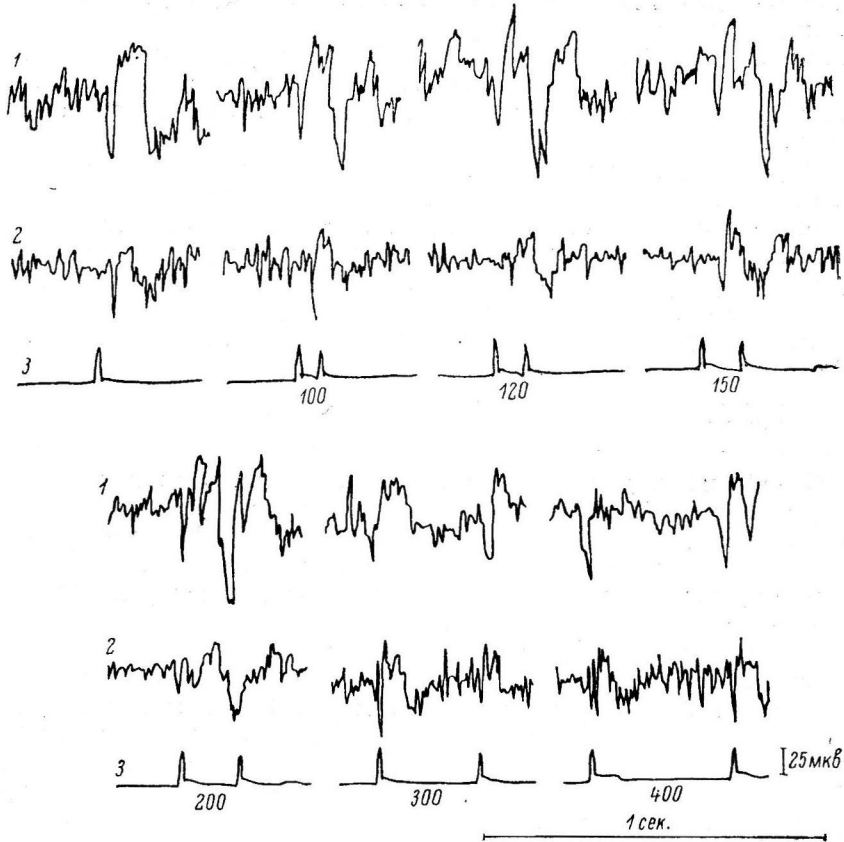


Рис. 3 Циклы возбудимости при двух стимулах с различными интервалами.

1 — латеральное коленчатое тело; 2 — зрительная область коры; 3 — отметка раздражения. Нижний ряд цифр — интервалы между двумя стимулами (в мсек.).

На рис. 3 показаны ответы латерального коленчатого тела и зрительной области на действие световых стимулов, разделенных различными интервалами. Морфологический контроль выявил, что корковый электрод находился в задней части краевой извилины, однако за пределами поля 17, т. е. регистрируемый потенциал нельзя считать «первичным ответом». На рис. 3 представлены записи, сделанные в одном опыте при одновременной регистрации ответов в двух упомянутых выше образованиях. Видно, что при интервале 100 мсек. вторая, длительная позитивная фаза ответа латерального коленчатого тела начинает углубляться, тогда как соответствующая фаза ответа коры остается без изменений. При последующем увеличении интервалов между спаренными стимулами происходят дальнейшие изменения в характере ответа на второй стимул, причем эти

изменения сначала наступают в латеральном коленчатом теле, а затем в коре. Возможно, это в какой-то мере связано с тем, что латентный период ответа в латеральном коленчатом теле был несколько меньше ответа в коре.

Цикл возбудимости, определяемый спаренными стимулами, значительно варьирует от раздражения к раздражению, от опыта к опыту и от животного к животному. На эти колебания возбудимости указывал Морин с соавторами (Morin et al., 1951), причем колебания значительно больше у бодрствующего животного, чем у животного, находящегося под различными видами наркоза.

На этом же рис. 3 приведен типичный пример одной из записей, на которой видны все фазы постепенного восстановления возбудимости. Интервалы между предъявлением двоянных стимулов были порядка нескольких минут.

В общем следует сказать, что в тех случаях, когда второй стимул совпадает во времени с периодами протекания позитивного и негативного компонентов первого вызванного потенциала, ответ на него не регистрируется. Иными словами, в течение первых двух фаз ответа в данной структуре наблюдается рефрактерность по отношению к волне возбуждения, приходящей в эту структуру. В тех же случаях, когда второй стимул совпадает во времени с длительным позитивным колебанием, он иногда заметно углубляет это колебание, т.е. здесь мы, очевидно, имеем дело с явлением суммации двух волн возбуждения. Выраженная реакция на второй стимул регистрировалась после конца ответа на первый стимул, причем первым появлялся позитивный компонент, за ним негативный и требовался интервал 400—500 мсек. для того, чтобы тестирующий стимул вызывал весь комплекс колебаний. Следует подчеркнуть, что реакция на второй стимул тесно связана с длительностью протекания отдельных компонентов реакции на первый стимул, а следовательно, с характером фоновой активности: цикл возбудимости удлиняется на фоне записи, в которой преобладают медленные колебания, и наоборот.

Как уже указывалось, длительность различных компонентов первого ответа значительно варьирует, в связи с этим значительно варьирует и время возникновения ответа на второй стимул. Однако эти вариации определяются также такими изменениями возбудимости, которые внешне не связаны с ответом на первый стимул или характером фоновой активности. В общем можно сказать, что в тех случаях, когда интервал между двумя стимулами не превышал 100 мсек., второй стимул никогда не вызывал ответа. При увеличении этого интервала ответы на тестирующий стимул начинали появляться, хотя были весьма нерегулярными. Следует указать, что период восстановления возбудимости, определяемый при данных условиях, в большей мере характеризуется степенью регулярности появления ответа на второй стимул, чем постепенным увеличением амплитуды этого ответа. Для полного восстановления возбудимости требуется интервал 400—500 мсек.

Приведенные выше данные отражают результаты изменений циклов возбудимости вторичных компонентов вызванных потенциалов, которые регистрируются не только в корковом конце зрительного анализатора, но также и за его пределами.

При предъявлении светового раздражителя по определенному ритму развивается облегчение, формы которого зависят от ритма раздражения. На рис. 4, а представлен пример ответов зрительной и слуховой коры при действии светового стимула в ритме 10 в 1 сек. (что соответствует интервалу 100 мсек., при котором на второй стимул никогда не появляется реакция). Первый стимул вызывает обычный ответ, несколько следующих стимулов не вызывают никакого ответа, а затем реакция начинает возникать в ритме раздражителя с амплитудой, равной амплитуде первого ответа, иногда

несколько ее превышая. Когда стимулы даются по ритму 2—2.5 в 1 сек., облегчение, выражающееся в увеличении амплитуды ответов, развивается значительно более быстро и фаза выпадения ответов не наблюдается (рис. 4, б). Судя по характеру ответов, мы имеем здесь дело с классическими ответами вовлечения, описанными многими авторами (Dempsey а. Morison, 1942; Jasper а. о., 1955).

Интересно отметить одно обстоятельство. Если мы имеем серию, состоящую из 3 или 4 вспышек, разделенных интервалом 400—500 мсек., то ам-

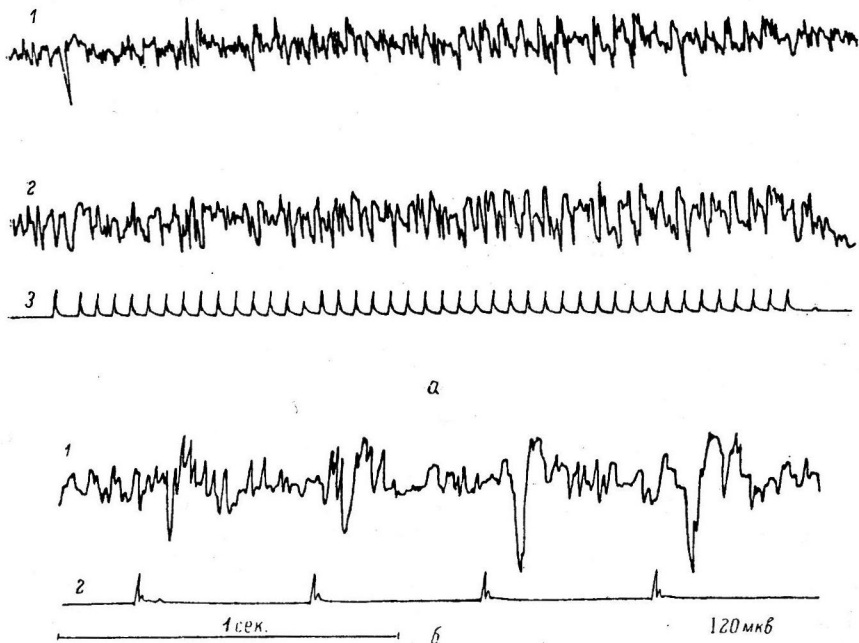


Рис. 4. Ответы на действие ритмического раздражения: а — 10 в 1 сек. и б — на предъявление световых мельканий в ритме 2 в 1 сек.

На а: 1 — слуховая и 2 — зрительная области коры; 3 — отметка раздражения. На б: 1 — зрительная область коры, 2 — отметка раздражения.

плитуда ответа на второй стимул, как правило, не показывает никаких признаков увеличения, тогда как амплитуда ответа на третий и последующие стимулы может быть значительно увеличена (рис. 4, б). Следовательно, первый стимул оставляет после себя след супернормальности, который не выявляется вторым стимулом, и только суммация этого следа с возбуждением, приходящим в ту же структуру от второго стимула, так повышает ее возбудимость (или так увеличивает количество вовлекаемых в реакцию элементов), что амплитуда ответа на следующий стимул заметно превосходит ответы на первый и второй стимулы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из представленных данных следует, что потенциалы, регистрируемые в ответ на световое раздражение, появлялись в коре в большинстве случаев с латентным периодом 70—90 мсек.

Реже удавалось регистрировать потенциалы с латентным периодом порядка 30 мсек. Потенциалы с таким скрытым периодом могут быть отнесены к «первичным ответам». Однако для четкой записи «первичных отве-

тов» необходимо, чтобы регистрирующий электрод находился в зоне их оптимального выявления. Ввиду того, что это условие не всегда выполнялось, то на многих кривых эти ответы видны недостаточно ясно или не видны совсем. Полученные нами на собаках в хроническом эксперименте данные в отношении «первичных ответов» слуховой области на звуковые щелчки находятся в соответствии с данными, опубликованными А. И. Ройтбаком (1956). Материал, касающийся вызванных потенциалов системы слухового анализатора, явится предметом обсуждения в специальной статье.

Из записей, сделанных Брежье (Brazier, 1957), Хантером и Ингваром (Hunter a. Ingvar, 1955), видно, что потенциал возникает в зрительном нерве приблизительно через 20 мсек. после засвета сетчатки. Ни проведение импульсов по волокнам зрительного тракта, ни время, затраченное на их переклочение в подкорковых звеньях зрительного анализатора, не может объяснить латентный период порядка 70 мсек.

Ряд авторов (Gastaut, 1954; Кац, 1959, и др.) рассматривают корковый ответ такого типа как проявление реакции ретикулярной формации. Однако если принять в расчет, что время синаптического проведения, согласно данным Эклса (Eccles, 1957), Чанга (Chang, 1952), равно 0.3—0.5 мсек., то задержку в 50—70 мсек. трудно отнести только за счет проведения импульсов через палиневронную сеть ретикулярных образований. В наших записях вызванный потенциал с латентным периодом 50—70 мсек. возникал в латеральном коленах теле первой центральной структуры на пути специфического проведения зрительных импульсов. Ретикулярная формация, по-видимому, может принимать участие в ответах с большим латентным периодом, но это участие нельзя сводить только к проведению возбуждения от периферии до места регистрации. По-видимому, наблюдаемый нами вызванный потенциал не отражает непосредственный приход возбуждения в данную структуру. Между самим моментом прихода импульсов и первым главным колебанием, которое мы регистрируем, вклинивается какой-то механизм, в результате деятельности которого это отклонение и возникает. Таким механизмом может быть циркуляция возбуждения по замкнутым интракортикальным или таламо-кортикальным нервным цепям (Forbes, 1929; Ухтомский, 1937; Купалов, 1947; Саркисов, 1948; Поляков, 1956, и др.).

Возбуждение циркулирует по таламо-кортикальным и (или) интракортикальным нервным цепям, и возникающие за счет этого асинхронные разряды, суммируясь на одних и тех же нервных элементах, в результате создают то значительное колебание, которое регистрируется нами как вызванный потенциал.

Таким образом, есть основания полагать, что большая латентность ответов связана с тем временем, которое затрачивается на циркуляцию импульсов и суммацию отдельных разрядов до того уровня, на котором данный ответ регистрируется.

Циркуляцией возбуждения и вызванными ею асинхронными разрядами объясняется также и длительность ответов (Bishop, 1936; Dusser de Varenne a. McCulloch, 1941; Chang, 1951). Можно предположить, что регистрируемое нами длительное позитивное колебание связано с возбуждением большого количества вовлеченных нейронов, постепенно затухающим в глубине поперечника коры. На связь длительных следовых изменений с вращением возбуждения по нервным кругам указывает А. И. Ройтбак (1956). Конечный характер записи определяется циркуляцией возбуждения внутри данной системы и циклами возбудимости тех элементов системы, которые ответственны за регистрируемые ответы.

Встает вопрос о том, каков путь проведения наблюдаемых корковых ответов: проводятся ли они через так называемые «неспецифические» и

«ассоциативные» ядра таламуса по типу вторичных ответов (Buser et Bogenstein, 1959) или являются результатом иррадиации возбуждения из зрительной коры. Имеется ряд работ (Hunter a. Ingvar, 1955; Borenstein. Bruner a. Buser, 1958; Burns, 1958), указывающих на то, что такие ответы являются результатом суммированного влияния на нейроны коры как импульсов, непосредственно приходящих из подкорковых ядер, так и возбуждения, возникающего в корковых структурах зрительного анализатора. Можно думать, что мозг бодрствующего животного использует все те возможные механизмы проведения, распространения и взаимного влияния импульсов, которые избирательно подавляются различными видами наркоза.

Изложенный выше материал говорит о том, что по характеру протекания вызванного потенциала и отдельных его компонентов мы можем судить об уровне возбудимости той структуры мозга, в которой он регистрируется. Полученные данные позволяют думать, что изменение циклов возбудимости при изменении характера фоновой активности связано с изменением функционального состояния и метод спаренных стимулов может служить адекватным способом изучения динамики основных нервных процессов.

ВЫВОДЫ

1. Вызванный потенциал в ответ на вспышку света регистрировался у бодрствующих собак в центральных структурах зрительного анализатора с латентностью около 50 мсек. для латерального коленчатого тела и около 70 мсек. для зрительной области коры. «Первичные ответы» в тех же структурах возникали с латентным периодом порядка 30 мсек. Кроме того, вызванные потенциалы наблюдались в ряде других структур (слуховая и теменная области коры, медиальное коленчатое тело и др.).

2. Длительность протекания отдельных компонентов вызванного потенциала связана с характером фоновой спонтанной активности; она увеличивается, когда спонтанная активность состоит в основном из медленных колебаний, и укорачивается, когда в фоновой записи преобладают частые ритмы.

3. Циклы возбудимости изучались методом спаренных стимулов и стимулов, предъявленных по определенному ритму. В интервале до 100 мсек. ответ на второй стимул отсутствует. При увеличении интервала ответ начинает появляться нерегулярно. При интервале 400—500 мсек. тестирующий стимул вызывает полноценную реакцию. При предъявлении серии стимулов развивается облегчение, формы которого зависят от ритма раздражителя.

4. Большой латентный период и значительная длительность протекания наблюдаемых вызванных потенциалов связаны, очевидно, с циркуляцией возбуждения по замкнутым таламокортикальным и (или) интракортикальным нейронным цепям.

5. По характеру протекания вызванного потенциала, а также по изменениям циклов возбудимости в различных функциональных состояниях можно судить о динамике основных нервных процессов.

ЛИТЕРАТУРА

- Адрианов О. С. и Т. А. Меринг. Атлас мозга собаки. М., 1959.
Глезер В. Д., Б. Х. Гуревич, Л. И. Леушина, Физиолог. журн. СССР, 44, № 9, 1958.
Каз К. В сб.: Структура и функция ретикулярной формации и ее место в системе анализаторов, 199. М., 1959.
Купалов П. С., Физиолог. журн. СССР, 33, № 7, 699, 1947.
Ливанов М. Н., Советск. невропатолог., психиатр. и психогиг., 3, в. 11-12, 98, 1934; Пробл. физиолог. оптики, 2, 106, 1944.

- Любимов Н. Н., Л. Г. Трофимов, Журн. высш. нервн. деят., 8, в. 4, 617, 1958.
- Поляков Г. И., Журн. высш. нервн. деят., 6, в. 3, 469, 1956.
- Ройтбак А. И., Тр. Инст. физиолог. им. И. С. Бериташвили, 10, 103, 1956.
- Саркисов С. А. Некоторые особенности строения нейрональных связей коры большого мозга. М., 1948.
- Ухтомский А. А., Тр. Физиолог. Инст. ЛГУ, № 18, 3, 1937.
- Bartley S. H., Am. Journ. Physiol., 108, 397, 1934.
- Bishop G. H., Am. Journ. Physiol., 103, 213, 1933; Cold Spr. Harb. Simp. Quant. Biol., 4, 305, 1936.
- Bishop G. H. a. J. L. O'Leary, Journ. Neurophysiol., 1, № 5, 391, 1938.
- Borenstein P., G. Bruner et P. Buser, Journ. de physiol., 50, № 2, 166, 1958.
- Brazier M., Acta Physiol. Pharmacol. Neerlandica, 6, 692, 1957.
- Burns B. D. The Mammalian cerebral cortex. London, 1958.
- Buser P. et P. Borenstein, C. r. Soc. Biol., 149, № 13-14, 1342, 1955; Journ. de Physiol., 48, 419, 1956; EEG. Clin. Neurophysiol., 11, № 2, 285, 1959.
- Chang H. T., Journ. Neurophysiol., 14, 95, 1951; 15, 5, 1952.
- Chang H. T. a. B. Kaada, Journ. Neurophysiol., 13, 305, 1950.
- Clare M. H. a. G. H. Bishop, Journ. Neurophysiol., 17, 271, 1954.
- Dempsey E. W. a. B. S. Morison, Am. Journ. Physiol., 135, 301, 1942.
- Dusser de Barenne J. G. a. W. S. McCulloch, Journ. Physiol., 4, 304, 1941.
- Eccles J. C. The physiology of nerve cells. Baltimore, 1957.
- Forbes A. The foundations of experimental psychology. Clarv Univ. Press, Worcester, 1929.
- Gastaut H., Rev. Neurol., 89, № 5, 382, 1954.
- Gastaut H., J. Corriol et A. Roger, Rev. Neurol., 84, 1, 1951.
- Gastaut H. a. J. Hunter, EEG. Clin. Neurophysiol., 2, 263, 1950.
- Fernandez-Peon R., C. Guzman-Flores, M. Alcaraz a. Fernandez-Guardiola, Fed. Proc., 15, 91, 1956.
- Hunter J. a. D. H. Ingvar, EEG. Clin. Neurophysiol., 7, № 1, 39, 1955.
- Jasper H., R. Naquet a. E. E. King, EEG. Clin. Neurophysiol., 7, № 1, 99, 1955.
- Mallis L. a. L. Kruger, Journ. Neurophysiol., 19, № 2, 172, 1956.
- Marshall W. H., S. A. Talbot a. H. W. Ades, Journ. Neurophysiol., 6, 1, 1943.
- Morin G., H. Gastaut et R. Naquet, Rev. Neurol., 84, 605, 1951.
- Morin G., H. Gastaut et A. Roger, Journ. de physiol., 43, 820, 1951.
- Perri V., Rend. Ist. lombardo sci. e lettere. Cl. sci. mat. e nature., 87, № 2, 247, 1954.
- Schoolman A. a. E. V. Everts, Journ. Neurophysiol., 22, № 1, 112, 1959.
- Vernier V. G. a. R. Galambos, Am. Journ. physiol., 188, 233, 1957.
- Wall P. D., A. G. Remond a. R. L. Dobson, EEG. Clin. Neurophysiol., 5, 385, 1953.

Поступило 13 IV 1960

THE EVOKED POTENTIALS AND EXCITABILITY CYCLES UNDER ACTION OF THE LIGHT STIMULUS IN CHRONIC EXPERIMENT

By V. G. Skrebitsky

From the electrophysiological laboratory of Brain Institute, USSR Academy of Medical Sciences, Moscow

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МАСКИРОВКИ ЩЕЛЧКА ШУМОМ В ПЕРИФЕРИЧЕСКОМ ОТДЕЛЕ ЗВУКОВОГО АНАЛИЗАТОРА КОШКИ

Лян Чжи-ань и Е. А. Радионова

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

Исследование маскировки¹ представляет большой интерес в нескольких отношениях: во-первых, маскировка может служить удобной экспериментальной моделью некоторых патологических состояний органа слуха; во-вторых, это явление интересно с точки зрения проблемы различения сигнала в шуме; наконец, вопрос о механизмах явления маскировки тесно связан с общефизиологическим вопросом о торможении. В подавляющем большинстве работ маскировка использовалась преимущественно как метод изучения различных сторон деятельности слуховой системы, существо же самого явления маскировки систематически исследовалось мало. Работами ряда авторов (Dérbyshire а. Davis, 1935; Rosenblith, 1950; Нарикашвили, 1956; Tunturi, 1956; Радионова, 1958, и др.) было показано, что в условиях маскировки происходит уменьшение амплитуды суммарного нервного ответа периферического и коркового отделов звукового анализатора на маскирующий звук. Кроме того, описано подавление активности отдельных нервных элементов в центральных отделах звукового анализатора при действии маскирующего звука (Galambos, 1950, 1952; Katsuki а. о., 1959; Erulkar, 1959, и др.).

Для дальнейшего исследования явления маскировки нам представлялось необходимым получить количественные характеристики эффекта подавления нервных потенциалов под влиянием дополнительного звукового воздействия. Особенно интересным объектом в этом отношении является периферический отдел звукового анализатора (улитка), поскольку эффект маскировки складывается уже на периферии. В связи с этим мы проводили исследование количественных характеристик маскировки, пользуясь методом регистрации электрических потенциалов (микрофонных и нервных), отводимых от круглого окна улитки.

МЕТОДИКА

Нами исследовалось маскирующее действие широкополосного шума на короткий звуковой щелчок. Щелчок как звуковой сигнал дает возможность отдельно регистрировать микрофонные и нервные потенциалы улитки. Широкополосный шум, используемый в качестве помехи, позволяет получить постоянную картину маскировки независимо от момента включения щелчка (известно, что маскирующее действие чистого тона, в отличие от шума, зависит от фазы, на которую приходится щелчок). Для получения шума применялся специальный шумовой генератор; источником щелчков служил генератор прямоугольных электрических импульсов. Интенсивность щелчка и шума

¹ Под маскировкой понимают уменьшение слышимости одного звука в присутствии другого.

измерялась в дБ относительно порога слышимости человека и регулировалась с помощью аттенуаторов. Максимальная интенсивность щелчка составляла 65 ± 4 дБ; максимальная интенсивность шума составляла 82 ± 2 дБ (средние результаты измерений на четырех испытуемых с нормальным слухом). Амплитудные характеристики звуковой системы в рабочем диапазоне интенсивностей были линейными. В качестве звукоизлучателя использовался электродинамический телефон; акустическая форма щелчка и шума, записанная с помощью акустического зонда ЗА-4, представлена на рис. 1. Все опыты проводились в звукозаглушенной камере.

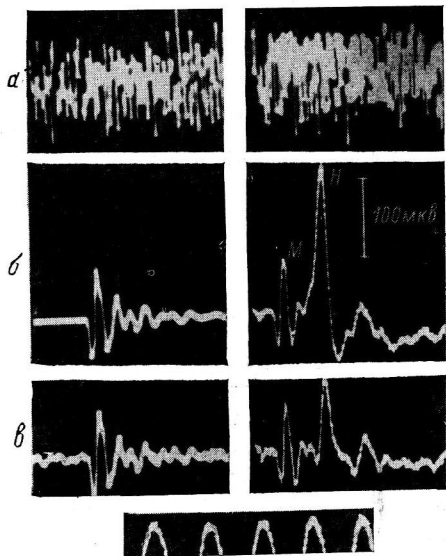


Рис. 1. Характер звуковых раздражений и возникающих в ответ на них потенциалов улитки.

Слева — акустическая форма звуковых раздражений на выходе усилительно-питающего устройства акустического зонда; справа — потенциалы, регистрируемые от круглого окна улитки в ответ на соответствующее звуковое воздействие

a — действие шума (77 дБ); *б* — действие щелчка (45 дБ); *в* — действие щелчка (45 дБ) на фоне шума в 32 дБ. *M* — микрофонные потенциалы; *H* — нервные потенциалы. Время — 1 мсек.

чик электрода маленького влажного тампоначика, обеспечивающего надежный контакт электрода с мембраной круглого окна; 3) непрерывное обогревание животного, предотвращающее дрожь; 4) трахеотомия, делающая дыхание беспшумным; 5) помещение вокруг отверстия в слуховой булле, по ее наружному краю, тонкого жгута из ваты, который, играя роль отсоса, предотвращает скопление жидкости в полости буллы. При соблюдении этих условий в течение нескольких часов можно регистрировать устойчивые по величине потенциалы улитки. Всего нами было проведено 15 опытов на 15 ухах взрослых кошек.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Картина электрических ответов на щелчок, регистрируемых при отведении от круглого окна улитки, представлена на рис. 1, б, справа. Как видно из рис. 1, при действии щелчка первой по времени возникает группа потенциалов (*M*), отражающая форму щелчка. Это — микрофонные потенциалы улитки, связанные с деятельностью рецепторных клеток (см. обзор Tasaki, 1957). Затем следует электроотрицательный потенциал (*H*), представляющий собой суммарный ответ волокон слухового нерва на щелчок (Davis a. o., 1952; Tasaki, 1954); второе (небольшое) отрицательное колебание является также выражением разрядов нервных волокон (второй нервной компонент в ответе на щелчок). При подаче щелчка на фоне

Опыты ставились на кошках в условиях амиталового наркоза (70 мг/кг). Активный электрод (константановая проволока в виниловой изоляции, с петелькой на конце) помещался в нишу круглого окна улитки, индифферентный электрод — в рану, на расстоянии около 2 см от активного электрода. Регистрация потенциалов проводилась с помощью пироклопосного усилителя, выходное напряжение которого подавалось на осциллоскоп ЭО-7, схема которого была дополнена ждущей разверткой. Процедура опыта состояла в следующем. Поместив электрод к мембране круглого окна и убедившись в нормальной величине потенциалов улитки, мы приступали к регистрации потенциалов, возникающих в ответ на щелчок, последовательно проходя весь диапазон интенсивностей щелчка и шума. Щелчок подавался через 1—1.5 сек. после включения шума, после чего шум сразу выключался.

В заключение нам представляется необходимым остановиться на некоторых методических приемах, весьма существенных для успешного проведения эксперимента. Прежде всего на опыт следует брать только животных с совершенно чистыми ушами, без каких-либо следов перенесенных заболеваний уха, в противном случае потенциалы улитки оказываются значительно ниже нормы. Для обеспечения стабильности потенциалов улитки в течение всего времени проведения эксперимента, должны быть приняты следующие меры: 1) жесткая фиксация головы животного; 2) помещение на кон-

шума (рис. 1, в) амплитуда первого ответа на щелчок уменьшается, в то время как амплитуда микрофонного ответа не претерпевает заметных изменений. Эти данные полностью согласуются с имеющимися в литературе.

Для количественной оценки эффекта маскировки мы исследовали амплитудные характеристики микрофонных и нервных ответов на щелчок в присутствии шума. Амплитудные характеристики выражают зависимость амплитуды потенциалов от интенсивности щелчка (рис. 2). Исходная форма (в тишине) амплитудных характеристик микрофонных и нервных потенциалов является разной (сравнить рис. 2, а и 2, б): амплитудная характеристика микрофонных потенциалов на значительном участке прямолинейна,

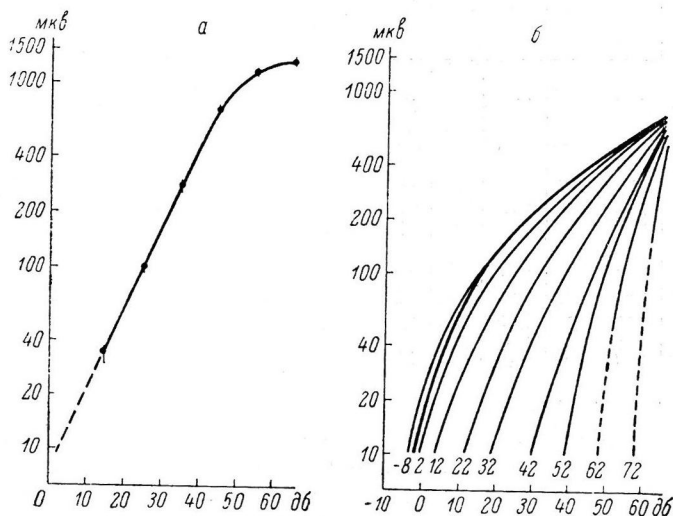


Рис. 2. Амплитудные характеристики микрофонных и нервных ответов на щелчок.

По оси абсцисс — интенсивность щелчка (в дб); по оси ординат — амплитуда потенциалов (в мкв). Амплитуда в 10 мкв соответствует порогу обнаружения ответа на щелчок. а — микрофонные потенциалы, опыт № 11; точки — величины, полученные в тишине; вертикальные черточки — разброс данных в условиях действия шума всего диапазона интенсивностей. б — нервные потенциалы, опыт № 5; цифры под кривыми (параметр) обозначают интенсивность шума (в дб). Жирная кривая — амплитудная характеристика, снятая в отсутствие шума.

в то время как амплитудная характеристика нервных ответов имеет криволинейный вид на всем протяжении. При действии шума амплитудная характеристика микрофонных потенциалов не претерпевает существенных изменений (рис. 2, а); амплитудная характеристика нервных потенциалов в этих условиях существенно изменяется (рис. 2, б). Рис. 2, б показывает, что под влиянием шума происходит не только уменьшение амплитуды нервных потенциалов, но и повышение их порога.¹ Так, при шуме в 12 дб порог повышается с -2 до +4 дб; при шуме в 72 дб порог повышается до 58 дб.² Уменьшение амплитуды нервных потенциалов и повышение порога их возникновения обуславливают изменение формы амплитудной характеристики: при повышении уровня шума амплитудная характеристика становится все более крутой. Как видно из рис. 2, б, этот эффект достигает

¹ За порог возникновения потенциалов принималась та минимальная интенсивность щелчка, при которой нервный ответ (амплитудой в 6—10 мкв) еще может быть различен на фоне шума регистрирующей системы.

² Эта величина, так же как и величина порога при шуме в 62 дб, является аппроксимированной, так как при этих уровнях шума микрофонный эффект, возникающий в ответ на шум, не позволяет различить на осциллограмме нервный ответ в 10 мкв.

наибольшей величины при уровне шума в 72 дБ: кривая резко возрастает от порога до амплитуды в 500 мкВ при повышении интенсивности щелчка всего на 8 дБ.

Данные, представленные на рис. 2, являются типичными для всех 15 опытов. В таблице приводятся средние цифры, характеризующие эффект

Количественные характеристики маскировки щелчка шумом. (Средние данные из 15 опытов).

I_2 (в дБ)	I_1 (в дБ)														I_0 (в дБ)	
	65		55		45		35		25		15		5		m	σ
	m	σ	m	σ	m	σ	m	σ	m	σ	m	σ	m	σ		
—	960	320	584	307	335	150	244	127	193	106	105	61	49	30	—3	5
82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	>65	
72	710	378	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57*	3
62	740	326	328	211	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	48*	3
52	765	345	340	222	85	68	0	0	0	0	0	0	0	0	39	3
42	800	337	375	239	113	74	33	37	0	0	0	0	0	0	30	6
32	855	351	425	245	170	87	74	40	28	26	0	0	0	0	24	8
22	900	334	497	280	209	109	128	46	80	36	12	21	0	0	14	5
12	995	349	561	306	275	136	175	56	144	72	56	20	10	16	4	3
2	1010	306	615	326	347	166	243	96	207	115	125	84	52	52	—3	6
—8	1026	306	632	341	345	157	248	98	209	117	124	68	59	29	—5	6
—	993	360	607	306	320	149	224	91	192	108	113	54	51	22	—2	7

маскировки во всем диапазоне интенсивностей щелчка (I_1) и шума (I_2). Цифры в таблице обозначают среднюю амплитуду нервных потенциалов (m) и среднее квадратичное отклонение (σ) в мкВ. Верхняя и нижняя строчки таблицы представляют результаты измерений в тишине в начале и в конце опыта соответственно. В крайней графе (I_0) приводятся данные о пороге возникновения нервных потенциалов. Как видно из таблицы, порог возникновения нервного ответа на щелчок в тишине в среднем составляет -3 ± 5 дБ; максимальная амплитуда нервных потенциалов (при интенсивности щелчка в 65 дБ) составляет 960 ± 320 мкВ. При интенсивности шума в 82 дБ нервные потенциалы маскируются полностью. При интенсивности шума в 72 дБ порог нервных ответов на щелчок повышается до 57 дБ в среднем; в то же время максимальная амплитуда нервных потенциалов составляет 710 мкВ. При интенсивности шума в 22 дБ, когда порог еще повышен до 14 дБ, максимальная амплитуда нервных потенциалов имеет уже почти такую же величину, как и в тишине (900 мкВ). Наконец, при интенсивности шума в 2 дБ порог нервных потенциалов также восстанавливается до первоначального уровня. При слабых интенсивностях шума (от +2 до —8 дБ) наблюдается уже не подавление нервных ответов на щелчок, а некоторое увеличение их амплитуды и понижение порога; это явление сенсibilизации наиболее отчетливо бывает выражено при взаимодействии слабого шума (—8, +2 дБ) со щелчком интенсивностью порядка 10 дБ над порогом возникновения нервных потенциалов (рис. 3).

Изменение формы амплитудной характеристики нервных потенциалов под влиянием шума (рис. 2, б) может быть сопоставлено с выравниванием громкости («recruitment», «Lautstarkeausgleich»), которое наблюдается в экспериментах на людях с нормальным слухом в условиях слуховой адаптации и маскировки, а также при нарушениях слуха вследствие патологии звуковоспринимающего аппарата улитки (см.: Гринберг, 1952; обзор Harris, 1953, и др.). Данные, приведенные на рис. 2, б, могут быть пред-

* См. примечание 2 на стр. 1441.

ставлены в форме, принятой при исследовании выравнивания громкости (рис. 4); при этом обнаруживается большое сходство результатов электрофизиологического и психофизического исследования (см. рис. 4, а и 4, б).

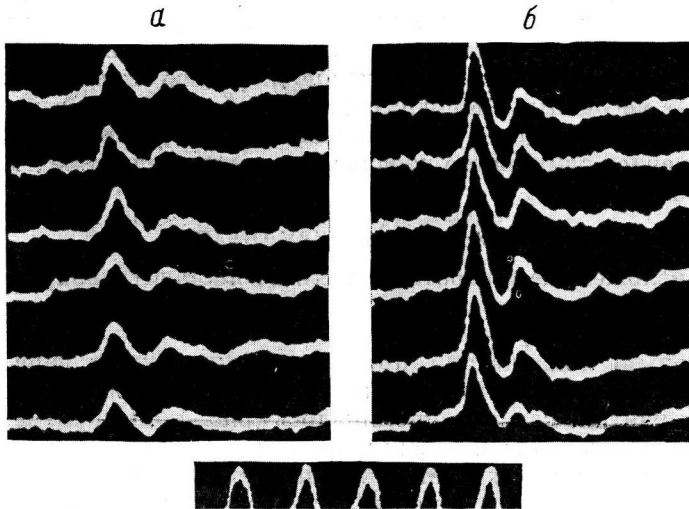


Рис. 3. Сенсibilизация нервных ответов на щелчок в присутствии шума пороговой интенсивности. Опыт № 11.

а — без шума, интенсивность щелчка 5 дб; порог возникновения нервных потенциалов 0 дб. б — то же, в присутствии шума интенсивностью в 3 дб. Время — 1 мсек.

Можно полагать, что наблюдаемое сходство обусловлено общностью причин, вызывающих эти явления.

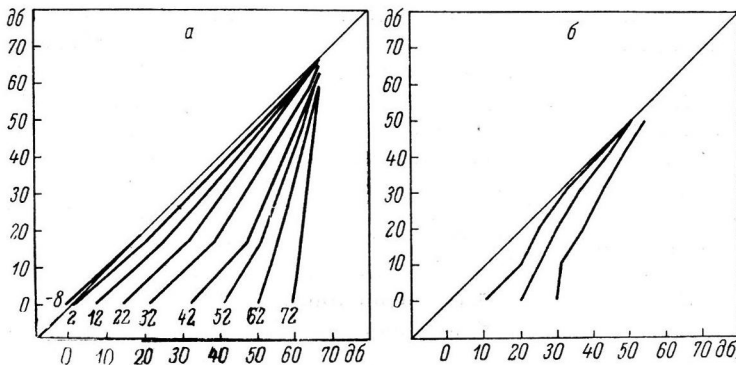


Рис. 4. Сравнение данных по выравниванию в электрофизиологическом эксперименте на кошке (а) и в эксперименте на человеке (б, по данным Harris a. Rawnsley, 1953).

По оси абсцисс — интенсивность звукового сигнала в присутствии дополнительного звукового воздействия; по оси ординат — интенсивность звукового сигнала в тишине, вызывающая тот же эффект. Интенсивность звукового сигнала указана в дб относительно порога реакции в тишине. Цифры под кривыми на а обозначают интенсивность шума (в дб относительно человеческого порога).

Следует отметить, что в условиях маскировки в значительной части случаев наблюдается изменение формы суммарного нервного ответа: появляются дополнительные зубцы, нервный ответ как бы расщепляется на составные части. Это явление бывает особенно заметно выражено в тех

случаях, когда нервный ответ в своей исходной форме имеет дополнительное колено или зубец. На рис. 1, б нервный ответ (H) имеет колено на своей восходящей части; в условиях действия шума (рис. 1, в) на месте колена появляется дополнительный зубец, не сливающийся с основным пиком. В результате такого «расщепления» длительность основного нервного ответа уменьшается, а латентный период его возникновения увеличивается. В большей части случаев «расщепление» нервного ответа в присутствии шума бывает не полным: дополнительный зубец, будучи выражен отчетливо, не отделяется, однако, от основного пика; при этом длительность и латентный период суммарного нервного ответа на щелчок не претерпевают заметных изменений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Факты, изложенные в работе, позволяют поставить вопрос о локализации и характере процессов, которыми обусловлены явления, наблюдаемые в условиях маскировки.

Относительно локализации процесса маскировки в периферическом отделе звукового анализатора можно сказать следующее. Микрофонные потенциалы улитки, как уже упоминалось (рис. 1, 2), не изменяются под влиянием шума; рассматривая микрофонные потенциалы как выражение деятельности рецепторных клеток, можно думать, что маскировка происходит не в рецепторных, а в нервных элементах периферического отдела звукового анализатора, возможно, в области соединения волоковых клеток с волокнами слухового нерва или в немиелинизированной части нервных волокон.

Уменьшение суммарного нервного ответа может быть объяснено либо исключением из реакции части нервных волокон, либо нарушением одновременности разрядов в отдельных волокнах (десинхронизацией). В обоих случаях можно предположить две причины уменьшения амплитуды суммарного нервного ответа: 1) процесс торможения и 2) понижение возбудимости нервных элементов вследствие развития в них состояния рефрактерности после прохождения импульсов, возникших в ответ на шум. Последнее предположение в отношении периферического отдела звукового анализатора кажется нам наиболее вероятным. Действительно, изменение наклона амплитудной характеристики нервных потенциалов при маскировке (рис. 2, б) может быть объяснено на основе представлений о рефрактерности, развивающейся в нервных элементах при действии шума. В ответ на шум в волокнах слухового нерва возникает поток нервных импульсов. Щелчок, действуя на фоне шума, попадает в ту или иную фазу рефрактерности, которая создается каждым нервным импульсом. Группа волокон, находящихся в состоянии абсолютной рефрактерности в момент действия щелчка, выключается из ответа на щелчок, в результате чего амплитуда суммарного нервного ответа несколько уменьшается. Волокна, находящиеся в состоянии относительной рефрактерности, отвечают лишь на щелчок достаточной интенсивности; чем сильнее щелчок, тем большее число элементов, находящихся в состоянии относительной рефрактерности, ответят на него, так как сильный щелчок будет выше порога элементов, находящихся даже в состоянии глубокой рефрактерности. Таким образом, при действии сильного щелчка в ответ на него разряжаются почти все элементы, за исключением тех, которые находятся в этот момент в состоянии абсолютной рефрактерности; поэтому амплитуда суммарного нервного ответа в этом случае оказывается довольно большой (710 мкв в среднем, даже при шуме в 72 дб, см. таблицу). Порог суммарного нервного ответа на щелчок определяется порогом возбудимости наиболее возбудимой группы элементов. Чем больше интенсивность шума, тем выше частота разрядов в каждом волокне и тем выше порог возбудимости каждого отдельного

элемента для щелчка. Следовательно, чем выше интенсивность шума, тем выше порог суммарного нервного ответа на щелчок (57 дБ в среднем при шуме в 72 дБ, таблица). Таким образом, шум, значительно повышая порог суммарного нервного ответа вследствие развития состояния относительной рефрактерности, мало сказывается на его амплитуде при достаточной интенсивности щелчка, когда щелчок оказывается выше порога возбудимости большей части элементов, т. е. в условиях маскировки происходит такое изменение распределения нервных элементов по возбудимости, что число элементов с низкой возбудимостью возрастает, причем общее число элементов, составляющих распределение, несколько уменьшается вследствие выключения волокон, находящихся в момент действия щелчка в состоянии абсолютной рефрактерности.

Пояснением этому служит рис. 5. Область, заштрихованная вертикальной штриховкой, представляет некоторое распределение нервных элементов по возбудимости в тишине. Этому распределению соответствует амплитудная характеристика нервных потенциалов, изображенная сплошной кривой. Область, заштрихованная кривой штриховкой, представляет распределение нервных элементов по возбудимости в условиях действия шума; этому распределению соответствует амплитудная характеристика, изображенная штриховой кривой. Как показывает рис. 5, в присутствии шума область интенсивностей щелчка, вызывающих ответ, суживается, распределение становится более сжатым, в результате чего крутизна амплитудной характеристики увеличивается. В пользу предположения об изменении распределения нервных элементов по возбудимости свидетельствует также изменение формы суммарного нервного ответа, наблюдаемое при маскировке. Таким образом, не отрицая возможной роли тормозных процессов в развитии маскировки в центральных отделах звукового анализатора, мы можем, по-видимому, объяснить маскировку в периферическом отделе анализатора свойством рефрактерности нервных элементов.

Как уже упоминалось (рис. 3, таблица), при действии шума околопороговой интенсивности наблюдается увеличение амплитуды нервного ответа на щелчок. Это явление, по-видимому, связано с понижением порога возбудимости значительной части волокон, для которых шум данной интенсивности является подпороговым. В результате число волокон, отвечающих на щелчок, увеличивается и амплитуда суммарного нервного ответа возрастает. Такое объяснение согласуется с имеющимися в литературе данными о понижении порога возбудимости под влиянием подпороговых раздражений и, в частности, о понижении порога слуховой чувствительности под влиянием слабых звуков (Бронштейн, 1936; Клаас и Чистович, 1950). В случае действия шума более высокой интенсивности, его сенсibiliзирующее действие в суммарной реакции не обнаруживается, так как в этом случае, очевидно, превалирует другой фактор, влияющий на амплитуду суммарного ответа и приводящий к ее уменьшению — развитие состояния рефрактерности в волокнах, для которых шум является надпороговым.

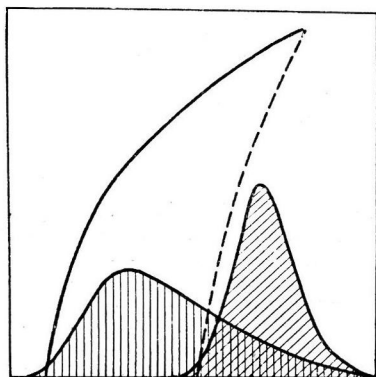


Рис. 5. Изменение распределения нервных волокон по возбудимости под влиянием шума и соответствующее изменение амплитудной характеристики суммарного нервного ответа.

Вертикальная штриховка, сплошная линия — без шума; кривая штриховка, штриховая линия — в присутствии шума. По оси абсцисс — интенсивность щелчка (возрастает слева направо).

ВЫВОДЫ

1. Исследовалась маскировка щелчка шумом при регистрации микрофонных и нервных потенциалов, отводимых от круглого окна улитки. Показано, что шум вызывает уменьшение амплитуды нервных потенциалов, совершенно не влияя на амплитуду микрофонных потенциалов улитки. Получены количественные характеристики маскировки щелчка шумом в широком диапазоне интенсивностей щелчка и шума.

2. Обнаружено, что при маскировке наблюдается явление, аналогичное выравниванию громкости. По мере увеличения интенсивности шума крутизна амплитудной характеристики суммарного нервного ответа на щелчок увеличивается.

3. Обнаружено, что шум околопороговой интенсивности вызывает увеличение амплитуды нервных ответов на щелчки.

ЛИТЕРАТУРА

- Бронштейн А. И., Бюлл. exper. биол. и мед., в. 2, 365, 1936.
 Гринберг Г. И., Вестн. оториноларинголог., в. 14, 21, 1952.
 Клаас Ю. А. и Л. А. Чистович, Пробл. физиолог. акустики, 2, 37, 1950.
 Нарикашвили С. П., Тр. Инст. физиолог. им. И. С. Бериташвили, 10, 73, 1956.
 Радионова Е. А., Физиолог. журн. СССР, 44, № 9, 839, 1958.
 Davis H., I. Tasaki, R. Goldstein, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 17, 143, 1952.
 Derbyshire A. J. a. H. Davis, Am. Journ. Physiol., 113, 476, 1935.
 Erulkar S. D., Proc. Roy. Soc. Biol. Sci., 150, 336, 1959.
 Galambos R., Journ. Acoust. Soc. Am., 22, 785, 1950; Journ. Neurophysiol., 15, 381, 1952.
 Harris J. D., Psychol. Bull., 50, 190, 1953.
 Harris J. D. a. A. I. Rawsley, Journ. Exp. Psychol., 46, 457, 1953.
 Katsuki Y., T. Watanabe, N. Suga, Journ. Neurophysiol., 22, 603, 1959.
 Rosenblith W. A., Journ. Acoust. Soc. Am., 22, 792, 1950.
 Tasaki I., Journ. Neurophysiol., 17, 97, 1954; Ann. Rev. Physiol., 19, 417, 1957.
 Tunturi A. R., Am. Journ. Physiol., 184, 321, 1956.

Поступило 11 II 1960

QUANTITATIVE CHARACTERISTICS OF THE PHENOMENON OF MASKING THE CLICK WITH NOISE IN THE PERIPHERAL PART OF THE AUDITORY ANALYSER

By *Liang Zhi-an* and *E. A. Radionova*

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

Investigation has been made of the phenomenon of masking the click with noise during the recording of microphonic and nerve potentials from the coclea round window. It has been shown that noise evoked a decrease of amplitude of the nerve potentials not in the least affecting the amplitude of the microphonic coclea potentials. Quantitative characteristics of masking the click with noise have been obtained on a large scale of intensities both for the click and the noise.

A phenomenon similar to recruitment is found to take place in the process of masking: as far as the intensity of noise grows, the steepness of amplitude characteristic of the summary nerve response to click increases. Noise of the intensity approaching the threshold is found to evoke the increase of amplitude of the nerve responses to clicks.

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ЭФФЕКТОРНОЙ ГЕНЕРАЛИЗАЦИИ И СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ У СОБАК

В. В. Фанарджян и Е. В. Паполян

Институт физиологии Академии наук Армянской ССР, Ереван

Благодаря исследованиям павловской школы термин «генерализация» вошел в наши представления как обозначение первой стадии выработки условного рефлекса, когда условная реакция может быть вызвана не только тем раздражителем, который сочетается с безусловнорефлекторной деятельностью организма, но и другими раздражителями, воздействующими на рецепторный аппарат одного и того же или нескольких анализаторов (Кашерининова, 1906; Пименов, 1907; Купалов, 1915; Анреп, 1917; Фурсиков, 1923; Розенталь, 1923; Куимов, 1929; Абуладзе, 1949; Скипин, 1952, и др.). При этом под механизмом генерализации подразумевается иррадирование раздражительного процесса в корковых частях анализаторов и благодаря возбудимости последних вовлечение их в условнорефлекторную связь с центром безусловного возбуждения.

Исследования по двигательным условным рефлексам позволили внести структурный принцип в явление генерализации и, помимо афферентной или рецепторной, выдвинуть понятие эфферентной или эффекторной генерализации, представляя под последней процесс обобщения двигательной реакции организма в ответ на действие условного раздражителя, сочетаемого со строго локальным или направленным двигательным актом (Беритов, 1932, 1956; Протопопов, 1935; Воронин, 1947; Бирюков, 1948; Панкратов с сотр., 1955, 1958, и др.).

Если благодаря механизму рецепторной специализации происходит строгое и тонкое разграничение и выделение адекватного раздражителя из всей массы воздействий на животный организм, то эффекторная специализация обуславливает точное и целенаправленное реагирование организма на изменения внешней среды. В то время как явление рецепторной дифференциации было подвергнуто тщательному исследованию и в своем глубоком смысле явилось одним из фундаментов учения о в. н. д., эффекторная генерализация и специализация до сих пор остаются недостаточно изученными, несмотря на чрезвычайную методологическую важность разработки этого вопроса. Это и побудило нас к выполнению настоящего исследования, касающегося физиологических особенностей выработки локальной двигательной оборонительной реакции конечностей у собаки.

МЕТОДИКА

Опыты проводили в звуконепроницаемой камере. Животное помещали в специально сконструированный станок, дающий возможность регистрировать сгибательные и разгибательные реакции всех 4 конечностей. Последнее достигалось благодаря тому, что станок состоял из податливых пружинных площадок, на которые ставилось животное, и рычажно-пневматических приборов, привязываемых к каждой конечности собаки. В пневматический прибор был вмонтирован медицинский шприц (емкость 20 мл) так, что любое движение лапы в вертикальной плоскости через систему рычажков смещало поршень шприца и посредством воздушной передачи к мареевской капсуле регистрировалось на непрерывной ленте кимографа. На конечность, с которой вырабатывался двигательный условный рефлекс, привязывали в области нижней трети лапы манжетку с пуговчатыми электродами. Движения животного ограничивали ляжками. Запись дыхательных экскурсий грудной клетки производили обычным воздушным способом с помощью гофрированной трубки. Общее освещение камеры осуществлялось электрической лампой в 40 вт.

Безусловным раздражителем служил переменный ток от сети, подаваемый на лапу животного через реостат. Интенсивность раздражения всегда была пороговой. В качестве положительных условных раздражителей применялись звонок, метроном 110 ударов в 1 мин., свет 200 вт и касалка, прикрепляемая к бедру задней левой лапы. В качестве дифференцированных раздражителей использовались зуммер, метроном 60 ударов в 1 мин., свет 40 вт и касалка, прикрепляемая к бедру задней правой лапы.

Опыты проведены на 14 собаках. Условные электрооборонительные рефлексы вырабатывались на движение одной из четырех лап животного. В конечном счете у разных собак были получены условные рефлексy в отдельности со всех конечностей. В большинстве опытов выработка условных рефлексов производилась по методике В. П. Петровавловского (1934), в ряде случаев — В. П. Протопопова (1909).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Методическая возможность регистрации двигательных реакций всех конечностей животного позволила проследить за формированием двигательного условного рефлекса, начиная с его локального проявления и кончая мощной генерализованной реакцией, представляющей движение всего туловища и конечностей.

Условная реакция, будучи обычно локальной в начальный период своего выявления, возникала в среднем после 3—15 сочетаний. Характер

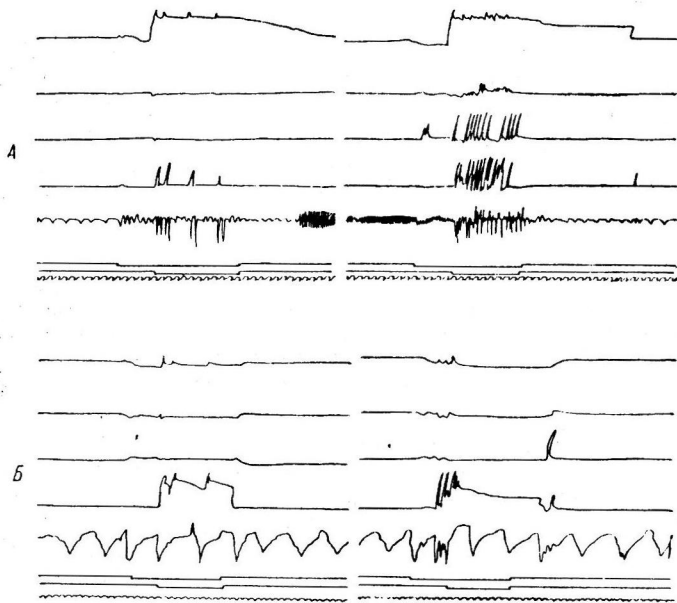


Рис. 1. Начальный этап выработки условного рефлекса с задней левой лапы (А) и с передней правой лапы (В).

Сверху вниз: движение левой и правой задних конечностей, левой и правой передних конечностей (подъем кривой вверх — сгибание, опускание вниз — разгибание); пневмограмма; отметка условного, безусловного раздражителей; отметка времени (1 сек.)

реакции полностью зависел от того, с какой лапы вырабатывался условный рефлекс. При выработке последнего с задней лапы, как правило, первоначальная условная реакция проявлялась в разгибании этой лапы, к чему через несколько сочетаний присоединялось сгибание одной или обеих передних лап (рис. 1, А). Опережение разгибательных реакций наблюдалось и при становлении условного рефлекса, выработанного с передней лапы. В этих случаях разгибание отмечалось на обеих задних лапах (рис. 1, В).

Таким образом, при любом варианте в начальном этапе выработки условного рефлекса наблюдалось разгибание задних конечностей животного. У ряда собак эта реакция отмечалась и в дальнейшем, предшествуя локальной сгибательной реакции одноименной лапы и тем самым представляя первый этап становления условного рефлекса, вырабатываемого на базе оборонительной реакции сгибания (см. рис. 3, А). Возможно, что такая избирательность, являясь выражением статического экстензорного тонуса, обусловлена большей физиологической ролью задних конечностей в выполнении опорной функции животного.

Упрочение условной сгибательной реакции на «подкрепляемой» лапе характеризовало начало эффекторной генерализации, продолжительность и степень которой варьировали у разных животных в зависимости от типологических особенностей их нервной системы. В большинстве случаев

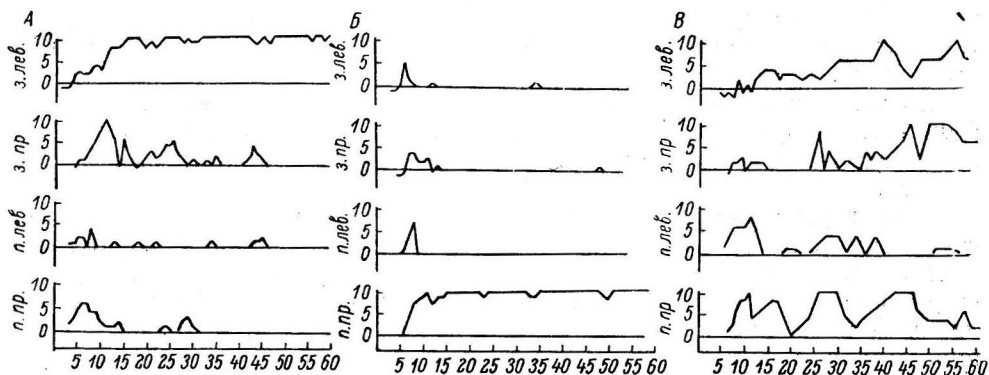


Рис. 2. Динамика эффекторной генерализации и специализации двигательного условного рефлекса.

А — условный рефлекс вырабатывается с задней левой конечности (собака Скуляга), Б — с передней правой конечности (собака Секрет), В — с задней левой конечности (собака Тобуш). По оси абсцисс — номера опытов; по оси ординат — интенсивность двигательной условной реакции (выше нуля — сгибание; ниже нуля — разгибание). з. лев. — задняя левая конечность; з. пр. — задняя правая конечность; п. лев. — передняя левая конечность; п. пр. — передняя правая конечность.

в среднем через 40 опытов наступала специализация, которая у некоторых собак приводила к полному или почти к полному исчезанию генерализованной реакции. В связи с этим важно отметить, что при выработке условных рефлексов с передних лап генерализация являлась намного меньшей и кратковременной, чем при выработке с задних лап (рис. 2, А, Б). Эти факты, описанные еще И. С. Беритовым (1932), могут найти себе объяснение не только в физиологических особенностях распространения моторного импульса в спинном мозгу, но и в неодинаковой степени кортикализации передних и задних конечностей животного.

Далее было подмечено, что специализация как выработанный процесс подвержена действию ряда факторов, оказывающих на нее «растормаживающее» влияние и переводящих специализирующуюся реакцию в реакцию обобщенного типа. Таковыми были изменения обстановки эксперимента, введение нового условного раздражителя (особенно светового), продолжительный перерыв в работе (сроком на $1\frac{1}{2}$ —2 месяца), проведение угашения условных рефлексов и др.

Определенное значение имела и силовая характеристика применяемых условных раздражителей. Более отчетливо это обнаружилось при выработке условных рефлексов с задних лап. Оказалось, что если на сильные раздражители (звонок, метроном) генерализация является более выраженной, то на слабые раздражители (свет, касалка) она держится более продолжительное время.

Одна из особенностей эффекторной генерализации заключалась в неодинаковой степени участия различных конечностей животного в условнорефлекторном акте. При этом активность той или иной лапы менялась по ходу развертывания рефлекторной деятельности. Как правило, наиболее активной являлась та лапа, на которую вырабатывался условный рефлекс. Однако свое доминантное положение она занимала не сразу, а пройдя ряд этапов. Особенности последних зависели от выраженности генерализации и у разных подопытных животных варьировали в ограниченных пределах. Так, при выработке условных рефлексов с задней лапы, когда в условный акт включались все конечности животного, у возбужденных собак наиболее часто первый этап характеризовался большим активированием передних лап (особенно передней противоположной лапы), в последующем этапе иррадиация возбуждения больше охватывала и противоположную заднюю лапу; конечный этап выражался в доминировании «подкрепляемой» лапы, что приводило к специализированной, локальной реакции ее.

Протекание условной реакции в различные этапы выработки рефлекса было столь стереотипным и характерным, что картина ее полностью воспроизводилась в межсигнальных реакциях при наличии последних у животного.

Анализ условных рефлексов, выработанных с передних лап, показал, что ввиду слабой выраженности процесса генерализации трудно говорить об этапности в становлении локального рефлекса. В этих случаях «подкрепляемая» лапа с самого начала была наиболее активной, что усиливало параллельно с ослаблением и исчезновением двигательных реакций остальных конечностей; при этом первой из общей условной реакции выключалась передняя противоположная лапа. В связи с этим интересно отметить, что генерализация двигательной реакции на действие безусловного электрокожного раздражителя была еще более кратковременной.

Приведенные эксперименты, таким образом, показали, что динамика развития эффекторной специализации представляет не хаотичное, а последовательное выключение тех или иных конечностей животного из общей реакции организма на условный стимул. При этом, хотя с самого начала выработки условного рефлекса имеется выход возбуждения на все 4 эффектора, распределение интенсивности его в дальнейшем происходит поэтапно, создавая в конечном счете такую реакцию на условный раздражитель, в которой наибольшее количество импульсаций предназначается для «подкрепляемой» лапы. Однако из этого общего правила имелись исключения. Как уже отмечалось, первые проявления условного рефлекса часто выражались в сгибательных реакциях лап, не подкрепляемых электрическим током; лишь через несколько опытов вовлекалась и «подкрепляемая» лапа.

Подобное соотношение наблюдалось в дальнейшем и с укреплением условного рефлекса. При этом изредка в ряде сочетаний «подкрепляемая» лапа либо вовсе не принимала участия в условной реакции, либо ее участие заключалось в слабом разгибании. Более часто «подкрепляемая» лапа, вовлекаясь наряду с другими конечностями в условнорефлекторный акт, уступала последним по силе сгибательной реакции (рис. 3, Б). Какой-либо зависимости наступления подобной условной реакции от характера применяемого условного раздражителя отметить не удалось. Однако интересно, что она наиболее отчетливо и постоянно наблюдалась у самой старой из подопытных собак (рис. 2, В). Возможно, что в данном случае, наряду со старческим ослаблением корковых процессов и в первую очередь тормозного, обуславливающего специализацию, имело место развитие запредельного торможения из-за низкого предела работоспособности соответствующих нервных структур. Но тем не менее при трактовке

описанного явления, как и вообще процесса двигательной специализации, следует учитывать данные, говорящие о сложном составе двигательного оборонительного условного рефлекса, включающего помимо коркового пирамидного влияния и подкорковый диффузный компонент, который в настоящее время привлекает особое внимание исследователей физиологии в. н. д. (Шумилина, 1949; Касьянов, 1950а, 1950б; Корякин, 1958, и др.).

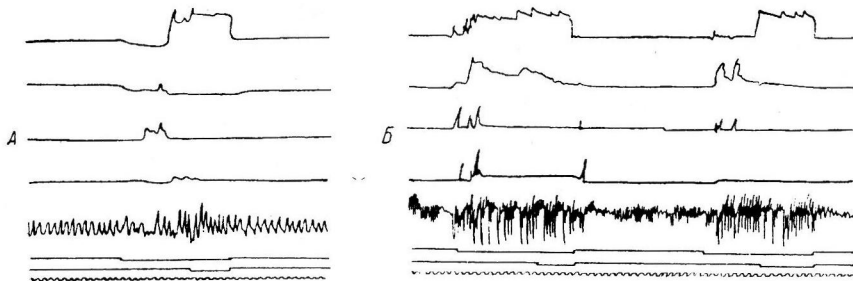


Рис. 3. Выработка условного рефлекса с задней левой конечности у собак Понг (А) и Фукс (В).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Следующая наша задача заключалась в специальном и детальном прослеживании за тормозными процессами у подопытных животных, что позволило произвести более полный анализ имеющегося материала и понять его в общепфизиологическом смысле. В этом направлении получены следующие результаты.

Изучение дифференцировочного и угасательного торможения у подопытных животных показало, что если тормозный процесс не полностью

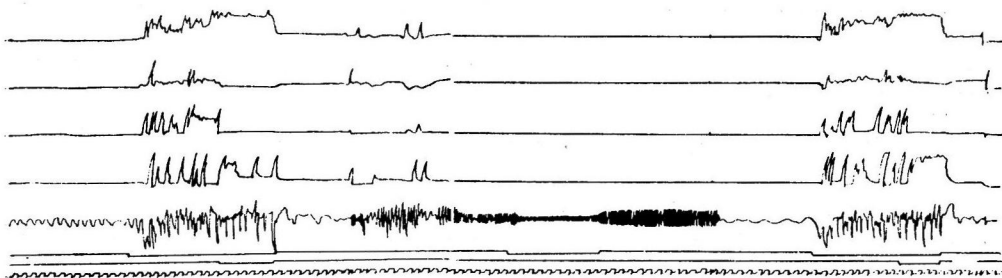


Рис. 4. Действие дифференцировочного раздражителя у собаки Панчо. Условный рефлекс вырабатывается с задней левой конечности.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

упраздняет двигательную активность животного, то последняя в основном повторяет реакцию, наблюдаемую на применение положительного условного раздражителя. В случае развития относительной дифференцировки это повторение имело место на протяжении всей работы и дифференцировочная реакция приобретала тот или иной вид в зависимости от того, какое распределение активности между конечностями наблюдается в ответ на применение положительного условного раздражителя на данном этапе выработки условных рефлексов. Фактически то же самое отмечалось и при неполном развитии угасательного торможения. На определенной стадии угашения имелась эффекторная генерализация, протекающая по типу, наблюдаемому до начала угашения условных рефлексов.

При своей достаточной силе тормозной процесс обычно (за редкими исключениями) воздействовал на всю реакцию в целом, не проявляя избирательности к отдельным ее компонентам.

В конечном счете при прослеживании за иррадиацией тормозного процесса не удалось подметить той этапности и последовательности, которые отчетливо выявились на примере возбудительного процесса. Характерно и то, что у некоторых собак при наличии достаточно прочно выработанных дифференцировок имелась сильно выраженная двигательная эффекторная генерализация на действие положительных условных раздражителей (рис. 4).

Все вышеперечисленные особенности эффекторной генерализации и специализации были выявлены на основании учета степени участия различных конечностей в рефлекторном акте, т. е. силовой характеристики двигательных реакций. Однако распространение возбудительного процесса, его выход на иннервационный аппарат той или иной конечности характеризуется и временем вступления данной конечности в общую условнорефлекторную реакцию.

Сопоставление латентных периодов двигательных реакций различных конечностей показало, что «подкрепляемая» лапа раньше остальных приобретает тенденцию вовлекаться в условнорефлекторный акт.

Рис. 5. Выработка условного рефлекса с задней левой конечности у собаки Керпы (А) и с передней правой конечности у собаки Санчо (Б).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

При выработке условных рефлексов с задних лап во время действия условного раздражителя реакция сгибания в начальной стадии раньше появлялась на передних конечностях, чем на задних. На это имеются указания и в литературе (Лаптев, 1949; Корякин, 1958). Однако такое соотношение удерживалось неодинаковое время у разных подопытных животных. Последующая работа приводила к тому, что наиболее короткий латентный период приобретала двигательная реакция задней «подкрепляемой» лапы (рис. 5, А).

Выработка условных рефлексов с передних конечностей характеризовалась тем, что в большинстве случаев с самого начала первой в условную реакцию вступала «подкрепляемая» лапа (рис. 5, Б). Это вполне согласуется с быстрой специализацией двигательных условных рефлексов, выработанных с передних лап.

Сравнение полученных результатов с теми фактами, которые были обнаружены при анализе двигательных реакций с точки зрения их силовой характеристики, позволило выявить две особенности, характеризующие процесс специализации двигательных условных рефлексов.

Во-первых, оказалось, что процесс становления локальной двигательной условной реакции заключается в постепенном усилении двигательного

компонента «подкрепляемой» лапы и укорочении его латентного периода. Создание доминантного очага в центре «подкрепляемой» лапы приводит к ослаблению, а в дальнейшем — к исчезновению двигательных реакций других лап животного, что происходит на фоне удлинения времени вступления их в общую условную реакцию. Это четко выявляется на примере выработки условных рефлексов с задних конечностей. В случае же образования последних с передних лап имеются условия, при которых «подкрепляемая» лапа с самого начала приобретает доминантное положение как в своем силовом значении, так и по времени вступления в условную реакцию, что приводит к быстрой эффекторной специализации. Интересно отметить, что роль доминанты в образовании локального двигательного рефлекса выявилась и при действии безусловного раздражителя на фоне бурной двигательной условной реакции. В определенных условиях применение электрического раздражения переводило сильно генерализованную двигательную условную реакцию в строго локальное флексирование раздражаемой лапы. Подобное явление было описано Э. А. Асратяном (1935).

Во-вторых, сопоставление данных, полученных в результате анализа силового распределения и времени вступления различных конечностей в условную реакцию, показало, что в процессе эффекторной генерализации не всегда первой обнаруживается та двигательная реакция, которая характеризуется наибольшей силой. Выход моторного возбуждения на разные эффекторы может происходить таким путем, что возбудительный процесс, раньше обнаруживаясь в одном из эффекторов, может быть более интенсивным в другом. Следует указать, что при прослеживании за этой особенностью, выявившейся в условиях многоэффекторной регистрации, были учтены возможности отраженных реакций в ответ на проприоцептивные раздражения.

Приведенное, очевидно, имеет особый интерес и заслуживает специального исследования. Однако это свойство, наряду с теми существенными сторонами иррадиации и концентрации нервных процессов, которые описаны в литературе, позволяет предполагать, что процесс иррадиации, как нервное явление, более сложен, чем это обычно представляется.

Таким образом, проведенное исследование показало, что переход генерализованной двигательной условной реакции в специализированную представляет поэтапный процесс выработки определенных координационных отношений, обеспечивающих локальное проявление условного рефлекса. При этом был выявлен ряд моментов и условий, которые, с одной стороны, ускоряют или замедляют этот процесс, с другой — придают ему строго специфическую направленность.

Полученные данные свидетельствуют о том, что образование локального двигательного условного рефлекса сопряжено с одновременной выработкой тормозного процесса, задерживающего двигательную активность остальных конечностей животного и тем самым выступающего в качестве основного механизма специализации.

По ходу работы обнаружилось, что динамика развития эффекторной специализации неразрывно связана с возникновением и постепенным укреплением доминантного очага возбуждения, который в порядке отрицательной индукции способствует сопряженному торможению всех неадекватных двигательных реакций, являясь фактором, придающим строгую направленность протеканию всей суммарной деятельности двигательного анализатора. Особое внимание было уделено изучению тормозного процесса и в частности взаимодействию торможения, обеспечивающего рецепторную и эффекторную специализацию. Освещение этого раздела в работе связано с решением принципиального вопроса о соотношении и локализации тормозного процесса при обоих видах нервной деятельности.

В этом направлении прежде всего был обнаружен факт возможного отсутствия какой-либо параллели между степенью рецепторной и эффекторной специализации. Далее было показано, что при развитии дифференцировочного и угасательного торможения не наблюдается избирательной иррадиации тормозного процесса в отношении разных эффекторов и соответствующего выключения отдельных компонентов двигательной реакции, а эффект торможения обычно сказывается на всей условной реакции в целом.

Иными словами, тормозной процесс, являющийся основой дифференциации проприоцептивных импульсов с органов движения и организующий эффекторную специализацию, имеет иную локализацию по сравнению с торможением, обеспечивающим рецепторную специализацию и предопределяющим судьбу всей условной реакции в целом. Здесь важно отметить, что, по мнению И. С. Беритова, внутреннее торможение, обеспечивающее рецепторную дифференциацию, локализуется в анализаторе условного раздражителя, тогда как при двигательной эффекторной специализации оно «должно быть особенно сильным в двигательном и кожном анализаторах» (Беритов, 1956).

Сказанное позволяет рассматривать рецепторную и эффекторную специализацию как два последовательных этапа осуществления локального двигательного условного рефлекса. В то время как в первом этапе решается сигнальное значение наносимого стимула и из всей массы воздействий на животный организм выделяется адекватный раздражитель, во втором этапе комплекс афферентных возбуждений, поступающий как результат рецепторной дифференциации, переводится в целенаправленную двигательную реакцию, целесообразную для конкретной обстановки в данный промежуток времени.

Оба этапа приурочиваются к двум последовательным звеньям единой условно-рефлекторной дуги, в которых в качестве основного механизма специализации выступает выработанный тормозной процесс. С общепедагогической точки зрения такая трактовка расширяет наши представления об осуществлении «принципа общего пути» в ц. н. с.

Как известно, этот принцип был разработан при искусственном столкновении перед мотонейронами спинного мозга многих сенсорных импульсов (Sherrington, 1906) и явился отражением морфологической организации нижних этажей ц. н. с. На примере образования условных рефлексов он делается правомерным и для коротких структур, являясь следствием тех функциональных отношений, которые складываются в результате «многоступенчатой» выработки локального двигательного условного рефлекса, общий путь которого выделяется и защищается от других конкурирующих рефлекторных воздействий благодаря развитию внутреннего торможения.

Признание принципиальной общности и обнаружение исторической преемственности между этими вновь образующимися и готовыми координационными отношениями еще раз подтверждает правильность того положения, что «изучение условных рефлексов открывает нам пути функциональной эволюции нервной системы» (Орбели, 1923).

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С., Тр. Физиолог. лабор. им. И. П. Павлова, 15, 5, 1949.
 Анохин П. К. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М., 1958.
 Анреп Г. В., Арх. биолог. наук, 20, в. 4, 262, 1917.
 Асратян Э. А. (1935). Физиология центральной нервной системы, 128. М., 1953.
 Беритов И. С. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932; Тр. Инст. физиолог. им. И. С. Бериташвили, 10, 54, 1956.
 Бирюков Д. А. В сб.: Условные рефлексы, 7. Воронеж, 1948.
 Воронин Л. Г., Тр. Инст. эволюц. физиолог. и патолог. в. н. д. им. И. П. Павлова, 1, 111, Изд. АН СССР, 1947.
 Жасьянов В. М., Бюлл. exper. биолог. и мед., 29, № 6, 405, 1950а; 30, № 1, 16, 1950б.
 Жашерининова Н. А., Тр. Общ. русских врачей, 73, 385, 1906.
 Корякин М. Ф., Физиолог. журн. СССР, 44, № 5, 393, 1958.
 Кумов Д. Т., Тр. Физиолог. лабор. И. П. Павлова, 3, в. 2-3, 141, 1929.
 Купалов П. С., Арх. биолог. наук, 19, в. 1, 21, 1915.
 Лаптев И. И. В сб.: Проблемы высшей нервной деятельности, 208. М., 1949.
 Орбели Л. А. (1923). Вопросы высшей нервной деятельности, 22. Изд. АН СССР, 1949.
 Панкратов М. А. и сотрудники, Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 108, 1955; 153, 1958.
 Петропавловский В. П., Физиолог. журн. СССР, 17, № 2, 1934.
 Пименов П. П. Особая группа условных рефлексов. Дисс. СПб., 1907.
 Протопопов В. П., О сочетательной двигательной реакции на звуковые раздражения. Дисс. СПб., 1909; Условия образования моторных навыков и их физиологическая характеристика. 1935.
 Розенталь И. С., Арх. биолог. наук, 23, в. 4-5, 247, 1923.
 Скипин Г. В., Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 4, 501, 1952.
 Фурсиков Д. С., Арх. биолог. наук, 23, в. 1-3, 3, 1923.
 Шумилина Л. И. В сб.: Проблемы высшей нервной деятельности, 174, 196, 299. М., 1949.
 Sherrington C. S., The Integrative action of the nervous system. London, 1906.

ON THE PECULIARITIES OF EFFECTOR GENERALIZATION
OF THE DOG MOTOR CONDITIONED REFLEXESBy *V. V. Fanardjian* and *E. V. Papoian*From the Institute of Physiology, Academy of Sciences of the Armenian SSR.,
Erevan

Peculiarities of formation of a local conditioned motor electrodefensive reaction in the dog's limb were studied while recording the motion of all the four dog's limbs.

The study conducted has shown that at first the conditioned reflex manifests itself in the motion of all of the animal's limbs (effector generalization) and only after a prolonged elaboration it acquires a local character, i. e. it specializes. The dynamics of such a response is connected with the appearance and strengthening of a dominant centre of excitation in the reinforced limb centre. The specialization of the motor conditioned reaction in its effector portion occurs owing to the development of internal inhibition, the localization of which differs from the one that secures the receptor specialization.

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МЕХАНИЗМА ИЗМЕНЕНИЙ КРОВЯНОГО ДАВЛЕНИЯ И КОРОНАРНОГО КРОВООБРАЩЕНИЯ ПОСЛЕ БОЛЕВОГО РАЗДРАЖЕНИЯ

А. В. Тонких, А. И. Ильина и С. И. Теплов

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

В предыдущих исследованиях (Ильина и Тонких, 1957, 1958) было показано, что болевое раздражение чувствительных нервов или введение адреналина вызывают у животного в остром и хроническом опытах двухфазные изменения кровяного давления: первую волну повышения, связанную непосредственно с раздражением, и вторую длительную волну повышения давления, начинающуюся через 1.5—2 часа после раздражения или введения адреналина. На фоне второй волны наблюдаются изменения электрокардиограммы (ЭКГ), свидетельствующие об ишемии миокарда (Ильина и Теплов, 1958). Этому соответствует наблюдающееся после раздражения длительное уменьшение объемной скорости коронарного кровотока по сравнению с исходным уровнем (Тонких, Ильина и Теплов, 1959). Вторая волна повышения кровяного давления и соответствующие ей изменения коронарного кровотока и ЭКГ отсутствуют после нанесения болевого раздражения животному с предварительно денервированными надпочечниками (исключение рефлексорного выделения адреналина) или с перерезанной ножкой гипофиза (исключение выделения вазопрессина). Отсюда был сделан вывод о том, что адреналин, выделяющийся при болевом раздражении, действуя на промежуточный мозг, вызывает выделение вазопрессина, обуславливающего описанные изменения. Известно, что вазопрессин, введенный в организм извне, обладает таким же действием.

Данное исследование было предпринято с целью испытать влияние некоторых нейротропных фармакологических средств на развитие второй волны изменений кровяного давления и коронарного кровотока. При этом мы, во-первых, стремились провести фармакологический анализ рефлексорного пути выделения сосудистых гормонов и сопоставить полученные результаты с данными физиологического анализа, полученными ранее (денервация, перерезки); во-вторых, следовало изучить возможность предотвращения второй волны изменений кровяного давления и коронарного кровотока, поскольку их изменения носят характер расстройств кровообращения.

Исходя из этого, мы испытали препараты симпато- и адренолитического действия — аминазин и резерпин, а также один из ганглиоблокирующих препаратов — ганглерон.

МЕТОДИКА

Острые опыты проводились на кошках по методике, описанной ранее (Тонких, Ильина и Теплов, 1959). Регистрировались изменения кровяного давления и коронарного кровотока (термоэлектрическим методом) при раздражении центрального конца перерезанного седалищного нерва и в течение 4 часов после раздражения. Испытуемые вещества вводились внутривенно за 20—40 мин. до раздражения в следующих дозах: аминазин от 2.5 до 5 мг/кг, резерпин от 0.06 до 0.25 мг/кг и ганглерон — 1.5 мг/кг. В некоторых случаях действие препаратов испытывалось после раздражения седалищного нерва. Помимо основной серии исследований, были проведены также контрольные опыты по изучению влияния самих вводимых препаратов на кровяное давление и коронарный кровоток. В конце каждого опыта производилось введение адреналина (0.3 мл 1 : 1000) или питуитрина (3 ед.) с целью проверки проходимости коронарного сосуда и правильности его положения на электродах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

На рис. 1 приведен пример второй волны повышения кровяного давления и уменьшения коронарного кровотока после болевого раздражения, заимствованный из нашего предыдущего исследования.

Введение аминазина вызывает резкое, но кратковременное падение кровяного давления на 40—60 мм рт. ст. в течение 30 сек. — 1 мин. В дальнейшем кровяное давление постепенно понижается на 10—20 мм и остается на этом уровне в течение всего опыта (4—5 часов). На этом фоне наблюдается значительное и длительное увеличение коронарного кровотока (рис. 2, А). Раздражение, нанесенное через 20—30 мин. после введения препарата, вызывает очень умеренные изменения кровяного давления и коронарного кровотока. В дальнейшем эти показатели не изменяются по сравнению с исходным уровнем до раздражения; второй волны повышения кровяного давления не наблюдается (рис. 2, Б). Лишь в одном опыте аминазин в дозе 2.5 мг/кг не предотвратил развития второй волны, хотя и уменьшил величину реакции. В отличие от этого аминазин, введенный через 10 мин. после болевого раздражения, не предотвращает развития изменений кровяного давления и коронарного кровотока (рис. 3). Введение аминазина через 2 часа после раздражения на фоне уже развившейся второй волны ведет к снижению кровяного давления до исходного уровня, коронарный же кровоток после кратковременного увеличения вновь становится значительно ниже исходного уровня.

Резерпин уже в относительно небольших дозах (0.06—0.07 мг/кг) вызывает постепенное понижение кровяного давления на 40—60 мм рт. ст. и увеличение коронарного кровотока, наступающее сразу после введения и продолжающееся 35—40 мин., а иногда и дольше (рис. 4, А). Большие дозы препарата вызывают также начальное кратковременное падение кровяного давления.

Резерпин, введенный за 30—40 мин. до раздражения, уменьшает непосредственную реакцию кровяного давления и коронарного кровотока на раздражение и устраняет последующее развитие второй волны (рис. 4, Б). Таким же действием обладает резерпин также при введении через 15 мин. после раздражения.

Введение ганглерона не вызывает длительного увеличения коронарного кровотока. Обычно это увеличение кратковременно (1—2 мин.) и связано с начальным кратковременным падением кровяного давления (на 30—40 мм рт. ст. в течение 30 сек. — 1 мин.) тотчас вслед за введением препарата. В дальнейшем в 2 контрольных опытах кровяное давление и коронарный кровоток в течение 4 часов не изменялись, а в 2 опытах наблюдалось некоторое повышение давления и уменьшение кровотока в течение этого же времени (рис. 5, А). Однако введение ганглерона за 20 мин. до раздражения уменьшало реакцию кровяного давления и кровотока на раздражение и устраняло длительное уменьшение коронарного кро-

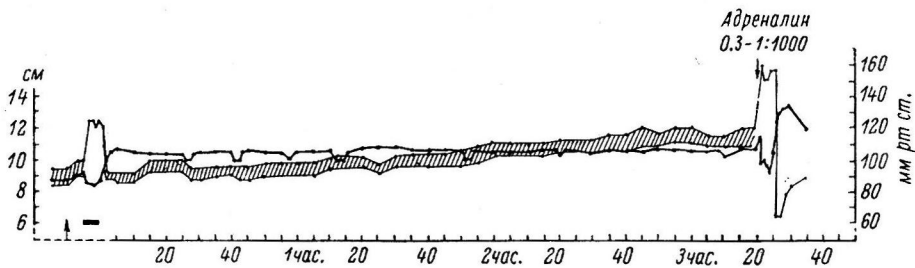


Рис. 1. Длительная фаза уменьшения коронарного кровотока и повышения кровяного давления у кошки после болевого раздражения.

По оси ординат — величина коронарного кровотока в показаниях шкалы гальванометра (слева) и кровяное давление в мм рт. ст. (справа). По оси абсцисс — время в 5-минутных интервалах. Двойная заштрихованная линия — кровяное давление; сплошная линия — коронарный кровоток. Здесь и на следующих рисунках — направление кривой вверх обозначает уменьшение, вниз — увеличение кровотока.

Стрелка вверх — момент начала препарирования седалищного нерва; черный прямоугольник — время раздражения. Стрелка вниз — контрольное введение адреналина (0.3 мл — 1 : 1000).

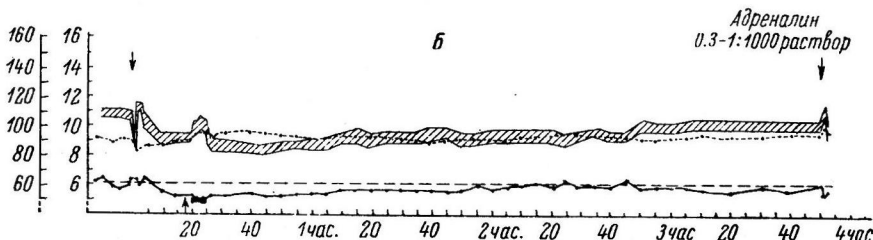
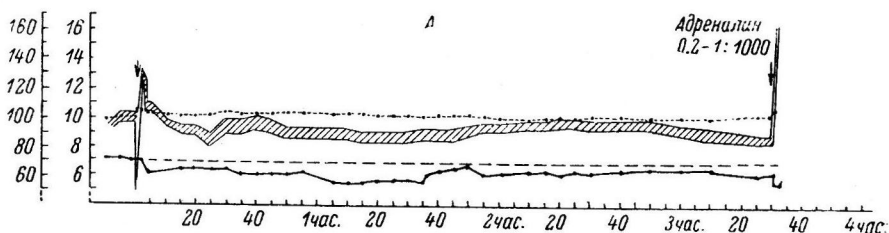


Рис. 2. Изменения коронарного кровотока и кровяного давления у кошки после внутривенного введения аминазина в дозе 2.5 мг/кг (А) и после болевого раздражения, нанесенного вслед за введением аминазина (Б).

По оси ординат — кровяное давление в мм рт. ст. (слева) и величина коронарного кровотока в показателях шкалы гальванометра (справа). Верхняя штриховая линия — кровоток в периферической (ножной) артерии. Горизонтальная штриховая линия внизу — исходная величина коронарного кровотока. Левая стрелка — введение аминазина. Правая стрелка — контрольное введение адреналина.

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

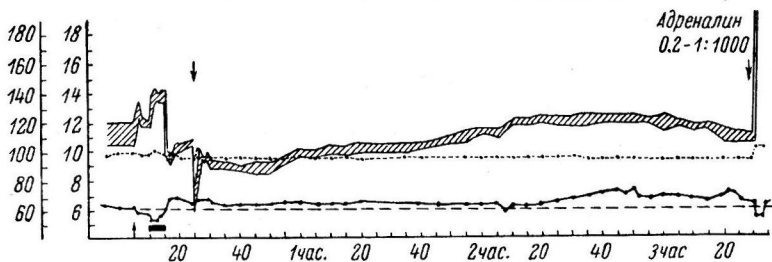


Рис. 3. Изменения коронарного кровотока и кровяного давления после болевого раздражения, вслед за которым был введен аминазин в дозе 4 мг/кг.

Обозначения те же, что и на рис., 1 и 2.

вотока после раздражения; при этом в 4 опытах кровоток оставался неизменным, а в 2 увеличивался по сравнению с исходным уровнем (рис. 5, Б). В отношении изменения кровяного давления эффект ганглерона проявлялся не всегда: в 3 опытах из 6 наблюдалось повышение давления в те-

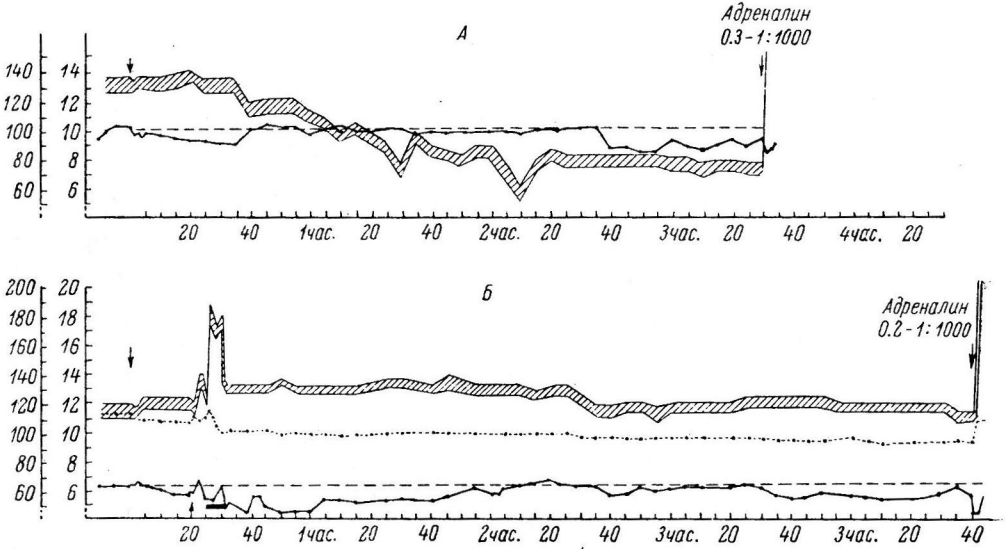


Рис. 4. Изменения коронарного кровотока и кровяного давления у кошки после внутривенного введения резерпина в дозе 0.07 мг/кг (А) и после болевого раздражения, нанесенного вслед за введением резерпина (Б).

Стрелки слева — введение резерпина.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

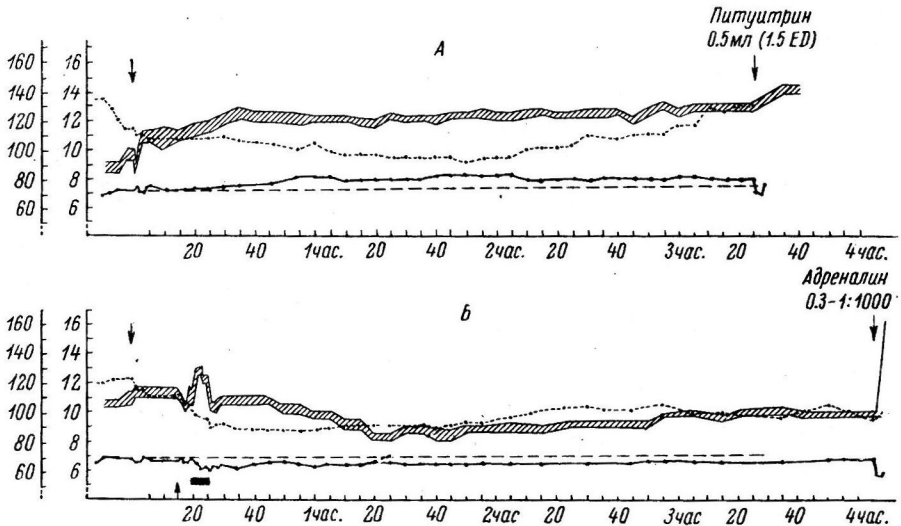


Рис. 5. Изменения коронарного кровотока и кровяного давления у кошки после внутривенного введения ганглерона в дозе 1.5 мг/кг (А) и после болевого раздражения, нанесенного вслед за введением ганглерона (Б).

Стрелки слева — введение ганглерона
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

чение 2—3 часов после раздражения. Следует отметить, что после введения ганглерона часто наблюдались явления гипоксемии (потемнение крови в артериальной канюле).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выбор препаратов для фармакологического анализа был обусловлен тем, что по характеру своего действия они дают возможность уменьшить или устранить эффекты возбуждения симпато-адреналовой системы, возникающего при болевом раздражении.

Аминазин (хлорпромазин) известен как симпато- и адrenoлитический препарат центрального и периферического действия. Главным местом приложения его действия считается ретикулярная формация стволовой части мозга (Hopkin a. Brown, 1958; Анохин, 1959, и др.). Кроме этого предполагается, что аминазин обладает блокирующим действием на симпатические ганглии (Анохина, 1956; Sherif, Chata a. Madkour, 1958). Это ведет к понижению тонуса сосудодвигательного центра и торможению суживающих импульсов. В результате этого возникает понижение кровяного давления, а также ослабление и извращение его реакции на адреналин и болевое раздражение (Jourdan et Duchêne-Marrulaz, 1956; Агафонов, 1956; Голубева и Шумилина, 1956; Ладинская, 1957; Eliakim a. o., 1958; Melville, 1958; Melville a. Drapeau, 1958, и др.). Блокируя место приложения действия адреналина — ретикулярную формацию, аминазин тем самым снимает, по-видимому, и возбуждающее действие адреналина на ядра гипоталамуса, осуществляющие секрецию вазопрессина. Такое «блокирование» выхода вазопрессина в кровяное русло предотвращает развитие второй волны повышения кровяного давления и уменьшения коронарного кровотока. Помимо этого механизма, имеют значение пониженный уровень кровяного давления и расширение венечных сосудов аминазином. В этом отношении наши наблюдения согласуются с экспериментальными данными Н. В. Кавериной (1958), обнаружившей, что аминазин снимает питуитриновый спазм венечных сосудов, а также с данными Мелвилля и Драпо (Melville a. Drapeau, 1958), обнаруживших увеличение коронарного кровотока после введения аминазина. Эти и наши наблюдения экспериментально обосновывают благоприятный терапевтический эффект аминазина при стенокардии (Petzold u. Huth, 1954).

Примечательно, что аминазин, введенный вскоре после болевого раздражения, не обладает способностью предупреждения развития второй волны повышения кровяного давления и уменьшения венечного кровотока. Мы объясняем это тем, что адреналин, выделившийся в момент раздражения, в данном случае уже успевает подействовать на высшие вегетативные центры гипоталамуса, после чего аминазин уже не может предотвратить выделение вазопрессина.

Второй испытанный нами препарат симпатолитического действия — резерпин обладает, как известно, двумя главными сторонами действия: седативно-гипнотической и гипотензивной. Механизм центрального действия этого препарата, точкой приложения которого считаются высшие симпатические центры, сложен и не выяснен окончательно. В отношении периферического действия установлено подавление симпатической активности за счет уменьшения содержания адреналина в надпочечниках, норадреналина — в постганглионарных симпатических волокнах и стенке сосудов (Meyers, 1956; Vogt, 1957; Schmitt et Schmitt, 1957; Kroneberg u. Schumann, 1957; Collingham a. Mann, 1958; Muscholl, 1959). Вследствие этого возбудимость сосудов к суживающим импульсам снижается.

По нашим данным, резерпин наряду с понижением кровяного давления вызывает увеличение коронарного кровотока. Такие гемодинамические соотношения указывают на активное расширение венечных сосудов вследствие понижения их тонуса. Нельзя, конечно, исключить и тормозящего действия препарата на высшие симпатические центры.

Советский ганглиолитик ганглерон, синтезированный А. Л. Мнджояном и сотр., относится к препаратам, действующим на *n.*-холинореактивные системы (Акопян, 1959), к которым относятся и окончания нервов в мозговом слое надпочечников. Следует отметить, что мы не смогли подтвердить данные Р. А. Алексаняна (1959) о длительном увеличении коронарного кровотока у кошек после введения такой же дозы препарата. Однако ганглерон обладает способностью предупреждать фазу уменьшения коронарного кровотока после болевого раздражения; в отношении второй волны повышения кровяного давления этот эффект проявляется не всегда. Эти результаты показывают, как нам кажется, что многократно отмеченное благоприятное действие ганглерона при стенокардии (Давидовский, 1957, и др.) не следует обязательно приписывать непосредственному коронарорасширяющему действию препарата. Это действие может проявиться на других уровнях нервной системы в виде блокирования патологической реакции сужения сосудов или блокады болевых импульсов, возникающих при их спазме.

Результаты наших опытов обосновывают, как нам кажется, рациональность применения симпатолитических и ганглиоблокирующих препаратов при лечении и предупреждении коронарной недостаточности. Подтверждаются и уточняются наши представления о механизме изменений кровяного давления и коронарного кровообращения после болевого раздражения. Вместе с тем эти опыты показывают большую роль нервной системы в реализации действия сосудистых гормонов.

ВЫВОДЫ

1. Симпатолитические препараты аминазин и резерпин и ганглиоблокирующий препарат ганглерон, введенные животному в остром опыте до болевого раздражения, уменьшают реакцию кровяного давления и коронарного кровотока на болевое раздражение и предупреждают развитие описанной ранее длительной фазы повышения кровяного давления и уменьшения коронарного кровотока после раздражения. Аминазин, введенный после болевого раздражения, не предупреждает развития этих изменений.

2. Эти данные еще раз указывают на большое значение возбуждения симпатико-адреналовой системы и, в частности, рефлекторной секреции адреналина, в происхождении длительных изменений коронарного кровотока и кровяного давления после раздражения.

3. Результаты настоящего исследования можно рассматривать как одно из экспериментальных обоснований применения указанных препаратов для лечения коронарной недостаточности.

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов В. Г., Журн. невропатол. и психиатр., 56, № 2, 94, 1956.
Акопян Н. Е. В кн.: Ганглерон и опыт его клинического применения, 51. Ереван, 1959.
Алексанян Р. А. В кн.: Ганглерон и опыт его клинического применения, 110. Ереван, 1959.
Анохин П. К., Журн. высш. нервн. деят., 9, № 4, 489, 1959.
Анохина И. Р., Журн. невропатол. и психиатр., 56, № 6, 478, 1956.
Голубева Е. Л. и А. И. Шумилина, Журн. невропатол. и психиатр., 56, № 6, 489, 1956.
Давидовский Н. М., Терапевт. арх., 29, № 4, 51, 1957.
Ильина А. И. и С. И. Теплов, Физиол. журн. СССР, 44, № 8, 720, 1958.
Ильина А. И. и А. В. Тонких, Физиол. журн. СССР, 43, № 1, 3, 1957; 44, № 4, 327, 1958.
Каверина Н. В., Фармакол. и токсикол., 21, № 1, 39, 1958.
Ладинская М. Ю., Бюлл. exper. биол. и мед., 44, № 12, 77, 1957.
Тонких А. В., А. И. Ильина и С. И. Теплов, Физиол. журн. СССР, 45, № 7, 753, 1959.

- Collingham B. a. M. M a n n, *Nature*, 182, № 4641, 1020, 1958.
 Eliakim M. a. oth., *Cardiologia*, 32, № 3, 177, 1958.
 Hopkin D. a. D. B r o w n, *Anaesthesia*, 13, № 3, 306, 1958.
 Jourdan F. et P. Duchêne-Marrulaz, *Arch. intern. pharmacodyn.*,
 107, № 3-4, 304, 1956.
 Kroneberg G. u. H. Schümann, *Arch. exp. Path. u. Pharm.*, 232, № 1, 278,
 1957.
 Melville K., *Arch. intern. pharmacodyn.*, 115, № 3, 278, 1958.
 Melville K. a. J. Drapeau, *Arch. intern. pharmacodyn.*, 115, № 3, 306, 1958.
 Meyers F. In: *Psychopharmacology*, 131. Washington, 1956.
 Muscholl E., *Klin. Wchschr.*, 37, № 5, 217, 1959.
 Petzold H. u. Z. Huth, *Zs. ihn. Med.*, № 9, 742, 1954.
 Schmitt H. et H. Schmitt, *C. r. Acad. Sci. (Paris)*, 245, № 25, 2426, 1957.
 Sherif M., M. Chata a. M. Madkour, *Arch. intern. pharmacodyn.*, 115,
 № 3, 269, 1958.
 Vogt M. In: *Symposium on hypotensive drugs*, L. № 3, 59, 1957.

Поступило 18 II 1960

PHARMACOLOGICAL ANALYSIS OF THE MECHANISM OF BLOOD PRESSURE AND CORONARY CIRCULATION VARIATIONS FOLLOWING PAINFUL STIMULATION

By A. V. Tonkich, A. I. Iliina and S. I. Teplov

From the laboratory of nerve trophics, Pavlov Institute of Physiology of the USSR Academy of Sciences and the pathophysiological laboratory of a District Military Hospital, Leningrad

The present investigation represents a pharmacological analysis of the mechanism of blood pressure and coronary circulation variations following stimulation of the central end of sciatic nerve under acute experiment. In previous studies the authors of this investigation have stated the existence of a prolonged phase of blood pressure increase, decrease of coronary circulation and corresponding changes in the ECG following painful stimulation or introduction of adrenaline. According to the data of physiological analysis (denervation of suprarenals, dissection of the hypophysis stalk) the mechanism of the above changes is due to the action of vasopressin secreted over the hypothalamus by the posterior pituitary lobe through circulation of adrenaline.

Introduction of adrenolytic preparations of aminazine (chlorpromazine) and reserpine, as well as of a ganglioblocking agent, gangleron, before painful stimulation of the sciatic nerve prevents the development of changes in question. Aminazine, introduced after painful stimulation, has no effect on the development of blood pressure increase and coronary blood flow decrease.

These data emphasize the part played by excitation of the sympatho-adrenal system in the origin of disturbances in the coronary blood flow and suggest possible prophylactic measures against such disturbances.

МАТЕРИАЛЫ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ БЕЗУСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫХ РЕАКЦИЙ, ХАРАКТЕРНЫХ ДЛЯ БЕРЕМЕННОСТИ

Н. Л. Гармашева и Е. Ф. Крыжановская-Каплун

Лаборатория нормальной и патологической физиологии Института акушерства
и гинекологии АМН СССР, Ленинград

Экспериментальное исследование роли нервной системы в развитии процессов, происходящих в материнском организме во время беременности, проведенное коллективом нашей лаборатории в течение длительного времени, убедило нас в справедливости следующих положений: 1) при изучении механизма этих процессов весьма важно рассмотрение их в причинной связи с плодом как возбудителем реакции; 2) эмбрион с самого начала своего развития, несмотря на малую величину, может оказывать влияние на афферентную систему матки, чувствительность которой во время беременности возрастает, и это влияние усиливается с ростом плода; 3) в период после плацентации наряду с новой формой взаимосвязи матери и плода появляется и новый путь информации матери о состоянии плода через барорецепторы матки, возбуждаемые в результате изменений в маточноплацентарном кровообращении, обусловленные проявлением жизнедеятельности плода; 4) рефлексорные реакции, возникающие в процессе взаимоотношения матери с плодом и начинающиеся с возбуждения рецепторов матки, составляют неотъемлемую часть механизма развития беременности: с них начинаются многие ценные процессы, в том числе изменение деятельности эндокринных желез и другие реакции, без которых нельзя себе представить нормального течения беременности.

Основной задачей наших прежних исследований было выяснение связи интероцептивных безусловнорефлекторных реакций материнского организма с жизнедеятельностью плода.

В условиях острого опыта на беременных кошках регистрировались афферентные импульсы с рецепторов матки, проходящие по подчревным нервам; в ряде опытов с этих же нервов отводились и эфферентные импульсы. Известно, что матка в основном иннервируется подчревными и тазовыми нервами. Мы выбрали первые не только в силу их большей доступности, но и потому, что подробнее изучена их связь с сосудистой рецепцией и с сосудистыми реакциями матки, весьма важными для регуляции нормального питания и кислородного снабжения плода.

К разрешению поставленной задачи мы подошли различными путями. Прежде всего изучали деятельность рецепторного аппарата матки в различных физиологических условиях: у небеременных животных вне точки, во время нее, после введения фолликулина, у кастратов и у беременных кошек в различные сроки беременности (в последнем случае без какого-либо специального вмешательства на плодах). Основные итоги этих наблюдений, так же как и материалы контрольных исследований, подтверждающие связь регистрируемых переменных потенциалов с возбуждением рецепторов матки, опубликованы ранее (Крыжановская-Каплун и Гармашева, 1959). Далее изучали афферентные импульсы, отводимые с обоих подчревных нервов у животных, у которых количество плодов в рогах матки было различным или плоды находились только в одном из рогов матки. Затем исследование производили при наличии в матке мертвых плодов, после прерывания беременности (выкидыша), вызванного введением фолли-

кулина, и после родов. Наконец изучали непосредственное влияние вмешательства, производимых в острых опытах, а именно — перевязки пуповины или термического раздражения кожи плода при неповрежденной пуповине и плаценте, прикрепленной к матке. При перевязке пуповины внезапно прекращали действие комплекса раздражителей рецепторов матки, связанного с жизнедеятельностью плода; однако при этом появлялись новые раздражители в связи с артериализацией крови в плаценте, изменением кровообращения в матке, состава крови в ней и др. Термическое раздражение вызывало у плодов сосудистые реакции, заметные по изменению кровонаполнения пуповины, а следовательно, и изменению плацентарного кровообращения. Оба эти вмешательства, по наблюдениям сотрудников лаборатории, вызывают у беременных животных разнообразные рефлекторные реакции, выражающиеся в кратковременном изменении сокращений матки, кровяного давления, дыхания и т. д. (Гармашева, 1951; Калинин, 1952; Демичев, 1952; Крыжановская, 1954; Шванг, 1954, и др.).

Механизм этих реакций можно себе представить следующим образом. Плацента, как известно, представляет собой конгломерат материнских и плодовых сосудов, тесно переплетенных и имеющих огромную поверхность соприкосновения. Малейшие изменения кровяного давления, кровонаполнения и скорости кровотока в плацентарных сосудах плода приводят к изменению этих показателей кровообращения в материнской части плаценты и в матке. Последнее воспринимается барорецепторами матки. Большое значение имеет, вероятно, и раздражение хеморецепторов матки изменением состава крови.

Углубленное изучение основного начального компонента процессов, характерных только для периода беременности, а именно безусловнорефлекторных реакций, возникающих при возбуждении рецепторов матки, весьма важно для физиологии и патофизиологии беременности. В связи с этим нами был проведен электрофизиологический анализ этих реакций.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на кошках. Применяли гексанаэстабовый и ли эвипан-натриевый наркоз. Наркотик вводили внутримышечно из расчета 2.5—4 мл 5%-го раствора на 1 кг веса животного. После чрезвсечения отсепаровывали один или оба подчревных нерва. Исследуемый нерв перерезали, и периферический или центральный конец его помещали на отводящие серебряные электроды. У некоторых животных, в зависимости от варианта опыта, потенциалы отводили с обоих подчревных нервов. Расстояние между электродами было 0.5 см. Потенциалы подавались на входы усилителя, имеющего прямоугольную частотную характеристику в диапазоне от 0.5 до 5000 гц. Максимальная чувствительность установки была 1 мм отклонения луча осциллографической трубки на 1 мкв; собственные ее шумы при сопротивлении входа 500 ком не превышали 6 мкв. Потенциалы импульсов регистрировали на киноплёнке, движущейся со скоростью 2.5—3.5 см в 1 сек. Во время опыта животное находилось в экранированной камере.

После регистрации потенциалов производили разрез стенки рога матки. Плоды «рождались» в этот разрез и обертывались марлей, смоченной теплым физиологическим раствором. Участок кожи на боку или на бедре, подвергавшийся в некоторых опытах раздражению, оставляли непокрытым. Тепловое раздражение кожи плода производили расплавленным парафином при температуре затвердевания. Для холодового раздражения применяли кусочек льда. Опыты проводили только на плодах, у которых сосуды пуповины пульсировали и не было отслойки плаценты. Для перерезки пуповин под них заранее подводились лигатуры и делались петли, которые во время опыта зажимали. У всех животных перед исследованием опорожнялись мочевой пузырь и прямая кишка. Переполнение мочевого пузыря, по литературным данным, могло усилить импульсацию по подчревным нервам (Адамович, 1954).

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Результаты полученных нами ранее данных вкратце сводятся к следующему. Ни у одной инфантильной, кастрированной и половозрелой небеременной кошки вне течки не удалось обнаружить афферентной импульсации с рецепторов матки. Следует отметить, что при недействительном состоянии кишечника афферентная импульсация с его рецепторов также бывает незначительной или вовсе не регистрируется, что отмечено О. Н. Замятиной (1954) в опытах на кошках, подвергшихся кратковременному голоданию. Импульсация с рецепторов матки наблюдалась нами у кошек во время течки или после введения им фолликулина и отмечалась у всех беременных кошек в различные сроки беременности, даже при длине плода в 10 мм (более ранние сроки не исследовались). Максимальная амплитуда потенциалов действия у беременных животных достигала 80 мкв.

Разрез стенки матки и ее сокращения в наших условиях опыта не изменяли заметно афферентной импульсации, но при «рождении» плода в разрез матки величина и иногда частота колебаний потенциалов афферентных импульсов резко увеличивались. После перевязки пуповин всех плодов наблюдалось уменьшение амплитуды (иногда резкое) афферентных импульсов.

В настоящее время мы располагаем данными, полученными на 40 беременных кошках. У 28 производилась регистрация афферентных импульсов

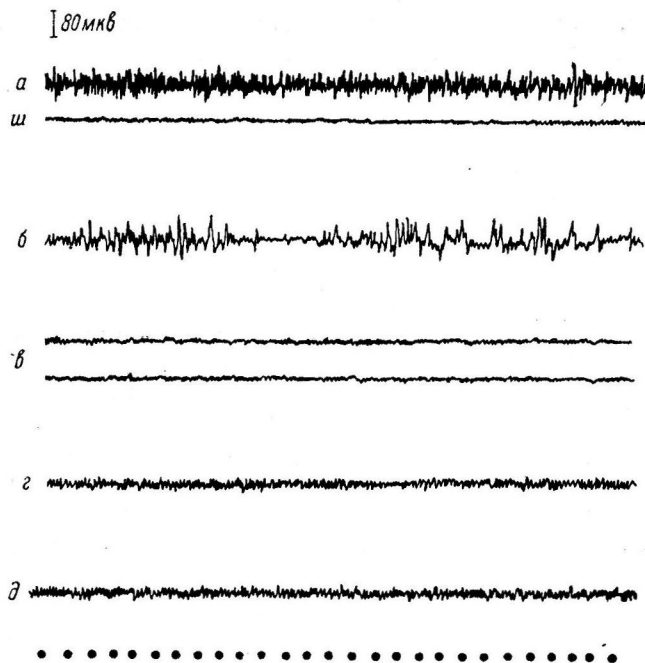


Рис. 1. Потенциалы афферентных импульсов с рецепторов матки, отводимые с подчревных нервов у кошек при различных их состояниях.

а, б — в конце нормальной беременности (вес плодов 90—95 г); *в* — при наличии в матке мертвых плодов (отведение с правого и левого нерва); *г* — через два дня после выкидыша; *д* — через сутки после родов; *ш* — шумы установки.

На этом и остальных рисунках отметка времени 0.1 сек.

и у 12 — афферентных, из них у 8 — как афферентные, так и афферентные. Сроки беременности были различными; плоды были размерами от 10 мм до 12 см (125 г).

Афферентные импульсы, заметно превышающие шумы установки, отмечались у всех беременных животных, если только в роге матки на стороне исследуемого нерва были живые полноценные плоды. Как правило, импульсация была весьма интенсивной, максимальные колебания потенциалов иногда достигали 120 мкВ (рис. 1, *а, б*). Наблюдалась очень большая индивидуальная различия в характере и особенно в интенсивности импульсации. Очевидно, это связано отчасти с анатомическими особенностями иннервации. Толщина подчревных нервов очень непостоянна; иногда у одной и той же кошки правый и левый подчревные нервы бывают различной толщины и, по данным Ленглея и Андерсона (Langley a. Anderson, 1894), содержат разное число афферентных и афферентных волокон. Поэтому сопоставить результаты опытов, поставленных на разных живот-

ных, можно лишь с большой осторожностью. Следует все же отметить одну особенность импульсации, по-видимому, характерную для поздних сроков беременности, так как она наблюдалась у 18 животных из 23, взятых в опыт в последнюю треть беременности: периоды интенсивных частых колебаний потенциалов у них сменялись периодами, во время которых величина импульсов едва превышала шумы установки (рис. 1, б). Этого не наблюдалось у небеременных животных и у животных в ранние сроки беременности.

У 2 кошек, взятых в опыт в конце беременности, были обнаружены мертвые плоды. У одной из них в матке, содержащей гной, все плоды были мертвыми. У второй кошки в одном роге матки был один мертвый плод анэнцефал и второй — живой, развитый, покрытый шерстью, но малоподвижный и не реагирующий на раздражение; во втором роге матки был мертвый плод. Потенциалы

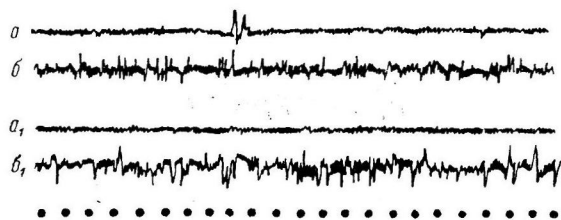


Рис. 2. Потенциалы афферентных импульсов, отводимые в двух опытах с правого и левого подчревных нервов при наличии плодов в одном роге матки.

a, a_1 — импульсы на стороне «пустого» рога; $б, б_1$ — на стороне «беременного» рога матки. Вес плодов у одной кошки по 90 г и у второй — по 40 г.

афферентных импульсов на обоих подчревных нервах не превышали шумов установки ни у первой ни у второй (рис. 1, в) кошки. Очевидно, отсутствие обычной для беременных животных интенсивной афферентной импульсации у этих животных связано либо с патологическим процессом, приведшим плоды к смерти, либо с прекращением (или с ослаблением у второго животного) тех исходящих от плодов влияний, которые вызывают ва-

зомоторные реакции матки и являются, по-видимому, основным возбудителем центростремительных импульсов, проходящих по подчревным нервам у беременных животных.

Связь изучаемой импульсации с наличием в матке плодов видна также из опытов, поставленных на животных после выкидышей и после родов. У 4 животных, обследованных в указанных состояниях, импульсы не превышали 15 мкв. Одной из этих кошек в течение 7 дней было введено 3000 МЕ фолликулина; через 14 дней после первой инъекции кошка подверглась исследованию. Были обнаружены следы беременности, прервавшейся в ранние сроки, но уже после имплантации плодов — судя по наличию в матке децидуом. Второй кошке за 2—3 недели до родов ввели в течение 2 дней 3000 МЕ фолликулина, после чего она родила 5 недоношенных котят. Результаты исследования, проведенного через 4 дня после первой инъекции, представлены на рис. 1, г. Интересно отметить, что афферентная импульсация у этого животного была меньше, чем обычно бывает у небеременных кошек через 4 дня после инъекции такой дозы фолликулина. На третьей кошке был поставлен опыт через сутки после своевременных родов (рис. 1, д) и на пятой — через 14 дней после родов.

У 2 животных, взятых в опыт в конце беременности, плоды оказались лишь в одном роге матки. Для выяснения связи изучаемых импульсов с жизнедеятельностью плодов такие случаи представляют особый интерес. В обоих опытах потенциалы афферентных импульсов отводились с правого и левого подчревных нервов. С той стороны, где находились плоды, импульсы были такими же, как и у других беременных кошек; но на стороне «пустого» рога матки зарегистрировать афферентные импульсы не удалось (рис. 2).

Опыты с вмешательствами на матке и плодах подтвердили на большом материале сделанные ранее наблюдения. Спонтанные сокращения матки и разрез ее стенки не отражались заметно на характере афферентной импульсации по подчревным нервам, «рождение» же плодов в сделанный разрез всегда вызывало усиление импульсации (рис. 3, а); холодное раздражение кожи плодов, как правило, ослабляло импульсы (рис. 3, б), тепловое — усиливало. Перевязка пуповин во всех опытах (у 28 животных) ослабляла интенсивность импульсации, иногда после кратковременного ее усиления в первые секунды после вмешательства (рис. 3, в).

Вполне понятно, что эфферентные импульсы, идущие от нервных центров по подчревному нерву к различным органам, гораздо меньше связаны с функциональным состоянием матки, чем афферентные импульсы, которые в условиях нашей методики отражают в первую очередь деятельность рецепторного аппарата матки. Действительно, эфферентная импульсация на исследуемом нерве была достаточно интенсивной как у беременных, так и у небеременных и даже кастрированных животных.

В нашу задачу не входила характеристика эфферентной импульсации; по ней мы изучали лишь реакцию на воздействия, воспринимаемые афферентной системой матки: «рождение» плодов в разрез матки, термическое раздражение кожи плодов и перевязка пуповин. Все перечисленные вмешательства производились поочередно в правом и левом рогах матки и при этом от одного из подчревных нервов отводились эфферентные и афферентные импульсы. Поскольку для регистрации импульсов по данной методике необходима перерезка нерва, то условия опыта были различны в зависимости от того, производится ли вмешательство на роге матки с той же стороны, на которой исследуются импульсы (т. е. на частично денервированном роге) или на противоположной стороне (т. е. на рог.матки

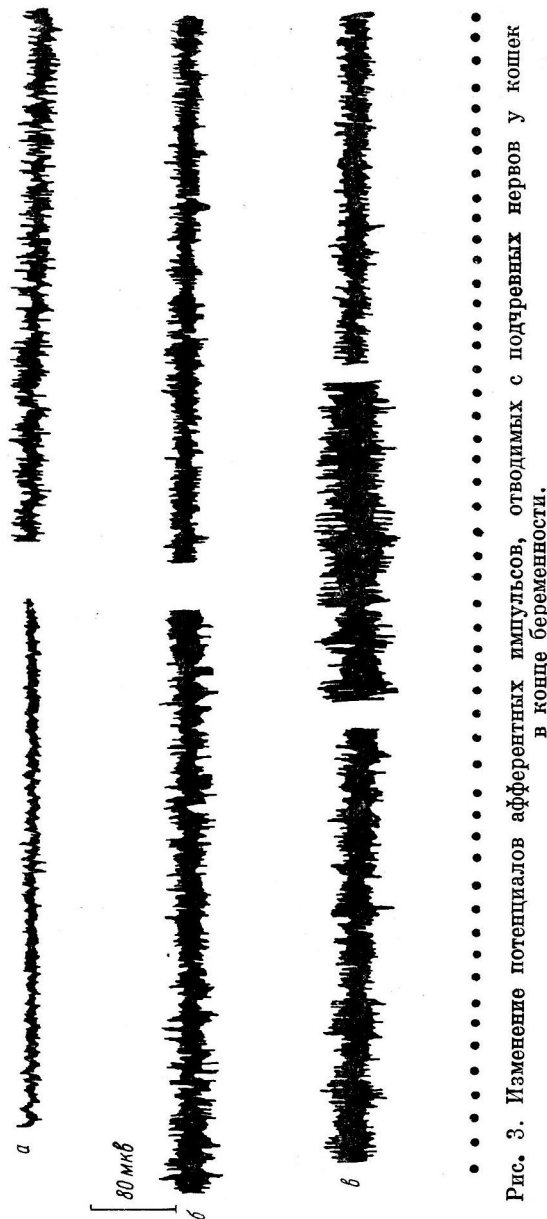


Рис. 3. Изменение потенциалов афферентных импульсов, отводимых с подчревных нервов у кошек в конце беременности.

а — до (слева) и после рождения плодов в разрез матки (справа); б — до (слева) холодного раздражения кожи плодов и через 2 мин. после него (справа); в — до перевязки пуповин (слева), через 1 сек. (средний отрезок) и через 2 мин. после нее (справа).

с сохраненной иннервацией). Оба варианта опытов были поставлены поочередно на каждой из 8 кошек; все указанные воздействия у 6 животных вызвали изменение эфферентной импульсации. Какой-либо зависимости направления и характера этих изменений от условий опыта установить не удалось. Не удалось отметить и зависимости интенсивности рефлекторного изменения эфферентных импульсов от того, как изменялись при этом вмешательства импульсы афферентные. При ослаблении афферент-

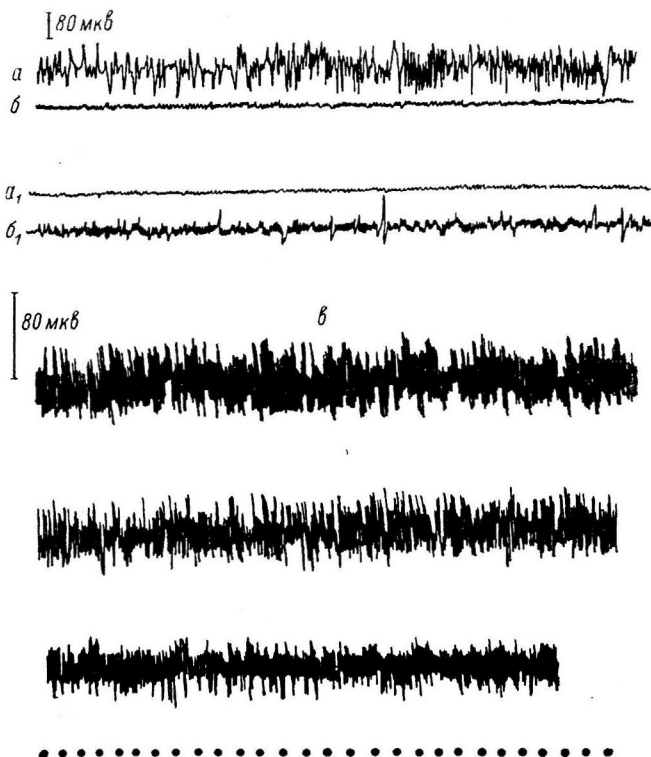


Рис. 4. Изменение потенциалов эфферентных импульсов, отводимых с подчревных нервов у кошек в конце беременности после перевязки пуповин плодов.

а, а₁ — афферентные, *б, б₁* — эфферентные импульсы, отводимые с левого подчревного нерва до (верхние кривые) и через 2 сек. (нижние кривые) после перевязки пуповин плодов в правом роге матки; *в* — сверху вниз: эфферентные импульсы, отводимые с правого подчревного нерва до, через 2 сек. и через 4 мин. после перевязки пуповин в правом роге матки.

ной импульсации можно было иногда отметить усиление эфферентной импульсации (рис. 4, *а, б*), иногда изменения отсутствовали. При одних и тех же вмешательствах отмечались различные сочетания изменений афферентных и эфферентных импульсов. Однако факт связи наблюдаемой реакции с производимым вмешательством не вызывает сомнений (рис. 4, *а, б, в*).

В третьем варианте опытов регистрация эфферентных импульсов производилась на одной стороне, а афферентных — на противоположной; в этом случае перерезаны были оба нерва. Но даже и в этих условиях у 2 кошек из 3 в ответ на вмешательства наблюдались отчетливые рефлекторные изменения эфферентных импульсов. Очевидно, пути афферентных импульсов при изучавшихся вмешательствах отнюдь не ограничиваются подчревными нервами.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные данные показывают, что афферентные импульсы, идущие по подчревным нервам у беременных животных, в значительной степени определяются жизнедеятельностью плодов. Этому не противоречит то обстоятельство, что во время течки и после введения эстрогенов у небеременных кошек также регистрируются интенсивные импульсы. По-видимому, в обоих случаях афферентной системой матки воспринимаются изменения кровообращения и обменных процессов. У небеременных животных эти изменения при указанных состояниях обусловлены преимущественно гормональными влияниями на матку, у беременных же животных, по-видимому, в первую очередь жизнедеятельностью плодов, от которой зависит плацентарное и маточное кровообращение и состав крови, протекающий через сосуды материнской части плаценты и матки.

Известно, что на плацентарном кровообращении и на составе крови в плаценте могут отразиться разнообразные физиологические и тем более патологические изменения состояния плода. Следовательно, «информация» материнского организма о состоянии плода, получаемая с баро- и хеморецепторов матки, может быть довольно широкой. Одним из следствий подобной «информации» является быстрое изменение афферентных импульсов, идущих к матке, и, следовательно, изменение деятельности последней. Легко представить себе, что таким путем могут обеспечиваться важные реакции, входящие в сложный процесс адаптации матери к плоду.

ВЫВОДЫ

1. Интенсивность и характер афферентных импульсов, отводимых с подчревных нервов у беременной кошки, в значительной степени обусловлены жизнедеятельностью плодов.

2. Возбуждение рецепторов матки в связи с жизнедеятельностью плодов происходит вследствие изменений кровообращения в плаценте и затем в матке (возбуждение барорецепторов), а также, вероятно, вследствие изменений состава крови в них (возбуждение хеморецепторов).

3. Возбуждение афферентной системы матки в связи с жизнедеятельностью плодов приводит к изменению афферентных импульсов, отводимых с подчревных нервов, иннервирующих матку. По-видимому, рефлекторные реакции матки в связи с изменением жизнедеятельности плодов имеют существенное значение в сложном процессе адаптации материнского организма к плоду.

ЛИТЕРАТУРА

- А да м о в и ч Н. А., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 3, 490, 1954.
Г а р м а ш е в а Н. Л., Акуш. и гинеколог., в. 2, 3, 1951.
Д е м и ч е в И. П. В сб.: Рефлекторные реакции женского организма, 35. Медгиз, 1952.
З а м я т и н а О. Н., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 3, 193, 1954.
К а л и н и н а Н. А. В сб.: Рефлекторные реакции женского организма, 50. Медгиз, 1952.
К р ы ж а н о в с к а я Е. Ф. В сб.: Рефлекторные реакции во взаимоотношениях материнского организма и плода, 36. Медгиз, 1954.
К р ы ж а н о в с к а я - К а п л у н Е. Ф. и Н. Л. Г а р м а ш е в а. В сб.: Патология физиология внутриутробного развития, 35. Медгиз, 1959.
Ш в а н г Л. И. В сб.: Рефлекторные реакции во взаимоотношениях материнского организма и плода, 42. Медгиз, 1954.
L a n g l e y J. N. a. H. K. A n d e r s o n, Journ. Physiol., 17, 1-2, 177, 1894.

DATA OF ELECTROPHYSIOLOGICAL INVESTIGATION OF
UNCONDITIONED RESPONSES TYPICAL FOR THE PERIOD
OF PREGNANCY

By *N. L. Garmasheva* and *E. F. Kryzhanovskaia-Kaplun*

From the laboratory of normal and pathologic physiology, Institute of Gynaecology and Obstetrics, USSR Academy of medical sciences, Moscow

In acute experiments on pregnant animals afferent and efferent impulses were recorded from the lowest splanchnic nerve. The effects were studied of thermal stimulation of the foetus skin and of dressing the umbilical cord.

The results obtained show that the intensity and character of the afferent and efferent impulsion depend to a considerable extent on the vital activity of the foetus.

Consideration was given to the rôle of the unconditioned responses of the uterus arising in the process of excitation of the uterus receptors, consequently to changes in the condition of foetus in the complex process of adaptation of maternal organism to the foetus.

ДЕЙСТВИЕ АЦЕТИЛХОЛИНА НА МЫШЦЫ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ СОБАКИ ПРИ ПОЛОВИННОЙ ПЕРЕРЕЗКЕ СПИННОГО МОЗГА

В. С. Дерябин, Л. Н. Дерябин и М.-Дж. Кашикай

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

В настоящее время считается общепризнанным, что денервированная скелетная мышца млекопитающих обладает повышенной чувствительностью к физиологически активным веществам и, в частности, к ацетилхолину. Школа Л. А. Орбели рассматривает указанное повышение чувствительности как «возврат» денервированной мышцы к более древним в эволюционном развитии формам реагирования.

Кеннон и Хаймовичи (Cannon a. Haimovici, 1939), Розенблют, Лишпак, Ланари (Rosenbluth, Lissak a. Lanari, 1939), Соланд и Мегледери (Solandt a. Magladery, 1942) впервые показали, что для повышения чувствительности поперечно-полосатых мышц к ацетилхолину не обязательна перерезка двигательного нерва; повышенная чувствительность может быть достигнута и при частичном разобщении соответствующих спинномозговых нервных клеток от вышерасположенных частей ц. н. с. Однако указанные исследования проводились в острых опытах, в условиях декапитации, остаточных явлений наркоза, через несколько недель после половинной перерезки спинного мозга животных, неполностью выключенных нервных влияний на мышцу, которые сами по себе могли вызвать различные ответные реакции мышц на стороне гемисекции спинного мозга.

Задачей настоящего исследования было выяснение чувствительности мышц к ацетилхолину в условиях неповрежденного органа при полном сохранении нервных связей с центрами спинного мозга в хроническом эксперименте.

МЕТОДИКА

Опыты ставились на собаке Розка, весом 12 кг, у которой Л. А. Орбели произвел перерезку правой половины спинного мозга между I и II поясничными позвонками. Опыты ставились через год после операции. Показателем действия ацетилхолина на функцию мышц было изменение амплитуды движений стоп. Ацетилхолин вводился подкожно после начала действия прозерина. Для контроля ставились также опыты с введением физиологического раствора или только прозерина. При исследовании собака укладывалась в люльку с мягкой подкладкой, в которой она была приучена спокойно лежать на спине. Нижняя часть живота и конечности, до стоп, покрывались специально изготовленным составным «футляром» с мягкой обшивкой изнутри, соответствовавшим форме покрываемых частей тела собаки. «Футляр» прикреплялся к люльке и создавал полную неподвижность каудальной части животного, за исключением стоп. Для

нанесения раздражения с обеих сторон «футляра» были сделаны отверстия, дававшие достаточно широкий доступ к области головки малой берцовой кости, где производилось псевдоуниполярное раздражение п. *peronei*. Раздражение нерва производилось через кожу электронным стимулятором с частотой 8.6 в 1 сек. при напряжении тока 25—30 в. Предварительными пробами было установлено, что указанная частота раздражений по сравнению с более высокими частотами обуславливает наибольший размах движений стоп с полным возвратом их в исходное положение. Движения стоп «жесткой» передачей через угловой рычажок с равными плечами записывались на ленте кимографа.

Относительно принятой нами методики исследования необходимо отметить следующее.

По данным Денни-Брауна (Denny-Brown, 1929), Икклса (Eccles, 1931), Крида и др. (1935), следует, что при скорости распространения импульса в 93 м в 1 сек. по двигательному нерву и 31 м — по чувствительному — на участке в 25 см (данные обмера нашей собаки) — афферентный импульс поступит к спинномозговым клеткам через 7.9 мсек., а антидромный двигательный — через 2.7 мсек. Таким образом, афферентный импульс поступит к спинномозговым клеткам через 5.2 мсек. после антидромного импульса, т. е. в пределах времени 10.5 мсек., когда соответственные двигательные клетки находятся в состоянии торможения.

В начале опыта для контроля несколько раз попеременно определялась нервно-мышечная возбудимость на правой и левой конечностях, затем вводился подкожно прозерин в дозах от 0.3 до 0.55 мг, а после появления фибриллярных подергиваний мышц вводился ацетилхолин в дозах 4—5 мг. Ацетилхолин вводился подкожно, а не внутривенно, чтобы располагать большим временем для наблюдения реакций, вызываемых на фоне его действия.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего было поставлено свыше 100 опытов, из которых в 22 случаях производилась кимографическая запись.

Действие прозерина наступало в среднем через 19.5 мин., а действие ацетилхолина — через 5 мин. после их введения. Эффект применявшихся нами воздействий во всех случаях выражался в разной степени уменьшения амплитуды размахов лап. На стороне перерезки спинного мозга это уменьшение было значительно более выражено.

На рис. 1 представлена кимограмма, на которой видно, что при раздражении перонеальных нервов размахи стоп с обеих сторон (без введения прозерина и ацетилхолина) мало различны по своей величине и мало изменяются в течение опыта. Введение только прозерина также не вызвало особых изменений в размерах движений стоп в течение опыта, что иллюстрируется кимограммой, представленной на рис. 2. Введение же ацетилхолина на фоне действия прозерина во всех случаях сопровождалось уменьшением размахов стопы на стороне перерезки. На противоположной стороне движения стопы также уменьшались, но не всегда. В 2 случаях наблюдалось небольшое увеличение размахов, которое на кимограмме равнялось 4 и 7 мм, и в 5 опытах реакция стопы на неповрежденной стороне после введения ацетилхолина осталась без изменения или изменялась (по записи кимографа) на 1—2 мм в сторону увеличения или уменьшения.

На рис. 3 приводится запись движений стоп обеих задних конечностей до и после введения ацетилхолина с прозеринном. Видно, что к концу опыта проявляется тенденция к выравниванию амплитуды сокращений, причем размахи движений правой стопы увеличиваются, а левой несколько уменьшаются.

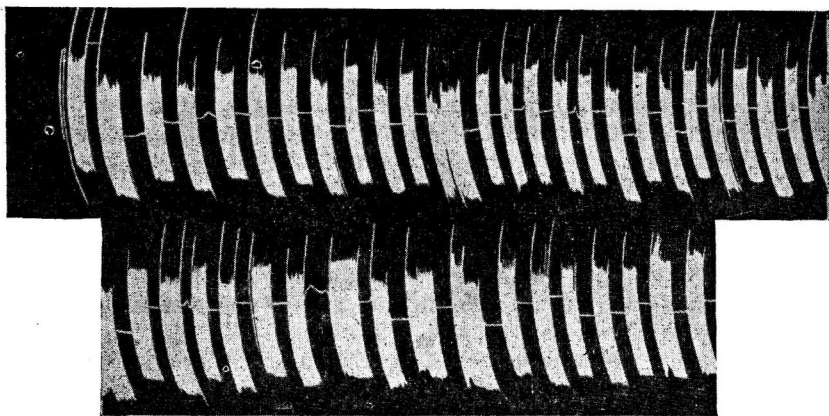


Рис. 1. Движения стоп при поочередном раздражении п. *regonei* на стороне гемисекции и на контрольной стороне без введения ацетилхолина. Масштаб времени — 5 сек. Первая группа сокращений регистрировалась на контрольной стороне. Нижняя часть записи — продолжение верхней.



Рис. 2. Движения стоп при раздражении п. *regonei* на стороне гемисекции и на контрольной стороне после введения прозерина (обозначено *стрелкой*).
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

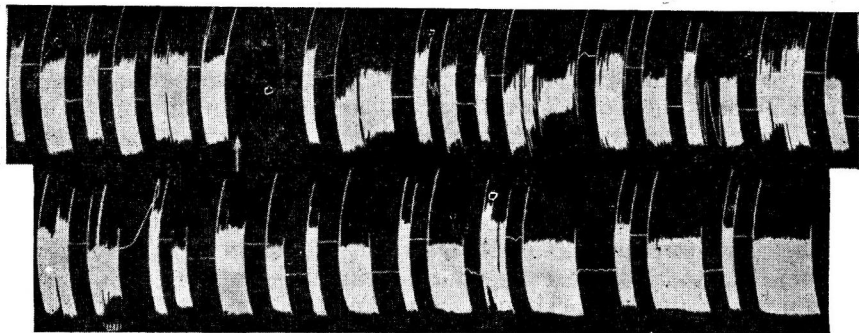


Рис. 3. Движения стоп при раздражении п. *regonei* на стороне гемисекции и на контрольной стороне после введения прозерина и ацетилхолина (обозначено *стрелкой*).
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Как было сказано, на стороне операции введение ацетилхолина во всех опытах вызывало уменьшение амплитуды движений стопы, но степень уменьшения колебалась. Реакция на введение ацетилхолина в целом протекала с некоторыми вариациями.

Мы определяли средние величины движений стоп задних конечностей до и после введения ацетилхолина и процент уменьшения амплитуды движений при его действии (по всем опытам). До введения ацетилхолина размах движений стоп на неповрежденной стороне относились к амплитуде движений на стороне перерезки в среднем как 48 : 47.6, а после введения ацетилхолина с прозеринном как 40.6 : 26.3. Под влиянием ацетилхолина размер движений на неповрежденной стороне уменьшился на 16%, а на стороне перерезки на 39.9%. Действие ацетилхолина на стороне перерезки оказалось, следовательно, в два с половиной раза сильнее, чем на противоположной стороне.

Таким образом, периферическое действие ацетилхолина на моторный аппарат задних конечностей собаки с половинной перерезкой выступило совершенно отчетливо.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ацетилхолин, введенный внутривенно, не оказывает видимого действия на двигательный аппарат нормальной собаки, в чем мы удостоверились в контрольных опытах.

Двигательный аппарат задних конечностей собаки с половинной перерезкой спинного мозга, потеряв в значительной степени связь с корой головного мозга, становится доступен влиянию попадающего в кровь ацетилхолина. Наши опыты с исследованием влияния ацетилхолина на эффект непрямого раздражения мышц задних конечностей такой собаки показали, что на периферический моторный аппарат на стороне перерезки ацетилхолин оказал в среднем в два с половиной раза более сильное влияние, чем на противоположной стороне. При этом уменьшился размах движений стоп не только на стороне перерезки, но и на неповрежденной стороне (на 16%).

Факт влияния ацетилхолина на мышцы задних конечностей не только на стороне перерезки, но и на противоположной стороне находит объяснение в анатомических условиях иннервации задних конечностей. Как известно, перекрест двигательных волокон в спинном мозгу совершается таким образом, что вверху спинного мозга перекрещивается значительно большая часть волокон пирамидного пути; меньшая же часть волокон, идущих к задним конечностям, совершает перекрест в нижних сегментах спинного мозга. При таком ходе двигательных путей на стороне гемисекции прерывается связь с головным мозгом у большей части нервных клеток, иннервирующих мышцы гомолатеральной конечности, а меньшая часть клеток сохраняет связь с головным мозгом. На противоположной стороне, наоборот, главная часть двигательного пути, идущего к мышцам конечности этой стороны, остается неповрежденной, а теряет связь с корой головного мозга меньшая часть двигательных клеток.

Таким образом, в наших опытах действие ацетилхолина, выразившееся в уменьшении амплитуды движений стоп, проявилось на стороне гемисекции и на контрольной стороне обратно пропорционально количеству двигательных клеток, потерявших связь с головным мозгом.

Так как наблюдавшиеся нами эффекты мышечных сокращений вызывались раздражением двигательных нервных волокон, то влияние ацетилхолина проявлялось в его периферическом действии. Этим мы не исключаем возможности и центрального действия ацетилхолина, однако этот вопрос не затрагивается настоящим исследованием.

ВЫВОДЫ

1. Разобщение центров спинного мозга с вышележащими отделами ц. н. с. в условиях хронических опытов вызывает повышенную реактивность мышц к ацетилхолину.

2. На стороне гемисекции спинного мозга, произведенной на уровне первых поясничных позвонков, ацетилхолин оказывает периферическое влияние на моторный аппарат задних конечностей, сопровождающееся уменьшением амплитуды движений стоп, вызванных электрическим раздражением.

3. На стороне гемисекции периферическое действие ацетилхолина на мышцы задней конечности в два в половиной раза больше по сравнению с контрольной стороной.

ЛИТЕРАТУРА

- Кеннон В. и А. Розенблют. Повышение чувствительности денервированных структур. Пер. с англ. М., 1951.
- Крид Р., Д. Денни-Броун, И. Икклс, Е. Лидделл и Ч. Шеррингтон. Рефлекторная деятельность спинного мозга, 24. М.—Л., 1935.
- Басг Z. M. a. G. L. Brown, Journ. Physiol., 89, 1, 1937.
- Саннон W. B. a. H. Haimovici, Am. Journ. Physiol., 126, 731, 1939.
- Денпу-Броун D., Proc. Royal. Soc., 104, 252, 1929.
- Екклес J. C., Proc. Royal. Soc., 107, 557, 1931.
- Розенблюет А., K. Lissak a. A. Lanari, Am. Journ. Physiol., 128, 31, 1939.
- Соландт D. Y. a. J. W. Magladery, Journ. Neurophysiol., 5, 273, 1942.

Поступило 22 VII 1959

THE ACTION OF ACETYLCHOLINE ON THE DOG'S HIND LIMB MUSCLES UNDER CONDITION OF HEMISECTION OF THE SPINAL CORD

By V. S. Deriabin, L. N. Deriabin and M.-J. Kashkay

From the Sechenov Institute of Evolutionary Physiology, Leningrad

ОБ УЧАСТИИ ЗАДНЕКОРЕШКОВОЙ ИННЕРВАЦИИ В РЕГУЛЯЦИИ СЕКРЕТОРНОЙ ФУНКЦИИ ЖЕЛУДКА

Е. И. Кузнецов и Р. Г. Сингатулин

Кафедра физиологии Медицинского института, Ярославль

Классическими исследованиями И. П. Павлова и его сотрудников установлено значение блуждающих и симпатических нервов в регуляции секреторной функции желудка. Морфологическими работами доказано, что в иннервации желудка, помимо парасимпатических и симпатических нервов, участвуют также и волокна задних корешков спинного мозга (Лаврентьев, 1948).

Вопрос о физиологической роли заднекорешковой иннервации в регуляции деятельности внутренних органов, в том числе и желудка, мало освещен в литературе. Морфологи рассматривают задние корешки как источник чувствительной иннервации внутренних органов. Относящиеся сюда физиологические работы, касаются главным образом эфферентных влияний заднекорешковой иннервации на моторную функцию внутренних органов. Так, Штейнах (Steinach, 1895) показал, что раздражение периферических отрезков задних корешков у холоднокровных животных вызывает сокращение желудка и мочевого пузыря.

Кен-Кюре (1935) высказал предположение, что в составе задних корешков проходят спинальные парасимпатические нервные волокна, обеспечивающие центробежную иннервацию ряда внутренних органов. В опытах на ваготомированных собаках Кен-Кюре обнаружил торможение перистальтики желудка при раздражении чревных нервов. После смазывания солнечного сплетения никотином раздражение этих нервов приводило к усилению моторики желудка. Этот эффект Кен-Кюре приписывал заднекорешковым волокнам, проходящим к желудку вместе с симпатическими нервами.

Р. В. Уткина (1956) наблюдала моторный эффект на желудке в опытах на собаках при непосредственном раздражении задних спинномозговых корешков D_6 — D_{10} сегментов. Аналогичные данные приводят Сэмба и Хираока (Semba a. Hiraoka, 1957).

Влияние заднекорешковой иннервации на секреторную функцию желудка изучалось лишь в единичных работах.

Д. К. Сулов (1938) в острых опытах на ваготомированных собаках наблюдал, что раздражение чревных нервов после смазывания солнечного сплетения никотином вызывает отделение желудочного сока. На основании полученных данных, автор пришел к выводу о наличии в составе чревных нервов заднекорешковых волокон, которые идут к желудку, не прерываясь в солнечном сплетении. Р. В. Уткина (1954) в хронических опытах на собаках с изолированным желудочком по И. П. Павлову показала, что выключение заднекорешковой иннервации приводит к фазным изменениям желудочной секреции. После двустороннего удаления спинальных ганглиев на уровне D_6 — D_{10} секреция желудочного сока на хлеб в первые дни после операции резко увеличивалась, позднее же отмечалось снижение секреции.

Задача настоящего исследования сводилась к изучению роли заднекорешковой иннервации в регуляции секреторной функции желудка в условиях хронического эксперимента. В связи с отсутствием детальных исследований этого вопроса изучалась желудочная секреция на различные пищевые и химические вещества до и после выключения заднекорешковой иннервации.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на 4 взрослых собаках с изолированным желудочком по И. П. Павлову (у 2 собак желудочек был выкроен из большой кривизны и у 2 собак — из малой кривизны желудка). В качестве пищевых раздражителей применялись: хлеб — 200 г, мясо — 200 г и молоко — 600 г. В качестве химических стимуляторов желудочной секреции использовались адреналин, карбохолин и гистамин.

Опыты проводились в одно и то же время, натошак, в одной и той же обстановке на животных, находившихся на смешанном пищевом режиме. Желудочная секреция у собак исследовалась в течение 6—8 часов после еды. Количество сока учитывалось в первый час за каждые 15 мин. и в последующем — за каждый час. Качественный анализ сока производился в часовых порциях. Определялись содержание свободной соляной кислоты и общая кислотность желудочного сока титрационным способом, переваривающая сила по способу Метта, сухой остаток — весовым способом. Во всех опытах учитывался латентный период сокоотделения.

После установления исходного фона секреции на пищевые и химические раздражители производилось двустороннее удаление спинномозговых ганглиев в области D_6 — D_{10} сегментов спинного мозга. В дальнейшем вновь изучалась секреция желудочного сока на пищевые и химические раздражители. Из числа подопытных собак одна погибла через 5 дней после операции удаления спинальных ганглиев. На 3 собаках исследования после экстирпации спинномозговых ганглиев проводились в течение 3—4 месяцев. Всего на 4 собаках было поставлено 286 опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе контрольного периода исследований было обнаружено, что кривые желудочной секреции на пищевые раздражители у подопытных животных были типичными и в основном соответствовали классическим кривым желудочного сокоотделения, полученным в лабораториях И. П. Павлова в опытах на собаках с изолированным желудочком большой кривизны

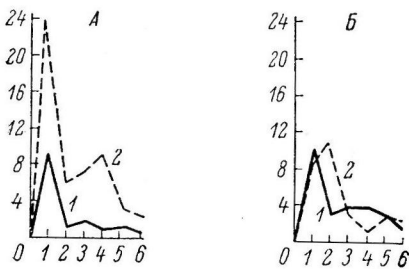


Рис. 1. Изменения секреции на хлеб из изолированных желудочков на большой и малой кривизне после оперативного выключения заднекорешковой иннервации желудка.

А — у собаки Тобик с изолированным желудочком на большой кривизне; Б — у собаки Джесси с изолированным желудочком на малой кривизне.

По оси ординат — количество сока (в мл); по оси абсцисс — часы опыта. 1 — секреция до операции; 2 — через полмесяца после операции экстирпации спинальных ганглиев.

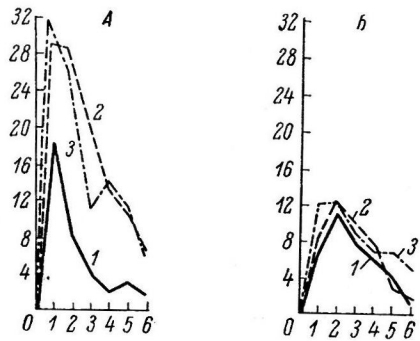


Рис. 2. Изменения секреции на мясо из изолированных желудочков на большой и малой кривизне после оперативного выключения заднекорешковой иннервации желудка

А — у собаки Тобик с изолированным желудочком на большой кривизне; Б — у собаки Джесси с изолированным желудочком на малой кривизне.

1 — секреция до операции; 2 — через 1 месяц, и 3 — через 2,5 месяца после операции удаления спинальных ганглиев на уровне D_6 — D_{10} сегментов спинного мозга. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

желудка. Результаты контрольных исследований секреции желудочного сока на собаках с изолированным желудочком, выкроенном из малой кривизны желудка, в основном согласуются с данными Г. М. Давыдова (1936, 1950), А. В. Соловьева (1950) и других авторов, производивших сравнительное изучение секреции малой и большой кривизны желудка.

Однако в наших опытах отмечался более продолжительный секреторный период на малой кривизне желудка по сравнению с данными этих авторов.

После удаления спинальных ганглиев в средних грудных сегментах у всех подопытных собак отмечались длительные изменения секреторной деятельности желудка. Однако характер этих изменений на большой и малой кривизне имел существенные различия.

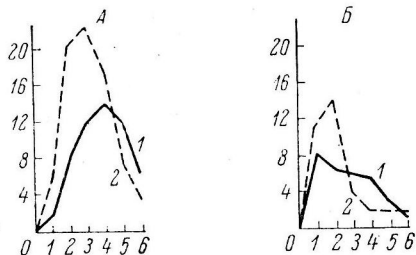


Рис. 3. Изменения секреции на молоке из изолированных желудочков на большой и малой кривизне после экстирпации спинальных ганглиев D_6-D_{10} сегментов спинного мозга.

А — у собаки Тобик с изолированным желудочком на большой кривизне; Б — у собаки Джесси с изолированным желудочком на малой кривизне. 1 — секреция до операции; 2 — через 1 месяц после операции.

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

После операции существенно изменился и характер желудочной секреции по сравнению с секрецией в дооперационный период. Отмечалось значительное удлинение секреторного периода — секреция к концу 6-го часа удерживалась на довольно высоком уровне. В связи с этим кривые желудочной секреции после операции приобрели более развернутый вид.

Выключение заднекорешковой иннервации привело и к качественным изменениям отделяющегося желудочного сока. После операции наблюдалось резкое повышение кислотности желудочного сока, снижение переваривающей силы и уменьшение сухого остатка желудочного сока (табл. 1).

У собаки с павловским желудочком на малой кривизне удаление спинномозговых ганглиев на уровне D_6-D_{10} сегментов сопровождалось менее

Таблица 1

Отделение сока на мясо изолированным желудочком большой кривизны у собаки Тобик до и после удаления спинномозговых ганглиев

Часы	До операции — опыт от 9 III 1957				После операции — опыт от 7 V 1957			
	количество сока (в мл)	кислотность свободная/общая (в %)	переваривающая сила (в ферментных единицах)	сухой остаток (в мг%)	количество сока (в мл)	кислотность свободная/общая (в %)	переваривающая сила (в ферментных единицах)	сухой остаток (в мг%)
1-й	18.6	0.51/0.54	670	0.5	29.3	0.62/0.67	263	0.1
2-й	7.9	0.54/0.60	284	5.0	28.6	0.71/0.78	257	0.1
3-й	4.0	0.32/0.38	144	5.0	20.2	0.70/0.73	80	0.2
4-й	2.3	0.13/0.25	58	69	13.0	0.54/0.58	52	0.1
5-й	2.6	0.07/0.18	55	61	10.5	0.56/0.62	42	0.4
6-й	2.2	0/0.10	55	81	6.4	0.54/0.62	25	1.5

выраженными изменениями секреции. Желудочная секреция на малой кривизне в послеоперационный период характеризовалась неустойчивостью с выраженными волнообразными колебаниями. Более отчетливо увеличение секреции на малой кривизне после операции выявилось при применении в качестве пищевого раздражителя молока (рис. 1—3). Качественные изменения желудочного сока в основном были аналогичны послеоперационным изменениям качества сока большой кривизны желудка (табл. 2).

В ходе исследования проводилось изучение действия химических возбудителей желудочной секреции с целью более тонкого анализа изменений секреторной функции желудка после выключения заднекорешковой иннервации.

Подкожное введение 0.5 мг адреналина за 1 час до дачи пищи вызывало торможение секреции на большой кривизне у животных с интактной иннервацией желудка. На следующий день после введения адреналина отмечалось увеличение желудочной секреции на тот же пищевой раздражитель. Полученные нами данные согласуются с результатами исследований С. А. Щербакова (1923), С. М. Дионесова (1936), А. В. Соловьева (1950), Р. И. Сафарова (1954) и других авторов о двухфазном действии адреналина на желудочную секрецию, вызванную пищевыми раздражителями. После удаления спинномозговых ганглиев тормозящее влияние адреналина на секрецию желудочного сока в день введения было менее выражено, а стимулирующее влияние проявлялось более отчетливо, чем до операции, что свидетельствовало о повышении чувствительности нервно-железистого аппарата желудка к гуморальным раздражителям (рис. 4).

Опыты с подкожным введением карбохолина (0.5 мг) выявили стимулирующее его влияние на желудочную секрецию, вызванную пищевыми раздражителями у собак с изолированным желудочком на большой кри-

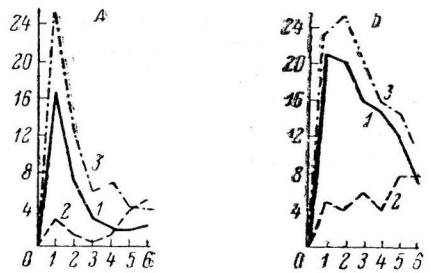


Рис. 4. Влияние адреналина на секрецию большой кривизны на мясо у собаки Тобик до (А) и после оперативного выключения заднекорешковой иннервации желудка (Б).

1 — секреция на мясо в день, предшествующий введению адреналина; 2 — секреция на мясо в день введения адреналина; 3 — секреция на мясо на следующий день после подкожного введения адреналина.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Таблица 2

Отделение сока на мясо изолированным желудочком малой кривизны у собаки Джесси до и после удаления спинномозговых ганглиев

Часы	До операции — опыт от 3 II 1958				После операции — опыт от 29 III 1958			
	количество сока (в мл)	кислотность свободная/общая (в %)	переваривающая сила (в ферментных единицах)	сухой остаток (в мг%)	количество сока (в мл)	кислотность свободная/общая (в %)	переваривающая сила (в ферментных единицах)	сухой остаток (в мг%)
1-й	6.9	0.10/0.32	100	3.9	7.8	0.36/0.45	31	1.5
2-й	10.8	0.12/0.31	173	1.8	12.4	0.47/0.56	50	1.2
3-й	8.4	0.18/0.25	134	2.9	10.5	0.49/0.56	168	1.6
4-й	6.0	0.21/0.27	100	4.7	6.7	0.54/0.65	107	2.4
5-й	2.4	0.14/0.20	38	25	2.6	0.29/0.36	40	4.4
6-й	1.1	0.12/0.21	18	73	1.3	0.10/0.32	16	16

визне, особенно во вторую фазу сокоотделения. После оперативного выключения заднекорешковой иннервации отмечалось более выраженное стимулирующее влияние карбохолина на желудочную секрецию, причем это сказывалось на всем протяжении секреторного периода. Эти данные также указывали на повышение чувствительности секреторных элементов желудка к действию гуморальных раздражителей (рис. 5).

Изучение действия химических агентов на секрецию малой кривизны обнаружило некоторые различия по сравнению с действием этих же веществ на секрецию большой кривизны желудка. Подкожное введение адреналина собакам с изолированным желудочком на малой кривизне не сопровождалось торможением секреции, вызванной пищевыми раздражителями, что полностью соответствует данным А. В. Соловьева. Стимулирующее влияние адреналина на желудочную секрецию на следующий день также было выражено менее отчетливо, чем на большой кривизне. Стимулирующее влияние карбохолина на секрецию малой кривизны было выражено не резко. Существенных изменений в действии адреналина и карбохолина на желудочную секрецию малой кривизны после экстирпации спинальных ганглиев не отмечалось.

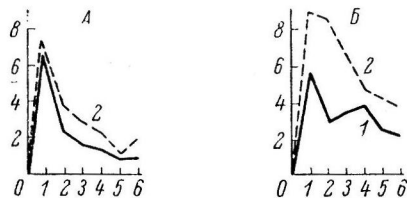


Рис. 5. Влияние карбохолина на секрецию большой кривизны на мясо у собаки Тарзан до (А) и после оперативного выключения заднекорешковой иннервации желудка (В).

1 — секреция на мясо в день, предшествующий введению карбохолина; 2 — секреция на мясо в день введения карбохолина.

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

Результаты проведенных исследований указывают на некоторые различия в характере и выраженности изменений секреции на большой и малой кривизне желудка после нарушения заднекорешковой иннервации. Есть основания предполагать, что эти различия являются следствием особенностей иннервации различных секреторных полей желудка. Морфологические исследования показывают, что заднекорешковые нервные волокна идут к внутренним органам в составе симпатических нервов (Лаврентьев, 1948; Голуб, 1953; Гусев, 1957, и др.). Если учесть данные А. В. Соловьева о преимущественном отношении симпатических (чревных) нервов к большой кривизне желудка, то естественно предположить, что и заднекорешковая иннервация богаче представлена на большой кривизне. Эти данные, а также указания на широкое представительство вагусной иннервации на малой кривизне объясняют различия в характере и выраженности изменений секреторной деятельности большой и малой кривизны желудка после оперативного выключения заднекорешковой иннервации.

Материалы исследования указывают на участие заднекорешковой иннервации в регуляции секреторной функции желудка. Характер изменений желудочной секреции, повышение чувствительности нервно-железистого аппарата желудка к действию гуморальных раздражителей после удаления спинальных ганглиев в средних грудных сегментах свидетельствуют о трофическом влиянии заднекорешковых волокон на нервно-секреторный аппарат желудка. А. А. Никитин (1946) наблюдал после травмы спинальных ганглиев у собак и кошек резкие дистрофические нарушения в пищеварительном тракте. Морфологические исследования Т. Г. Григорье-

вой (1951) также свидетельствуют о трофических расстройствах в органах, лишенных заднекорешковой иннервации. На трофическое значение заднекорешковой иннервации внутренних органов указывают многочисленные работы А. В. Лебединского и его сотрудников (1945), исследования М. Г. Заикиной (1950) и других авторов.

Исходя из того, что раздражение периферических отрезков задних корешков вызывает двигательные эффекты на желудке, можно рассматривать нарушения секреторной деятельности желудка после удаления спинальных ганглиев как следствие выключения центральных влияний.

Вместе с тем есть основания предполагать, что изменения секреторной деятельности желудка после экстирпации спинномозговых ганглиев, отмеченные в наших опытах, зависят и от нарушения рефлекторной регуляции желудка, поскольку задние корешки являются источником чувствительности иннервации внутренних органов, в том числе и желудка.

ВЫВОДЫ

1. Удаление спинальных ганглиев на уровне D_8 — D_{10} сегментов спинного мозга приводит к значительному увеличению секреции на большой кривизне желудка. Одновременно изменяется и характер секреции, что выражается в удлинении секреторной деятельности желудка при применении пищевых раздражителей, особенно мяса и хлеба.

2. Секреция желудочного сока на малой кривизне желудка после выключения заднекорешковой иннервации изменяется в меньшей степени, что, вероятно, обусловлено особенностями иннервации различных секреторных полей желудка.

3. Заднекорешковая денервация желудка сопровождается заметным повышением чувствительности нервно-железистого аппарата к действию гуморальных раздражителей.

4. Результаты исследования свидетельствуют о трофическом влиянии заднекорешковых волокон на нервно-секреторный аппарат желудка.

ЛИТЕРАТУРА

- Голуб Д. М., *Вопр. морфолог. периф. нерв. сист.*, в. 2, 5, 1953.
 Григорьева Т. Г., *ДАН СССР*, 78, 2, 387, 1951.
 Гусев А. С., *Бюлл. экпер. биол. и мед.*, 1, 108, 1957.
 Давыдов Г. М. Сравнительная оценка секреторной функции малой и большой кривизны желудка. Дисс. Л., 1936; Секреторные поля желудка и их взаимосвязи. Арх., 1950.
 Дионесов С. М., *Физиолог. журн. СССР*, 20, 4, 636, 1936.
 Заикина М. Г. О трофической функции задних спинномозговых корешков. Дисс. Л., 1950.
 Кен-Кюре, *Сов. невропатолог., психиатр. и психогиг.*, 4, 1, 146, 1935.
 Лаврентьев Б. И. В сб.: *Морфолог. чувств. иннерв. внутр. орг.*, 5, 1948.
 Лебединский А. В. и А. Г. Саввин. О механизме возникновения нейрогенных дистрофий. Л., 1945.
 Никитин А. А., *Тез. XI совещ. по физиолог. пробл.*, 48, 1946.
 Сафаров Р. И., *ДАН Азербайджанск. ССР*, 10, 11, 807, 1954.
 Склов Д. К., *Физиолог. журн. СССР*, 25, 773, 1938.
 Соловьев А. В., *Физиолог. журн. СССР*, 26, 4, 463, 1950.
 Уткина Р. В., *Сб. тр. Архангельск. мед. инст.*, в. 12, 20, 1954; *Физиолог. журн. СССР*, 42, 12, 1058, 1956.
 Щербаков С. А., *Казанск. мед. журн.*, в. 6, 5, 1923.
 Semba T. a. T. Hirakoka, *Japan. Journ. Physiol.*, 7, 1, 64, 1957.
 Steinach E., *Pflüg. Arch.*, 60, 593, 1895.

THE INFLUENCE OF DORSAL SPINAL ROOT
INNERVATION ON THE REGULATION OF THE STOMACH
SECRETORY FUNCTION

By *E. I. Kuznetsov* and *R. G. Singatulin*

From the Chair of physiology, Medical Institute, Iaroslavl

In chronic experiments on dogs with isolated Pavlov pouch gastric secretion on various food and chemical agents was studied on the greater and the lesser curvatures of the stomach, before and after operative elimination of dorsal spinal root innervation. After the removal of spinal ganglia at D_6-D_{10} level a considerable increase of secretion has been observed on the greater curvature. Gastric secretion on the lesser curvature after the elimination of dorsal spinal root innervation varied less. Dorsal spinal root denervation has been followed by an increase in sensibility of the stomach neuroglandular apparatus to the action of humoral stimuli. The results of these experiments point to the existence of trophic influence of the dorsal spinal root fibres on the neuro-secretory apparatus of the stomach.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ВСАСЫВАНИЯ ВОДЫ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ У СОБАК ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СТЕПЕНЯХ ПЕРЕГРЕВАНИЯ

М. П. Шек

Ленинград

Одним из существенных звеньев в водном обмене организма с окружающей средой является процесс всасывания воды в пищеварительном тракте. Известно, что всасывание воды начинается уже в желудке и полностью заканчивается в толстом кишечнике. Очевидно, что процесс всасывания воды во всем пищеварительном тракте зависит от воздействия на организм тех или иных факторов внешней среды. С этой точки зрения процесс всасывания воды в тонком кишечнике изучался при кислородном голодании организма (Ван Лир, 1947; Фу Фон-хао, 1958). при мышечной работе (Шек, 1960). Было установлено, что при небольших степенях гипоксемии интенсивность всасывания воды снижается, а при значительных — увеличивается. Мышечная работа средней интенсивности (бег собак на тротуаре в течение 60—90 мин. со скоростью 9—9.5 км в час) существенного влияния на процесс всасывания воды в тонком кишечнике не оказывает.

Влияние перегрева на процесс всасывания изучено лишь в отношении таких веществ, как метионин, глюкоза, двузамещенный фосфат натрия и феноловых красок (Kato, 1941; Бельченко, 1958). Было выяснено, что всасывание этих веществ при действии на организм высокой температуры уменьшается.

Задача настоящей работы состояла в изучении процесса всасывания воды в тонком кишечнике собак тотчас после воздействия высокой внешней температуры, когда в организме под действием перегрева развивается водный дефицит.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты ставились на 3 собаках-самках весом 16—18 кг спустя 18—20 часов после еды. Собаки имели изолированный по Тири-Велла отрезок передней части тонкого кишечника длиной 30—35 см. Для изучения всасывания воды при перегревании животных использовалась методика, ранее примененная нами для исследования этого процесса при мышечной работе. Данная методика (Фролов, 1958) обеспечивает полную герметичность и отсутствие вытекания исследуемой жидкости из кишечной петли. Всасывание воды исследовалось в течение 20 мин. до и тотчас после перегрева. При каждом исследовании всасывания в систему (две воронки, соединенные резиновыми трубками с кишечной петлей) вводилось 200 мл дистиллированной воды, подогретой до 38°. Отдельно измерялась емкость кишечной петли по остатку невсосавшейся в ней воды, так как количественно этот остаток воды при исследовании всасывания до и после перегрева был различен.

Для перегрева собаки помещались в тепловую камеру, в которой поддерживалась температура, равная 45° при относительной влажности в 20%. Время пребывания собак в камере определялось степенью повышения ректальной температуры. Ректаль-

ная температура измерялась термометром в течение всего опыта. Для определения водных потерь все животные взвешивались перед опытом и после него. Кроме того, у двух собак определялось содержание гемоглобина и эритроцитов в крови до и после перегревания.

Всего на 3 собаках поставлено 106 опытов, из них 47 для определения динамики всасывания воды в обычных условиях.

Результаты опытов до и после перегревания представлены в табл. 1. Как видно из представленных в табл. 1 данных, интенсивность всасывания воды как до перегревания, так и после него имеет значительные колебания в различные опытные дни. Эти колебания увеличиваются при исследовании всасывания после перегревания. Средние величины интенсивности всасывания после перегревания при сравнении их с величинами всасывания в обычных условиях показывают, что имеется общая тенденция к угнетению процесса всасывания при воздействии на животный организм высокой внешней температуры. Однако направление и степень изменения интенсивности всасывания были различными. В некоторых опытах всасывание воды оставалось без изменения или несколько увеличивалось, в других же значительно угнеталось.

Таблица 1

Средняя величина интенсивности всасывания дистиллированной воды в обычных условиях и после перегревания

Кличка собаки	Количество опытов	Средняя величина интенсивности всасывания и пределы ее колебания (в мл за 20 мин.)	
		до перегревания	после перегревания
Динка	31	53 (43—64)	48 (35—63)
Ромка	18	48 (36—65)	39 (15—55)
Пальма	10	38 (29—55)	30 (20—40)

С целью выяснения причин таких изменений интенсивности всасывания мы произвели анализ результатов всех опытов в зависимости от степени повышения ректальной температуры животных. Эта зависимость прослеживается в табл. 2.

Таблица 2

Изменение интенсивности всасывания в зависимости от степени повышения ректальной температуры (средние данные в мл за 20 мин.)

Кличка собаки	Степень повышения ректальной температуры (в °С)								
	до 2°			от 2 до 3°			от 3° и больше		
	количество опытов	всасывание		количество опытов	всасывание		количество опытов	всасывание	
		до перегревания	после перегревания		до перегревания	после перегревания		до перегревания	после перегревания
Динка	13	51	47	13	52	47	5	55	45
Ромка	4	44	44	7	47	42	7	53	33
Пальма	4	36	31	6	40	30	—	—	—

Приведенные в табл. 2 данные показывают, что интенсивность всасывания в тонком кишечнике собак определяется степенью перегревания. При повышении ректальной температуры собак в пределах до 2° наблюдались случаи как увеличения, так и уменьшения интенсивности всасывания. При повышении ректальной температуры от 2 до 3° в преобладающем числе случаев всасывание уменьшалось, что особенно было выражено у собаки Пальма. Наконец, при повышении температуры на 3° и больше (опыты на 2-х собаках) интенсивность всасывания значительно понижалась во всех без исключения опытах.

Известно, что по мере развития перегревания животных в крови изменяются содержание гемоглобина и количество эритроцитов; после первоначального разжижения наступает все нарастающее сгущение крови (Георгиевская, Дервиз и др., 1934; Тилис, 1950; Мишкините, 1956). В связи с этим представляло интерес выяснить зависимость между изменениями в составе крови и интенсивностью всасывания воды в тонком кишечнике собак при перегревании. В табл. 3 приводятся результаты опытов на собаке Динке, в которых определялись содержание гемоглобина и количество эритроцитов в крови.

Таблица 3

Влияние перегревания на интенсивность всасывания и состав крови

Повышение ректальной температуры в среднем на 1.5°				Повышение ректальной температуры в среднем на 2.2°			
всасывание (в мл за 20 мин.)		сдвиги в содержании гемоглобина (в %)	сдвиги в количестве эритроцитов (в тыс.)	всасывание (в мл за 20 мин.)		сдвиги в содержании гемоглобина (в %)	сдвиги в количестве эритроцитов (в тыс.)
до перегревания	после перегревания			до перегревания	после перегревания		
37	40	—4	—500	48	46	7	1050
41	50	—5	—550	50	47	6	19
45	49	5	270	56	30	11	1920
46	50	5	—10	45	40	10	710
45	53	3	240	52	47	5	470
64	66	6	120	30	25	9	600
54	57	2	140	60	42	7	960
47	47	4	220	48	39	4	490
Среднее 47	51	2	—60	48	37	6.2	777

Результаты этих опытов показывают, что при небольшом перегревании интенсивность всасывания воды незначительно увеличивается или остается без изменения, а сдвиги в содержании гемоглобина и эритроцитов в крови в большинстве опытов находятся в пределах ошибки метода. При более сильном перегревании интенсивность всасывания во всех опытах в большей или меньшей степени угнетается, а содержание гемоглобина и количество эритроцитов заметно увеличиваются. Такие же результаты были получены в опытах на собаке Пальме.

Измерение остатка воды, которая выливалась из кишечной петли после опыта по исследованию интенсивности всасывания, дало нам возможность получить сравнимые данные о тоне тонкого кишечника и объеме кишечной петли до и после перегревания.

Для характеристики этого наблюдения в табл. 4 представлены результаты всех опытов на собаке Ромке. Как видно из данных табл. 4, после перегревания в абсолютном большинстве опытов емкость кишечной петли

Таблица 4

Изменения интенсивности всасывания и емкости кишечной петли при перегревании (опыты на собаке Ромке)

Сдвиги в ректальной температуре (в °С)	Интенсивность всасывания (в мл за 20 мин.)		Емкость кишечной петли (в мл воды)	
	до перегревания	после перегревания	до перегревания	после перегревания
2.2	50	50	70	95
2.0	44	40	65	75
2.15	43	44	67	85
2.2	45	40	80	110
2.2	45	40	85	100
1.7	50	55	105	105
0.9	41	40	87	78
2.0	43	43	107	78
2.75	54	40	60	94
3.75	65	30	100	123
3.2	61	45	98	114
3.95	54	30	106	111
2.6	55	53	50	102
3.1	48	43	109	92
3.9	59	15	55	72
3.05	43	44	57	87
3.3	43	25	82	125
3.4	48	37	90	100

увеличивалась. При меньших степенях перегревания она оставалась без изменения или уменьшалась. Только в одном опыте, несмотря на значительное перегревание, емкость кишечной петли уменьшилась. Сопоставляя изменения интенсивности всасывания с изменениями емкости кишечной петли, можно отметить, что почти во всех случаях значительного перегревания они идут в противоположных направлениях. Интенсивность всасывания уменьшается, несмотря на увеличение емкости кишечной петли. Следует отметить, что такие же результаты получены при перегревании остальных собак.

Анализ весовых потерь показал, что за время перегревания развивался водный дефицит, равный 2—3.5% исходного веса собак.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные в наших опытах данные о значительном колебании интенсивности всасывания воды в тонком кишечнике собак от одного опытного дня к другому, по-видимому, обусловлены функциональным состоянием животных в каждый данный опытный день. Аналогичные результаты получены в ряде работ (Риккль и Ковалева, 1940; Риккль, 1943; Рыбникова, 1955; Пашковский, 1958, и др.), в которых при изучении всасывания в тонком кишечнике других веществ показано, что динамика их всасывания зависит от функционального состояния высших отделов ц. н. с.

Известно, что при действии высокой внешней температуры на организм для поддержания его теплового баланса расходуется определенное количество воды. В организме при этом развивается водный дефицит. Наши данные о весовых потерях и наличии сгущения крови, которое определялось увеличением содержания гемоглобина и эритроцитов, вполне определенно показывают, что при значительном перегревании животные

находились в состоянии водного дефицита. Казалось бы, что при таком состоянии организма животных введенная в пищеварительный тракт вода должна усиленно всасываться. Однако, как показали наши опыты, этого не происходит. В действительности явления развиваются в противоположных направлениях, а именно: чем больше степень перегревания, а следовательно и водный дефицит, тем меньше всасывается воды в тонком кишечнике собак. Для уяснения причины уменьшения интенсивности всасывания воды, возможно, могут иметь значение наши наблюдения, указывающие на снижение тонуса тонкого кишечника при перегревании собак.

В литературе имеются данные (Горбатова, 1954), что при перегревании в крови животного появляются вещества симпатикотропного характера, которые понижают тонус и угнетают движение изолированного отрезка кишки кошки. Вместе с тем в работе ряда авторов (Блохин и Лызлова, 1946; Давосыр, 1954; Семен, 1957, и др.) указывается, что в тонком кишечнике подопытных животных при повышении тонуса симпатической нервной системы или введении адреналина тормозится всасывание глюкозы.

Таким образом, на основании литературных данных и анализа результатов наших опытов можно предполагать, что механизм нарушения всасывательной функции тонкого кишечника при действии на организм высокой внешней температуры является одинаковым для любых веществ, вводимых в пищеварительный тракт. Очевидно, что перегревание, влияя на высшие отделы ц. н. с., ведет к повышению тонуса симпатической системы и усилению функции надпочечников. Это в свою очередь приводит к снижению тонуса и уменьшению кровоснабжения тонкого кишечника, что и является, по-видимому, непосредственной причиной нарушения всасывательной деятельности кишечного эпителия.

Полученные данные о всасывании воды в тонком кишечнике собак при перегревании, возможно, послужат дополнительным материалом для решения проблемы водного режима при деятельности человека в условиях высокой внешней температуры.

ВЫВОДЫ

1. Действие высокой внешней температуры угнетает всасывание воды в тонком кишечнике собак. Степень нарушения всасывательной функции тонкого кишечника зависит от степени перегревания животных.

2. Имеется некоторый параллелизм между нарастанием сгущения крови и угнетением всасывания воды.

3. При выраженном перегревании животных наблюдается снижение тонуса и увеличение емкости изолированной петли тонкого кишечника. Несмотря на такое изменение емкости кишечной петли интенсивность всасывания воды в этом случае оказывается меньше, чем до перегревания.

ЛИТЕРАТУРА

- Бельченко Д. И. Всасывание в пищеварительном тракте при экспериментальной лихорадке и гипертермии. Дисс. Л., 1958.
- Блохин Н. Н. и С. Н. Лызлова, Бюлл. эксп. биол. и мед., 22, № 10, 21, 1946.
- Ван Лир. Аноксия и влияние ее на организм. Медгиз, 1947.
- Георгиевская Е. Ф., Г. В. Дервиз и др. В кн.: Влияние высокой температуры на животный организм и организм человека. М., 1934.
- Горбатова В. С., Изв. АН Туркменск. ССР, 3, 63, 1954.
- Давосыр Н. П., Тр. Черновицк. мед. инст., 44, Киев, 1954.
- Мишкините Г. А. Изменение количества воды, хлоридов и белков в плазме крови при гипер- и гипотермии под влиянием витамина С. Дисс. Вильнюс, 1956.

- Р и к к л ь А. В., Бюлл. exper. биол. и мед., 15, № 6, 48, 1943.
 Р и к к л ь А. В., Г. А. К о в а л е в а, VIII Всес. совещ. по проблемам в. н. д.,
 Тез. докл., 1940.
 Р ы б н и к о в а Н. М. Изменение всасывания глюкозы и воды в кишечнике при раз-
 личном функциональном состоянии коры головного мозга. Дисс. Л., 1955.
 С е м е н Н. П. Нервная регуляция процесса всасывания глюкозы в тонких кишках.
 Дисс. Львов, 1957.
 Т и л и с А. Ю., Арх. патолог., 22, в. 1, 76, 1950.
 Ф р о л о в В. М., Сб. изобретательских и рационализаторских предложений (ВМОЛА
 им. С. М. Кирова), 76, Л., 1958.
 Ф у Ф о н - х а о. В кн.: Функции организма в условиях измененной газовой среды,
 2, 116. Изд. АН СССР, 1958.
 Ш е к М. П., Физиолог. журн. СССР, 46, 5, 602, 1960.
 К а т о С., Mitteil med. Akad. Kioto, 4, 31, 1308, 1941.

Поступило 28 I 1960

THE INTENSITY OF WATER ABSORPTION IN THE SMALL INTESTINE OF A DOG UNDER VARIOUS DEGREES OF OVERHEATING

By *M. P. Shek*

From the Kirov Academy of Military Medicine, Leningrad

In experiments on 3 dogs with isolated Thiry—Vella loop in the anterior portion of the small intestine absorption of water in the intestine was studied under the action of high external temperature. It has been found that an increase of rectal temperature in animals by an amount not exceeding 2° C can be followed by either an increase or a decrease of intensity of absorption. The increase of rectal temperature by 2 to 3° C in most cases leads to a decrease of absorption. Lastly, at an increase of temperature by 3° C and more the intensity of absorption decreases considerably in all cases. Inverse relationship has been observed between thickening of blood and increase of water absorption. At a pronounced overheating a decrease of tonus of the small intestine and an increase of capacity of the intestinal loop have been observed.

РАЗВИТИЕ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ У ДОМАШНЕЙ УТКИ

В. В. Хаскин

Украинский научно-исследовательский институт птицеводства, Харьков

Эколого-физиологическое изучение развития терморегуляции в онтогенезе птицы проводилось преимущественно на диких формах. Важнейшие виды домашних птиц (куры, утки, гуси и индейки) изучены в этом отношении недостаточно, причем имеющиеся данные касаются почти исключительно молодняка кур (Рюмин, 1950; Борисов, 1954; Hutchinson, 1954; Sturkie, 1954; King, 1956). О терморегуляции у утки имеются лишь самые скудные сведения. Между тем исследование отношения молодняка домашней утки к температурному фактору представляет известный интерес. Можно ожидать, что развитие терморегуляции у утят имеет ряд особенностей, связанных с более быстрым в сравнении с цыплятами ростом, большей степенью выводковости, иной групповой реакцией на изменения температуры и влиянием водной среды.

Мы поставили своей целью собрать материал о развитии терморегуляции у домашней утки, проследить совершенствование физиологических механизмов температурной устойчивости утят и на этой основе дать принципиальное обоснование температурных норм содержания молодняка уток.

Развитие терморегуляции изучалось на молодняке украинских уток в возрасте от 4—6 часов после вылупления до 30 дней. Утят выращивали в помещении при температуре 17—22°. В работе использовано более 160 утят. Химическая терморегуляция определялась в респирационном аппарате по М. Н. Шатерникову (объем камеры 4,5 л, воздухообмен 38—40 л/час). Погружением камеры в криостат или водяную баню достигалось ступенчатое варьирование температуры во время опыта в пределах от —20 до +45°. Вмонтированные в камеру термометры позволяли при частичном фиксировании утенка непрерывно измерять его ректальную температуру. Длительность измерения газообмена для каждого значения температуры составляла не менее 2 часов. Зависимость температуры тела утят от температуры среды определялась при различных экспозициях в криостате, холодильнике или термостате при температурах от —12 до +48°. В большинстве случаев опыт продолжался до летального исхода или установления относительно постоянной температуры тела. Кроме этого производились измерения теплопроводности покровов, поверхности тела и предпочитаемых температур (по Калабухову, 1951) для утят разного возраста.

На рис. 1 представлены графики зависимости газообмена и температуры тела от температуры среды на 1, 4, 8, 13, 20-й и 28-й день жизни утенка. Кривые химической терморегуляции, особенности которых хорошо изучены в опытах на млекопитающих и отчасти на птицах (Giaja et Gelineo, 1933; Gelineo, 1934; Слоним, 1937, 1952, 1959), имеют два характерных излома, отделяющие зону терморегуляции от крайних участков, соответствующих нарушению регуляции теплопродукции. Критические точки в свою очередь соответствуют двум предельным состояниям гомойотермного организма, при которых еще сохраняется динамическое равенство теплопродукции и тепло-

отдачи: в одном случае — при максимальном обмене, противостоящем охлаждению, в другом — при минимальном обмене, обусловленном высокой температурой среды.

Через 4 часа после вылупления обсохший и вынутый из инкубатора утенок обладает хорошо выраженной химической терморегуляцией, дей-

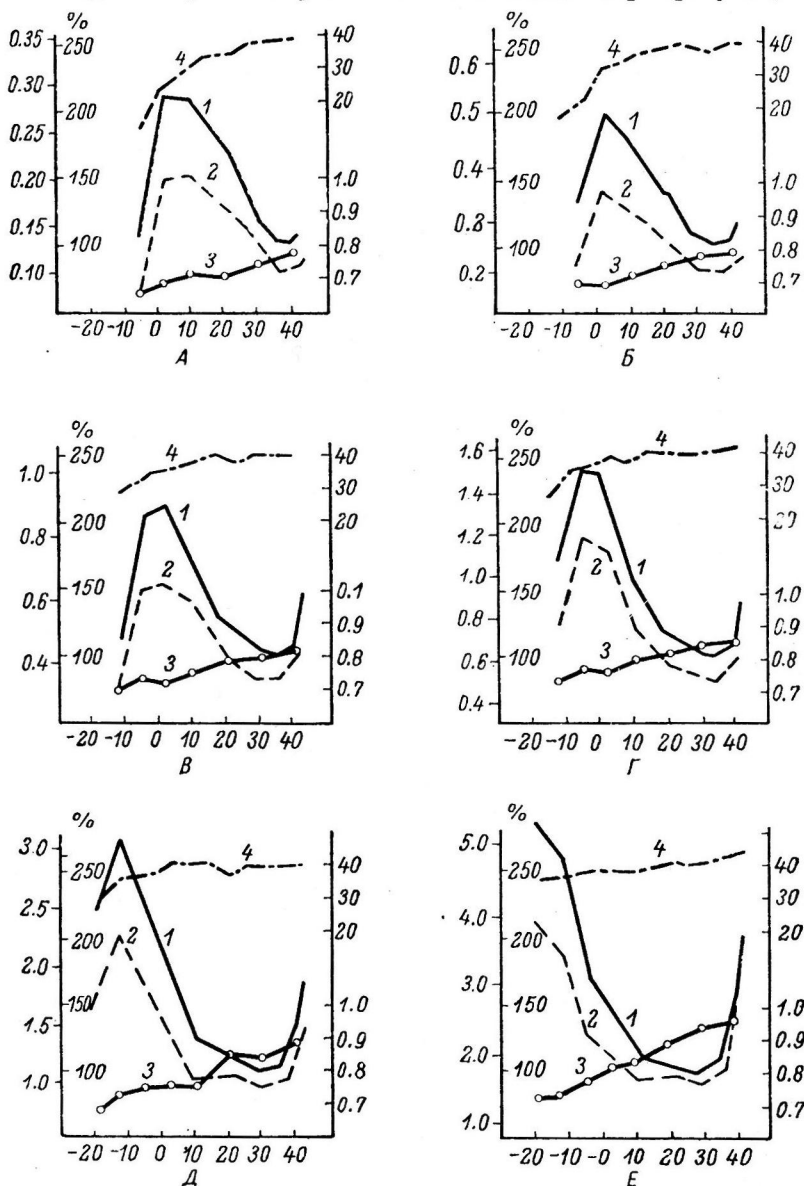


Рис. 1. Развитие химической терморегуляции у утенка.

По оси абсцисс — температура среды (в °С); по оси ординат слева — O_2 , CO_2 (в л/час); справа сверху температура тела, внизу — RQ . А — на 1-й день, Б — на 4-й, В — на 8-й, Г — на 13-й, Д — на 20-й, Е — на 28-й день. 1 — потребление O_2 ; 2 — выделение CO_2 ; 3 — дыхательный коэффициент (RQ); 4 — температура тела (в °С). За 100% принимается минимальный уровень потребления O_2 .

ствующей в сравнительно широких пределах температуры среды (от 25 до 40°), но уже через сутки эти границы расширяются более, чем вдвое. Для однодневного утенка верхняя критическая точка достигается при тем-

Интенсивность химической терморегуляции у утят разного возраста при изменении температуры среды в пределах от 5 до 30°

Возраст утят (в днях)	Изменение температуры тела (в °С)	Изменение интенсивности обмена (в %)	Процент изменения обмена на 1°	
			температуры среды	температуры тела
1	10.5	82.2	3.29	7.8
4	6.0	77.5	3.10	12.9
8	1.7	74.0	2.96	43.5
13	1.0	76.3	3.05	76.3
20	0.7	60.8	2.43	86.8
24	0.4	35.2	1.44	88.0

пературе среды 40°, температуре тела 42.7° и потреблении кислорода, равном 138.5 мл/час (2.8 мл/г в час — весьма высокий основной метаболизм) при снижении температуры среды до 5°, что соответствует нижней критической точке, температура тела падает до 29°, а потребление O₂ увеличивается до 300 мл/час. В дальнейшем зона химической терморегуляции расширяется и смещается в сторону более низких температур. Четырехнедельный утенок в состоянии поддерживать тепловой баланс при температурах от -18 до +30°. Вместе с тем скорость изменений обмена в разных частях зоны терморегуляции с возрастом становится различной: в области оптимума и средних температур она уменьшается, в области низких температур — увеличивается. Если снижение температуры на 10° по сравнению с нейтральной вызывает у однодневного утенка повышение газообмена на 30%, то у 28-дневного это увеличение составляет всего 7%. Это указывает на заметное расширение зоны относительной стабильности обмена, что обусловлено совершенствованием механизмов физической терморегуляции. С другой стороны, снижение температуры на 10° до нижней критической приводит к подъему метаболизма у однодневного утенка на 17%, а у 28-дневного на 35%. Следовательно, чем меньше нижняя критическая температура, тем выше при ней интенсивность химической терморегуляции. Отношение максимального уровня обмена к минимальному («частное обмена», по терминологии Джайа) увеличивается с возрастом утят от 2.2 до 2.9.

Увеличение обмена, обусловленное падением температуры среды, сопровождается уменьшением температуры тела утят, которое тем заметнее, чем моложе утенок. Если у однодневного утенка при падении внешней температуры от нейтральной до нижней критической температура тела снижается на 12°, то у 4-дневного утенка в аналогичных условиях это снижение составляет уже 9°, у 8-дневного 6°, у 20-дневного 4°, наконец, у месячного утенка всего 3°. Сопоставление этих данных с величинами температурной зоны химической терморегуляции показывает, что изменение обмена, приходящееся на каждый градус изменения температуры среды, с возрастом уменьшается, а будучи отнесено к одному градусу изменения температуры тела, наоборот, увеличивается (таблица).

Эти данные отчетливо описывают рост термической толерантности утят с возрастом и показывают, что «цена» каждого сохраненного градуса температуры тела при воздействиях среды заметно увеличивается.

Как видно из рис. 1, дыхательный коэффициент при одних и тех же температурах с возрастом утят становится больше, причем для низких температур это изменение выражено слабее, чем для высоких: в нижней

критической точке величина коэффициента почти одинакова у утят всех изученных возрастов (0.68—0.72). Прямая зависимость ее от температуры наблюдалась даже при кратковременном охлаждении утят. Это свидетельствует, во-первых, о постепенном переходе от преимущественного окисления жиров к окислению углеводов и, во-вторых, о наличии и совершенствовании с возрастом рефлекторных механизмов, сдвигающих окислительные процессы на более или менее «экономичные» уровни в зависимости от условий теплообмена.

Для характеристики развития гомеотермии большое значение имеет степень достоверности находимых в опыте критических температур. Определение верхней критической температуры, являясь обязательным пунктом любого исследования терморегуляции, не представляет особых труд-

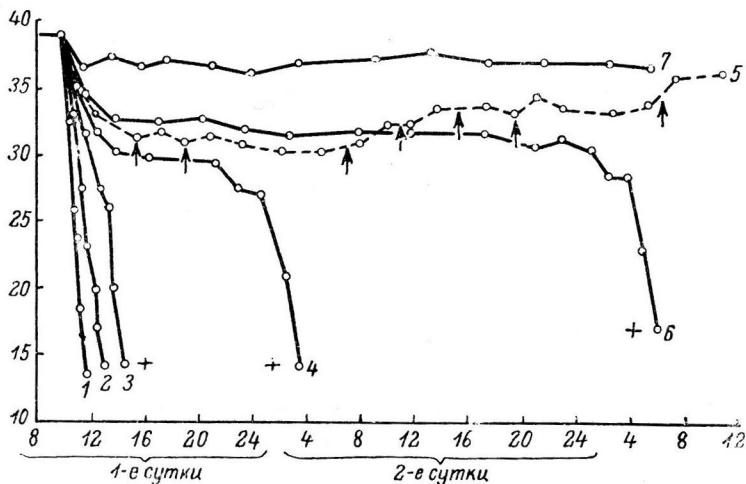


Рис. 2. Изменения температуры тела утят при различных температурах среды.

По оси абсцисс — время опыта и возраст утят (в часах); по оси ординат — температура тела (в °C). Возраст утят в начале опыта — 10 часов после вылупления. 1 — при температуре 10°; 2 — при температуре 5°; 3 — 0°; 4 и 5 — +5°; 6 — +7°; 7 — при температуре +12°.

Все кривые, кроме 6, описывают динамику температуры тела утят при голодании; 6 — отражает изменения температуры утенка при обычном кормлении. Стрелки — моменты дачи корма. Крестик — гибель утят от переохлаждения.

ностей. Правда, и здесь необходимо учитывать, что «критическая» «нейтральная» и «предпочитаемая» температуры соответствуют различным, хотя и очень близким точкам температурной зоны основного обмена (Калабухов, 1939; Башенина, 1959). Что касается нижней критической температуры, то она определяется с трудом, так как соответствует состоянию максимального напряжения всех механизмов энергообмена («вершинный метаболизм», по Джайа). В качестве границы гомеотермного состояния эта точка представляет собой минимальную температуру среды, при которой температура тела после более или менее быстрого снижения еще может стабилизироваться. По мнению Джелинео (1959), падение температуры тела в данном случае нельзя рассматривать как гипотермию. Оно зависит кроме температуры среды еще от многих факторов, таких как предшествующее опыту состояние теплообмена, голодание, мышечная усталость, ограничение подвижности, время суток, освещенность и т. п.

Опыты с охлаждением утят разного возраста, продолжительность которых варьировала в широких пределах — от нескольких десятков минут до 6 суток, показали, что время стабилизации температуры тела при

температурах среды, близких к нижней критической, тем больше, чем старше утенок, и при неизменных условиях опыта колеблется в большинстве случаев от 1.5 до 4—5 часов. Но при одинаковой температуре среды относительное постоянство температуры тела устанавливается у утят разного возраста приблизительно за одно и то же время. Например, при 10° ректальная температура однодневного утенка в течение 1 ч. 50 м. снижается до 35.5° и некоторое время сохраняется на этом уровне. У 8-дневного утенка в тех же условиях относительно постоянный уровень ректальной температуры 37.5—37.8° устанавливается через 1 ч. 40 м. после начала охлаждения.

Сохранение температуры тела на пониженном уровне, соответствующем критической точке, продолжается недолго. Голод, наступление

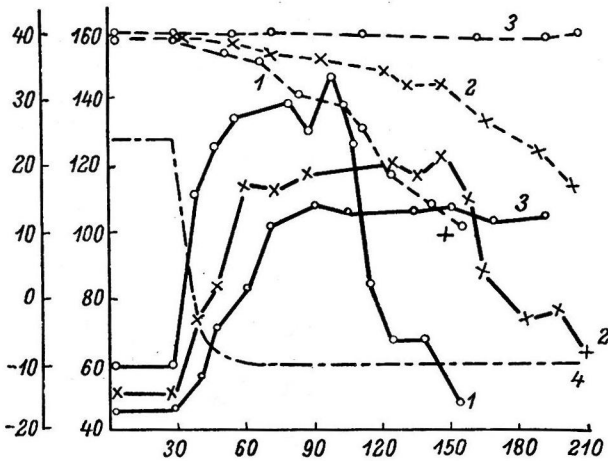


Рис. 3. Изменения температуры тела и интенсивности потребления кислорода у утят разного возраста при резком охлаждении.

По оси абсцисс — время опыта (в мин.); по оси ординат: левый ряд цифр — температура среды (в °C); правый — потребление O_2 (в мл/кг за 1 мин.).

Сплошные линии — потребление O_2 ; штриховые линии — температура тела. 1 — однодневный утенок, 2 — 8-дневный, 3 — 20-дневный; 4 — температура воздуха в камере.

темноты, снижение активности могут нарушить тепловое равновесие и привести к переохлаждению. С другой стороны, процесс температурной адаптации (особенно при повторных охлаждениях) ведет к постепенному восстановлению нормальной температуры тела. Это иллюстрируется рис. 2, на котором представлена динамика ректальной температуры однодневного утенка при различных температурах воздуха.

На рис. 3 отражен ход изменений интенсивности обмена и ректальной температуры у однодневного, 8-дневного и 20-дневного утят при помещении их в условия отрицательной температуры -10° . График показывает, что скорость охлаждения у однодневного и 8-дневного утят все время нарастает, при этом наблюдаются два этапа в изменении температуры тела. Вначале она снижается медленно, организм борется с охлаждением, резко увеличивая теплопродукцию; состояние организма еще достаточно физиологично для того, чтобы при остановке охлаждения было возможно постепенное восстановление нормы и длительное выживание при низкой температуре. Вслед за первым этапом охлаждения, который при -10° заканчивается для однодневного утенка через 60—70 мин. после начала опыта, и когда обмен достигает максимума, а ректальная темпе-

ратура понижена до 29—30°, наступает этап собственно переохлаждения: уровень обмена катастрофически падает, скорость снижения температуры тела увеличивается вдвое, и при охлаждении до 13.0—13.5° наступает смерть. Таким образом, перелом к переохлаждению виден не только по уменьшению обмена, но и по температуре тела. Очевидно, величина последней, совпадающая с максимумом обмена и разделяющая оба этапа охлаждения, определяет температурную границу нормальной регуляции функций и является нижней критической температурой тела. Она увеличивается с возрастом утят от 29° у однодневного до 36° у 30-дневного утенка. Нижняя летальная температура тела также возрастает соответственно от 13 до 25°. У маленьких утят гибели от переохлаждения предшествует хорошо выраженное состояние глубокого оцепенения

(«мнимая смерть», по Рольнику, 1947), которое, если приостановить снижение температуры тела, может продолжаться около часа.

Кривые на рис. 3 показывают, что скорость увеличения интенсивности газообмена при резком охлаждении тем выше, чем моложе утенок. Такое положение, когда в самом начале постэмбрионального развития при еще несовершенной гомойотермии проявляется действенная химическая терморегуляция, обусловлено, по мнению С. Джелинео (1959), недостаточностью физической терморегуляции.

Общие данные о возрастных изменениях зависимости температуры тела утят от температуры воздуха отражены на рис. 4. Они основаны на измерениях ректальной температуры после 2-часовой экспозиции в стабильных условиях. Как видно из рис. 4, способность утят к поддержанию постоянной температуры тела вначале невелика (она выше, чем у большинства новорожденных млекопитающих), но быстро возрастает, формируясь в основном на протяжении первых 8—10 дней жизни. О том же говорят данные таблицы. В течение 10 дней изменчивость ректальной температуры уменьшается на 9°, а за следующие 2 недели — меньше, чем на 1°. К 10-дневному возрасту утята достигают почти полной изотермии и такого уровня терморегуляции, который, по-видимому, соответствует ее развитию у 15—18-дневных цыплят (Борисов, 1954). В данном случае, так же как и в отношении уровня обмена, происходит расширение зоны внешних температур, при которых температура тела остается нормальной. Если у однодневного утенка она начинает заметно снижаться при 8°, то для 6-дневного утенка это достигается при 0°, для 16-дневного при —8° и т. д. Однако, чем моложе утята, тем ниже допустимый предел температуры тела. Степень постоянства температуры тела можно выразить, как среднюю величину изменения температуры среды (в пределах зоны терморегуляции для каждого возраста), необходимого для сдвига ректальной температуры на 1°. Определенная таким образом «гомойотермность» организма утки в течение 1-го месяца жизни возрастает в 6 раз: от 3.5 для однодневного возраста до 22 для 30-дневного.

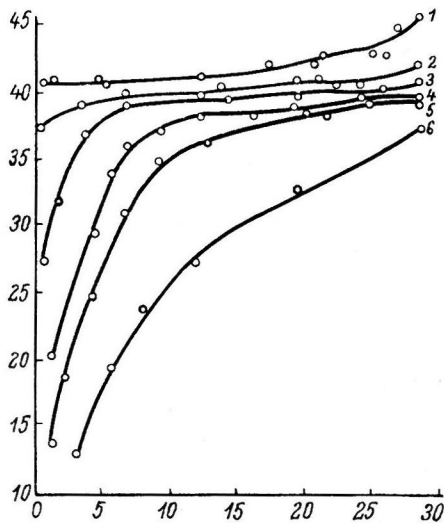


Рис. 4. Возрастные изменения зависимости температуры тела утят от температуры окружающего воздуха.

1 — при 40°, 2 — 20°, 3 — 1°; 4 — при температуре —5°, 5 — при —12°, 6 — при —18°. Измерения производились после 2-часового пребывания утят при этих температурах. По оси абсцисс: возраст (в днях); по оси ординат — температура тела (в °С).

Установленные при исследовании химической терморегуляции верхние критические температуры среды изменяются от 39—40° для суточного утенка до 31—32° в месячном возрасте. Это повышение чувствительности к высоким температурам отчасти уравнивается совершенствованием механизмов регуляции теплоотдачи. При гипертермии у утят наблюдается весьма интенсивное полипноие, когда частота дыхания достигает 320—360 в 1 мин. Способность к полипноию, незначительная у 1—2-дневных утят, с возрастом быстро усиливается. Измерения ректальной температуры при перегревании показали, что верхние критические температуры тела утят имеют величину около 43°, а верхние летальные — в пределах 45.8—47.2°. Нерегулируемое увеличение теплопродукции при высоких температурах начинается, когда температура тела уже заметно отклонилась от нормы, и происходит очень резко. Чем старше утенок, тем больше возрастание обмена к моменту гибели от гипертермии и тем меньше изменение ректальной температуры при этом (рис. 1).

Определение термотактического оптимума для утят разного возраста показало, что у однодневного утенка он близок к критической точке и равен 37°; с возрастом предпочитаемая температура постепенно снижается, достигая величины 23—24° для 28-дневного утенка. Начиная с 10-го дня она изменяется параллельно верхней критической температуре среды, будучи в это время на 5—6° ниже последней. Активность утят заметно возрастает при понижении температуры. Если же утята неподвижны, то в зависимости от условий теплоотдачи они принимают различные позы; приблизительные измерения показали, что за счет изменения позы 30-дневный утенок может увеличить или уменьшить поверхность теплоотдачи на 30—40%. Сразу же после вылупления у утят отлично проявляется стадный рефлекс группировки. Как показал А. Д. Слоним (1952), такого рода реакцией достигается значительное снижение теплоотдачи. В наших опытах за счет группировки интенсивность газообмена у утят уменьшалась на 15—30%, причем было установлено, что чем старше утята, тем слабее этот эффект при высоких и средних температурах.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что уже в самом начале постэмбрионального развития утенок обладает богатым набором средств для регулирования теплообмена и поддержания постоянной температуры тела. Следует учесть также способность уток намного увеличивать свою теплоотдачу при погружении в воду, чем обычно полностью компенсируется сравнительно небольшая физиологическая устойчивость их к высоким температурам. В отличие от птенцовых и полувыводковых форм, у которых только через некоторое время после вылупления наблюдается более или менее резкий переход от пойкилотермии к гомойотермии, утки на протяжении первой декады жизни проходят последний этап онтогенетического развития гомойотермии — установление постоянства температуры тела на основе сочетания химической и физической терморегуляции. Это говорит о высокой степени выводковости, присущей молодняку уток.

Для оценки требований развивающегося организма домашней утки к температурному фактору большое значение имеет возрастная динамика критических температур. Границы внешних температурных условий, при которых возможно тепловое равновесие организма утенка, намного шире, чем принято считать в практике выращивания утят. Определение режима ограничивается узкой полосой оптимальных условий, причем температуры существующих норм содержания молодняка уток приходится на верхнюю часть зоны терморегуляции (Никитин, 1955). Вместе с тем избираемая самими утятами температура среды не может быть основой для построения режима, так как в этом случае близка опасность перегрева и, что не менее важно, уровень обмена минимален, а активность утят весьма невелика. Вероятно, при определении оптимума выращивания важнейшую роль

должна играть температура, находящаяся приблизительно посередине между верхней и нижней критической температурой среды, т. е. в той зоне, где возможности терморегуляции одинаково велики как при повышении, так и при снижении внешней температуры. В этих условиях температура тела утят еще остается нормальной, а обмен по сравнению с основным повышен на 30—50%. Для утят в возрасте от 1 до 30 дней указанная температура имеет величины, постепенно снижающиеся от 22 до 9°.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие терморегуляции у домашней утки характеризуется быстрым расширением зоны температур среды, при которых возможен тепловой баланс. Для однодневного утенка эта зона простирается от 5 до 40°, для 30-дневного — от -18 до +30°. Одновременно значительно уменьшается размах безвредных колебаний температуры тела; ее относительное постоянство устанавливается на протяжении первых 8—10 дней жизни. Тотчас после вылупления при неустановившейся гомойотермии утята обладают высоким основным метаболизмом и хорошо выраженной химической терморегуляцией. Ее интенсивность в области низких температур с возрастом утят увеличивается. В основе режима выращивания утят должна быть температура, занимающая промежуточное положение между верхней и нижней критическими температурами среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а ш е н и н а Н. В. В сб.: Сoвещание по экологической физиологии, Тез. докл., 2, 15, М.—Л., 1959.
- Б о р и с о в В. А. Температурно-световой режим выращивания цыплят. Дисс. Загорск, 1954.
- Д ж е л и н е о С., Усп. совр. биолог., 47, 108, 1959.
- К а л а б у х о в Н. И., Усп. совр. биолог., 10, 540, 1939; Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М., 1951.
- Н и к и т и н В. П. Птицеводство. М.—Л., 1955.
- Р о л ь н и к В. В., Зоолог. журн., 26, 345, 1947.
- Р ю м и н А. В., Советск. зоотехн., № 1, 19, 1950.
- С л о н и м А. Д., Усп. совр. биолог., 6, 32, 1937; Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.—Л., 1952; Усп. совр. биолог., 47, 220, 1959.
- G e l i n e o S., C. r. Soc. Biol., 67, 231, 1934.
- G i a j a J. et S. G e l i n e o, Arch. Internat. de Physiол., 37, 23, 1933.
- H u t c h i n s o n I. C. D. In: Progress in the physiology of farm animals, 1. London, 1954.
- K i n g J., Brit. Veter. Journ., 112, 387, 1956.
- S t u r k i e P. D. Avian physiology, New York, 1954.

Поступило 27 IV 1959

THE DEVELOPMENT OF THERMOREGULATION IN FARM DUCK

By V. V. Khaskin

From the Ukrainian Research Institute of Bird Breeding, Kharkov

ВЛИЯНИЕ ПОДСАДКИ СЕЛЕЗЕНКИ НА СОДЕРЖАНИЕ КАЛЬЦИЯ В СЫВОРОТКЕ КРОВИ

П. М. Каплан, Н. И. Акишина, Н. М. Турубинер

Украинский институт экспериментальной эндокринологии, Харьков

По вопросу о влиянии удаления селезенки на уровень кальция крови нет единого мнения. Одни авторы считают, что оно приводит к понижению содержания кальция, по мнению других, происходит повышение этого ингредиента, а третья группа авторов не обнаружила при спленэктомии никакого изменения этого показателя (см. Каплан, Маркова и Турубинер, 1959).

Такие же противоречивые результаты получены исследователями и при выяснении вопроса о влиянии на кальций крови подсадки селезенки или введения селезеночных экстрактов.

А. А. Шмидт и Г. Д. Образцов (1926) в опытах на кроликах показали, что пересадка в брюшную полость интактному животному селезенки кролика не изменяет уровня кальция в крови. Эти опыты проводились в течение 86 дней с момента пересадки. Отсутствие сдвигов в концентрации кальция крови констатировали также Андергилл и Гросс (Underhill a. Gross, 1929) при введении кроликам селезеночных экстрактов.

По данным Голла и Аблагадиана (Hall a. Ablahadian, 1925), введение селезеночных экстрактов нормальным кроликам вызывает значительную гиперкальцемию, даже бóльшую, чем от введения экстракта околотитовидных желез (паратгормон). Путем интравенозного введения экстракта селезенки можно, по мнению этих авторов, быстро устранять гипокальцемию, наступающую в результате удаления селезенки. Противоположные результаты получил В. С. Козловский (1947, 1948). По его данным, введение селезеночных экстрактов нормальным животным приводит к понижению концентрации кальция в сыворотке крови и к повышению его содержания в мышечной и кожной ткани. По Рейс, Уинтер и Гальперн (Reiss, Winter a. Halpern, 1928), введение кроликам экстракта селезенки в недлительных опытах, не превышающих 49 часов, вызывает понижение кальция. Более длительное введение его (в течение 8—19 дней) вызывает увеличение количества кальция в тканях. На основании результатов контрольных опытов, когда вместо экстракта селезенки вводился экстракт мышц или печени, авторы делают вывод о специфическом действии селезеночных экстрактов. Понижение кальция крови после инъекции селезеночных экстрактов наблюдал также Мива (Miwa, 1932). Степень понижения концентрации кальция находилась в зависимости от количества введенной вытяжки. Большие дозы приводили через 24—30 часов к снижению содержания кальция на 28—46%, сопровождалась конвульсиями и вызвали смерть животных. В контрольных опытах с введением вытяжек других органов, как печени, почки и мышцы, Мива также получал понижение содержания кальция в крови, но менее значительное. На осно-

вании своих опытов, автор приходит к выводу, что селезенка представляет собой эндокринный орган, в котором вырабатываются вещества, регулирующие кальциевый обмен.

Отсутствие единого мнения у разных исследователей, по-видимому, объясняется тем, что характер приготовления экстрактов был разный и, естественно, активные начала экстрактов, если таковые действительно имеются в селезенке, также могли быть не идентичными. Необходимо также учесть, что количество вводимого экстракта у разных исследователей было не одинаковым и поэтому сопоставление полученных ими результатов требует большой осторожности.

В данной работе мы ограничили нашу задачу выяснением вопроса о влиянии подсадки селезенки на содержание кальция в крови. Учитывая наличие тесной связи между концентрацией кальция и неорганического фосфора (Hagness, 1928, 1929; Лондон, 1936; Медведева, 1946, и др.), мы считали необходимым исследовать содержание и этого ингредиента крови. Кроме того, исходя из данных о том, что даже при незначительных изменениях содержания кальция в крови меняется хронаксия нервно-мышечного аппарата (Blumenfeld, 1925; Bourguignon, 1932; Голиков и Меркулов, 1935; Маркова, 1952, и др.) мы в данном исследовании изучали также и этот показатель.

Опыты проводили на кроликах. Кальций определяли по де Ваарду, неорганический фосфор — по Фиске—Суббарроу—Браунштейну; хронаксию исследовали на малоберцовом нерве и передней большеберцовой мышце. Длительность наблюдения была чаще всего $1\frac{1}{2}$ —2 месяца.

Иллюстрацией полученных результатов может служить табл. 1, в которой приведены данные о содержании кальция и неорганического фосфора в сыворотке крови до и после подсадки селезенки. Как видно из данных табл. 1, никаких сдвигов ни в содержании кальция, ни в содержании неорганического фосфора после подсадки селезенки у этого животного не наблюдалось. Об этом же говорят и материалы табл. 2 и 3, в которых представлены суммарные данные, полученные у всех подопытных животных до и после подсадки селезенки. Действительно, из 121 опыта (табл. 2) по определению кальция после подсадки селезенки в 12 опытах мы видим полное совпадение с исходной концентрацией; в 67 опытах отклонения не выходят за пределы ± 0.4 мг%; а отклонения от 0.5 до

Таблица 1

Содержание кальция и неорганического фосфора в сыворотке крови до и после подсадки селезенки

Кролик № 344

Дата	Количество (в мг%)		Дата	Количество (в мг%)	
	кальция	фосфора		кальция	фосфора
20 XII	13.0	5.5	13	12.5	5.7
22	12.6	—	18	12.4	4.8
26	12.5	5.5	24	12.6	5.0
28 XII	Подсадка селезенки		30 I	12.8	5.4
3 I	12.3	—	7 II	12.6	—
9	12.6	6.0			

Таблица 2

Влияние подсадки селезенки на содержание кальция в сыворотке крови

№ кролика	Исходное содержание кальция (в мг%)				Количество		Кальций крови после подсадки селезенки			
	количество опытов	среднее арифметическое	максимум	минимум	дней после подсадки	опытов	количество опытов с совпадением уровня кальция с исходным	количество опытов с отклонением в обе стороны от исходного среднего арифметического (в мг%)		
								0—0.4	0.5—0.8	0.9—1.2
184	3	13.6	13.8	13.3	82	12	1	3	7	1
209	3	13.2	13.8	12.8	60	8	1	4	3	—
297	3	13.1	13.3	12.8	18	4	1	2	—	—
295	2	12.5	12.6	12.4	18	4	—	2	1	1
211	2	12.9	13.0	12.8	60	8	1	5	2	—
178	3	13.0	13.4	12.8	52	12	2	6	4	—
230	2	13.1	13.3	13.3	60	8	2	3	3	—
300	3	12.6	12.7	12.4	37	7	1	2	4	—
259	5	12.5	13.4	12.0	39	7	—	6	1	—
344	3	12.7	13.0	12.5	41	7	—	7	—	—
345	3	13.0	13.6	12.7	41	7	—	3	3	1
352	3	12.7	13.0	12.4	41	7	1	3	3	—
353	3	12.8	13.2	12.6	41	7	—	5	2	—
283	3	13.0	13.2	12.7	39	6	1	5	—	—
321	3	13.0	13.2	12.9	41	8	—	7	1	—
325	3	12.8	13.2	12.4	41	9	4	4	2	2
Итого	46	—	—	—	—	121	12	67	37	5

Таблица 3

Влияние подсадки селезенки на содержание фосфора в сыворотке крови

№ кролика	Исходное содержание фосфора (в мг%)				Количество		Фосфор в крови (в мг%) после подсадки селезенки			
	количество опытов	среднее арифметическое	максимум	минимум	дней после подсадки	опытов	количество опытов с совпадением уровня фосфора с исходным	количество опытов с отклонением от исходного среднего арифметического в обе стороны (в мг%)		
								0—0.4	0.5—0.8	0.8—1.2
184	3	4.8	5.8	3.7	82	6	—	3	3	—
230	1	5.0	—	—	60	4	1	1	1	1
297	3	4.4	4.8	4.0	18	3	—	2	1	—
295	2	4.4	4.8	4.0	18	3	—	1	2	—
300	2	4.2	4.6	3.7	37	4	1	2	1	—
283	2	5.7	5.8	5.7	39	4	—	—	2	2
353	2	5.8	5.8	5.8	41	5	—	3	—	2
352	2	6.2	6.2	6.2	41	4	—	2	2	—
345	2	5.2	5.5	5.0	41	4	1	1	2	—
344	2	5.5	5.5	5.5	41	5	—	2	3	—
Итого	21	—	—	—	—	—	3	17	17	5

± 0.8 мг% обнаружены в 37 опытах. Таким образом, в 104 опытах из 121 отклонения после подсадки селезенки не больше ± 0.8 мг% по отношению к исходным данным. Только в 5 опытах отклонение составляет от ± 0.9 до ± 1.2 мг%.

Такие результаты должны рассматриваться как физиологические колебания, что было показано при специальном исследовании вопроса о пределах нормальных колебаний кальция крови у интактных кроликов, прослеженных в течение длительного срока (Шмидт и Образцов, 1926, и др.), а не как изменения, вызванные произведенным вмешательством.

Сказанное в полной мере может быть отнесено и к колебаниям концентрации неорганического фосфора (табл. 3).

Обоснованность нашего вывода об отсутствии изменений в содержании кальция и неорганического фосфора в крови находит свое подтверждение и в данных хронаксии нерва и мышцы до и после подсадки селезенки.

Результаты, приведенные для примера по данным одного из кроликов (№ 344) показывают, что в хронаксии нервно-мышечного аппарата после подсадки селезенки не произошло никаких сдвигов (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Хронаксия нерва и мышцы до и после подсадки селезенки
Кролик № 344

Дата	Нерв		Мышца	
	реобазы (в в)	хронаксия (в мкф)	реобазы (в в)	хронаксия (в мкф)
7 XII	5	0.20	27	0.019
9	8	0.022	18	0.020
10	17	0.020	20	0.020
12	18	0.017	17	0.020
14	6	0.022	16	0.022
16	7	0.032	23	0.020
21	8	0.025	12	0.020
28 XII	Подсадка селезенки			
2 I	8	0.027	9	0.020
4	7	0.025	8	0.020
6	5	0.027	11	0.025
10	14	0.021	13	0.017
13	8	0.027	17	0.020
18	5	0.020	9	0.025
20	8	0.022	15	0.022
24	8	0.019	12	0.021
27	8	0.040	7	0.027
31 I	8	0.040	11	0.020
4 II	9	0.024	14	0.022
8 II	7	0.025	17	0.020

Таким образом, результаты, полученные при исследовании содержания кальция, неорганического фосфора в сыворотке крови и хронаксии нервно-мышечного аппарата, дают право сделать вывод, что подсадка интактным кроликам селезенки не оказывает влияния на содержание кальция в сыворотке крови и связанные с ним показатели, как это было показано в предыдущей работе при удалении селезенки. Однако исследования, проведенные после настоящей работы показали, что в условиях нарушения кальциевого обмена при гипо- и гиперкальцемии роль селезенки весьма существенна.

ЛИТЕРАТУРА

- Голиков Н. В. и В. Л. Меркулов, Тр. Ленинградского об-ва естествоиспытателей, Л., 64, 3, 804, 1935.
- П. М. Каплан, Е. В. Маркова, Н. М. Турубинер. Физиолог. журн., 45, 8, 1009, 1959.
- Козловский В. С., Бюлл. exper. биолог. и мед., в. 2, 110, 1947.
- Козловский В. С., Бюлл. exper. биолог. и мед., в. 1, 71, 1948.
- Лондон Е. С. Минеральный обмен и витамины. М.—Л., 1936.
- Маркова Е. В. Хронаксия нервно-мышечного аппарата при нарушении деятельности околотитовидных желез. Дисс. Харьков, 1952.
- Медведева Н. Б. Экспериментальная эндокринология. Киев, 1946.
- Шмидт А. А. и Г. Д. Образцов, Совр. хирургия, 2, 119, 1926.
- Blumenfeld E., Bioch. Zschr., 151, 236, 1925.
- Bourguignon P., Semaine medic. francaise, 21, 30, 1932.
- Hall H. A. a. E. Abrahadian., Calif. west. med., 23, 289, 1925.
- Harness A., Journ. of exp. med., 48, 54, 1928; 49, 287, 1929.
- Miwa T., The Keijo Journ. of med., 3, 3, 403, 1932.
- Reiss M., A. Winter, N. Halpern, Endokrinologie, 5, 231, 1928.
- Underhill F. P. a. E. C. Gross, Journ. Biol. Chem., 81, 163, 1929.

THE EFFECT OF SPLEEN TRANSPLANTATION OF ON
CALCIUM CONTENT IN THE BLOOD SERUM

By *P. M. Kaplan, N. I. Akishina and N. M. Turubiner*

From the Ukrainian Institute of Experimental Endocrinology, Kharkov

The effect of subcutaneous transplantation of spleen to rabbits on calcium and phosphate content in the blood serum was studied, as well as the nerve and muscle chronaxie.

The results obtained prove conclusively that transplantation of spleen to intact rabbits affects neither the calcium level in the blood serum, nor the characteristics involved.

ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ γ -АМИНОМАСЛЯНАЯ КИСЛОТА СПЕЦИФИЧЕСКИМ ТОРМОЗЯЩИМ АГЕНТОМ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ РЕЦЕПТОРОВ РАСТЯЖЕНИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Х. С. Коштоянц и Б. Ташмухамедов

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

В поисках химического агента специфического тормозящего действия на синапсы ц. н. с. внимание исследователей в последнее время среди ряда других веществ привлечено к γ -аминомасляной кислоте (Elliott a. Jasper, 1959; Коштоянц и Кокина, 1959). Это вещество в качестве тормозящего агента было испытано в частности на рецепторах растяжения ракообразных и было показано, что биоэлектрическая активность этих рецепторов как спонтанная, так и вызываемая при растяжении полностью тормозится при действии γ -аминомасляной кислоты (Bazemore, Elliott a. Florey, 1956, 1957; Edwards a. Kuffler, 1959). К этому следует добавить, что были выяснены черты сходства в действии γ -аминомасляной кислоты и тормозящих нервов на рецепторы растяжения ракообразных (Kuffler a. Edwards, 1958).

В настоящем сообщении приводятся результаты опытов по исследованию влияния γ -аминомасляной кислоты на рецепторы растяжения как ракообразных, так и насекомых.

Опыты на ракообразных (*Astacus fluviatilis*). Пользуемся случаем поблагодарить проф. G. A. G. Wiersma, дружески ознакомившего одного из нас (Х. С. Коштоянца) во время посещения его лаборатории в Пасадене (США) с методикой препаровки нервов от рецепторов растяжения рака для осциллографической регистрации биоэлектрической активности этих рецепторов.

Отведение электрической активности рецепторной клетки производилось от нервной веточки при помощи вольфрамовых электродов диаметром 80—100 мк; регистрация осуществлялась при помощи осциллографа ОБ-2.

Предварительные опыты с рецепторами растяжения речного рака полностью подтвердили правильность сделанного названными выше авторами вывода об исключительно эффективном угнетающем действии γ -аминомасляной кислоты на спонтанную и вызываемую растяжением биоэлектрическую активность рецепторов растяжения рака.

Поставив перед собой задачу выяснить роль сульфгидрильных (SH) групп в осуществлении угнетающего влияния γ -аминомасляной кислоты на рецепторы растяжения, мы установили следующее. При действии агентов, например, парахлормеркурийбензоата, блокирующих SH-группы, в характере ритмической импульсации рецепторов растяжения происходят существенные изменения. Эти изменения заключаются в том, что при блокировании SH-групп на фоне продолжающейся нормальной активности в виде ритмических одиночных импульсов рецептора появляются перио-

дические залпы импульсов (рис. 1, а). Как показали наши опыты, γ -аминомасляная кислота, угнетая одиночные импульсы рецепторов растяжения рака, не оказывает угнетающего влияния на залпы импульсов, вызванные действием на рецепторы растяжения тиоловыми ядами (рис. 1, б).

Опыты на насекомых (*Bombyx mori*). Опыты были проведены на брюшных рецепторах растяжения гусеницы, куколки и бабочки туто-

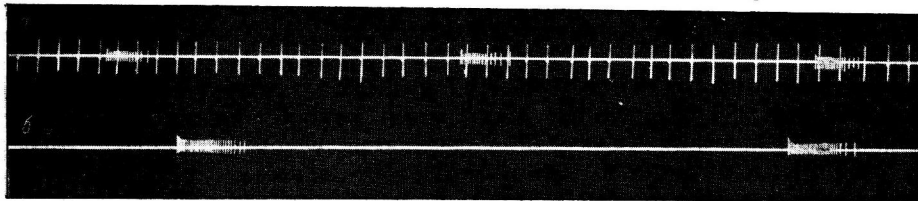


Рис. 1.

Характер электрической активности рецептора растяжения *Astacus fluv.* (а); при действии парахлормеркурийбензоата ($1 \cdot 10^{-3}$) появляются залпы импульсов; то же при действии гамма-аминомасляной кислоты (б): угнетение нормальной импульсации рецептора и сохранение залпов импульсов, вызванных парахлормеркурийбензоатом.

вого шелкопряда (*Bombyx mori*). Была использована описанная для дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi*) (Finlayson a. Lowenstein, 1958) методика препаровки нервных веточек, отходящих от брюшных рецепторов растяжения. Действие веществ на рецепторы растяжения исследуемого нами объекта испытывалось путем непосредственной аппликации

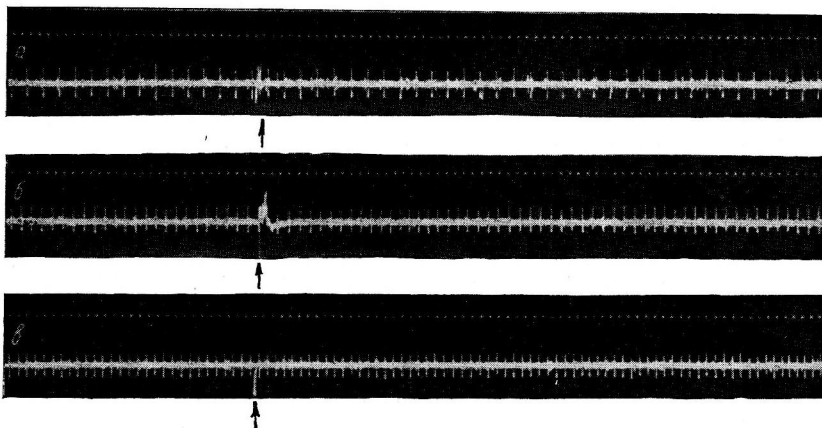


Рис. 2.

Характер электрической активности брюшного рецептора растяжения гусеницы (а), куколки (б) и бабочки (в) *Bombyx mori* в норме и при действии гамма-аминомасляной кислоты (отмечено стрелкой). Читать слева направо.

веществ на брюшные рецепторы растяжения в составе жидкости, омывающей рецепторы. В качестве этой жидкости применялся специальный солевой раствор для насекомых (Ephrussi a. Beadle, 1936). Отводящие электроды и регистрирующая аппаратура такие же, как и в случае исследования рецепторов речного рака.

Наши опыты показали, что существует четко выраженная ритмика биоэлектрической активности рецепторов растяжения куколки, бабочки и гусеницы тутового шелкопряда (*Bombyx mori*). Как видно из приводимых осциллограмм (рис. 2, а, б, в), γ -аминомасляная кислота, специфически

угнетающая биоэлектрическую активность рецепторов растяжения ряда ракообразных, не оказывает никакого действия на ритмическую биоэлектрическую активность рецепторов растяжения тутового шелкопряда во всех трех стадиях развития этого насекомого (гусеницы, куколки, бабочки). В опытах была использована γ -аминомасляная кислота в широком пределе концентраций от 10^{-10} до 10^{-2} .

Нами ведутся поиски веществ, оказывающих тормозящее влияние на рецепторы растяжения насекомых.

На основании приведенных опытов можно прийти к следующим выводам:

1. γ -Аминомасляная кислота, признаваемая за специфический тормозящий агент для рецепторов растяжения ракообразных, не оказывает тормозящего влияния на особый род электрической активности этих рецепторов у речного рака, вызванной при действии на рецепторы веществами, блокирующими SH-группы (например, парахлормеркурийбензоатом).

2. γ -Аминомасляная кислота в серии концентраций (от $1 \cdot 10^{-1}$ до $1 \cdot 10^{-2}$) не вызывает торможения рецепторов растяжения у насекомых, а именно у тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) в стадиях куколки, гусеницы и бабочки.

3. Приведенные данные в отношении рецепторов растяжения *Bombyx* являются иллюстрацией существенных отличий в химической структуре рецепторов растяжения насекомых и ракообразных, что отражает особенности метаболизма нервной системы у тех и других членистоногих.

ЛИТЕРАТУРА

- Коштоянц Х. С. и Н. Н. Кокина, ДАН СССР, 127, № 3, 1959.
 Bazemore A. W., K. A. G. Elliott a. E. Florey, Nature, 178, 1052, 1956;
 Journ. Neurochem., 1, 334, 1957.
 Edwards G. a. S. W. Kuffler, Journ. Neurochem., 4, 19, 1959.
 Elliott K. A. G. a. H. H. Jasper, Physiol. Rev., 39, 389, 1959.
 Ephrussi B. a. J. W. Beadle, Amer. Nat., 70, 118, 1936.
 Fynlayson L. H. a. O. Lowenstein, Proc. Roy. Soc., B. 148, 433, 1958.
 Kuffler S. W. a. G. Edwards, Journ. Neurophysiol., 21, 586, 1958.

IS THE γ -ANIMOBUTYRIC ACID A SPECIFIC AGENT INHIBITING THE BIOELECTRIC ACTIVITY OF THE STRETCH RECEPTORS IN ARTHROPODA

By Kh. S. Koshtoiants and B. Tashmukhamedov

From the Dept. of animal physiology Lomonosov State University, Moscow

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

МОДИФИКАЦИЯ ФИСТУЛЬНОЙ МЕТОДИКИ ДЛЯ РАЗДЕЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ В ЖЕЛУДКЕ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

А. А. Алиев

Азербайджанский научно-исследовательский ветеринарный институт, Баку

Методика двойных внешних анастомозов по А. Д. Синещекову (1953) позволяет изучить физиологию и биохимию пищеварения в толстом и тонком отделах кишечника, а также в желудке (последнее — по показателям в области двенадцатиперстной кишки).

В исследованиях последних лет (Никитин, 1939; Phillipson, 1946; Базанова, 1958; Попов, 1958, и др.) уделяется значительное место физиологическим, биологическим и биохимическим процессам, протекающим в преджелудках жвачных животных.

Установлено, что под влиянием микрофлоры в рубце происходит расщепление целлюлозы и крахмала с образованием летучих жирных кислот. Последние используются как энергетические вещества и являются предшественниками жира в организме жвачных животных. В преджелудках простые азотистые соединения превращаются в белковые, которые идут на построение самих микробных клеток. В ходе этого процесса образуется большое количество аммиака, который тоже участвует в обмене веществ. В результате жизнедеятельности в преджелудках синтезируются витамины группы В.

Однако из-за отсутствия соответствующего методического приема многие стороны этих явлений остаются неизученными. Неизвестно, в каких именно частях преджелудков всасываются летучие жирные кислоты, аммиак, витамины и другие, образовавшиеся в результате жизнедеятельности микрофлоры, и в чем заключаются функциональные особенности отдельных камер сложного желудка, особенно книжки.

Фистула рубца в ее разных вариантах не удовлетворяет этим требованиям.

Мы, работая над изучением физиологии пищеварения у буйволов, поставили задачу изыскать новый вариант фистульной методики, который позволял бы количественно и качественно изучать процессы пищеварения в преджелудках как в целом, так и в отдельных камерах.

Наиболее удобным оказалось использование шлюзированной фистульной трубки. При этом значительно облегчена техника операции. Животные с такой канюлей легко выживают.

Описание канюли (рис. 1). Общий вид канюли напоминает букву Г, у которой горизонтальное крыло (1), заканчивается раструбом (1, а), а перпендикулярное крыло 2 представляет собой прямую трубку. Внутри прямой трубки в 10—15 мм от нижнего конца впаивается проволочный поперечник 10.

На прямой трубке имеется два борта — верхний 7 и нижний 6. Первый припаян наглухо, а второй — подвижный, на резьбе. К прямой трубке имеются еще колпак, шлюз и головка.

Шлюз 3 состоит из двух металлических пластинок, между которыми вложен лист резины 3а так, чтобы он на 0.5—1 мм выступал по краям пластинок. Металлические пластинки и лист резины соединены заклепками 3б. Головка состоит из двух рожковидных трубок 5, кольца 8, двух пар штифтиков 9 и фиксирующей гайки 4. Размеры всех деталей показаны на чертеже. Металлические части канюли выполнены из нержавеющей стали. Вес канюли с колпаком 270 г, а с шлюзом и головкой — 450 г.

П р и н ц и п д е й с т в и я к а н ю л и (рис. 2). Оперативным путем горизонтальное крыло канюли вставляется в сычуг так, чтобы его раструб находился против нижнего-сычужного отверстия. При этом верхний борт прямой трубки также помещается внутри сычуга и придает определенное положение горизонтальному крылу, а нижний борт остается на брюшной стенке и препятствует прободению канюли в сычуг. Вне опытов прямая трубка закрывается колпаком и химус из преджелудков в сычуг поступает через пространство горизонтальной трубки.

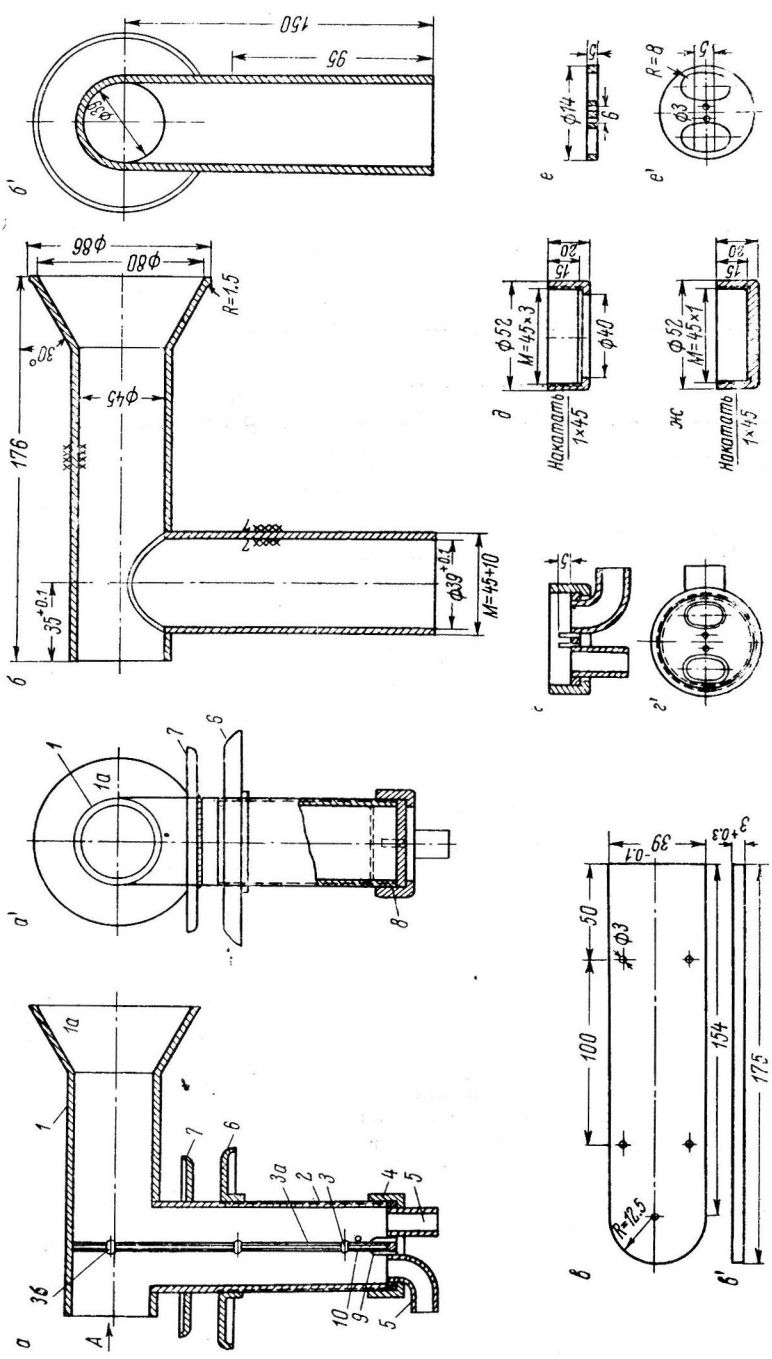


Рис. 1. Шлюэированная канюля.

а — общий вид в разрезе; а' — вид по стрелке А; б — Г-образная трубка с раструбом (вид сбоку); б' — то же, вид по стрелке А; в — одна из металлических пластинок шпоза, вид в плоскости; в' — то же, вид сбоку; г — головка в разрезе; г' — то же, вид изнутри; д — фиксирующая гайка; д' — кольцо в разрезе; е' — то же, вид изнутри; ж — ковш в разрезе; ж' — радиус; М — размеры резьбы; φ — диаметр.

Во время опыта колпак удаляется, и в прямую трубку вставляется шлюз, который, направляясь проволочным поперечником, упирается в верхнюю стенку горизонтальной трубки. При этом резиновая кайма шлюза плотно притирается к стенкам канюли. Головка и детали ее укрепляются на канюле при помощи фиксирующей гайки так, чтобы имеющиеся на головке штифтики одновременно фиксировали бы шлюз. Следовательно, шлюз в канюле фиксируется проволочным поперечником, имеющимся внутри прямой трубки, и штифтиками головки. Таким образом, полость канюли разделяется на две герметические части: переднюю и заднюю. Химус, эвакуируемый из преджелудков, по передней части и через переднюю рожковидную трубку выделяется наружу, а через заднюю рожковидную трубку и по задней части — возвращается в сычуг.

Техника операции. Животное подготавливалось в два приема. Сперва накладывалась большая фистула рубца, закрываемая разборной пробкой. Спустя 10—15 дней производилась операция по наложению шлюзированной канюли. Комбиниро-

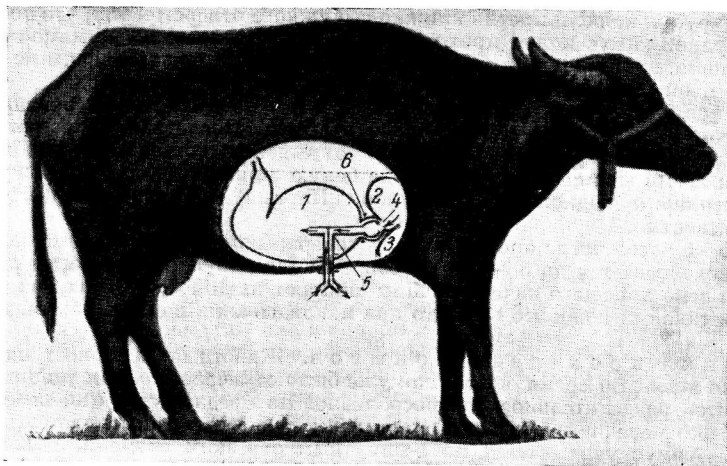


Рис. 2. Схема расположения канюли в сычуге животного.

1 — сычуг; 2 — книжка; 3 — сетка; 4 — книжно-сычужное отверстие; 5 — канюля; 6 — кольцевой капроновый шов.

Стрелки справа показывают выход химуса из преджелудков, слева — возврат в сычуг.

вание этих двух фистул на одном животном создавало возможность исследования процессов пищеварения во всех трех камерах преджелудков и в сычуге. С другой стороны, наличие большой фистулы рубца исключало предварительную диетическую подготовку животного. Накануне второй операции через большую фистулу рубца рубец и сетка освобождались от содержимого, и тем самым обеспечивалась требуемая стерильность последующей операции на сычуге.

Операция производилась на столе Сапожникова под сочетанным наркозом. Для основного наркоза берется 7%-й раствор хлоралгидрата на 20%-м растворе глюкозы с прибавлением 3% к общему объему спирта ректификата и вводится в яремную вену из расчета 0.3 г на 1 кг веса животного. Температура раствора была 38—40°. Животные фиксировались на левом боку. Местная анестезия достигалась послойным введением 2%-го раствора новокаина. Лапаротомия производилась с длиной разреза 10—12 см по белой линии в каудальном направлении от мечевидного хряща.

После разреза брюшины обнажается сальник, который отводится назад, и к ране подтягивается кардиальная часть сычуга. В таком положении последняя фиксируется ассистентом, и по серозно-мышечному слою окружности кардиальной части сычуга накладывается кольцевой шов из капроновых ниток № 10. Концы ниток берутся на пинцеты Кохера, и кардиальная часть сычуга вправляется в брюшную полость. При накладывании кольцевого шва нужно быть очень осторожным: не задеть слизистую сычуга и стараться обкалывать сосуды и нервы. Вторым приемом подтягивается дно сычуга к ране. Накладывается на него два эксцентричных ряда кisetных швов. Первый шов захватывает все слои, а второй — только серозно-мышечный слой стенки сычуга. Начало и конец обоих швов должны находиться на одной линии, с оставлением просвета между ними в 1 см. Диаметр обшито кisetными швами «эллипса» рассчитывается на диаметр прямой трубки канюли. Для того, чтобы ввести раструб и всю

горизонтальную трубку, а также верхний борт прямой трубки канюли в сычуг, разрез, сделанный посредине длинной оси «эллипса», продолжается по линии, оставшейся свободной между стыками кисетных швов. Затем вводятся в сычуг вся горизонтальная трубка с раструбом в сторону книжно-сычужного отверстия и верхний борт прямой трубки канюли. Часть разреза, вышедшая за пределы кисетных швов, зашивается двумя швами: слизистая по Шмидену, а серозно-мышечный слой по Плахотину. Затем, тщательно вправляя вовнутрь слизистую оболочку, поочередно завязывают кисетные швы. Сычуг после обработки швов вместе с фистулой погружается в брюшную полость.

Концы капроновых ниток освобождаются от пинцетов. Капроновый кольцевой шов кардиальной части сычуга слегка и осторожно стягивается, с оставлением воронкообразного раструба в стороне книжно-сычужного отверстия, и завязывается двойным хирургическим узлом внутри брюшной полости. Чрезмерное стягивание капроновых ниток может повлечь за собой прорезывание стенки сычуга. Эту манипуляцию следует производить под контролем рук, неоднократно проверяя напряжение ниток и состояние стенок сычуга под кольцом шва. Этим швом достигается фиксация раструба горизонтальной трубки канюли против книжно-сычужного отверстия так, что поступающий из преджелудков химус может проходить только по канюле, но не мимо ее.

Капроновые нитки должны быть строго стерильны и не загрязнены во время операции. Перед операцией лучше их погружать в 5%-ю настойку йода.

Конец прямой трубки канюли выводится через новый разрез в брюшной стенке, который производится на 4—5 см вправо от раны. После закручивания внешнего борта канюли прямая трубка герметически закрывается колпаком. Брюшная полость закрывается тремя швами: на брюшину, на белую линию живота и на кожу с поверхностной фасцией и подкожной клетчаткой. Первый шов непрерывный, остальные два — прерывистые.

Через 5—6 часов после операции часть содержимого, изъятая из рубца накануне операции, подогревается до 38—40° и возвращается в рубец. На второй день животному дается сено хорошего качества. Швы снимают на 10-й день. Уход за животными в остальном такой же, как это принято при накладывании в сычуг обычной басовской фистулы.

Техника проведения опытов. Животные могут поступать на опыт после снятия швов. Во время опыта, как уже было отмечено, колпак удаляется и в канюлю вводится разделительное приспособление. Из преджелудков по передней части канюли и через переднюю рожковидную трубку содержимое поступает в измерительный сосуд. Химус учитывается по 5-минутным отрезкам времени, и возвращается в сычуг.

Возврат химуса через заднюю рожковидную трубку и каудальную часть канюли осуществляется при помощи простого приспособления, представляющего собой 2-литровый баллон с одним нижним и двумя верхними тубусами. Нижний тубус соединяется резиновым шлангом с задней рожковидной трубой канюли. Один из верхних тубусов служит для нагнетения воздуха, а другой соединяется с воронкой. Между воронкой и тубусом на резиновую трубку накладывается зажим.

Химус, поступающий в измерительный цилиндр, учитывается и через воронку при открытии зажима вливается в баллон. Затем зажим закрывается, и при создании давления в 60—70 мм рт. ст. химус по шлангу, соединяющему нижний тубус баллона с задним рожком фистулы, поступает в сычуг.

Возраст оперированных животных 2 $\frac{1}{2}$ —3 года, а живой вес 250—300 кг. Оперированные в начале октября 1958 г. животные в настоящее время живут, находятся в хорошем состоянии и успешно используются в опытах.

Две буйволиных телки, оперированные для разработки методики в 1957 г., были забиты через 5 месяцев после операции. Обследование показало, что никаких патологических изменений на сычуге и вокруг книжно-сычужного отверстия нет. Капроновый кольцевой шов покрыт соединительной тканью, как бы инкапсулирован.

Запись моторики рубца, сетки, книжки (через большую фистулу рубца) до и через 15 дней после операции при прочих равных условиях дает идентичную кривую. Это свидетельствует о том, что фистула не оказывает отрицательного влияния на деятельность желудка.

Опыты показали, что содержимое из преджелудков в сычуг поступает отдельными порциями, объем которых колеблется в пределах от 40 до 250 мл. Сухое вещество в этих порциях составляет 5—12%. Его больше, чем в содержимом сетки, рН — несколько ниже. Поступающий из преджелудков химус в сычуге разводится в 2—3-кратном размере.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а з а н о в а Н. У., Тез. докл. Всесоюз. совещ. по физиолог. и биохим. с.-х. животных, Изд. АН СССР, 102, 1958.
Н и к и т и н В. Н., Сб. тр. Харьковск. зоотехн. инст., 8, 79, 1939.

- Попов Н. Ф., Тез докл. Всесоюзн. совещ. по физиолог. и биохим. с.-х. живот-ных, Изд. АН СССР, 68, 1958.
- Синещеков А. Д. Физиология питания сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, М., 1953.
- Phillipson A. T., Vet. Res., 58, № 8, 1946.

Поступило 12 IV 1959

A MODIFICATION OF THE FISTULA TECHNIQUE FOR SEPARATE STUDIES OF DIGESTION IN THE STOMACH OF RUMINANTS

By A. A. Aliev

From the Azerbaijan Veterinary Research Institute, Baku

ПРИБОР ДЛЯ РЕГИСТРАЦИИ ДАВЛЕНИЯ В ЖЕЛЧНОМ ПУЗЫРЕ ПТИЦ

В. В. Ли

Кафедра нормальной физиологии Зооветинститута, Семипалатинск

Существующие методы определения и записи давления в желчном пузыре животных не пригодны для птиц, так как желчный пузырь у них чрезвычайно мал (1—2 мл³).

Ртутный, водяной и пружинный манометры для измерения давления требуют поступления в прибор воздуха или жидкости. Это влечет за собой уменьшение объема жидкости в изучаемом органе, что обязательно должно повлечь за собой понижение давления. Отклонение давления от истинной величины будет тем больше, чем меньше объем изучаемого органа. Настоящий прибор, сконструированный по принципу компенсации давления, позволяет регистрировать давление в желчном пузыре птиц практически без изменения объема желчи в последнем.

Прибор представляет систему сообщающихся сосудов (рис. 1). В напорный сосуд 1 наливают воду и опускают его так, чтобы уровень жидкости находился в нижнем конце трубки 4. Открывают кран 6, трехходовой кран 18 ставят в положение, при котором трубка 5 и капилляр 7 соединяются с наружным воздухом. Открывают краны 8 и 11. Нижнее кольцо ползунка 16 ставят точно на уровне изучаемого органа. Затем при помощи груши или шприца трубку из плотной резины 10 заполняют физиологическим раствором, доводят уровень жидкости в капилляре 7 до верхнего кольца ползунка и закрывают краны 11 и 8. (Расстояние между верхним и нижним кольцами ползунка соответствует капиллярному подъему жидкости).

Точная регулировка уровня жидкости в капилляре производится при помощи микровинта 9. После этого кран 18 ставят в положение, при котором трубка 5 соединяется с капилляром 7, но не сообщается с наружным воздухом.

Для измерения давления в желчный пузырь вкалывают иглу или ввязывают канюлю и открывают кран 8. Если произошло смещение мениска в капилляре 7, то ставят его в прежнее место при помощи микровинта 9. Затем открывают кран 11. Жидкость в резиновой трубке 10 под давлением вытесняется и мениск в капилляре 7 поднимается; поднимают напорный сосуд 1 до тех пор, пока уровень жидкости в капилляре 7 не станет на прежнее место.

Если давление в измеряемом органе будет меньше давления воздуха в трубке 5, то уровень жидкости в капилляре будет опускаться. В этом случае напорный сосуд опускают до тех пор, пока уровень жидкости в капилляре не поднимется на прежнее место.

Если уровень жидкости в капилляре быстро колеблется, то необходимо кран 8 поставить так, чтобы не было пульсации мениска.

При поднятии напорного сосуда 1 уровень жидкости в трубке 4 будет подниматься свободно до уровня напорного сосуда. Уровень жидкости в трубке 5 при этом поднимается незначительно, так как пространство, находящееся между жидкостью в трубке 5 и капилляром 7, заполнено воздухом и герметически закрыто. Жидкость, находящаяся в трубке 5, давит на воздух с силой, равной разнице высоты водяного столба в трубках 4 и 5.

Когда уровень жидкости в капилляре будет доведен до начального положения, давление воздуха в капилляре будет равно давлению в полости изучаемого органа. Шкалу давления 12 поднимают так, чтобы ее нулевая точка находилась на уровне жидкости в трубке 5. Отсчитывают высоту уровня воды в трубке 4 (в см). Полученное

число укажет искомое давление, выраженное в сантиметрах водяного столба. Таким образом, измерение давления производится практически без изменения объема изучаемого органа.

Для записи колебаний давления в желчном пузыре верхний конец трубки 3 соединяют при помощи резиновой трубки с капсулой Маррея и открывают кран 6. Затем, изменяя высоту напорного сосуда 1, строго следят за тем, чтобы уровень жидкости

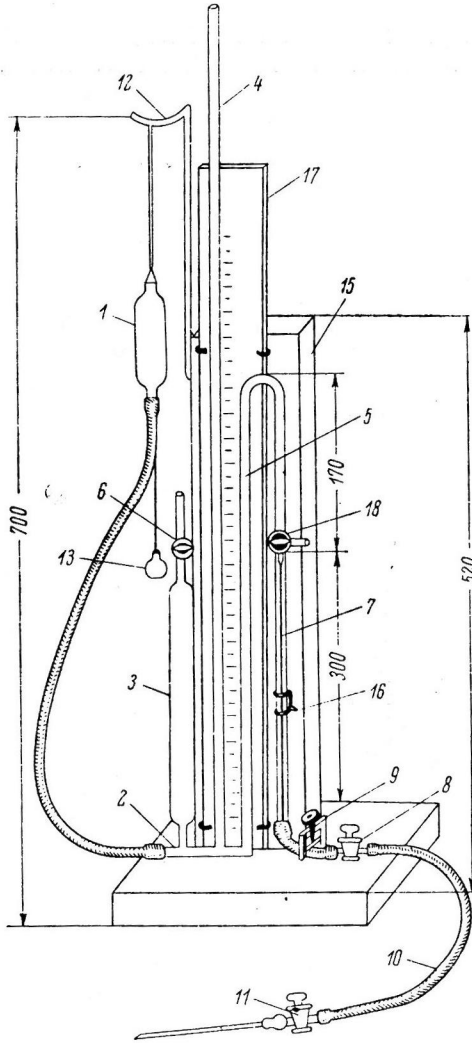


Рис. 1. Прибор для регистрации давления в желчном пузыре у птиц.

Объяснения в тексте. Размеры в миллиметрах.

в капилляре 7 находился как можно ближе к нулевому уровню. Можно почти точно следовать за изменением давления в желчном пузыре и получить удовлетворительную запись на кимографе (рис. 2), позволяющую судить о характере изменения давления при различных воздействиях на организм. Заранее определив высоту подъема писчика при различных давлениях, можно установить величину изменения давления по кимограмме.

Настоящий прибор позволяет измерять давления от 0 до 60 см вод. ст. По чувствительности и точности он совершенно не отличается от обычного лабораторного водяного манометра и может быть рекомендован во всех случаях, когда необходимо исключить вытекание жидкости из полости изучаемого органа.

Прибор прост по устройству и в обращении. Трубка изготовлена из бюретки для крана 6 этой трубки могут быть использованы как стеклянные трехходовые, так и металлические краны, для капилляра 7 берется микропипетка на 0.1 мл, микровинт

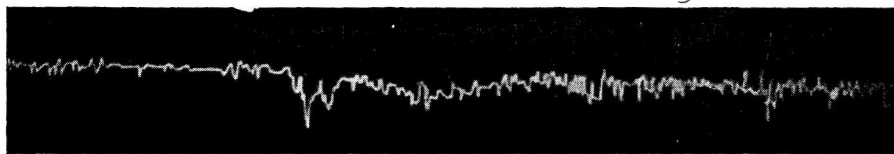


Рис. 2. Запись давления в желчном пузыре у птицы.

9 можно сделать из зажима Мора, краны 8 и 11 можно взять от микробюретки, для шкалы 17 можно взять простую деревянную линейку с делениями, четырехходовую трубку 2 можно изготовить из двух Т-образных трубок соответствующего диаметра, наконец, для трубок 4 и 5 берется дрот диаметром 0.5—0.7 см.

Поступило 12 IX 1959

THE RECORDER OF PRESSURE IN THE BIRD GALL-BLADDER

By V. V. Li

From the Chair of normal physiology, Zooveterinary Institute, Semipalatinsk

МЕТОДИКА МНОЖЕСТВЕННОГО ОТВЕДЕНИЯ БИОТОКОВ КОРЫ В ХРОНИЧЕСКОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ У СОБАК И КРОЛИКОВ

Р. С. Мухина

Физиологический институт им. акад. А. А. Ухтомского Государственного университета,
Ленинград

Хроническое вживление электродов кроликам не представляет затруднений, они удерживаются в черепе в течение многих месяцев, тогда как у собак вживление электродов представляет значительные затруднения, так как они быстро выпадают вследствие наступления некроза кости.

Вследствие трудности хронического вживления электродов собакам и кошкам естественно возникли попытки регистрации биотоков коры без хронического вживления электродов. Так, описаны способы регистрации биотоков коры путем наклеивания на череп собаки нескольких агаровых электродов после предварительного удаления мышц (Данилов, 1955; Василевская, 1958), путем вкалывания на время опыта металлических игл (Артемьев, 1956; Сахнулина, 1957).

Следует учитывать, что вбивание в череп собаки или кошки металлических игл наносит определенную травму, которая сама по себе может надолго вызвать сдвиг электрической активности коры и тем самым повлиять на ход опыта.

Для решения вопроса о механизме и локализации замыкания временной связи весьма существенна возможность максимального количества отведений. В этом отношении следует отметить способ множественного вживления электродов одновременно в кору и подкорковые структуры, описанный Л. Г. Трофимовым и Р. Н. Лурье (1956) и Н. Н. Любимовым (1958).

Нами разработана методика множественного отведения биотоков коры мозга у собак и кроликов без нарушения целостности черепа. У собак после удаления височных мышц поверхность черепа, покрытая кожей, представляет благоприятные условия для отведения биотоков. У кроликов, вследствие слабого развития мышечного слоя, предварительной операции удаления мышц черепа не требуется. Нами были изготовлены два типа резиновых шлемов: один для собаки, другой для кролика. Они хорошо облегают поверхность черепа животного и имеют отверстия для ушей. Для удобства фиксации электродов шлемы были сделаны из двух слоев резины. В шлеме собаки пробкорезом было сделано 15, а в шлеме кролика 10 отверстий, в которые устанавливались электроды.

Каждый электрод состоит из плексигласового цилиндрика диаметром 5 мм и высотой 12 мм. В центре цилиндрика проходит металлическая трубочка диаметром 1.5 мм.

К концу этой трубочки, обращенному к поверхности черепа, припаяна серебряная чашечка, которая заполняется проводящей пастой. Другой конец трубочки служит для контакта. Каждый плексигласовый цилиндр имеет бортик, для того чтобы он не выпадал из отверстия шлема.

Перед началом опыта голова животного тщательно выстригается. Во время опыта животное помещается в специальный гамак с отверстиями для лап; серебряные чашечки всех электродов заполняются проводящей пастой или агаром; кожа головы протирается спиртом, и на нее одевается шлем с электродами. Концы шлема застегиваются на шею под мордой удобной пряжкой. После этого проверяется плотность прикосания серебряных чашек с проводником к черепу. Винт позволяет регулировать степень прижатия чашечки с проводящим веществом к коже черепа. Около головы подопытного животного находится контактная колодка с мягкими проводами. Один конец этих проводов, заканчивающийся штепсельным штырьком, втыкается в верхний конец трубочки элект-

рода и обеспечивает надежный контакт, другой конец подключается к усилителю. Провода на контактной колодке и электроды на шлеме должны быть пронумерованы. Измеряется сопротивление электродов, — обычно оно не превышает 8—10 ком.

Пригодность такого способа отведения ЭЭГ нами проверена в течение года в опытах на одной собаке и 5 кроликах (рис. 1) с регистрацией биотоков на чернилопишущем электроэнцефалографе «Альвар». В предыдущей работе (Мнухина, 1960) на основании опытов на животных с хронически вживленными электродами нами было показано, что ориентировочно-исследовательская реакция на индифферентный звуковой раздражитель в зависимости от функционального состояния коры может проявиться не только в виде диффузной десинхронизации, но и в форме диффузной гиперсинхронизации. Этот факт был подтвержден нами и в условиях множественной регистрации биотоков коры по описанному нами методу. Следует считать, что при каком-то среднем уровне функционального состояния коры индифферентный раздражитель может вызвать ориентировочную реакцию, сопровождающуюся десинхронизацией медленных ритмов, тогда как при некотором снижении уровня функционального состояния коры тот же индифферентный раздражитель вызывает ориентировоч-

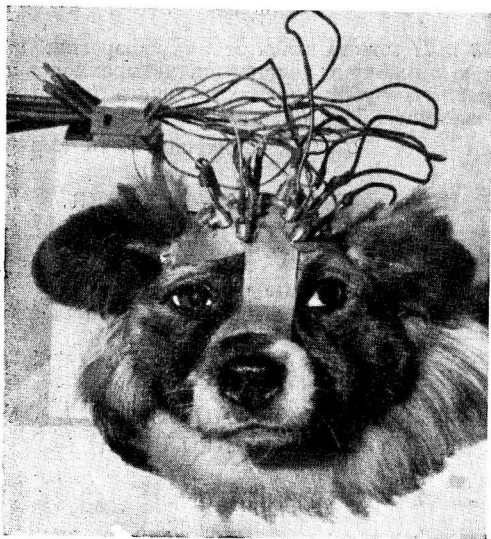


Рис. 1. Множественная регистрация биотоков коры в хронических опытах на собаках без нарушения целостности черепа.

Индифферентные электроды помещаются на ушах. Биотки отводятся от 10 точек коры униполярно, а также регистрируются биполярные теменно-затылочные отведения.

ную реакцию, сопровождающуюся диффузной гиперсинхронизацией медленного ритма. Описанный метод множественного отведения биотоков, позволяет регистрировать не только диффузные, генерализованные реакции, но и локальные ответы коры.

Нами регистрировались локальные ответы в затылочных зонах коры кролика в ответ на вспышки света с частотой один раз в 1 сек. Рис. 2 демонстрирует усвоение ритма световых раздражений в обширных зонах коры (частота ритма 3 и 5 мельканий света в 1 сек.).

На одном из подопытных кроликов нами проведена сравнительная оценка регистрации биотоков через вживленные электроды и через поверхностные электроды по предложенному нами методу.

Сравнение записи биотоков от 3 вживленных в левое полушарие электродов и соответствующих поверхностных электродов правого полушария показало лишь незначительное уменьшение амплитуды на последних. Эта разница была настолько незначительна, что в некоторые опытные дни она совсем не проявлялась и наблюдалась совершенно одинаковая запись от симметричных вживленных и поверхностных электродов.

Описанный метод множественного отведения биотоков в хроническом эксперименте на собаках и кроликах оправдал себя в лабораторной обстановке. Он позволяет без нарушения целостности черепа длительные исследования по изучению изменений ЭЭГ в процессе выработки условных рефлексов, регистрации локальных реакций коры на афферентные раздражения, процессов усвоения ритма раздражений и прочее.

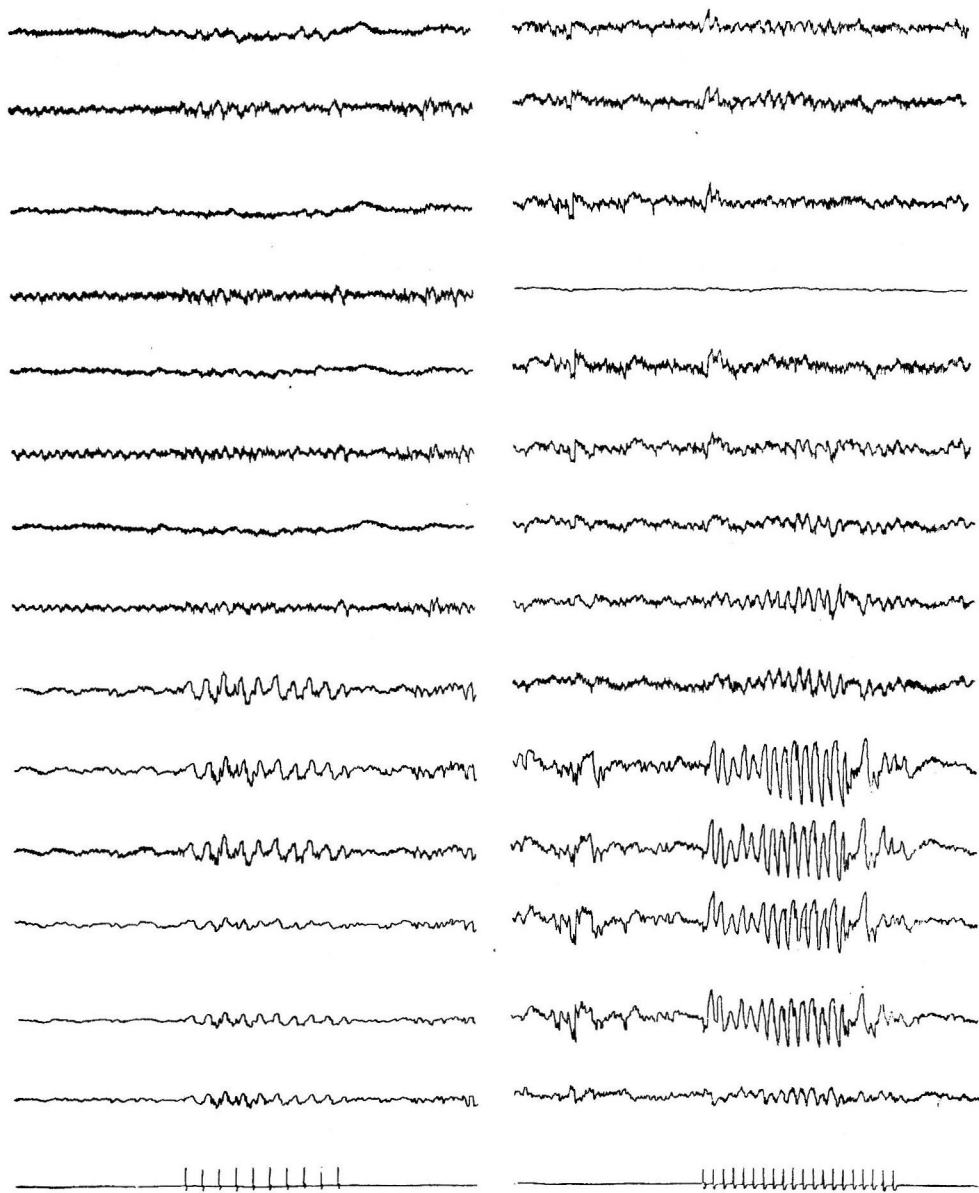


Рис. 2. Усвоение ритма световых раздражений зонами коры кролика.

Наибольшая выраженность усвоения ритма в затылочных и теменно-затылочных отведениях.
 Частота ритма световых раздражений 3 и 5 мельканий света в 1 сек.

ЛИТЕРАТУРА

- А р т е м ь е в В. В., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 5, Л., 1956.
В а с и л ь е в с к а я Н. Е., Физиолог. журн. СССР, 44, № 3, 1958.
Д а н и л о в И. В., Журн. высш. нервн. деят., 5, в. 4, 1955.
Л ю б и м о в Н. Н., Журн. высш. нервн. деят., 8, в. 4, 1958.
М н у х и н а Р. С. В сб.: Вопросы электрофизиологии и энцефалографии. Л., 1960.
С а х и у л и н а Г. Т., Журн. высш. нервн. деят., 7, в. 5, 1957.
Т р о ф и м о в Л. Г., Р. Н. Л у р ь е, Физиолог. журн. СССР, 42, в. 4, 1956.

Поступило 3 VI 1959

TECHNIQUE OF MULTIPLE RECORDING OF THE CORTEX BIOCURRENTS
IN CHRONIC EXPERIMENTS ON DOGS AND RABBITSBy *R. S. Mnukhina*

From the Uktoumskii Institute of Physiology, State University, Leningrad

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ Р. П. ОЛЬНЯНСКОЙ и Л. А. ИСААКЯН «МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ГАЗОВОГО ОБМЕНА У ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ». МЕДГИЗ, 1959

И. И. Хренов

Ленинград

Методика определения газообмена в настоящее время имеет много модификаций и богатый арсенал приборов. Исторически более ранними являются респираторные камеры закрытого и открытого типов. В большинстве своем они уже устарели и постепенно теряют свое значение. Более новыми и прогрессивными являются масочные модификации методики. Это было подчеркнуто на Международном совещании по изучению питательности кормов, состоявшемся в августе 1959 г. в Москве.

Особую популярность за последние годы начинает приобретать комплексная масочная методика определения газознергетического обмена, кровообращения и легочного дыхания. Преимущество этой методики заключается в ее комплексности и относительной простоте. Методика позволяет одновременно получать величину 12 показателей, характеризующих с достаточной полнотой газознергетический обмен, кровообращение и легочное дыхание.

В самые последние годы появился ряд электрофизических приборов для определения газообмена (приборы Рейна, Нойонса—Киппа, Белау, магнитный газоанализатор, оптико-акустический газоанализатор, полярографический метод определения кислорода и др.). Преимущество этих приборов состоит в возможности с их помощью определять динамику газообмена, но, к сожалению, они пока еще дороги и не дают достаточно точных показателей.

В условиях такого сильного развития газоаналитических методов исследования основных вегетативных функций чувствовалось отсутствие на русском языке солидного практического руководства. Прежние издания такого рода либо устарели, либо исчезли с книжного рынка,¹ а небольшие разделы, посвященные газообмену, в вузовских практикумах ни в какой мере не решали этого вопроса. Поэтому выход в свет книги Р. П. Ольнянской и Л. А. Исаакян «Методы исследования газового обмена у человека и животных» явился весьма своевременным и отрадным событием. В книге, с полнотой, вполне достаточной для их воспроизведения, описаны почти все существующие модификации методики определения газообмена, различные типы газоанализаторов и других необходимых для работы приборов, а также приемы исследования. Книга написана хорошим четким языком, снабжена достаточным количеством иллюстраций, обеспечивающих легкое усвоение материала и может быть использована не только научными работниками и врачами лечебных учреждений, но и студентами вузов и техникумов биологического профиля.

Учитывая возможность переиздания книги, хотелось бы сделать некоторые замечания.

Ограниченный объем книги, по-видимому, не позволил авторам включить описание комплексной методики определения газознергетического обмена, кровообращения и легочного дыхания у людей и животных в эксперименте и в клинике. Не описаны также аппаратура, особенно новейшая, и техника исследования газообмена у сельскохозяйственных животных.

В целом книга производит хорошее впечатление как своим содержанием, так и своим оформлением.

Поступило 14 I 1960

¹ Например, книга П. Е. Сыркиной «Газовый анализ в медицинской практике». Медгиз, 1956.

A REVIEW OF THE BOOK BY R. P. OL'NIANSKAIA AND L. A. ISSAAKIAN
 «METHODS OF STUDYING GAS EXCHANGE IN MAN AND ANIMALS», MEDGIZ,
 1959

By I. I. Khrenov

Leningrad

РЕЦЕНЗИЯ НА «РУКОВОДСТВО К САМОСТОЯТЕЛЬНОМУ ПРОВЕДЕНИЮ
 ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ ПО КУРСУ НОРМАЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ».

под ред. Э. А. АСПАТЯНА и А. В. ГУБАРЬ. М., 1959, стр. 239.

Г. Г. Мусалов и М. А. Гуспиев

Дагестанский медицинский институт, Махачкала

В связи с решениями партии и правительства СССР о реорганизации преподавания в высшей школе, направленными на дальнейшее приближение теории к практике и на повышение самостоятельности в работе учащихся, выход в свет настоящего руководства следует считать своевременным.

Достоинствами руководства являются: краткое теоретическое обоснование опытов, подробное описание их методики, многочисленные схемы, рисунки и таблицы, приводимые исторические данные (фамилии, даты), пораздельный вопросник, фиксирующий внимание на главном, а также ясное изложение материала в целом. Все это дает студенту возможность самостоятельно выполнить опыт и понять факты, на которых построена теория физиологии.

Однако рецензируемое руководство не лишено отдельных недостатков и упущений. В первой главе, где студент знакомится с основными методиками физиологического эксперимента и классической аппаратурой раздражения и регистрации, следовало бы коротко упомянуть о современной электрофизиологической и радиобиологической аппаратуре для исследования функций. Это дало бы студенту возможность проследить этапы развития техники физиологического эксперимента.

В разделе «Кровообращение» приведено достаточное количество опытов по регуляции сердца и сосудов, подробно изложена методика электрокардиографии. Вместе с тем в этом разделе пропущены клинико-физиологические методы исследования сердца, осциллографическая методика определения артериального давления, методика определения венозного давления, отсутствуют понятие о среднем давлении и опыты по условнорефлекторной регуляции деятельности сердца и сосудов.

В главе, посвященной характеристике физиологических функций крови, желательнее было бы осветить клинически важные методики определения скорости свертывания крови аппаратом Базарона, определения группы крови по двойной реакции изомоагглютинации (по трем стандартным сывороткам и эритроцитам) и пробы, проводимые перед переливанием крови.

Раздел «Дыхание» желательнее расширить опытами по изучению рефлекторной регуляции дыхания и исследованию дыхания в противогазе.

Ценно в главе «Обмен веществ и энергии» то, что все коэффициенты даются с подробным разъяснением. Однако недостает определения стандарта основного обмена по весу и поверхности тела с использованием номограмм. Желательно было бы ввести опыты по экскреторной функции почек, а также включить работу по терморегуляции.

Пищеварение является одной из наиболее разработанных глав физиологии, но это недостаточно отражено в руководстве. Эту главу желательнее расширить регистрацией движений желудка и кишечника при помощи воздушной передачи через водяной манометр, определением переваривающей силы желудочного сока по Метту, опытами по всасыванию из желудочно-кишечного тракта и опытами по получению слюны у человека (по Ющенко-Красногорскому).

В разделе «Мышцы и нервы» уделено достаточное внимание выработке у студентов практических навыков по приготовлению нервно-мышечных препаратов и записи сокращений. Эту важную и трудную для понимания главу желательнее было бы дополнить опытами по определению работы изолированных мышц лягушки в условиях средних нагрузок, измерением абсолютной силы, эргографией и динамометрией, опытами, демонстрирующими законы изолированного проведения по нерву, физиологической целостности нервов, относительной неутомляемости нервов и законы раздражения Пфлюгера. Было бы ценно дать опыты, связанные с учением Н. Е. Введенского об оптимуме и пессимуме, о лабильности и парабозе вместе с более подробным теоретическим обоснованием их.

Главы «Центральная нервная система» и «Высшая нервная деятельность» наиболее подробные разделы в практикуме. Приведены опыты, которые помогают наблюдать явления возбуждения, торможения, их суммации и иррадиации в ц. н. с. Хорошо изложена методика выработки условных рефлексов у собак по слюнной и двигательной реакции, а также методика выработки условных мигательных рефлексов у человека. Эти главы желательно расширить введением работ, демонстрирующих тонические рефлексы спинного мозга, статические и статокINETические рефлексы среднего мозга на морских свинках и кроликах; а также поведение таламических, мезенцефалических, безмозжечковых лягушек и бесполушарных голубей.

Глава «Органы чувств» изложена в соответствии с учением И. П. Павлова об анализаторах. Приведены клинические методики исследования органов чувств. Однако отсутствуют такие важные методики исследования, как определение остроты слуха, костной и воздушной проводимости звука, цветового зрения.

Было бы хорошо в конце руководства дать сводную таблицу физиологических констант организма человека.

В заключение следует отметить, что авторами — сотрудниками кафедры нормальной физиологии 2-го Московского медицинского института им. Н. И. Пирогова проделана большая и ценная работа.

Желательно переиздать это полезное руководство с учетом указанных дополнений и замечаний.

A REVIEW OF THE BOOK «TEXTBOOK FOR UNASSISTED PERFORMANCE OF PRACTICAL STUDIES IN THE COURSE OF NORMAL PHYSIOLOGY».

rev. by E. A. ASRATIAN and A. V. GUBAR. MOSCOW, 1959

By *G. G. Musalov* and *M. A. Gusnier*

Makhach-Kala

НАУЧНЫЕ СЪЕЗДЫ И КОНФЕРЕНЦИИ

О ДОКЛАДЕ ПРОФЕССОРА НОРБЕРТА ВИНЕРА (США) В ИНСТИТУТЕ
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ МЕДИЦИНЫ АМН СССР 22 июля 1960 г.

Летом 1960 г. известный американский математик Н. Винер посетил Институт экспериментальной медицины, где зародилось учение И. П. Павлова об условных рефлексах, и выступил с докладом, посвященным вопросам математического анализа электроэнцефалограммы (ЭЭГ) человека.

Отметив, что современное развитие радиоэлектроники позволяет очень точно регистрировать электрические явления в нервной системе, профессор Винер остановился на необходимости анализа тех сложных аperiodических электрических процессов, которые удается записывать с помощью различных энцефалографов. В этих целях им был разработан метод, основанный на том же принципе, что и метод анализа спектрального состава света с помощью интерферометра.

Для анализа ЭЭГ была сконструирована специальная установка. Запись биоэлектрических волн осуществлялась на магнитной ленте с помощью частотной модуляции. Все необходимые операции осуществлялись в установке с помощью электронных счетнорешающих машин. Спектры энцефалографических волн и функции автокорреляции, которые записывает это устройство, оказываются очень похожими на те кривые, которые выдает интерферометр для света.

Если полученные таким образом кривые подвергнуть гармоническому анализу, то получается спектральное разложение с характерным пиком на частоте около 10 гц, т. е. на частоте α -ритма.

Докладчиком было показано, что указанный пик не является случайным. Позволительно считать пик на частоте 10 гц некоторой объективной характеристикой ЭЭГ, которая достаточно устойчива для данного индивидуума и может несколько изменяться у различных лиц.

Разбирая вопрос о том, можно ли пользоваться этой характеристикой в качестве физиологического показателя с высокой степенью надежности, как, например, частотой сердечных сокращений или температурой тела, Н. Винер высказал предположение, что этот показатель может найти применение в экспериментальной медицине, в частности в фармакологии, поскольку в опытах было показано, что указанную картину в спектре ЭЭГ можно существенно сдвинуть (на 20%) с помощью адреналина и тироксина. Однако для разработки нового метода оценки действия фармакологических веществ необходимы специальные опыты на животных, которые довольно трудно осуществить в связи с наблюдающейся у них неустойчивостью ЭЭГ. Лишь недавно экспериментаторам удалось получить устойчивую картину ЭЭГ в опытах на кошках.

В заключение докладчик, сравнивая работу мозга с работой электронной счетной машины, высказал предположение, что в мозгу должна быть отметка времени, определяющая момент впуска сигналов извне, которые поступают в нервные центры не сплошным потоком, а квантами. По-видимому, в мозгу имеется своеобразная отметка времени с интервалом порядка 0.1 сек., в течение которой импульсы подаются в мозг, т. е. нервная система как бы включается через определенные короткие интервалы времени, что обеспечивает наиболее экономное расходование энергии.

Подчеркивая нелинейность мозга как прибора, докладчик в качестве примера привел наблюдавшиеся им в специальных экспериментах явления усвоения ритма в ЭЭГ при ритмическом световом воздействии на испытуемого, на что уже давно было указано крупнейшим советским физиологом А. А. Ухтомским.

Что касается возникновения острых линий и провалов на фоне сплошного спектра ЭЭГ, то Н. Винер высказал предположение, что эту картину можно истолковать математически, и он ставит это предметом своего исследования в настоящий момент.

Докладчику было задано много различных вопросов, в том числе и вопрос об отношении его к возможности передачи мыслей на расстоянии. Н. Винер высказал свое отрицательное отношение к телепатическим исследованиям, считая их ненаучными. Аналогичный ответ был дан на вопрос о возможности выразить мысль в электри-

ческих величинах ЭЭГ. Докладчик сказал, что регистрируемые биотоки мозга можно рассматривать как побочные явления утки, но не как главные процессы, которые происходят в нервных центрах. Поэтому даже путем самого тщательного анализа их амплитудных и частотных характеристик нельзя получить всей той массы информации, которая заключена в человеческой мысли.

Выступление Н. Винера было тепло встречено многочисленной научной аудиторией.

В тот же день Н. Винер посетил в ИЭМ физиологический отдел им. И. П. Павлова (зав. отд. — проф. П. С. Купалов), где ему демонстрировали опыты по условным рефлексам. Затем Н. Винеру были даны объяснения экспонатов музея и кабинета И. П. Павлова, а также были показаны материалы, характеризующие интерес И. П. Павлова к применению математических методов для анализа проблем пищеварения и условных рефлексов. Винер с интересом просмотрел статью математика Н. А. Романова (1935), работавшего у И. П. Павлова по применению теории вероятностей к анализу в. н. д. животных. Ему не была известна работа английского нейрофизика Г. Уолтера совместно с павловским учеником И. С. Розенталем в Англии в 1934 г., применявшим статистические методы для установления некоторых стандартов условнорефлекторных и вегетативных реакций собак с разными типами в. н. д.

Н. Винер ознакомился с письмами математика-философа Бертрانا Рассела к И. П. Павлову и его сыну Всеволоду, а также с фотокопиями писем И. П. Павлова к У. Б. Кеннону. Винер отметил, что он считает Б. Рассела своим учителем, но ему не было известно о существовании контактов между И. П. Павловым и Б. Расселом. Что касается Кеннона, то Винер подчеркнул огромное значение книги последнего «Мудрость тела» (1932), которая и определила совместную работу Винера с Кенноном и А. Розенблютом над проблемами кибернетики. По его мнению, Кеннон представил много опытных доказательств в подтверждение идей о постоянстве внутренней среды организма и механизмов, ее регулирующих.

В заключение профессор Винер сказал, что в СССР он познакомился с многими интересными, с его точки зрения, исследованиями, и ему хотелось бы вновь побывать в Советском Союзе, чтобы провести некоторые работы в содружестве с советскими учеными, в частности в области биологии.

Г. А. Вартанян, В. Л. Меркулов, Д. Н. Меницкий

SOME DATA OF MATHEMATICAL ANALYSIS OF BIOELECTRIC BRAIN OSCILLATIONS

(on the report of prof. Norbert Wiener)

By *G. A. Vartanian, V. L. Merkulov and D. N. Menitskii*

Leningrad

НЕКРОЛОГ

ГЕОРГИЙ ЕФИМОВИЧ ВЛАДИМИРОВ

1901—1960

5 сентября 1960 г. на 60-м году жизни безвременно скончался член редакционной коллегии «Физиологического журнала СССР им. С. М. Сеченова», выдающийся биохимик, профессор Георгий Ефимович Владимиров.

Г. Е. Владимиров родился 12 января 1901 г. в г. Харькове. Почти вся его творческая жизнь прошла в Ленинграде.

Поступив в 1917 г. в Военно-медицинскую академию, он прошел в ее стенах путь от слушателя до профессора — начальника кафедры биологической химии. В 1933—

1940 гг. он заведывал кафедрой физической и коллоидной химии 3-го Медицинского института и биохимической лабораторией в Институте экспериментальной медицины. С 1940 г. руководил кафедрой биохимии Университета и с 1950 г. до последних дней жизни — работой лаборатории биохимии нервной системы Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР.

В течение 7 лет Г. Е. Владимиров возглавлял биохимические группы эльбрусских экспедиций АН СССР. В результате проведенных исследований были выяснены некоторые особенности обменных процессов организма в условиях разреженной атмосферы, что позволило выработать рациональный пищевой режим на высотах, установить роль некоторых лекарственных веществ в борьбе с высотной болезнью, а также выяснить значение высокогорной тренировки для летчиков. Его дальнейшие исследования внесли существенное дополнение в проблему биохимии мышечного труда и утомления. За работу по высотной физиологии он был удостоен медали им. И. П. Павлова.

Круг научных интересов Г. Е. Владимирова обширен. Его исследования по эмбриохимии, установившие своеобразие обмена веществ на ранних стадиях развития организма, получили мировую известность. Широко известны его работы по исследо-

ванию скорости обновления фосфорных соединений эритроцитов. Существенный вклад сделан им в изучение обмена гемоглобина. Обнаружена взаимосвязь обмена хромопroteидов с обменом аскорбиновой кислоты. Ряд важных для медицины вопросов получил разрешение в его трудах в области антибиотиков.

Особое значение имеют работы Г. Е. Владимирова по биохимии мозга и энергетике биохимических процессов, нашедшие широкое признание. Исследовано влияние на обмен мозга различных функциональных состояний его — возбуждения, наркотического сна, гипотермии, гипертермии, гипоксии. Сочетая глубокое знание химии и физиологии, Георгий Ефимович сумел тесно увязать новейшие методы биохимического исследования с павловскими методами физиологического эксперимента. Применив одним из первых в Советском Союзе метод меченых атомов, он со своими сотрудниками



исследовал ход обновления ряда соединений фосфора, серы, а также белков головного мозга. Работы его по вопросам энергетики биохимических превращений заставляют по-новому оценить энергетические соотношения в ряде биохимических процессов.

Перу Г. Е. Владимирова принадлежит свыше 130 печатных трудов. Он принимал активное участие в создании свыше 10 учебников и пособий для высшей школы.

Яркий представитель советской науки, обладающий острым чувством нового, требовательный к себе и людям Георгий Ефимович был прекрасным организатором и педагогом. Из руководимых им лабораторий и кафедр вышло более 50 диссертационных работ, в том числе много докторских. Он был избран действительным членом Академии медицинских наук СССР.

Г. Е. Владимиров был одним из организаторов ряда научных конференций и съездов в нашей стране, участником многих международных конференций и конгрессов, достойно представляя советскую науку за рубежом. О признании заслуг Георгия Ефимовича широкой научной общественностью свидетельствует избрание его в 1960 г. в Париже в центральный комитет Международной организации по исследованию мозга.

В течение многих лет он возглавлял биохимические секции Ленинградского общества физиологов им. Н. М. Сеченова и Ленинградского общества естествоиспытателей и являлся членом правления Всесоюзного общества биохимиков. Незабываемы его блестящие лекции, глубокая и объективная оценка научных докладов.

За заслуги перед Родиной Г. Е. Владимиров был награжден орденом Ленина.

Память о выдающемся ученом, обаятельном и скромном человеке Георгии Ефимовиче Владимирове навсегда останется в наших сердцах.

Группа товарищей, сотрудников, учеников.

G. E. VLADIMIROV

(OBITUARY)

By a group of colleagues

Leningrad

ОБ ОТЧЕТЕ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ ЖУРНАЛА

Летом текущего года Бюро Отделения биологических наук Академии Наук СССР на заседании под председательством академика-секретаря Н. М. Сисакина заслушало отчет редакционной коллегии «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова». Доклад о работе Редакционной коллегии сделал заместитель главного редактора проф. Д. Г. Квасов. Член-корреспондент АН СССР С. Е. Северин выступил с содокладом как член Комиссии по ознакомлению с работой журнала.

«Физиологический журнал СССР» основан И. П. Павловым в 1917 г. В настоящее время этот журнал является основным периодическим изданием в Советском Союзе, освещающим на своих страницах как теоретические, так и экспериментальные исследования в области физиологии человека и животных. Журнал рассылается далеко за пределы СССР. Его получают научные учреждения 32 государств. С 1957 г. «Физиологический журнал СССР им. Сеченова» под названием «Sechenov Physiological Journal of the USSR» публикуется Пергамон-институтом в Лондоне в полном переводе на английский язык.

Бюро Отделения биологических наук обсудило доклад и содоклад Комиссии, констатировало положительные стороны в деятельности журнала за последние годы, а также указало на недостатки, имевшиеся в деятельности Редакционной коллегии и технического аппарата редакции.

После обмена мнениями Бюро Отделения биологических наук постановило: одобрить деятельность редакционной коллегии «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова». Вместе с тем оно рекомендовало коллегии журнала «в целях разгрузки портфеля редакции осуществить более четкое разграничение тематики между близкими журналами, главным образом «Журналом высшей нервной деятельности» с тем, чтобы не публиковать статей, тематика которых относится к компетенции других журналов», также «систематически публиковать обзорно-теоретические, методологические, критические статьи, а также дискуссионные по актуальным вопросам современной физиологии», затем «шире информировать читателей о новых изданиях, в том числе зарубежных; публиковать больше рецензий».

Кроме сказанного, Бюро Отделения рекомендовало Редакционной коллегии обсудить возможности более тесного сотрудничества с периодическими изданиями физиологического направления в странах народной демократии, рассмотреть вопрос о срочной публикации кратких научных сообщений, имеющих актуальный интерес и доложенных на заседаниях научных обществ, и сделать другие указания.

Идя навстречу просьбе Редакционной коллегии «Физиологического журнала», Бюро Отделения биологических наук рассмотрело и утвердило Редакционный совет как совещательный орган при Редакционной коллегии в составе 26 человек.

Бюро Отделения также рассмотрело новый состав Редакционной коллегии «Физиологического журнала СССР». Новый состав Редакционной коллегии и был утвержден Президиумом Академии наук СССР на заседании от 22 июля с. г. Главным редактором журнала назначен на новый срок член-корреспондент АМН СССР проф. Д. А. Бирюков.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ СТАТЕЙ, ПОМЕЩЕННЫХ
В ТОМЕ XLVI «ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР
им. И. М. СЕЧЕНОВА» за 1960 г.

- Айрапетьянц Э. Ш. и Л. И. Лебедева. Модификация операции наложения маточной фистулы у собак. № 6, стр. 759.
- Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Батуев, В. А. Кисляков и К. Лебентрау. О физиологических механизмах пространственного анализа. № 8, стр. 908.
- Акишина Н. И., см. Каплан П. М., Н. И. Акишина, Н. М. Турубинер, № 12, стр. 1493.
- Аладжалова Н. А. и О. Х. Коштойяц. Сверхмедленные ритмические колебания потенциала в изолированной полоске коры мозга. № 1, стр. 1.
- Александрюк С. П., см. Коштойяц Х. С., Г. А. Малюкина и С. П. Александрюк. № 9, стр. 1038.
- Алиев А. А. Влияние высокой температуры внешней среды на секрецию околоушной слюнной железы у буйволов, № 5, стр. 552.
- Алиев А. А. Новая модификация фистульной методики для раздельного изучения пищеварения в желудке жвачных животных. № 12, стр. 1501.
- Альтман Я. А. Электрофизиологическое исследование различных отделов слуховой системы кошки в условиях длительного ритмического раздражения. № 5, стр. 526.
- Альтман Я. А. и А. М. Марусева. Характеристика электрических реакций различных отделов слуховой системы наркотизированных и ненаркотизированных животных. № 11, стр. 1345.
- Андреева В. Н. И. П. Павлов в лаборатории при Академической терапевтической клинике С. П. Боткина (1878—1890). № 3, стр. 363.
- Антипов В. В., см. Раевский В. О., В. В. Антипов, Е. И. Кузнец, С. В. Толова, Л. С. Ульяновский, В. Я. Шаповалова, № 10, стр. 1203.
- Антонова И. Г. и М. В. Коровина. Тонус и проприоцептивные рефлексы шейных мышц. № 11, стр. 1401.
- Антошкина Е. Д. и А. И. Науменко. Изменение кровоснабжения корковых концев зрительного и слухового анализаторов при их раздражении. № 11, стр. 1305.
- Артамонов В. Н., см. Крапивинцева С. И., О. И. Голицкая, В. Н. Артамонов и Н. Н. Малинская. № 11, стр. 1394.
- Бабский Е. Б., Л. С. Розанова и Л. С. Ульяновский. Феномен усвоения ритма при электрической стимуляции сердца. № 10, стр. 1195.
- Бархударян С. С. Физиологический механизм взаимодействия двух разных дифференцировок. № 6, стр. 718.
- Батуев А. С., см. Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Батуев, В. А. Кисляков и К. Лебентрау. № 8, стр. 897.
- Батурина Е. М. Вопросы физиологии восприятия музыкальных тонов в научном наследии И. М. Сеченова. № 2, стр. 258.
- Беленков Н. Ю. Временные связи и некоторые вопросы их эволюции. № 9, стр. 1126.
- Беленков Н. Ю. и Г. Н. Сметанин. К вопросу о роли коры больших полушарий в регуляции кровяного давления. № 10, стр. 1218.
- Берхин Е. Б. Влияние веществ, возбуждающих ц. н. с. на водный диурез. № 5, стр. 586.
- Бетелева Т. Г. и Л. А. Новикова. Электрофизиологическое изучение гиппокампа и его реакции на афферентные раздражения. № 1, стр. 41.
- Бехтерева Н. П. и В. В. Усов. Методика прерывистой фотостимуляции в ритме собственных потенциалов мозга при регистрации электроэнцефалограммы. № 1, стр. 108.
- Бирюкова З. И. К механизму образования временной связи у человека. № 2, стр. 148.
- Бирюков Д. А. Немеркнущие идеи ленинизма — острое оружие в борьбе

- за материализм в естествознании. № 4, стр. 1.
- Бирюков Д. А. и Ф. П. Ведяев. Некоторые проблемы физиологии нервной системы в Чехословацкой Народной Республике. (К 15-летию освобождения Чехословакии — 9 мая 1945 г.). № 5, стр. 636.
- Благодатова Е. Т. Влияние постоянного тока на спонтанную электроэнцефалограмму кролика. № 8, стр. 948.
- Богомолов Н. А. О специфическом динамическом действии белковых кормов у крупного рогатого скота. № 8, стр. 992.
- Боенко И. Д., С. И. Васильев и В. Л. Черкашина. Изменения контрактуры мышцы при интероцептивных раздражениях. № 2, стр. 210.
- Бразовская Ф. А., см. Несмеянова Т. Н., Ф. А. Бразовская и Е. Н. Иорданская. № 2, стр. 202.
- Брандис С. А. Влияние брома и кофеина на световую чувствительность глаза и терморегуляцию при высокой температуре окружающей среды. № 4, стр. 489.
- Брандис С. А., С. А. Иосельсон и В. Н. Пиловичкая. Функциональные изменения в организме в покое и во время работы при многочасовом вдыхании газовых смесей с большим содержанием кислорода. № 7, стр. 801.
- Братусь Н. В. О представительстве в мозжке некоторых висцеральных нервов. № 2, стр. 179.
- Бузников Г. А., см. Манухин Б. Н. и Г. А. Бузников. № 9, стр. 1160.
- Булыгин И. А., Л. В. Итина, Е. С. Рапацевич. К сравнительной характеристике экстероцептивных и интероцептивных рефлексов. № 8, стр. 966.
- Бутхузи С. М., см. Нарикашвили С. П., С. М. Бутхузи и Э. С. Молинава. № 6, стр. 653.
- Буштуева К. А., Е. Ф. Полежаев, А. Д. Семененко. Влияние подпороговых оборонительных раздражений на рефлекторную деятельность. № 4, стр. 452.
- Вальман А. В. К анализу механизма действия анальгетиков на интероцептивное действие торможения двигательного-оборонительного условного рефлекса. № 4, стр. 480.
- Вартанян Г. А., Д. Н. Меницкий, В. Л. Меркулов. О докладе профессора Норберта Винера (США) в Институте экспериментальной медицины АМН СССР 22 июля 1960 г., № 12, стр. 1518.
- Васильев С. И., см. Боенко И. Д., С. И. Васильев и В. Л. Черкашина. № 2, стр. 210.
- Васильева В. В., Э. Б. Косовская, В. П. Правосудов и И. Н. Сальченко. Исследование газообмена оксигенации крови и частоты сердечных сокращений при интенсивной работе в лабораторных условиях. № 7, стр. 842.
- Ведяев Ф. П. К физиологии экспериментальных эпилептиформных реакций подкоркового происхождения. № 2, стр. 167.
- Ведяев Ф. П., см. Бирюков Д. А. и Ф. П. Ведяев. № 5, стр. 636.
- Великсон И. М. и Ф. М. Черниловская. Влияние пульсации светового потока люминесцентных ламп на электроэнцефалограмму человека (в связи с рациональным освещением на производстве). № 7, стр. 795.
- Верещагин С. М. и И. А. Сытинский. Физиологические эффекты аминокислотной кислоты. № 10, стр. 1287.
- Владимирова Е. А. Исследование изменений уровня свободного аммиака в мозгу при дифференцировании торможения и в некоторых условиях невротического состояния у крыс. № 11, стр. 1373.
- Владимирова И. А., см. Воронцов Д. С. и И. А. Владимирова. № 2, стр. 194.
- Вознесенский Б. Б. О действии АКГТ на соматические и вегетативные компоненты оборонительных рефлексов у собак. № 4, стр. 443.
- Войткевич В. И. Изменение количества крови в мозгу и количества гемоглобина в крови у акклиматизированных к хронической гипоксии крыс и их потомства. № 1, стр. 78.
- Волжина Н. С., см. Ключевский Б. Н. и Н. С. Волжина. № 1, стр. 117.
- Воробьева Т. М., см. Крамова А. А. и Т. М. Воробьева. № 11, стр. 1387.
- Воронцов Д. С. и И. А. Владимирова. О влиянии некоторых физиологических активных веществ на ток действия нерва. № 2, стр. 194.
- Воскресенская А. К. и В. Л. Свищевский. Анализ природы следовых ритмических реакций в нервно-мышечном приборе крыла насекомых. № 9, стр. 1050.
- Высоцкая Н. Б., Е. И. Ильина и Д. А. Харкевич. Влияние ганглиоблокирующих средств на активность некоторых ферментных систем и содержание сульфгидрильных групп в верхнем шейном ганглии. № 9, стр. 1076.
- Гамбарян Л. С. Нарушения двигательных функций при повреждении мозжечка и задних столбов спинного мозга. № 5, стр. 509.
- Гамбарян Л. С. О спинальных путях кортикальной проекции проприоцептивной сигнализации. № 9, стр. 1098.

- Гандельсман А. Б., Р. П. Грачева и Н. Б. Прокопович. Адаптация человека к гипоксии при мышечной деятельности. № 7, стр. 851.
- Гармашева Н. Л. и Е. Ф. Крыжановская-Каплун. № 12, стр. 1463.
- Георгий Ефимович Владимиров (некролог). № 12, стр. 1515.
- Георгиев В., см. Матеев Д. и В. Георгиев. № 2, стр. 141.
- Герасин В. А., см. Лихницкая И. И. Е. В. Микортумова, К. Н. Сазонов и В. А. Герасин. № 7, 883.
- Глебовский В. Д. О рефлексах разгибателей в зависимости от силы и частоты раздражений центральных отрезков мышечных нервов противоположной конечности. № 8, стр. 917.
- Глезер В. Д. Функциональные единицы фовального зрения. № 11, стр. 1325.
- Голецкая О. И., см. Крапивинцева С. И., О. И. Голецкая, В. Н. Артамонова и Н. Н. Малинская. № 11, стр. 1394.
- Голубович К., см. Персон Р. С. и К. Голубович. № 10, стр. 1181.
- Горланова Т. Т., см. Рогов А. А., Т. Т. Горланова и Н. Т. Ковалева. № 3, стр. 284.
- Грачева Р. П., см. Гандельсман А. Б., Р. П. Грачева и Н. Б. Прокопович. № 7, стр. 851.
- Гриншпун О. Я. Механо-электрический преобразователь для регистрации пульса. № 3, стр. 360.
- Группа товарищей. Творческий путь Н. В. Зимкина. № 1, стр. 121.
- Группа товарищей. Творческий путь А. В. Кибякова. № 2, стр. 257.
- Гурвич А. М. Дыхательные ритмы на ЭЭГ и роль дыхательного центра в становлении электрической активности головного мозга при оживлении после клинической смерти. № 4, стр. 434.
- Гуревич М. И. Рецензия на монографию В. В. Фролькиса «Рефлекторная регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы». № 3, стр. 367.
- Гуреева Н. М. К выступлениям И. П. Павлова на Международных конгрессах и съездах (1900—1917 гг.). № 6, стр. 764.
- Гурова Е. В. О рефлекторной природе анестезии тканей при электронаркозе. № 6, стр. 737.
- Гусельников В. И. О некоторых механизмах генерализованных реакций в электрограмме коры рептилий. № 5, стр. 537.
- Гусниев М. А., см. Мусалов Г. Г. и М. А. Гусниев. № 12, стр. 1512.
- Данилов Г. Е. К вопросу о влиянии кофеина на спинномозговые рефлексы. № 10, стр. 1243.
- Данилов Н. В. Рецензия на книгу П. Ф. Текутова «Практикум по физиологии человека и животных». Пособие для педагогических институтов. № 6, стр. 770.
- Демичев А. П. Влияние никотинной кислоты на безусловную рефлекторную функцию слюнных желез. № 15, стр. 561.
- Дерябин Л. Н. Косвенная регистрация среднего внутриартериального давления у человека при движениях. № 5, стр. 352.
- Дерябин В. С., Л. Н. Дерябин и М.-Дж. Кашкай. Действие ацетилхолина на мышцы задних конечностей собаки на половинной перерезке спинного мозга. № 12, стр. 1471.
- Дерябин Л. Н., см. Дерябин В. С., Л. Н. Дерябин и М.-Дж. Кашкай. № 12, стр. 1471.
- Добромылова О. П. и Н. И. Соловьева. Изменение реактивности рецепторов кожи лягушки под воздействием веществ, влияющих на обмен. № 1, стр. 98.
- Дородницина А. А. и Е. Я. Шепелев. Теплообмен человека в условиях пребывания при высоких температурах. № 5, стр. 607.
- Дроздова В. Н. и Б. Д. Стефанцев. Близкие и отдаленные последствия разрушения области дорзального ядра X черепномозгового нерва продолговатого мозга. № 11, стр. 1409.
- Дяблова П. Е. Влияние глутаминовой кислоты на холинергическое возбуждение в нервно-мышечных синапсах. № 6, стр. 690.
- Евдокимов С. А. и Г. А. Трубицина. К методике определения газообмена у мелких животных. № 5, стр. 631.
- Еременко Л. Ф. К вопросу о кортикальной регуляции деятельности почек. № 5, стр. 579.
- Еременко Н. П. Изменение характера окислительных процессов при выполнении работы в умеренном и максимальном темпе в различных сочетаниях. № 2, стр. 236.
- Жуков Е. К. Рецензия на книгу «Физиологические методы в клинической практике» (под редакцией Д. А. Бирюкова). № 2, стр. 254.
- Жуков Е. К. и Ю. З. Захарьянц. Электрофизиологические данные о некоторых механизмах преоделения утомления. № 7, стр. 819.
- Жуков Е. К. и Э. Б. Косовская. Роль А. Н. Крестовникова в развитии физиологии спорта. К 75-летию со дня рождения. № 7, стр. 888.
- Зарецкий И. И., И. А. Михайлова, Н. С. Розанова. О функциональном значении эфферентной иннервации почек. № 5, стр. 593.

- Захарьянц Ю. З., см. Жуков Е. К. и Ю. З. Захарьянц. № 7, стр. 819.
- Захарьянц Ю. З., см. Котельникова Е. Г. и Ю. З. Захарьянц. № 7, стр. 877.
- Зефирова Л. Н. Простой метод получения парных импульсов и исследование рефрактерности. № 10, стр. 1295.
- Зильберман Н. Е. Электронный фотостимулятор. № 2, стр. 246.
- Зимкин Н. В. О значении величины нагрузки темпа, длительности упражнений и интервалов между занятиями для мышечной тренировки. № 7, стр. 870.
- Иванова В. А., см. Чистович Л. А. и В. А. Иванова. № 1, стр. 20.
- Иванов К. П. и Дэн Су-п. Электрическая активность мышц и химическая терморегуляция у белых крыс различного возраста. № 1, стр. 64.
- Иванов К. П. Химическая терморегуляция и электрическая активность мышц при относительном покое у различных животных. № 5, стр. 544.
- Иванников Т. В. О корковой компенсации функции зрительного анализатора. № 11, стр. 1312.
- Ильина Е. И., см. Высоцкая Н. Б., Е. И. Ильина и Д. А. Харкевич. № 9, стр. 1076.
- Ильина А. И., см. Тонких А. В., А. И. Ильина и С. И. Теплов. № 12, стр. 1456.
- Ильинский Д. А. Рецензия на книгу Г. И. Мчедlishvili «Капиллярное кровообращение». № 1, стр. 133.
- Ильинский Д. А. Аппарат для искусственного дыхания у мелких животных. № 6, стр. 757.
- Ильинский О. В. Действие наркотиков на флексорные и экстензорные рефлексы поясничного отдела спинного мозга. № 1, стр. 90.
- Именной указатель авторов статей, помещенных в томе XLVI Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова, за 1960 г. № 12, стр. 1523.
- Иорданская Е. Н., см. Несмянова Т. Н., Ф. А. Брозовская и Е. Н. Иорданская. № 2, стр. 202.
- Иосельсон С. А., см. Брандис С. А., С. А. Иосельсон и В. Н. Пиловичкая. № 7, стр. 801.
- Итина Л. В., см. Булыгин И. А., Л. В. Итина, Е. С. Рапацевич. № 8, стр. 966.
- Кандрор В. И. Реакция коркового слоя надпочечников при воздействии на организм малых доз ионизирующей радиации. № 2, стр. 230.
- Кандрор В. И. Реакция мозгового слоя надпочечников при воздействии на организм малых доз ионизирующей радиации в условиях внутреннего облучения. № 6, стр. 744.
- Каплац П. М., Н. П. Акишина, Н. М. Турубинер.
- О влиянии подсадки селезенки на содержание кальция в сыворотке крови. № 12, стр. 1497.
- Карасик Вл. и И. Суздальская. Рецензия на книгу Д. Н. Насонова «Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение». № 3, стр. 368.
- Карпман В. Л. и В. С. Савельев. Динамика сокращения правого желудочка сердца у человека. № 3, стр. 310.
- Кашкай М.-Дж., см. Дерябин В. Н., Л. Н. Дерябин и М.-Дж. Кашкай. № 12, стр. 1471.
- Квасов Д. Г. и А. К. Федорова-Гротт. Помощники И. П. Павлова в исследовании деятельности пищеварительного аппарата в конце XIX и начале XX в. № 1, стр. 126.
- Квасов Д. Г. О проприоцептивных рефлексах и их торможении. № 4, стр. 388.
- Кисляков В. А., см. Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Багуев, В. А. Кисляков и К. Либентрау. № 8, стр. 908.
- Клосовский Б. Н. и Н. С. Волжина. Хирургическая методика полного двустороннего одномоментного удаления зрительных бугров у собак. № 1, стр. 117.
- Ковалева Н. Т., см. Рогов А. А., Т. Т. Горланова и Н. Т. Ковалева. № 3, стр. 284.
- Ковальский Г. С. Пассивная гиперполяризация скелетных мышц после пересадки и функциональной блокады нерва. № 6, стр. 683.
- Ковальский Г. С. Атония (пассивная гиперполяризация) зрительных центров лягушки. № 9, стр. 1120.
- Коган А. Б. Прибор для автоматического определения порога раздражения. № 2, стр. 251.
- Кожухарь Е. М. К вопросу о влиянии атропина на функциональную деятельность слюнных желез и уровень амилазы в крови человека. № 5, стр. 559.
- Конорский Ю. Являются ли отсроченные реакции следовыми условными рефлексами. № 2, стр. 244.
- Константинова Н. Н. Методика однополосного отведения биотоков сердца беременного животного и плода. № 6, стр. 750.
- Коровина М. В., см. Антонова И. Г. и М. В. Коровина. № 11, стр. 1401.
- Коростовцева Н. В. Глубокая гипоксическо-гиперкапническая гипотермия и повышение устойчивости к ней. № 10, стр. 1188.
- Косилов С. А. Развитие и применение принципа нейродинамики в физиологии труда. № 4, стр. 381.
- Косимов Р. Ю., см. Лобашев М. Е., В. В. Саватеев, Р. Ю. Косимов и В. В. Пономаренко. № 9, стр. 1083.
- Коссовская Э. Б., см. Васильева В. В., Э. Б. Коссовская, В. П. Правосулов и И. П. Сальченко. № 7, стр. 842.

- Коссовская Э. Б., см. Жуков Е. К. и Э. Б. Коссовская. № 7, стр. 888.
- Костюк П. Г. Электрофизиологическая характеристика отдельных нейронов спинного мозга. № 1, стр. 9.
- Костюк П. Г. Особенности полисинаптического возбуждения и торможения отдельных двигательных нейронов. № 4, стр. 398.
- Костюк П. Г., см. Чжан Сян-дун и П. Г. Костюк. № 8, стр. 926.
- Котельникова Е. Г. и Ю. З. Захарьянц. Методика комплексного электромиографического и биомеханического анализа работы мышц. № 7, стр. 877.
- Котова Г. Н. О влиянии внутриартериальных и внутривенных инъекций гипертонических и изотонических растворов на лимфатические и кровеносные сосуды. № 6, стр. 695.
- Коштоянц О. Х., см. Аладжалола Н. А. и О. Х. Коштоянц. № 1, стр. 1.
- Коштоянц Х. С., Г. А. Малюкина и С. П. Александрюк. Роль переднего мозга в проявлении «группового эффекта» у рыб. № 9, стр. 1038.
- Крамова А. А. и Т. М. Воробьева. Новизна как своеобразный раздражитель при введении веществ внутрь организма. № 11, стр. 1387.
- Крапивинцева С. И., О. И. Голдикая, В. Н. Артамонова и Н. Н. Малинская. Развитие тренированности организма подростков в течение 1-го года производственного обучения. № 11, стр. 1394.
- Кроткова А. П. К методике наложения сплюнной канюли у жвачных животных. № 5, стр. 634.
- Крыжановская-Каплун Е. Ф., см. Гармашева Н. Л. и Е. Ф. Крыжановская-Каплун. № 12, стр. 1463.
- Крылов В. Ф. К вопросу о механизме действия брома. № 10, стр. 1258.
- Крылов О. А. Некоторые данные о становлении активирующей части ретикулярной субстанции ствола головного мозга в онтогенезе. № 6, стр. 664.
- Крылов С. С. Влияние цианида натрия, ацетилхолина на химиорецепторы кортидного клубочка. № 4, стр. 429.
- Кузнец Е. И., см. Раевский В. С., В. В. Антипов, Е. И. Кузнец, С. В. Толова, Л. С. Ульяновский, В. Я. Шаповалова. № 10, стр. 1203.
- Кузьмичев Б. А. Влияние жвачного периода на морфологический состав и некоторые физико-химические свойства крови у крупного рогатого скота. № 1, стр. 103.
- Кулаев Б. С. Киевская конференция по физиологии и патологии кровообращения. № 1, стр. 135.
- Кулланда К. М. Сравнительная характеристика зон предстательства *n. n. pelvici et pudendi* в корбольших полушарий кошек и собак. № 11, стр. 1336.
- Кузнецов Е. М. и Р. Г. Сингапулин. Об участии заднекорешковой иннервации в регуляции секреторной функции желудка. № 12, стр. 1476.
- Кунцова М. Я. Особенности взаимодействия иннервационных систем в нервно-мышечном приборе некоторых видов черноморских крабов. № 9, стр. 1090.
- Кучук А. П. О значении ангиорецепторов при внутриартериальном введении гипертонического раствора глюкозы. № 3, стр. 338.
- Лагутина П. С. О рефлекторных механизмах регуляции функций мочевого пузыря. № 2, стр. 214.
- Лапина И. А. Влияние явного (наличного) очага возбуждения на суммацию возбуждений в слюноотделительных центрах. № 6, стр. 712.
- Лебедев В. П. К методике экспериментального исследования функций ретикулярной формации мозгового ствола. № 1, стр. 115.
- Лебедева Л. И., см. Айрапетьянц Э. Ш. и Л. И. Лебедева. № 6, стр. 759.
- Лебединский А. В. и Н. П. Бехтерева. О суммации процесса торможения. № 5, стр. 509.
- Лебентрау К., см. Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Батуев, В. А. Кисляков и К. Лебентрау. № 8, стр. 908.
- Левин Э. А., см. Хомуло П. С. и Э. А. Левин. № 8, стр. 1024.
- Лейбсон Л. Г., см. Яковлев Н. Н., Л. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова, В. А. Рогозин и Н. Р. Чаговец. № 7, стр. 834.
- Ли В. В. Прибор для регистрации давления в желчном пузыре. № 12, стр. 1509.
- Лихницкая И. И. Сопоставление по вопросам водносолевого обмена. № 6, стр. 77.
- Лихницкая И. И., Е. В. Микиртумова, К. Н. Сазонов и В. А. Герасин. К вопросу о методах определения минутного объема крови при физиологических и клинических исследованиях. № 7, стр. 883.
- Лобашев М. Е., В. Б. Савватеев, Р. Б. Косимов и В. В. Пonomarenko. Исследование некоторых сторон «животного гипноза». № 9, стр. 1083.
- Лызлова С. Н. и Н. С. Пантелеева. Соотношение компонентов адениловой системы при тетаническом сокращении мышцы. № 9, стр. 1153.
- Лысов В. Ф. К физиологии мочеотделения у овец. № 10, стр. 1269.
- Лян Чжи-ань и Е. А. Радионова. Количественные характеристики маскировки щелчка шумом в периферическом отделе звукового анализатора кошки. № 12, стр. 1438.

- Маева Т. А., см. Маршак М. Е. и Т. А. Маева. № 11, стр. . . .
- Мазурок А. А. Влияние молочной кислоты на работоспособность сердечной мышцы лягушки. № 3, стр. 326.
- Макарова А. Ф., см. Яковлев Н. Н., Л. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова, В. А. Рогозин и Н. Р. Чаговец. № 7, стр. 834.
- Макулькина Р. Ф., см. Серков Ф. Н., Р. Ф. Макулькина и В. В. Руссев. № 4, стр. 408.
- Малкина Д. И. и Х. С. Хамитов. Динамика холинэргической реакции крови и слюны у депанкреатизированных собак. № 5, стр. 565.
- Малинская Н. Н., см. Крапивинцева С. И., О. Н. Голицкая, В. Н. Артамонова и Н. Н. Малинская. № 11, стр. 1394.
- Малюкина Г. А., см. Комтоянц Х. С., Г. А. Малюкина и С. П. Александрюк. № 9, стр. 1038.
- Маниава Э. С., см. Нарикашвили С. П., С. М. Бутухузи и Э. С. Маниава. № 6, стр. 653.
- Мансуров Н. С. Эволюционная теория Дарвина и проблемы развития анализаторов. № 1, стр. 123.
- Манухин Б. Н. и Г. А. Бузников. Новый биологический метод количественного определения серотонина. № 9, стр. 1160.
- Марусева А. М., см. Альтман Я. А. и А. М. Марусева. № 11, стр. 1345.
- Маршак М. Е. и Т. А. Маева. Влияние гипоксии на функциональное состояние дыхательного центра. № 11, стр. 141.
- Матеев Д. и В. Георгиев. О связи между утомлением и типом высшей нервной деятельности (по данным эргографических исследований). № 2, стр. 141.
- Матросова Е. М., А. В. Соловьев, О. В. Солодкина. Отношение между секреторной и моторной деятельностью малой и большой кривизны желудка. № 9, стр. 1132.
- Матюшкин Д. П. Анализ силы длительности раздражения двигательной области коры головного мозга. № 8, стр. 933.
- Межера А. В. Влияние удаления моторных зон коры больших полушарий на эффекты раздражения мозжечка. № 6, стр. 672.
- Мельников В. В. и В. С. Мишин. К методике измерения скорости кровотока у человека. № 10, стр. 1293.
- Д. Меницкий, см. В. Меркулов и В. Вартамян. № 12, стр. . . .
- Меницкий Д. Н., см. Вартамян Г. А., Д. Н. Меницкий и В. Л. Меркулов. № 12, стр. 1518.
- Меркулов В. Л. Научные связи И. П. Павлова и У. Б. Кеннона. № 4, стр. 501.
- Меркулов В. Л., см. Вартамян Г. А., Д. Н. Меницкий и В. Л. Меркулов. № 12, стр. 1518.
- Мещерский Р. М. Простой манипулятор для изготовления микроэлектродов. № 5, стр. 629.
- Мещерский Р. М. Универсальный стереоактический прибор. № 8, стр. 1020.
- Микиртумова Е. В. см. Лихницкая И. И., Е. В. Микиртумова, К. Н. Сазонов и В. А. Герасин. № 7, стр. 883.
- Милюшкевич Г. Ф. О некоторых особенностях секреции амилалитических ферментов слюнной околоушной железы собаки. № 6, стр. 705.
- Минкина В. А., см. Прийма Г. Я. и В. А. Минкина. № 3, стр. 305.
- Минут-Сорохтина О. П., Г. Н. Сорохтин и Ю. Б. Темпер. Атония дыхательного центра лягушки. № 3, стр. 299.
- Митрополитанская Р. Л. Особенности влияния вегетативной нервной системы на сердечную деятельность каракульских ягнят. № 3, стр. 318.
- Михайлова И. А., см. Зарецкий И. И., И. А. Михайлова, Н. С. Розанова. № 5, стр. 593.
- Мишин В. С., см. Мельников В. В. и В. С. Мишин. № 10, стр. 1293.
- Мнухина Р. С. Методика множественного отведения биотоков коры в хроническом эксперименте у собак и кроликов. № 12, стр. 1511.
- Мойбенко А. А., см. Хамазюк А. И., В. Г. Жданенко и А. А. Мойбенко. № 3, стр. 347.
- Мосидзе В. М. К вопросу о корковой проекции слуха у собак. № 1, стр. 37.
- Мусалов Г. Г. и М. А. Гусниев. Рецензия на «Руководство к самостоятельному проведению практических занятий по курсу нормальной физиологии». № 12, стр. 1516.
- Мчедlishvili Г. И. Физиологические механизмы мозгового кровообращения при терминальных состояниях. № 10, стр. 1210.
- Надежкин Л. В. К механизму возникновения одной из форм процесса облегчения в нервно-мышечном препарате лягушки. № 6, стр. 677.
- Нарикашвили С. П. На XXI Международном конгрессе физиологов. Вопросы физиологии подкорковых образований головного мозга. № 3, стр. 371.
- Нарикашвили С. П., С. М. Бутухузи и Э. С. Маниава. Влияние коры больших полушарий на таламическую неспецифическую реакцию. № 6, стр. 653.
- Наследов Г. А. О влиянии симпатической нервной системы на переход возбуждения двигательного нерва на мышцу. № 10, стр. 1250.

- Науменко В. В. Об ориентировочном рефлексе у поросят в онтогенезе. № 8, стр. 981.
- Науменко А. И., см. Антошкина Е. Д. и А. И. Науменко. № 11, стр. 1305.
- Некролог, см. Георгий Ефимович Владимиров (1901—1960 гг.). № 12, стр. 1520.
- Несмеянова Т. Н., Ф. А. Бразовская и Е. Н. Иорданская. Случай частичной регенерации нервных проводников в перерезанном спинном мозге собаки. № 2, стр. 202.
- Николаева Н. И. Изменения возбудимости нервных клеток разных анализаторов при действии адекватных раздражителей. № 11, стр. 1366.
- Новакова В., см. Сворад Д., В. Новакова. № 1, стр. 57.
- Новикова Л. А., см. Бетелева Т. Г. и Л. А. Новикова. № 1, стр. 41.
- Об отчете редакционной коллегии журнала. № 12, стр. 1522.
- Окунева Г. Н., см. Сергиевский М. В. и Г. Н. Окунева. № 8, стр. 897.
- Орещук Ф. А. О развитии сна при локальном охлаждении спинного мозга (к вопросу о механизме спинального шока). № 10, стр. 1230.
- Орлов В. В. К характеристике плетизмографа как регистрирующего прибора. № 6, стр. 752.
- Орлов В. В. и Д. И. Паролла. Хвостовой плетизмограф с оптической регистрацией. № 11, стр. 1414.
- Осипова О. В. и К. М. Смирнов. Стадии упрямления при выработке заданной частоты дыхательных движений у человека. № 3, стр. 277.
- Павлова Л. П. и К. С. Точилов. К электроэнцефалографической характеристике парной работы больших полушарий человека при мышечной работе. № 7, стр. 777.
- Пантелеева Н. С., см. Лылова С. Н. и Н. С. Пантелеева. № 9, стр. 1153.
- Папоян Е. В., см. В. В. Фанарджян и Е. В. Папоян. № 12, стр. 1447.
- Паролла Д. И., см. Орлов В. В. и Д. И. Паролла. № 11, стр. 1144.
- Персон Р. С. Электрофизиологическое исследование деятельности двигательного аппарата человека при утомлении. № 7, стр. 810.
- Персон Р. С. и К. Голубович. Электромиографическое исследование утомления у человека в условиях искусственной ишемии работающей мышцы. № 10, стр. 1181.
- Песков Б. Я. Дыхательные реакции в условиях односторонней перерезки спинного мозга. № 3, стр. 269.
- Петров И. Р. Общие приспособительные реакции при действии сильных неблагоприятных для организма раздражителей. № 10, стр. 1224.
- Пиловицкая В. Н., см. Брандис С. А., С. А. Иосельсон и В. Н. Пиловицкая. № 7, стр. 801.
- Пинес Ю. Л. Электрофизиологическая характеристика афферентных связей почки с центральной нервной системой. № 11, стр. 1380.
- Плисецкая Э. М., см. Лейбсон Л. Г. и Э. М. Плисецкая. № 9, стр. 1163.
- Полежаев Е. Ф. Фазнопротекающие изменения на ЭЭГ как показатели формирования корковой координации. № 1, стр. 26.
- Полежаев Е. Ф., см. Буштуева К. А., Е. Ф. Полежаев, А. Д. Семенко. № 4, стр. 452.
- Пономаренко В. В., см. Лобашев М. Е., В. Б. Савватеев, Р. Б. Косимов и В. В. Пономаренко. № 9, стр. 1083.
- Попова Н. К., см. Яковлев Н. Н., Л. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова, В. А. Rogozкин и Н. Р. Чаговец. № 7, стр. 834.
- Правосудов В. П., см. Васильева В. В., Э. Б. Коссовская, В. П. Правосудов и И. Н. Сальченко. № 7, стр. 842.
- Прийма Г. Я. и В. А. Минкина. Деятельность глотательного и дыхательного центров при раздражении верхнего гортанного и блуждающего нервов на фоне гипервентиляции легких и обескровливания. № 3, стр. 305.
- Прозоровский В. Б. К анализу различий в эффектах, вызываемых антихолинэстеразными средствами. № 5, стр. 623.
- Пшеничнова А. А. Влияние миоцитов на проницаемость сосудов переднего отдела глаза кролика в норме и при выключении иннервации глаза. № 3, стр. 344.
- Пшоник А. Т. Рецензия на книгу Н. А. Шустина «Физиология лобных долей головного мозга». Медгиз, Л., 1959.
- Путинцева Т. Г. и Т. М. Турпаев. О выделении стимулирующих веществ при парасимпатических воздействиях на сердце лягушки. № 1, стр. 84.
- Рабинович М. Я., см. Саркисов С. А., В. С. Русинов и М. Я. Рабинович. № 5, стр. 647.
- Радионова Е. А. Методика хронического отведения потенциалов улитки в условиях перерезки мышц среднего уха у кошки. № 8, стр. 1027.
- Радионова Е. А., см. Лян Чжи-ань и Е. А. Радионова. № 12, стр. 1439.
- Раевский В. С., В. В. Антипов, Е. И. Кузнец, С. В. Толова, Л. С. Ульянский, В. Я. Шаповалова. К вопросу о механизме срыва торможения дыхательного центра при раздражении

- центрального отрезка блуждающего нерва. № 10, стр. 1203.
- Разумеев А. Н. Влияние некоторых наркотиков на усвоение ритма световых раздражений корой головного мозга кролика. № 1, стр. 50.
- Рапацевич Е. С., см. Булыгин И. А., Л. В. Итина, Е. С. Рапацевич. № 8, стр. 966.
- Резолюция IX-го съезда Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова. № 2, стр. 261.
- Реэбен В. А. и Ю. Р. Унгер. Кордиотахометр с записью интервалов. № 3, стр. 356.
- Рогов А. А., Т. Т. Горланова и Н. Т. Ковалева. Изменения сосудистых рефлексов и дыхания при образовании положительных и отрицательных условных рефлексов. № 3, стр. 284.
- Рогов А. А. Рецензия на книгу. И. А. Булыгина. «Исследование закономерностей и механизмов интероцептивных рефлексов», № 10, стр. 1300.
- Рогозки В. А., см. Яковлев Н. Н., Л. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова, В. А. Рогозкин и Н. Р. Чаговец. № 7, стр. 834.
- Розанов Н. С., см. Зарецкий И. И., И. А. Михайлова, Н. С. Розанова. № 5, стр. 593.
- Рокотова Н. А. и И. М. Горбунова. О рефлексогенной функции бедренно-подвздошных вен. № 1, стр. 71.
- Рудашевский С. Е. и В. В. Сысаев. Методика исследования рефлекторной фазы сердца. № 10, стр. 1297.
- Русин В. Я. Сопоставление некоторых физиологических сдвигов в организме животных при адаптации к мышечной работе и при лекарственном повышении их устойчивости. № 7, стр. 870.
- Русинов В. С., см. Саркисов С. А., В. С. Русинов и М. Я. Рабинович. № 5, стр. 647.
- Русинов В. С. Об отражении в энцефалограмме процесса иррадиации и реципрокных отношений при замыкании временной связи. № 11, стр. 1356.
- Руссов В. В., см. Серков Ф. Н., Р. Ф. Макулькин и В. В. Руссов. № 4, стр. 408.
- Рюмин В. П. О рефлекторном влиянии химических раздражений сердца на моторную деятельность желудка. № 4, стр. 476.
- Рюмина Е. Н. Влияние дополнительных раздражителей нерадиоактивной природы на эффекты малых доз внутреннего облучения. № 8, стр. 1010.
- Савватеев В. Б., см. Лобашев М. Е., В. Б. Савватеев, Р. Ю. Косимов и В. В. Понамаренко. № 9, стр. 1083.
- Савельев В. С., см. Карлман В. Л. и В. С. Савельев. № 3, стр. 310.
- Сазонов К. Н., см. Лихницкая И. И., Е. В. Микиртумова, К. Н. Сазонов и В. А. Гераскин. № 7, стр. 883.
- Салмин И. П. Роль механорецепторов многокамерного желудка в регуляции периодической жвачки. № 8, стр. 984.
- Сальченко П. Н. Прибор для автоматической подачи сигналов по программе. № 7, стр. 880.
- Сальченко И. Н., см. Васильева В. В., Э. Б. Коссовская, В. П. Правосудов и И. Н. Сальченко. № 7, стр. 842.
- Саркисов С. А., В. С. Русинов и М. Я. Рабинович. Рецензия на книгу: «The Central Nervous System and Behaviour. Transactions of first Conference, Josiah Mery Jr. Foundation, New York, 1958, pp. 426. № 5, стр. 647.
- Сафаров Р. И. Влияние афферентных импульсов с органов брюшной полости на терморегуляцию. № 8, стр. 976.
- Свадковская Н. Ф. Об изменениях окислительных процессов в различных отделах головного мозга при воздействии ультразвуковых колебаний. № 8, стр. 1016.
- Свердлов Ю. С. Рефлекторная деятельность спинного мозга при местном столбняке (электрофизиологическое исследование). № 8, стр. 941.
- Свидерский В. Л., см. Воскресенская А. К. и В. Л. Свидерский. № 9, стр. 1150.
- Сворад Д. и В. Новакова. Влияние экспериментально вызванной бессонницы на невротическое состояние у крыс. № 1, стр. 57.
- Семенов А. Д., см. Буштуева К. А., Е. Ф. Полежаев, А. Д. Семенов. № 4, стр. 452.
- Сербиненко М. В. К вопросу о локализации и возможном механизме действия аминазина на нисходящую ретикулярную формацию ствола мозга. № 9, стр. 1105.
- Сергиевский М. В. и Г. Н. Окунева. Сравнительная оценка возбудимости и значение регуляции дыхания каротидных синусов продолговатого мозга и коры полушарий. № 8, стр. 897.
- Серков Ф. Н., Р. Ф. Макулькин, В. В. Руссов. Влияние перерезок мозгового ствола и таламической радиации на электрическую активность головного мозга. № 4, стр. 408.
- Сингатулин, Р. Г., см. Е. М. Кузнецови Р. Г. Сингатулин. Об участии заднекорешковой иннервации в регуляции секреторной функции желудка. № 12, стр. 1476.
- Скипина Л. В. Влияние декортикации и удаления полосатых тел у го-

- лубей на проявление действия стрихнина и кордиамина. № 4, стр. 495.
- Скребицкий В. Г. Вызванные потенциалы и циклы возбудимости при действии светового стимула в хроническом эксперименте. № 12, стр. 1429.
- Сметанкин Г. Н., см. Беленков Н. Ю. и Г. Н. Сметанкин. № 10, стр. 1218.
- Смирнов К. М., см. Осипова О. В. и К. М. Смирнов. № 3, стр. 277.
- Сологуб Е. Б. Изменения ЭЭГ человека под влиянием мышечной работы. № 7, стр. 786.
- Сологуб М. И. Электрометрический усилитель постоянного тока для исследования внутриклеточных потенциалов при помощи микроэлектродов. № 1, стр. 101.
- Соловьев А. В., см. Матросова Е. М., А. В. Соловьев и О. В. Солодкина. № 9, стр. 1132.
- Солодкина О. В., см. Матросова Е. М., А. В. Соловьев и О. В. Солодкина. № 9, стр. 1132.
- Сорохтин Г. Н., см. Минут-Сорохтина О. П., Г. Н. Сорохтин и Ю. Б. Темпер. № 3, стр. 299.
- Старовойтов А. М. Возрастное изменение моторики желудка у поросят. № 5, стр. 572.
- Старцев В. Г. Суточный ритм пилеварительного тракта. № 4, стр. 467.
- Стефанцев Б. Д., см. Дроздова В. Н. и Б. Д. Стефанцев. № 11, стр. 1409.
- Сысоев В. В., см. Рудашевский С. Е. и В. В. Сысоев. № 10, стр. 1297.
- Сытинский И. А., см. Верещагин С. М. и И. А. Сытинский. № 10, стр. 1287.
- Суздальская И., см. Карасик Вл. и И. Суздальская. № 3, стр. 368.
- Сунь Лень-фэнь. Возрастные особенности в изменении картины крови под влиянием дезоксикортикостеронацетата. № 8, стр. 1000.
- Тамбовцев А. Н. О секреторной функции кишечника. № 9, стр. 1141.
- Тверской Г. Б. Методика операции перерезки ножки гипофиза у лактирующих коз. № 6, стр. 761.
- Темпер Ю. Б., см. Минут-Сорохтина О. П., Г. Н. Сорохтин и Ю. Б. Темпер. № 3, стр. 299.
- Теплов С. И., см. А. В. Тонких, А. И. Ильина и С. И. Теплов. № 12, стр. 1456.
- Терехов П. Г. О студенческих научных работах Н. Е. Введенского. № 9, стр. 1168.
- Толова С. В., см. Раевский В. С., В. В. Антипов, Е. И. Кузнец, С. В. Толова, Л. С. Ульянинский, В. Я. Шаповалова. № 10, стр. 1203.
- Томинг-Рейнтам Ы. Функциональная устойчивость хроматического зрения при утомлении. № 11, стр. 1320.
- Тонких А. В., А. И. Ильина и С. И. Теплов. Фармакологический анализ механизма изменений кровяного давления и коронарного кровообращения после болевого раздражения. № 12, стр. 1456.
- Точилов К. С., см. Павлова Л. П. и К. С. Точилов. № 7, стр. 777.
- Тринчер К. С. К вопросу о причине повышения карбоангидразной активности в легких. № 6, стр. 726.
- Трубицина Г. А., см. Евдокимов С. А. и Г. А. Трубицина. № 5, стр. 631.
- Турпаев Т. М., см. Путинцева Т. Г. и Т. М. Турпаев. № 1, стр. 84.
- Турпаев Т. М. Активные центры холинорецептора и изменение их свойств при охлаждении. № 9, стр. 1056.
- Туррубинер Н. М., см. Каплан П. М., Н. И. Акишина и Н. М. Туррубинер. № 12, стр. 1497.
- УСи-жуй. К методике измерения кровяного давления у крыс. № 7, стр. 886.
- Ульянинский Л. С., см. Раевский В. С., В. В. Антипов, Е. И. Кузнец, С. В. Толова, Л. С. Ульянинский, В. Я. Шаповалова. № 10, стр. 1195.
- Унгер Ю. Р., см. Реэбен В. А. и Ю. Р. Унгер. № 3, стр. 356.
- Ундрицов М. И. Роль клубочков и канальцев в механизме протеинурии. № 2, стр. 224.
- Усов В. В., см. Бехтерева Н. П. и В. В. Усов. № 1, стр. 108.
- Успенский Ю. Н. Роль симпатической нервной системы в механизме секреции желудочных желез. № 4, стр. 458.
- Фан Тянь-ци. О рефлекторном действии серотонина на сердце лягушки при перфузии аорты. № 3, стр. 333.
- Фанарджян В. В. и Е. В. Папоян. Об особенностях эффекторной генерализации и специализации двигательных рефлексов у собак. № 12, стр. 1447.
- Федорова-Грот А. К., см. Квасов Д. Г. и А. К. Федорова-Грот. № 1, стр. 126.
- Федорова-Грот А. К. О замещении адъюнктуры по физиологии в Петербургской Академии наук в 1860 г. № 5, стр. 641.
- Федотов Г. В. О механизме ассиметричной секреторной деятельности околушной слюнной железы. № 10, стр. 1265.
- Филяшина Г. А. О механизмах угнетения диуреза при интероцептивных раздражениях желудка. № 6, стр. 729.
- Фридман Ф. Е. Станок для фиксации экспериментальных животных при биомикроскопии глаз. № 5, стр. 633.

- Хамитов Х. С., см. Малкина Д. И. и Х. С. Хамитов. № 5, стр. 565.
- Хананшвили М. М. О роли наружного колечатого тела в осуществлении зрительной функции. № 2, стр. 156.
- Харкевич Д. А., см. Высоцкая Н. Б., Е. И. Ильина и Д. А. Харкевич. № 9, стр. 1076.
- Хаскин В. В. Развитие терморегуляции у домашней утки. № 12, стр. 1489.
- Хомазюк А. И., В. Г. Жданенко и А. А. Мойбенко. Характеристика нормальной ЭКГ у собак. № 3, стр. 347.
- Хомуто П. С. и Э. А. Левин. Денситометр с автоматической регистрацией кривой оптической плотности. № 8, стр. 1024.
- Хренов И. И. Рецензия на книгу Р. П. Ольбянской и Л. А. Исаакян «Методы исследования газового обмена у человека и животных». № 12, стр. 1115.
- Хуан И-мин. Новое доказательство раздельности фазных и тонических приборов скелетной мышцы. № 7, стр. 828.
- Чаговец Н. Р., см. Яковлев Н. Н., Л. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова, В. А. Rogozкина и Н. Р. Чаговец. № 7, стр. 834.
- Череди́нченко Л. К. Лейкоцитарные реакции на раздражение в разные сроки после облучения. № 5, стр. 613.
- Череди́нченко Л. К. О реакции облученного организма на некоторые физиологические нагрузки. № 10, стр. 1276.
- Черкашина В. Л., см. Боевко И. Д., С. И. Василев и В. Л. Черкашина. № 2, стр. 210.
- Чжан Сян-дун и П. Г. Костюк. Разряды отдельных нейронов мозжечка жабы, вызванные раздражением вестибулярного нерва. № 8, стр. 926.
- Чистович Л. А. и В. А. Иванова. Критическое время определения громкости звука. № 1, стр. 20.
- Чудакова И. В. Анализ механизма эффекта последствия нервно-мышечного прибора насекомых. № 9, стр. 1044.
- Шабунин Р. А. Изменение температурных сосудистых рефлексов во время мышечной деятельности статического характера. № 10, стр. 1143.
- Шамарина Н. М. О возможности закрепления в низших отделах центральной нервной системы экспериментально созданных изменений иннервационных отношений. № 4, стр. 418.
- Шамарина Н. М. О возможности перестройки иннервационных отношений мышц антагонистов у декортированных кроликов. № 10, стр. 1236.
- Шаповалов А. И. Постактивационное усиление в верхнем шейном симпатическом ганглии кошки. № 2, стр. 185.
- Шаповалов А. И. Облегчение и угнетение нервно-мышечной передачи в ходе ритмической стимуляции при внутриклеточном отведении. № 9, стр. 1112.
- Шек М. П. Всасывание в пищеварительном тракте в покое и после мышечной работы. № 5, стр. 602.
- Шек М. П. Интенсивность всасывания воды в тонком кишечнике у собак при различных степенях перегревания. № 12, стр. 1483.
- Шепелев Е. А., см. Дородничина А. А. и Е. Я. Шепелев. № 5, стр. 607.
- Шляфер Т. П. Об особенностях сердечных и дыхательных рефлексов у крыс в онтогенезе. № 9, стр. 1147.
- Шустин Н. А. О подражательном двигательном рефлексе. № 2, стр. 161.
- Шуст В. К. К вопросу о декомпрессионных изменениях крови. № 5, стр. 618.
- Юрьева Г. Ю. К вопросу о роли реактивных групп белка во вкусовой рецепции. № 9, стр. 1071.
- Яковлева М. И. Влияние удаления мозгового вещества надпочечников на условнорефлекторную регуляцию деятельности сердца и дыхания у кошки в онтогенезе. № 3, стр. 291.
- Яковлев Н. Н., Л. Г. Лешкевич, А. Ф. Макарова, Н. К. Попова, В. А. Rogozкина и Н. Р. Чаговец. Возрастные особенности реакции организма на выполнение физических упражнений. № 7, стр. 834.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
В. Г. Скребицкий. Вызванные потенциалы и циклы возбудимости при действии светового стимула в хроническом эксперименте	1429
Лян Чжи-ань и Е. А. Радионова. Количественные характеристики маскировки щелчка шумом в периферическом отделе звукового анализатора кошки	1439
В. В. Фанарджян и Е. В. Папойн. Об особенностях эффекторной генерализации и специализации двигательных рефлексов у собак	1447
А. В. Тонких, А. И. Ильина и С. И. Теплов. Фармакологический анализ механизма изменений кровяного давления и коронарного кровообращения после болевого раздражения	1456
Н. Л. Гармашева и Е. Ф. Крыжановская - Каплун. Материалы электрофизиологического исследования безусловнорефлекторных реакций, характерных для беременности	1463
В. С. Дерябин, Л. Н. Дерябин и М.-Дж. Кашкай. Действие ацетилхолина на мышцы задних конечностей собаки при половинной перерезке спинного мозга	1471
Е. И. Кузнецов и Р. Г. Сингатулин. Об участии заднекорешковой иннервации в регуляции секреторной функции желудка	1476
М. П. Шек. Интенсивность всасывания воды в тонком кишечнике у собак при различных степенях перегревания	1483
В. В. Хаскин. Развитие терморегуляции у домашней утки	1489
П. М. Каплан, Н. И. Акишина, Н. М. Турубинер. Влияние подсадки селезенки на содержание кальция в сыворотке крови	1497
Х. С. Коштоянц и Б. Ташмухамедов. Является ли γ -аминовая кислота специфическим тормозящим агентом биоэлектрической активности рецепторов растяжения членистоногих	1502

Методика физиологических исследований

А. А. Алиев. Модификация фистульной методики для отдельного изучения пищеварения в желудке жвачных животных	1505
В. В. Ли. Прибор для регистрации давления в желчном пузыре птиц	1509
Р. С. Мнухина. Методика множественного отведения биотоков коры в хроническом эксперименте у собак и кроликов	1511

Критика и библиография

И. И. Хренов. Рецензия на книгу Р. П. Ольвянской и Л. А. Исаакян «Методы исследования газового обмена у человека и животных»	1515
Г. Г. Мусалов и М. А. Гусниев. Рецензия на «Руководство к самостоятельному проведению практических занятий по курсу нормальной физиологии»	1516

Научные съезды и конференции

Г. А. Вартамян, А. Л. Меркулов, Д. Н. Меницкий. О докладе профессора Норберта Винера (США) в Институте экспериментальной медицины АМН СССР 22 июля 1960 г.	1518
--	------

Некролог

Георгий Ефимович Владимиров	1520
Об отчете редакционной коллегии журнала	1522
Именной указатель авторов статей, помещенных в томе XI, VI «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова» за 1960 г.	1523

CONTENTS

	Page
V. G. Skrebitsky. The evoked potentials and excitability cycles under action of the light stimulus in chronic experiment	1429
Liang Zhi-an and E. A. Radionova. Quantitative characteristics of the phenomenon of masking the click with noise in the peripheral part of the auditory analyser	1439
V. V. Fanardjian and E. V. Papiian. On the peculiarities of effector generalization of the dog motor conditioned reflexes	1447
A. V. Tonkich, A. I. Iliina and S. I. Teplov. Pharmacological analysis of the mechanism of blood pressure and coronary circulation variations following painful stimulation	1456
N. L. Garmasheva and E. F. Kryzhanovskaiia - Kaplun. Data of electrophysiological investigation of unconditioned responses typical for the period of pregnancy	1463
V. S. Deriabin, L. N. Deriabin and M.-J. Kashkai. The action of acetylcholine on the dog's hind limb muscles under condition of hemisection of the spinal cord	1471
E. I. Kuznetsov and R. G. Singatulin. The influence of dorsal spinal root innervation on the regulation of the stomach secretory function	1476
M. P. Shek. The intensity of water absorption in the small intestine of a dog under various degrees of overheating	1483
V. V. Khaskin. The development of thermoregulation in farm duck	1489
P. M. Kaplan, N. I. Akishina and N. M. Turubiner. The effect of spleen transplantation on calcium content in the blood serum	1497
Kh. S. Koshtoiants and B. Tashmukhamedov. Is the γ -aminobutyric acid a specific agent inhibiting the bioelectric activity of the stretch receptors in arthropoda?	1502

Experimental techniques

A. A. Aliev. A modification of the fistula technique for separate studies of digestion in the stomach of ruminants	1505
V. V. Li. The recorder of pressure in the bird gall-bladder	1509
R. S. Mnukhina. Technique of multiple recording of the cortex biocurrents in chronic experiments on dogs and rabbits	1511

Book reviews

I. I. Khrenov. A review of the book by R. P. Ol'nianskaia and L. A. Isaakian. «Methods of studying gas exchange in man and animals». Medgiz, 1959	1515
G. G. Musatov and M. A. Gusniev. A review of the book «Textbook for unassisted performance of practical studies in the course of normal physiology». Rev. by E. A. Asratian and A. V. Gubar	1516
G. A. Vartanian, V. L. Merkulov and D. N. Menitskii. Some data of mathematical analysis of bioelectric brain oscillations (on the report of prof. Norbert Wiener)	1518

Obituary

By a group of colleagues. G. E. Vladimirov	1520
Author index of contributions to volume XLIV of the Journal of Physiology of USSR for 1960	1523

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ
К № 8 «ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА» ЗА 1960 г.

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
936	1 сверху	$\frac{J}{J_0} = \frac{1}{1 - t^{1/k}}$	$\frac{J}{J_0} = \frac{1}{1 - t^{1/k}}$
937	Рис. 4, 2 сверху	0.6	4.6
937	Там же	1 мкВ	1 мВ

К № 10 «ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА» ЗА 1960 г.

К статье Г. А. Наследова

Из-за нечеткости оригинала рис. 3 (стр. 1253) оказались не отпечатанными направленными вверх пиковые потенциалы, которые на рисунке отмечены крестиками. Отсутствуют калибровки напряжения: 3 мм — 10 мВ.

К № 11 «ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР» ЗА 1960 г.

К статье В. Д. Глезера

Стр.	Строчки	Напечатано	Следует читать
1134	27 и 29 сверху	вдвое	в $\sqrt{2}$ раза



Подписано в печать 22/XI 1960 г. М-45654. Бумага $70 \times 108\frac{1}{4}$. Бум. л. $3\frac{3}{8}$. Печ. л. $6\frac{3}{4}=9.24$
Усл. печ. л. Уч.-изд. л. 9.77. Тираж 2735. Заказ. 860.

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

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

В «Физиологическом журнале СССР им. П. 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; сокращение слов в таблицах не допускается.

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

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

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

Работа русского автора, опубликованная на иностранном языке, включается в русский алфавит, причем перед иностранным написанием фамилии автора фамилия и инициалы его даются по-русски в круглых скобках, например: (Иванов С. Н.) I v a n o f f S. N., Pflüg. Arch., 60, 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 дил., 1. Издательство Академии наук СССР. Редакция «Физиологического журнала СССР». Телефон А 2-79-72.