

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

имени И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Том XLVIII



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1962

ЛЕНИНГРАД

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 XLVIII, № 1

Я Н В А Р Ъ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1962

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**

Зам. главного редактора **Д. Г. Квасов, В. Н. Черниговский**

Члены Редакционной коллегии

П. К. Анохин, И. А. Булыгин, И. И. Голодов, Е. К. Жуков, Н. В. Зимкин, Е. М. Крепе, С. П. Нарикашвили, Ф. Н. Серков, А. В. Соловьев, М. Г. Удельнов, Н. Н. Яковлев

Отв. секретарь **Ф. П. Ведяев**

Члены Редакционного совета:

Алексанян 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),
Гинецинский А. Г. (Ленинград),
Данилов Н. В. (Ростов н/Д),
Караев А. И. (Баку),
Коган А. Б. (Ростов н/Д),
Костюк П. Г. (Киев),

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. (Петрозаводск),
Сперанская Е. Н. (Ленинград).

XXII СЪЕЗД КПСС И НЕКОТОРЫЕ ВАЖНЫЕ
ЗАДАЧИ ФИЗИОЛОГИИ*И. А. Барышников, Д. А. Бирюков и Н. В. Зимкин*

XXII съезд КПСС, ознаменовавший начало новой эры развития общества, войдет в историю как величайшее событие мирового значения, как съезд строителей коммунизма.

Новая Программа КПСС, утвержденная съездом, представляет собой научно обоснованный документ, воплотивший в себе вековые мечты человечества о счастье, о мирном радостном труде, о дерзновенных созиданиях.

Определяя величественное значение Программы КПСС, Н. С. Хрущев в своем докладе заявил: «XX век — век триумфальных побед коммунизма. В первой половине столетия на нашей планете прочно утвердился социализм, во второй половине века утвердится коммунизм. Путь к этому указывает новая Программа нашей партии, которую справедливо называют Коммунистическим манифестом современной эпохи».

Коммунизм не придет сам по себе; для того чтобы его построить, нужно много, упорно и творчески работать. И прежде всего для этого нужно создать соответствующую материально-техническую базу.

Создание материально-технической базы коммунизма закономерно связано с преобразованием и совершенствованием всех сторон деятельности социалистического общества. Видное место принадлежит задачам поднятия науки на более высокий уровень, обеспечивающий передовые позиции в мировой науке. Это определяет важнейшие частные задачи и в области физиологии, которые будут способствовать обеспечению самой высокой в мире производительности труда. Само собой разумеется, что в основу этого должны быть положены рациональные рекомендации, обеспечивающие гармонически всестороннее развитие организма человека, трудоспособность и долголетие.

Именно человеческий организм должен привлечь в самом широком плане внимание работников физиологических наук. Изучение влияния на человека разнообразных факторов внешней среды, физиология труда, всемерное облегчение и оздоровление условий труда, физиология спорта и физической культуры, обеспечивающие воспитание с самого раннего возраста крепкого физически и духовно молодого поколения, физиология питания населения, физиология органов чувств — вот проблемы, настоятельно ждущие важных заключений со стороны работников науки.

Задачи подъема сельского хозяйства страны также выдвигают многие ответственные проблемы физиологии сельскохозяйственных животных.

Хорошо известно, что успехи практики в полной мере зависят от успехов развития теории. Новая Программа КПСС указала задачи и пути развития биологической науки.

Не имея возможности остановиться в одной статье на всей совокупности задач, возникающих перед нашей наукой, Редакционная коллегия приняла решение опубликовать серию статей, посвященных рассмотрению первоочередных задач, определяемых новой Программой КПСС. Помещая первую из них в этом номере, Редакционная коллегия призывает работников нашей науки принять широкое участие в обсуждении этих проблем. Такая коллективная работа поможет направить все усилия научных ра-

ботников на реализацию задач, выдвинутых новой Программой КПСС.

Большая роль комплекса физиологических знаний для формирования научного мировоззрения. Наша материалистическая физиология является одной из естественнонаучных основ марксизма-ленинизма. Поэтому особенно важна дальнейшая напряженная работа по скорейшему решению узловых проблем современной теоретической физиологии. На основе мичуринской биологии и павловского физиологического учения мы должны не только изучать, наблюдать, но активно вмешиваться и изменять физиологические процессы на благо и совершенствование человека.

ФИЗИОЛОГИЯ ТРУДА И СПОРТА

Исследование физиологических функций человека особенно широко проводится в трех выделившихся в настоящее время самостоятельных ответвлениях физиологии — клинической физиологии, физиологии труда и физиологии спорта.

Наблюдения и исследования различных функций человека, проводившиеся с давних времен клиницистами разных специальностей, оказали значительное влияние на развитие всех разделов физиологии. Специальные физиологические лаборатории, организованные в последние 20—30 лет при многих клинических научно-исследовательских институтах, еще больше содействовали познанию тех особенностей функций организма, которые свойственны именно человеку. В работе этих лабораторий принимали весьма активное участие крупнейшие отечественные физиологи — И. П. Павлов, Л. А. Орбели, К. М. Быков и многие другие.

Работа физиологических лабораторий при клиниках и клинических институтах в предстоящие годы должна получить еще большее развитие. Физиологический анализ и трактовка состояния ряда функций организма должны помочь клиницисту лучше и глубже понять патологические сдвиги в организме больного человека. Вместе с тем данные, полученные в клинике, способствуют, как на это неоднократно указывал И. П. Павлов, выявлению особенностей физиологических механизмов и пониманию их. Для расширения и углубления исследований физиологических функций у человека в клинике необходимо больше опираться на достижения современной науки, добываясь улучшения технического оснащения, в частности большего использования электронной аппаратуры, полупроводников, изотопов и т. д.

Физиология труда, выделившаяся в самостоятельный раздел из общей физиологии только после Октябрьской революции, первое время занималась преимущественно вопросами физической работы. Однако в дальнейшем развитие советской экономики и новые формы труда поставили перед этой отраслью физиологии целый ряд других вопросов, связанных, с одной стороны, с влиянием на организм неблагоприятных внешних условий труда (повышенное и пониженное атмосферное давление, слабая освещенность и слепимость при действии больших яркостей, шум, высокая и низкая температура окружающей среды, вибрации, ускорения, проникающая радиация, необычный состав газовой среды и т. д.), с другой — с особенностями работы на конвейере, с третьей — со специальными условиями работы по управлению механизмами и контролем за их работой, в четвертой — с умственной работой. Многие из этих вопросов требуют дальнейших длительных углубленных исследований, в особенности те из них, которые связаны с умственной работой и управлением механизмами и приборами.

В связи с постоянным изменением характера труда, с введением технических усовершенствований и возникновением принципиально новых форм работы в будущем перед физиологией труда встанет большое число вопросов, которые потребуют рационального разрешения на основе ис-

следований физиологов совместно с гигиенистами, клиницистами, биологами и представителями ряда технических и других наук.

Среди новых вопросов, вставших перед физиологами труда в самые последние годы, особое внимание привлекают исследования, обусловленные необходимостью изучения функций организма человека при космических полетах. Эти исследования связаны, в частности, с изучением действия сильных ускорений при взлете и посадке и длительного ограничения движений, с отсутствием гравитации, с выключением или резким снижением интенсивности раздражения вестибуляторного, двигательного, тактильного и некоторых других анализаторов.

Изучение факторов, неблагоприятно влияющих на организм при работе, и содействующие оздоровлению и облегчению условий деятельности рабочих и служащих в промышленности и сельском хозяйстве несомненно явится главной целью физиологов труда при осуществлении величественных задач, поставленных перед советским народом в новой Программе партии.

Задачи, которые стоят и будут стоять в дальнейшем перед физиологией труда, весьма велики. Однако этому разделу физиологии в настоящее время уделяется совершенно недостаточное внимание. Необходимо создать все условия для расширения фронта работы и подготовки квалифицированных физиологов труда, способных разрешить все важнейшие научно-исследовательские проблемы, которые ставит перед этим разделом физиологии народное хозяйство.

Широкое развитие в Советском Союзе физической культуры и спорта обусловило в тридцатых годах нашего века возникновение специальной ветви физиологии человека — физиологии спорта, получившей особенно большое развитие в последние 10—15 лет. Исследуя функции организма здорового человека в покое и при мышечных напряжениях, физиологи спорта изучали особенности деятельности всех основных органов и систем органов. Специальное внимание физиологов труда привлекли такие вопросы, как физиологические основы образования двигательного навыка и развития силы, скорости движений и выносливости, тренировка, утомление, особенности протекания восстановительных процессов после напряженной мышечной работы.

В новой Программе КПСС указывается, что для укрепления здоровья и увеличения продолжительности жизни необходимо всемерное поощрение всех видов массового спорта и физической культуры, в том числе в школах, и вовлечение в физкультурное движение все более широких слоев населения всех возрастов. Это требует дальнейшего расширения и углубления исследований по физиологии спорта.

Как известно, нормальное развитие человека происходит только при наличии достаточного количества мышечных напряжений. Развитие же современной техники и ее широкое внедрение в промышленность и сельское хозяйство ведут к значительному сокращению мышечных напряжений. То же самое происходит в быту. В результате создается дефицит в мышечных напряжениях, который должен быть восполнен различного рода физическими упражнениями. Важной задачей физиологов спорта является установление того оптимума физических напряжений, который необходим для человека в различные возрастные периоды его жизни. Для детского возраста необходимо изучение влияния физического воспитания на развитие всех органов и систем органов, для взрослого состояния — на совершенствование деятельности этих органов, для пожилого же и старческого — на замедление процессов увядания.

В последние годы наметилась еще одна важная сторона физиологического влияния физических упражнений на организм — неспецифическое повышение устойчивости организма к действию ряда неблагоприятных факторов внешней среды — перегреванию, охлаждению, недостатку кислорода, проникающей радиации, некоторым инфекциям и токсическим веществам и т. д. Однако это важное оздоровительное значение физических

упражнений особенно четко проявляется не при всех, а только при некоторых условиях тренировки в мышечных напряжениях. В этом направлении с целью выявления оптимальных условий мышечной тренировки для лиц различных возрастов требуется дальнейшая большая исследовательская работа.

Для исследования специальных спортивных задач важное значение будут иметь исследования физиологов спорта по вопросам о закономерностях тренировки и образования, совершенствования двигательного навыка, развития качественных сторон двигательной деятельности — силы, скорости движений, выносливости и ловкости; о механизмах стартового состояния и вбавывания; о роли известной степени развития утомления как фактора, способствующего дальнейшему развитию функций организма в процессе тренировки; о профилактике утомления в случаях, когда оно отрицательно влияет на двигательную деятельность; о закономерностях восстановительных процессов после мышечной работы и т. д. При этом наряду с изучением нервной регуляции функций организма в процессе мышечных напряжений важно также выяснение роли гуморальных факторов, в частности, связанных с деятельностью органов внутренней секреции.

Успехи современной физики и техники дают возможность широко использовать при изучении функций организма телеметрию. Несомненно, что телеметрические способы изучения функций организма должны быть весьма широко использованы при исследовании лиц, выполняющих физические упражнения с постоянными значительными перемещениями тела в спортивном зале, на стадионе, велотреке, катке, лыжной трассе и т. д.

Приведенные направления изучения физиологии являются весьма перспективными для изучения особенностей функций организма человека. Однако изучение физиологии человека не ограничивается только этими направлениями. Весьма важное значение имеет возрастная физиология, изучающая особенности функций человека, начиная с первого периода постнатальной жизни и кончая глубокой старостью.

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Физиология сельскохозяйственных животных занимается изучением закономерностей, лежащих в основе повышения продуктивности сельскохозяйственных животных. Наибольшее развитие физиологии сельскохозяйственных животных совпадает с возникновением общественного животноводства. Применение павловских принципов и методов исследования являлось основой успешного развития физиологии пищеварения, обмена веществ, размножения, лактации и высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных. Так были установлены закономерности в деятельности органов пищеварения. Например, методика внешних анастомозов позволила получить новые факты по физиологии пищеварения сельскохозяйственных животных. В настоящее время физиология пищеварения и обмена веществ является теоретической основой кормления сельскохозяйственных животных. Внедрение павловского метода условных рефлексов в теорию и практику кормления является одним из важнейших достижений физиологии.

Существенный вклад в практику животноводства внесла физиология размножения. Свыше полувека тому назад под руководством И. П. Павлова его учеником И. И. Ивановым впервые было осуществлено искусственное осеменение сельскохозяйственных животных. Теперь благодаря многочисленным исследованиям В. К. Милованова с сотрудниками искусственное осеменение нашло широкое применение в практике животноводства как у нас, так и за рубежом.

Несомненные достижения имеются и в разработке физиологии лактации, особенно в последнее десятилетие. Результаты многочисленных ис-

следований рефлекторной регуляции молокоотдачи уже используются в практике машинного доения. В настоящее время проводится углубленная разработка теории секреции молока.

Серьезные шаги сделаны по пути изучения высшей нервной деятельности у крупного рогатого скота. Конечной целью этих исследований является разработка наилучших способов повышения продуктивности. Установлена связь типологических особенностей высшей нервной деятельности с уровнем молочной продуктивности, величиной газоэнергетического обмена и активностью щитовидной железы.

Теперь мы близки к решению вопроса о раннем предсказании способности к высокой молочной продуктивности по показателям интенсивности газообмена, активности щитовидной железы и типам высшей нервной деятельности.

Несмотря на определенные достижения в области физиологии сельскохозяйственных животных, развитие этой важнейшей науки еще не отвечает требованиям, предъявляемым практикой животноводства. Все еще имеет место отрыв теоретических исследований от насущных задач животноводства и недостаточно изучаются вопросы физиологии размножения сельскохозяйственных животных, вследствие чего нет хорошо обоснованных мероприятий по борьбе с яловостью и бесплодием сельскохозяйственных животных. Недопустимо отстает развитие эндокринологии, отстают исследования роли желез внутренней секреции в регуляции процессов, лежащих в основе продуктивности сельскохозяйственных животных. Все еще мало изучаются интерьерные показатели продуктивности сельскохозяйственных животных. Полностью отсутствуют исследования по физиологии и биохимии мясной продуктивности. Физиологи хорошо знают сократительную деятельность мышц, но каким образом получается высококачественное мясо, физиологи не интересуются. Недостаточно разрабатываются физиологические основы рационального содержания сельскохозяйственных животных.

В Программе КПСС четко сформулированы задачи биологической науки и прямо указывается на то, что в связи с потребностями дальнейшего подъема сельского хозяйства предстоят крупные сдвиги в развитии всего комплекса биологических наук. В ней сказано: «Интересы человечества выдвигают перед этими науками в качестве главных задач выяснение сущности явлений жизни, вскрытие биологических закономерностей развития органического мира, изучение физики, химии живого, разработку различных способов управления жизненными процессами, в частности обменом веществ, наследственностью и направленными изменениями организмов. Шире и глубже развивать мичуринское направление в биологической науке, которое исходит из того, что условия жизни являются ведущими в развитии органического мира». Это величественная программа научных исследований глубинных процессов, лежащих в основе жизни, явится предпосылкой направленного изменения живого мира и, в частности, повышении продуктивности сельскохозяйственных животных.

Физиология и биохимия сельскохозяйственных животных должны занять почетное место в разработке поставленных Программой КПСС теоретических вопросов и решении практических задач увеличения поголовья сельскохозяйственных животных и повышения их продуктивности. Изыскание способов повышения плодовитости, ликвидация яловости, рациональное использование высокоценных производителей для искусственного осеменения, разработка теории и способов хранения семени — вот те вопросы, которые должны разработать физиологи и биохимики. Решение этих практических задач возможно только путем глубокого изучения физиологии и биохимии половых клеток, оплодотворения и развития животного организма в эмбриональном и постэмбриональном периодах, изучения нейро-гормональной регуляции воспроизводительной функции. Большое теоре-

тическое и практическое значение имеют исследования лактации сельскохозяйственных животных. Молочная железа создает высококачественный пищевой продукт, составные части которого, возможно, когда-нибудь и создадут химии, но в данный момент еще нет «заменителя» молочной железы. Известны предшественники молока в крови, но как осуществляется синтез составных частей молока (казеина, молочного жира и молочного сахара), еще никто не знает. Секреторный процесс в молочной железе состоит из четырех стадий: сорбции предшественников молока из крови, синтеза казеина, молочного жира и молочного сахара, формирования, накопления и перемещения секрета от базальной в апикальную часть железистой клетки. Многие стороны нервно-гормональной регуляции секреторной деятельности еще совершенно не известны. Чтобы раскрыть интимные процессы секреции молока, необходимы тщательные морфофизиологические исследования железистых клеток и их органоидов. Надо развернуть исследования по физиологии и морфологии роста и развития молочной железы; расширить исследования по биохимии лактации, обратив особое внимание на изучение биохимических механизмов воздействия гормонов и эфферентных нервов на секреторный процесс в молочной железе. Не все стадии секреторного процесса находятся под прямым регулирующим влиянием нервной системы. В настоящее время доказано лишь, что нервная система оказывает свое влияние на процесс формирования, накопления и перемещения жировых шариков в железистой клетке. Отделение секрета из клеток в полость альвеол осуществляется при совместном действии эфферентных нервов и гормона окситоцина. Необходимы исследования механизма действия гормонов и, в частности, исследования гипоталамо-гипофизарных отношений в регуляции секреции молока. Нужно продолжать изучение взаимодействия молочной железы с различными органами и системами организма, изучение межклеточного обмена веществ в связи с секреторной деятельностью молочной железы.

Большое практическое значение имеют исследования и изыскания способов улучшения качества молока, особенно увеличения содержания в нем белка и жира. Необходимо усилить разработку способов раннего выявления молочной продуктивности сельскохозяйственных животных. В связи с тем, что машинное доение в стране будет быстро расширяться, надо продолжать исследование физиологических основ машинного доения.

Несмотря на то, что в изучении пищеварения у сельскохозяйственных животных имеются некоторые серьезные достижения, необходимо продолжать исследований в этой очень важной области физиологии. Одной из главных задач является отыскание средств максимального повышения оплаты затрачиваемых кормов. К сожалению, лишь совсем недавно обратили внимание на процессы пищеварения в преджелудках у жвачных. Эти исследования необходимо расширить и углубить, особенно важно изучить состояние микрофлоры, провести физиологический анализ влияния продуктов, образующихся в рубце, изучить обмен веществ организма в целом, а также, в частности, влияние обмена на синтез молока. Надо шире развивать исследования общих процессов пищеварения у крупного рогатого скота, северного оленя, лошади, птицы, пушного зверя, выясняя особенности этих процессов в интересах правильной организации рационального кормления животных, улучшения здоровья и их продуктивности.

В тесной связи с пищеварением должно проходить изучение обмена веществ и энергии сельскохозяйственных животных. Необходимы физиологическая оценка различных режимов кормления и содержания сельскохозяйственных животных по периодам онтогенеза в разных природно-хозяйственных условиях; изучение режимов стойлового, лагерно-пастбищного содержания животных с целью их рационализации и достижения высокой продуктивности.

В области обмена веществ и энергии необходимо выяснение размеров газообмена и теплопродукции животных разных видов, пород, возраста и направления продуктивности. Требуется также изучение значения достаточного питания животных по характеру питательных веществ (углеводов, протеина, жира, минеральных веществ, витаминов и других биологически активных веществ) как факторов, обеспечивающих нормальный обмен и средства для предотвращения расстройства обмена, повышения расходов кормов. Известно, например, что у высокопродуктивных молочных коров газэнергетический обмен может достигать свыше 35 000 ккалорий в сутки, однако имеются коровы, которые при том же рационе могут давать высокую молочную продуктивность при более низкой теплопродукции. Раскрытие физиологических механизмов, лежащих в основе более высокого коэффициента полезного действия кормов, является очень важной задачей. Вот почему изучение рационального питания для экономного производства продукции должно быть положено в основу внедрения детализированного нормирования кормления, включая в него, где это возможно, нормирование по микроэлементам.

Физиология высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных начала разрабатываться недавно. Конечной ее целью является разработка наилучших способов повышения их продуктивности. Для характеристики основных нервных процессов испытан ряд тестов, из которых наиболее ценными оказались: кофеиновая проба, переделка сигнального значения ассоциированной пары раздражителей, повторное удлинение дифференцировки, изменения стереотипа путем введения нового положительного раздражителя, острое или прерывистое угашение положительного рефлекса. В результате многочисленных исследований установлена связь между типологическими особенностями нервной системы и уровнем и колебаниями молочной продуктивности у коров. Более устойчивый высокий уровень молочной продуктивности характерен для коров, обладающих сильными, подвижными, уравновешенными нервными процессами. Установлено, что у коров с высокой подвижностью нервных процессов при одинаковых воздействиях торможение рефлекса молокоотдачи меньше и проходит быстрее, чем у коров с плохой подвижностью нервных процессов. Накопленный экспериментальный материал позволяет считать, что рефлекс молокоотдачи может быть использован для определения типологических особенностей нервной системы у коров.

Изучение высшей нервной деятельности и кортико-висцеральной регуляции функций сельскохозяйственных животных должно проходить в тесной связи с задачей повышения их продуктивности. Необходимо исследование формирования свойств нервной системы, обеспечивающих развитие специализированной продуктивности (молочной, мясной, сальной и т. д.), с использованием природных и искусственных факторов среды. Исследование типов нервной системы надо проводить в связи с уровнем и направлением продуктивности сельскохозяйственных животных.

В заключение необходимо подчеркнуть, что для более успешного решения основных вопросов физиологии и биохимии сельскохозяйственных животных необходимо проведение комплексных исследований с участием представителей различных дисциплин (физиологов, биохимиков, анатомов, гистологов, зоотехников, ветврачей).

В ноябре 1961 г. общее собрание Академии наук СССР, обсудив доклады академиков — президента АН СССР М. В. Келдыша и вице-президента А. В. Топчиева, посвященные решениям XXII съезда КПСС и задачам Академии, заверило ЦК КПСС, «...что почетные и сложные задачи, возложенные XXII съездом на ученых Академии наук, будут выполнены на основе самоотверженного труда и воли к победе, на основе участия всех членов Академии в коллективном руководстве наукой».

XXII CPSU CONGRESS AND SOME IMPORTANT PROBLEMS OF FISIIOLOGICAL
RESEARCH

J. A. Baryshnikov, D. A. Birukov, N. V. Zimkin

Leningrad

«МЕЧЕННЫЕ РИТМЫ» В ПРЕДСТАРТОВОЙ ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАММЕ ЧЕЛОВЕКА И МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ДВИГАТЕЛЬНОГО ДИНАМИЧЕСКОГО СТЕРЕОТИПА

Е. Б. Сологуб

Кафедра физиологии Института физической культуры им. П. Ф. Лесгафта, Ленинград

Изменения различных функций организма в предстартовом периоде широко известны. В лабораториях М. И. Виноградова и А. Н. Крестовникова за последние годы обследованы самые различные сдвиги в организме, возникающие условнорефлекторно до начала спортивных нагрузок. Начато также непосредственное изучение электрической активности мозга человека в предстартовом состоянии. В работах И. А. Пеймера (1952), М. И. Виноградова и В. С. Воробьевой (1954), М. И. Виноградова и Л. И. Шванга (1957), Л. П. Павловой (1957) зарегистрированы предрабочие изменения ЭЭГ, проявляющиеся до начала статической или динамической работы. Эти изменения, названные М. И. Виноградовым (1958) предупредительной иннервацией, заключались в угнетении α -ритма, усилении или исчезновении β -ритма и появлении медленных колебаний.

Подобные изменения наблюдались и в наших исследованиях. Однако, помимо этих общих сдвигов в ЭЭГ предстартового периода, можно наблюдать специфическую перестройку электрической активности корковых клеток в виде их предварительной настройки на определенный рабочий ритм активности. Описанию и анализу данного явления и посвящена настоящая работа.

МЕТОДИКА

Исследовалось формирование двигательного динамического стереотипа при ритмической работе у человека. Работа производилась на пальцевом эргографе и на кистевом, локтевом и ножных эспандерах либо в собственном ритме, либо в ритме световых или звуковых сигналов. Регистрировались одновременно электрическая активность различных областей мозга, ЭКГ в III отведении, ЭМГ работающих мышц и пневмограмма, а также эргограмма, ритм световых сигналов и отметки команды. Всего проведено 103 опыта на 17 взрослых нетренированных испытуемых.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

При определенном уровне возбудимости и лабильности коры на средних этапах тренировки (2—3-й день опыта) можно наблюдать появление особых медленных потенциалов (МП), идущих в ритме работы [(Сологуб) Штюмер, 1957, 1958а, 1958б, 1960б, и др.]. Эти потенциалы появляются лишь к моменту установления точного ритма рабочих движений и в разной степени выражены у разных испытуемых. Вначале они наблюдаются во всех отведениях (стадия иррадации МП), а затем концентрируются лишь в зоне представительства работающих групп мышц (стадия концентрации МП), сменяясь при дальнейшей тренировке повсеместно α -ритмом. Контрольные исследования с приклеиванием электродов и регистрацией качания головы показали, что эти МП не являются механическим артефактом.

Описанные МП отражают временную специфику работы — усвоение ритма отдельных движений, поэтому их условно можно назвать «мечеными ритмами» в отличие от других ритмов ЭЭГ. При помощи этих ритмов можно наблюдать образование в коре определенного заданного стерео-



Рис. 1. Проявление «меченых ритмов» в рабочий интервал при отсутствии рабочих движений. Испытуемая Ш., опыт № 4, работа правой рукой на пальцевом эргографе в ритме световых мельканий (3 раза в 1 сек.).

Слева сверху: схема расположения электродов. Сверху вниз: кривые ЭЭГ (униполярные отведения, по номерам соответствуют схеме расположения электродов); эргограмма; световые сигналы; отметка времени (1 сек.). На нижней кривой — отметка команды об окончании работы. Стрелка — начало следующего рабочего интервала. Под кривой 3 показан ритм работы.

типа активности, так как «меченые ритмы» появляются в очередные рабочие интервалы даже при отсутствии рабочих движений.

Так, если работа и отдых чередуются через правильные промежутки времени (30 сек. работа — 30 сек. пауза или 15 сек. работа — 15 сек. пауза), то происходит усвоение этого темпа работы в макроинтервалах

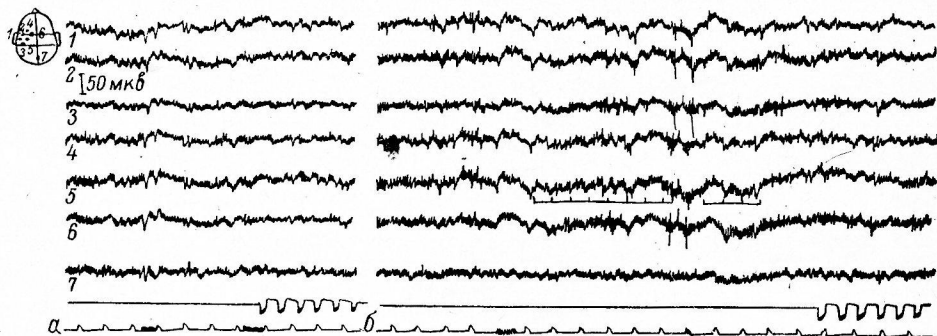


Рис. 2. «Меченые ритмы» в предстартовый период. Испытуемая Ш., опыт № 4, работа правой рукой на пальцевом эргографе в собственном ритме.

а — 1-е применение команды: «Приготовиться!», б — 4-е применение этой же команды. На нижней кривой левые отметки — команда: «Приготовиться!», правые отметки — команда: «Начинай работу!». Под кривой 5 показан ритм работы.

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

времени, т. е. «меченые ритмы» появляются только в периоды работы. На рис. 1 представлен пример подобной записи на подопытной Ш. (28 лет) на 4-й опытный день. Работа производилась на пальцевом эргографе в ритме световых мельканий (3 раза в сек.). После 15 сек. работы следовал отдых в течение 15 сек., затем снова 15 сек. работы и т. д. Во время работы в ЭЭГ видны МП, идущие в ритме работы, которые выражены в основном в прецентральных и постцентральных областях коры и в меньшей степени в лобном и затылочном отведении. В период отдыха подобные МП

не видны в ЭЭГ, но ровно через 15 сек. в очередном рабочем интервале они снова появляются в тех же областях коры, несмотря на отсутствие рабочих движений. Эти МП точно отражают рабочий ритм или временную специфику данного стереотипа. Появляясь лишь в определенные

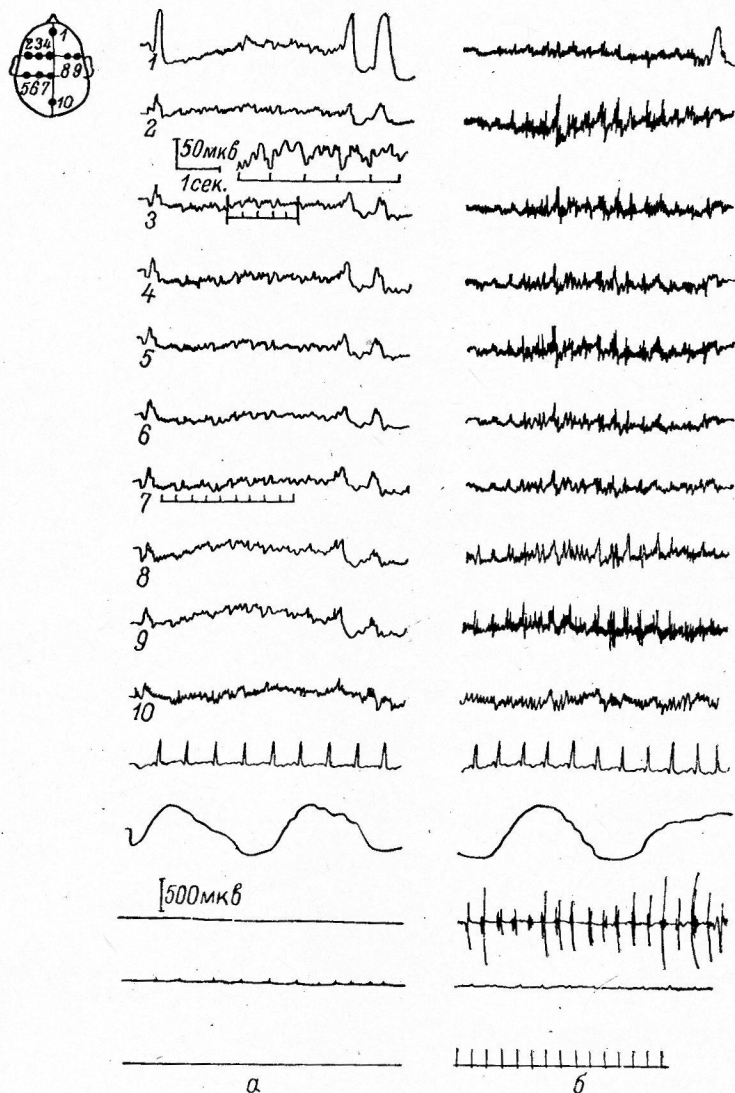


Рис. 3. Соответствие «меченого ритма» ритму предстоящей работы — предстартовое состояние перед работой рукой на кистевом эспандере в ритме 3 раза в 1 сек. Испытуемая М., опыт № 6, работа правой рукой на кистевом эспандере в ритме световых мельканий.

a — предстартовое состояние; *b* — момент работы. Сверху вниз: кривые ЭЭГ (1—10); ЭКГ; пневмограмма; ЭМГ правого общего сгибателя пальцев; ЭМГ правой передней большеберцовой мышцы; отметка световых сигналов. Под кривыми 3 и 7 показан ритм работы рукой, над кривой 3 — участок записи (отмечен вертикальными черточками) в увеличенном виде. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

моменты времени, они отражают также сложившиеся в коре интервалы рабочей активности, т. е. речь идет об усвоении ритма как в микроинтервалах, так и в макроинтервалах времени. Независимо от того, идет ли работа в ритме света, звуковых сигналов или в собственном ритме, «меченые ритмы» проявляются в основном в области двигательного анали-

затора, постепенно концентрируясь в соответствующей рабочей точке коры.

В тех случаях, когда рабочие интервалы и паузы между ними имеют различную длительность, «меченые ритмы», характерные для складываю-

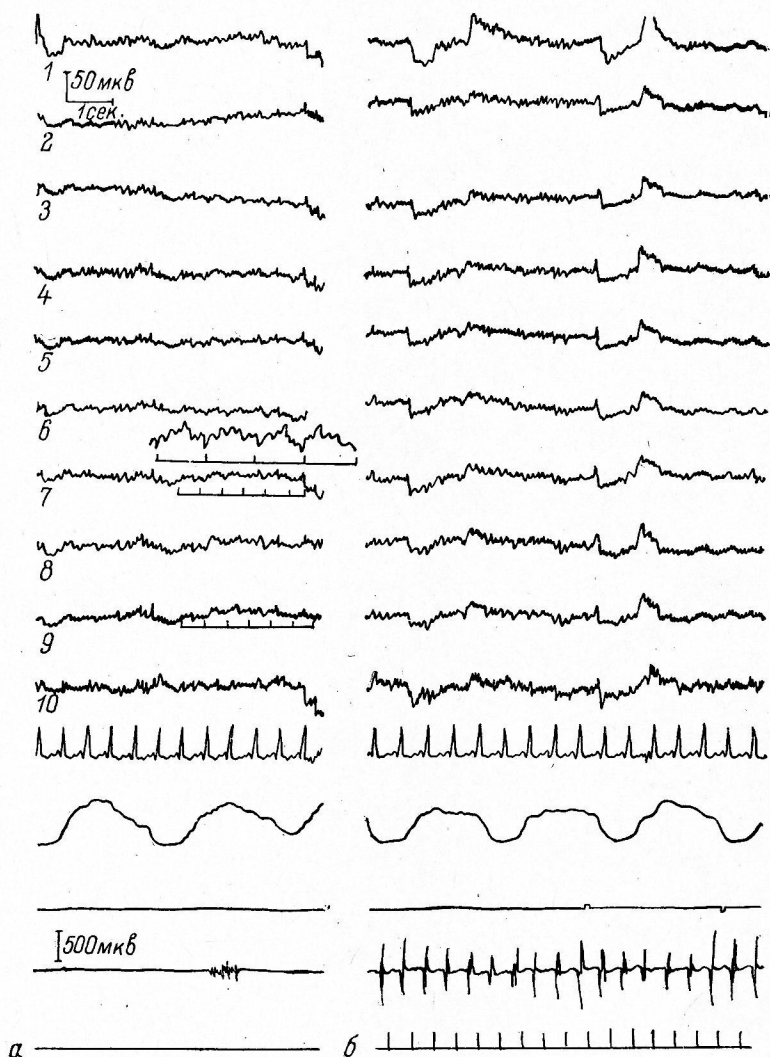


Рис. 4. Соответствие «меченого ритма» ритму предстоящей работы — предстартовое состояние перед работой ногой на ножном эспандере в ритме 2 раза в 1 сек. Испытуемая М., тот же опыт № 6, работа правой ногой на ножном эспандере в ритме световых мельканий.

Под кривыми 7 и 9 показан ритм работы ногой, над кривой 7 — участок записи (отмечен вертикальными черточками) в увеличенном виде. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 3.

щегося стереотипа, все же можно выявить в предстартовом состоянии. В данной серии опытов подопытным до начала работы давалась команда: «Приготовиться!», а через несколько секунд команда: «Начинай работу!». Первое применение команды «Приготовиться!» не вызывает в ЭЭГ особых изменений, кроме ответной реакции на звуковое раздражение (рис. 2, а). При последующих применениях этой команды в ЭЭГ до начала работы появляются МП в рабочем ритме (на рис. 2, б при 4-м применении данной команды видны «меченые ритмы» в темпе 1.5 раза в 1 сек.). Таким обра-

зом, еще до начала работы субъективная настройка подопытного на определенную деятельность связана с появлением в коре соответствующего ритма активности с предварительной специфической настройкой коры.

При выработке двух разных стереотипов с различным ритмом работы в коре можно обнаружить эти «меченые ритмы» или специфическую ритмику каждого стереотипа. Так, если подопытный работает то рукой на кистевом эспандере в ритме 3 раза в 1 сек., то ногой на ножном эспан-

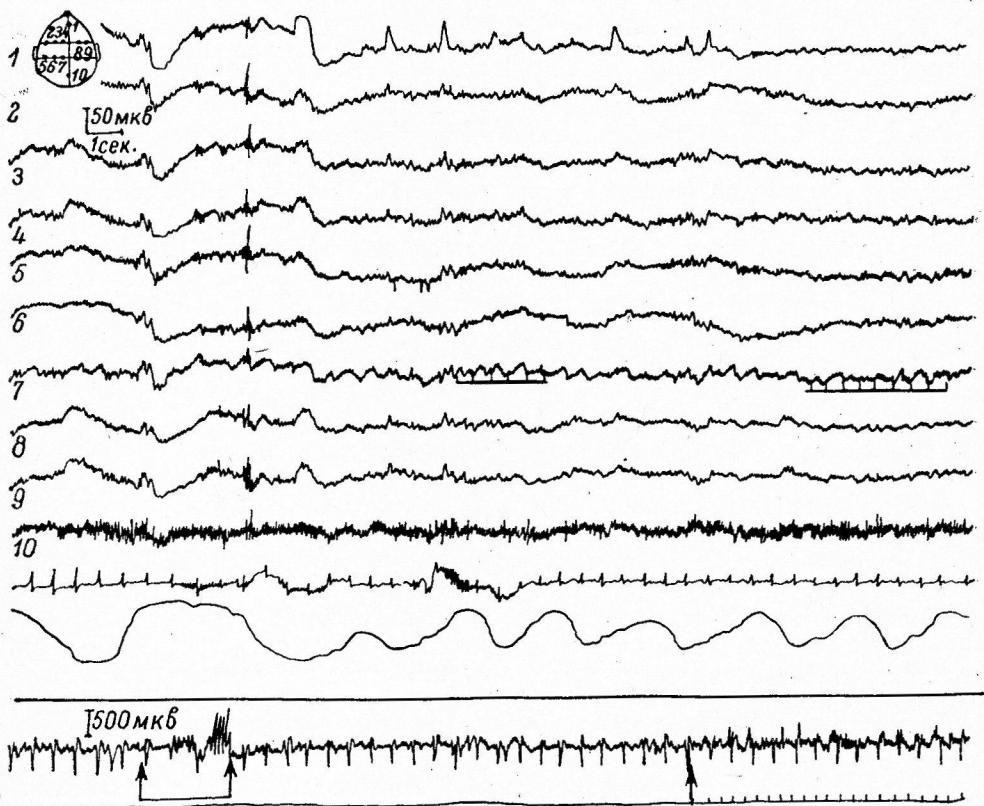


Рис. 5. Локальное проявление «меченого ритма» в предстартовом и рабочем состоянии (стадия концентрации). Испытуемая Р., опыт № 2, работа правой ногой на ножном эспандере в ритме световых мельканий (2 раза в 1 сек.).

Стрелки слева — момент подачи команды: «Будешь работать ногой!»; правая стрелка — начало работы. Под кривой 7 показан ритм работы ногой. На кривой ЭМГ правой передней большеберцовой мышцы наложены зубцы ЭКГ.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 3.

дере в ритме 2 раза в 1 сек., то при сообщении: «Будешь работать рукой!» в коре появляются МП в ритме 3 раза в 1 сек., а при сообщении: «Будешь работать ногой!» — МП в ритме 2 раза в 1 сек. Результаты подобных исследований показаны на рис. 3 и 4. У подопытной М. (23 года) регистрировались одновременно ЭЭГ (лобные, моторные, сенсорные и затылочные униполярные отведения), ЭКГ, пневмограмма и ЭМГ работающих мышц (правый общий сгибатель пальцев и правая передняя большеберцовая мышцы). На рис. 3, а показано предстартовое состояние перед работой на кистевом эспандере (рис. 3, б), в течение которого в сенсомоторных областях коры наблюдаются небольшой амплитуды МП в ритме 3 раза в 1 сек., т. е. в ритме предстоящей работы рукой. У той же подопытной в тот же опытный день предстартовое состояние перед другой работой характеризуется другим «меченым ритмом». На рис. 4, а показано предстартовое состояние после сообщения: «Будешь работать ногой!».

В ЭЭГ видны невысокие МП в ритме 2 раза в 1 сек., такого же точно вида, как и соответствующие МП во время работы на ножном эспандере (рис. 4, б). На записи ЭМГ видна предупредительная иннервация мышц. Эти данные показывают, что в предстартовом периоде происходит условно-рефлекторная «подготовка» определенного стереотипа путем специфической перестройки корковой ритмики по словесному сигналу.

В процессе дальнейшей тренировки происходит концентрация рабочей активности в ограниченных пунктах коры или экономизация стереотипной деятельности. На этих стадиях тренировки «меченые ритмы» как во время работы, так и в предстартовом состоянии проявляются локально в области коркового представительства работающей группы мышц. На рис. 5 показана запись ЭЭГ подопытной Р. (24 года) в период концентрации МП в ритме работы в моторной области левого полушария, соответственно центрам правой работающей ноги (7-й электрод на схеме расположения электродов и 7-я кривая ЭЭГ). Именно в этой зоне по сигналу: «Будешь работать ногой!» появляется предстартовый «меченый ритм» (2 раза в 1 сек.); и здесь виден этот ритм во время работы. В других отведениях «меченый ритм» не проявляется, хотя на более ранних стадиях тренировки у этой же подопытной его можно было наблюдать по всей коре. В данном случае «меченый ритм» показывает пространственные изменения структуры двигательного динамического стереотипа, его постепенную эволюцию.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из приведенных данных следует, что в определенных условиях можно наблюдать формирование в коре двигательного динамического стереотипа по появлению в ЭЭГ особых медленных потенциалов (МП), идущих в ритме работы. Эти потенциалы проявляются лишь при определенном уровне возбудимости и лабильности коры на средних этапах тренировки (2—3-й дни опыта), сменяясь в дальнейшем α -ритмом. Однако в период проявления этих «меченых ритмов» можно при их помощи наблюдать тонкие закономерности работы коры больших полушарий у человека.

В данной работе показано закрепление и длительное следовое сохранение в коре определенного рабочего ритма активности, а также проявление этого ритма в порядке рефлекса на время и при действии сигнальных раздражителей в предстартовом периоде. Видимо, происходящие предстартовые изменения уровня возбудимости и лабильности коры способны выявить эти скрытые ритмические следы с сохранением специфики предшествовавшего раздражения, а именно ритма рабочих движений. Только подобные следы, сохраняющие специфику раздражения, могут лежать в основе памяти, всего умственного и физического развития человека. Речевые сигналы, связанные с определенным стереотипом, способны «подготовить» данный стереотип, проявив соответствующую ему ритмику.

Помимо предстартовых изменений, при помощи «меченого ритма» можно наблюдать отдельные этапы формирования стереотипной деятельности коры — как ее становление во времени (усвоение темпа движения в микро- и в макроинтервалах времени), так и происходящие пространственные изменения (изменения количества вовлекаемых в рабочую активность нервных клеток).

В проведенных нами ранее исследованиях на животных [Сологуб (Штюрмер), 1959, 1960а] было обнаружено, что ритмические закономерности, лежащие в основе формирования динамического стереотипа, являются общими закономерностями системной работы нервных центров, так как они проявляются в острых опытах на животных в безусловно-рефлекторном порядке. Так, при ритмическом раздражении седалищного нерва кролика с определенными интервалами: 30 сек. раздражение — 30 сек. пауза можно наблюдать в различных отделах головного мозга

(кора, подкорковые ядра, четверохолмие и продолговатый мозг) появление МП в ритме раздражения не только в момент раздражения, но и за 1—2 сек. до начала очередного периода раздражения. Это явление напоминает предстартовое состояние у человека с наличием «меченого ритма». При длительном применении того же порядка раздражения МП в усвоенном ритме появляются в период времени, соответствующий очередному интервалу раздражения, даже при отсутствии последнего (рис. 1). В этих условиях вряд ли можно предполагать наличие условного рефлекса на время. Очевидно, речь идет о способности нервных центров длительное время сохранять в виде скрытых следов не только усвоенный ритм, но и темп его проявления, т. е. в определенные интервалы времени скрытые ритмические следы становятся явными. Таким свойством обладают не только корковые центры, но и центры стволовой части мозга. Эта способность, несомненно, является одним из глубоких механизмов формирования динамического стереотипа. Именно не только предварительное повышение возбудимости нервных центров, но и их специфическая ритмическая настройка в зависимости от того или иного сложившегося стереотипа определяют условия его проявления.

Полученные данные являются подтверждением взглядов А. А. Ухтомского (1951), Н. В. Голикова (1946, 1949, 1950 и др.), М. Н. Ливанова (Ливанов и Поляков, 1945; Ливанов и Рябиновская, 1947; Ливанов, 1952, 1957) и других авторов на роль процессов усвоения ритмов и следовых процессов в формировании рабочей доминантной установки и динамического стереотипа.

ВЫВОДЫ

1. При исследовании некоторых временных и пространственных особенностей формирования двигательного динамического стереотипа в коре больших полушарий у человека можно наблюдать медленные потенциалы (МП) в ритме работы, названные нами «мечеными ритмами» ЭЭГ.

2. В условиях чередования ритмической работы и отдыха через правильные промежутки времени «меченые ритмы» появляются в рабочие интервалы даже при отсутствии рабочих движений, отражая как ритм отдельных движений (микроинтервалы времени), так и рабочие периоды (макроинтервалы времени), т. е. временную специфику сложившегося стереотипа.

3. Сигнальные раздражители (в том числе речевые), провоцирующие какой-либо стереотип, вызывают в предстартовом состоянии появление в коре человека «меченого ритма», соответствующего только данному стереотипу движений, т. е. в коре еще до начала работы происходит специфическая настройка на предстоящий ритм активности.

4. Как во время работы, так и в предстартовом состоянии по мере тренировки после начальной иррадиации «меченого ритма» происходит его концентрация в пунктах коры, соответствующих моторным центрам работающих групп мышц.

5. Способность нервных центров длительное время сохранять в виде специфических следов не только усвоенный ритм, но и темп его проявления является общей особенностью системной работы нервных центров и, несомненно, является одним из глубоких механизмов формирования динамического стереотипа.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. И. Физиология трудовых процессов. Изд. ЛГУ. Л., 1958.
Виноградов М. И., В. С. Воробьева, Вестн. ЛГУ, 4, Л., 1954.
Виноградов М. И., Л. И. Шванг. В сб., посвящ. 70-летию со дня рожд. акад. К. М. Быкова, 137, М.—Л., 1957.
Голиков Н. В., Тр. Юбилейн. сесс. ЛГУ, секция биол. наук, 64, Л., 1946; Уч. зап. ЛГУ, в. 16, серия биол. наук, 99, 6, 1949; Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Изд. ЛГУ, Л., 1950.

- Л и в а н о в М. Н., Тр. XV совещ., посв. 50-летию учения И. П. Павлова об условн. рефлексах, 248, Изд. АН СССР, М.—Л., 1952; Тез. докл. Конфер. по вопр. электрофизиолог. ц. н. с., 77, Л., 1957.
- Л и в а н о в М. Н., К. Л. Поляков, Изв. АН СССР, серия биол. наук, 3, 286, 1945.
- Л и в а н о в М. Н., А. М. Рябиновская, Физиолог. журн. СССР, 33, № 5, 523, 1947.
- П а в л о в а Л. П. Роль торможения в падении работоспособности при мышечной работе человека. Дисс. Л., 1957.
- П е й м е р И. А., Тез. докл. Пленума секц. по пробл. павловск. физиолог. учения в области физ. восп., 34, Л., 1952.
- (С о л о г у б) Ш т ю р м е р Е. Б., Тез. докл. научн. сесс. АН СССР и Ленингр. общ. физиолог., посвящ. 40-й годовщ. Октябрьской революции, 98, 1957; Физиолог. журн. СССР, 44, № 9, 859, 1958а; Тез. докл. Конфер. по вопр. электрофизиолог. ц. н. с., 142, М., 1958б; Физиолог. журн. СССР, 45, № 9, 1067, 1959; в сб.: Вопросы электрофизиологии и энцефалографии, 329, Изд. АН СССР, М.—Л., 1960а; в сб.: Проблемы физиологии спорта, 87, Изд. ФИС, М., 1960б.
- У х т о м с к и й А. А., Собр. соч., 2, Изд. ЛГУ, Л., 1951.

Поступило 10 II 1961

TAGGED RHYTHMS OF PRE-STARTING PREPAREDNESS IN THE HUMAN
ELECTROENCEPHALOGRAM, WITH REFERENCE TO MECHANISMS OF
DYNAMIC MOTOR STEREOTYPE FORMATION

By *E. B. Sologub*

From the Department of Physiology, P. F. Lesshaft Institute of Physical Culture,
Leningrad

ИЗМЕНЕНИЕ ДИНАМИКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ПРИ ГИПОКСИИ

Мэй-Лэй

Лаборатория электрофизиологии Кафедры авиационной медицины Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, Ленинград

Вопрос об изменениях динамики возникновения зрительных процессов при различных условиях и воздействиях освещен в литературе недостаточно (Kleitman, Piéron, 1925; Hazelhoff, Wiersma, 1925; Monnier, 1948, 1949, 1952, 1957a, 1957b; Monnier, Dieterle, 1954; Laue, Monnier, 1956). Между тем этот вопрос имеет как теоретическое, так и практическое значение, например для авиации, где увеличение скоростей движения самолетов вызывает необходимость реагирования летчика на сигналы зрительного анализатора с быстротой, находящейся на грани физиологических возможностей.

Данная работа является попыткой электрофизиологическим методом исследовать указанный вопрос, а именно, при действии световых сигналов определить время их передачи в зрительном анализаторе и установить его изменения при гипоксии.

МЕТОДИКА

На 26 кроликах определялись электрические реакции зрительного анализатора по электроретинограмме (ЭРГ) и электрокортикограмме зрительной области. У 18 кроликов определялось изменение этих реакций при вдыхании из специальной маски газовой смеси с содержанием кислорода в концентрации 6 и 10.8%. Предварительно всем кроликам вживлялись электроды. Источником света служила импульсная лампа ИСС-250 с энергией вспышек в 250 дж. Амплитудное значение силы света в направлении, перпендикулярном к оси лампы, составляло 400 тыс. свечей. Лампа находилась на расстоянии 140 см от глаза исследуемого животного. Одновременная регистрация реакций при действии вспышки осуществлялась методом накладывания записей на движущейся фотобумаге при быстром ходе регистрации и синхронизации отдельных кривых по отношению к моменту вспышки света по методу, предложенному И. А. Пеймером (1958). В случае определения зависимости реакций зрительного анализатора от интенсивности света использовались фильтры в виде фотоленки с коэффициентами пропускания в 50, 20, 10 и 0.5%.

Регистрация биопотенциалов производилась на установке, состоящей из 6 независимых каналов усиления и шестишлейфного осциллографа. Все каналы усиления собраны по балансной схеме с большой постоянной времени межкаскадных связей (RC-4).

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При действии вспышек света и при большой скорости развертки регистрировалась ЭРГ с начальным зубцом сложной формы, имеющим первую, вторую и третью положительные волны потенциала, свидетельствующие о многокомпонентной реакции сетчатки (рис. 1). Форма ЭРГ зависела от вида подопытного животного и от цветности раздражителя.

Электрическая реакция зрительной коры состояла в основном из положительной, отрицательной и длительной вторичной положительной или двухфазной волн (рис. 1). Часто отмечались группы повторных разрядов (рис. 5).

В нормальных условиях скорость развития электрической реакции зрительного анализатора является функцией от интенсивности светового раздражения. При одной и той же интенсивности светового раздражения время возникновения электрической реакции зрительного анализатора более или менее устойчиво. Например, при сильной вспышке света латентный период ЭРГ равняется 4 ± 1 мсек., корковое время 14 ± 3 мсек., а ретино-корковое время 10 ± 4 мсек. По мере уменьшения интенсивности

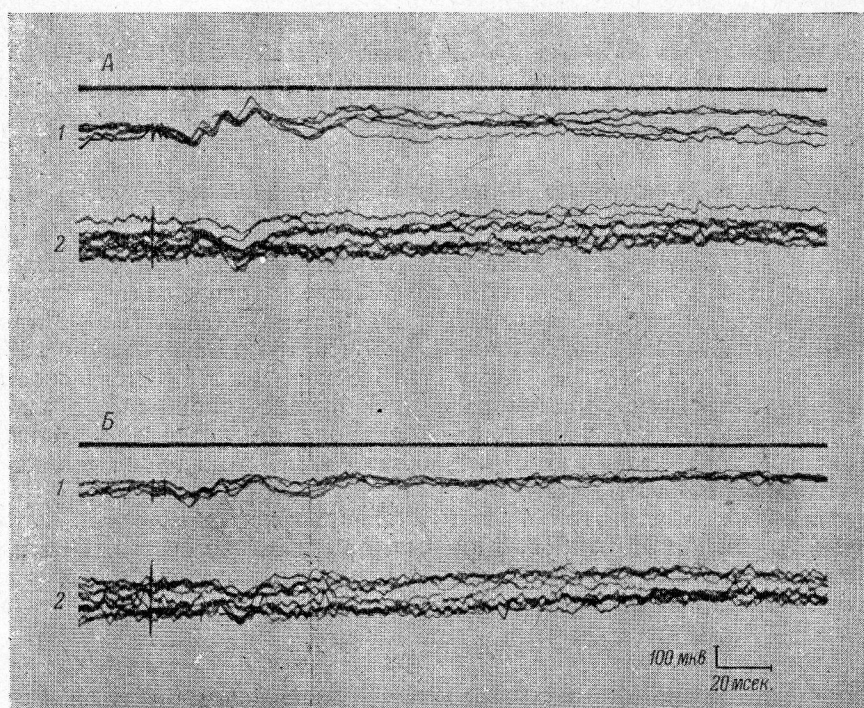


Рис. 1. Изменение латентного периода электрической реакции зрительного анализатора при действии гипоксии (дыхание газовой смесью с содержанием кислорода 8%). Кролик № 14. Опыт от 14 I 1960.

А — до, Б — при действии гипоксии. 1 — ЭРГ; 2 — корковая реакция. Вертикальные черточки: первые — момент раздражения; вторые — начало реакции.

светового раздражения прогрессивно удлиняется ретинальное, корковое и ретино-корковое время (рис. 2).

Наши результаты принципиально соответствуют данным, полученным на людях при определении скорости зрительного восприятия в зависимости от интенсивности света (Kleitman, Piéron, 1925).

Имеется основание считать, что время передачи сигнализации в зрительном анализаторе зависит от частоты нервных импульсов. Зависимость частоты нервных импульсов от интенсивности раздражения известна. Очевидно, чем больше частота импульсов, тем сигнал быстрее накапливается, преобразовывается и передается по зрительным путям.

При действии гипоксии скорость электрической реакции уменьшается. Удлиняются ретинальное, корковое и ретино-корковое время (рис. 1). Выраженность изменений зависит от продолжительности и интенсивности гипоксии. Изменение времени электрической реакции при гипоксии во вторые 10 мин. проявляется сильнее, чем в первые 10 мин. (рис. 3). Чем меньше концентрация кислорода во вдыхаемом воздухе, тем резче изменяется время электрической реакции зрительного анализатора. В определенных условиях, например при дыхании газовой смесью с содержанием

10% кислорода, реакция зрительного анализатора сперва изменяется не в сторону замедления ее появления, а в сторону укорочения. Иногда у одного и того же животного отмечается укорочение времени реакции в первые 10 мин. и удлинение во вторые 10 мин., т. е. имеется различие эффекта в зависимости от фазы действия гипоксии. Продолжительность положительной волны первичного ответа зрительной коры под действием гипоксии уменьшается. Уменьшается и амплитуда всех компонентов ЭРГ и электрической реакции зрительной коры.

Следовательно, под действием гипоксии время передачи сигнализации в зри-

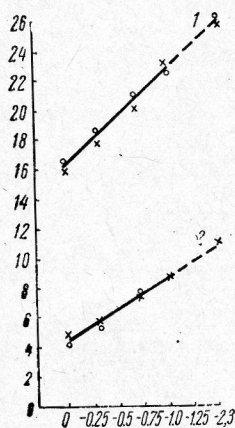


Рис. 2. Зависимость латентного периода электрической реакции зрительного анализатора от интенсивности светового раздражения. Кролик № 17.

По оси абсцисс — интенсивность светового раздражения (в логарифмической шкале); по оси ординат — латентный период (в мсек.).
1 — корковая реакция;
2 — ЭРГ. Крестики — данные опыта от 3 II 1960, кружки — опыта от 9 II 1960.

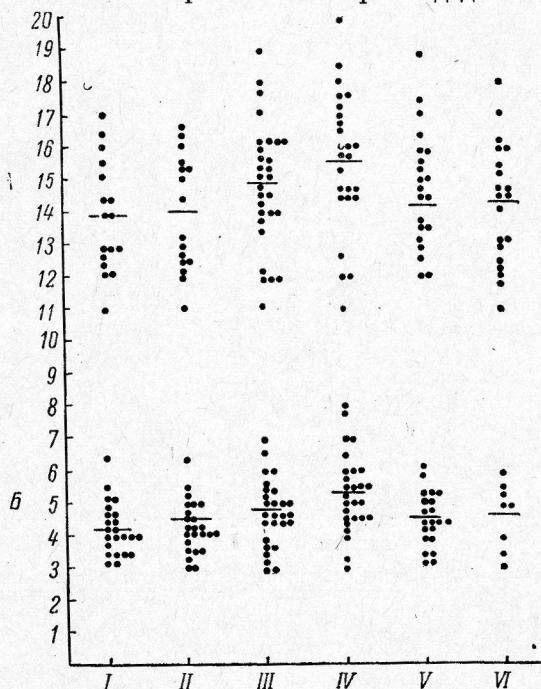


Рис. 3. Распределение скрытых периодов электрических ответов зрительного анализатора в разных опытах на 7 кроликах до (I, II), во время действия гипоксии (дыхание газовой смесью с содержанием кислорода в 8% в течение 10—20 мин. — III—IV) и через 10—20 мин. после гипоксии (V—VI).

Средние величины скрытых периодов отмечены черточками. А — скрытый период кожного ответа; Б — скрытый период ЭРГ (в мсек.).

тельном анализаторе увеличивается, и в зрительной коре обнаруживается только слабая реакция, которая быстро затухает. Данное явление следует рассматривать как электрофизиологическое проявление ухудшения зрительной функции при действии гипоксии. Как

известно, под действием гипоксии чувствительность глаза к свету прогрессивно снижается.

При действии гипоксии электрические реакции зрительного анализатора становятся менее устойчивыми, чем до действия гипоксии (рис. 4). Время реакции от одного до другого ответа колеблется в более широком диапазоне, то увеличиваясь, то уменьшаясь. Одновременно колеблется и амплитуда электрической реакции.

Совмещение отдельных записей на кривых зависит от исходного характера электрокортикограммы. В тех случаях, когда на электрокортикограмме имеет место десинхронизация, наблюдается более или менее точное совпадение кривых корковой реакции при наложении их друг на друга. Время и амплитуда электрических реакций зрительного анализатора

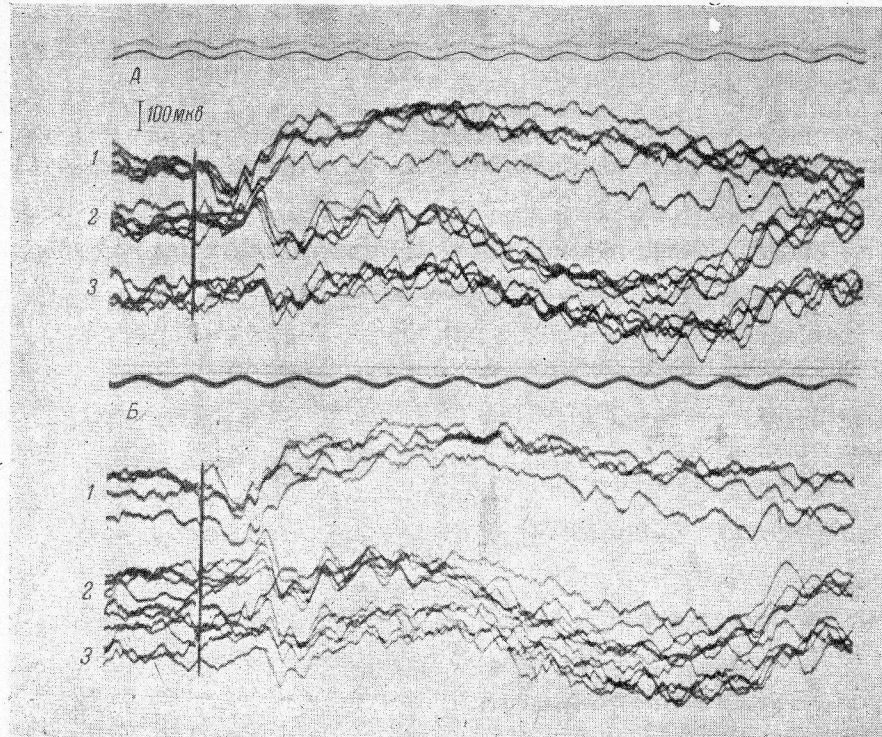


Рис. 4. Неустойчивость электрической реакции зрительного анализатора под действием гипоксии. Кролик № 16. Опыт от 25 I 1960.

А — до, Б — после гипоксии. Сверху вниз: отметка времени (0.02 сек.); 1 — ЭРГ; 2 и 3 — электрокортикальные ответы разных участков затылочной коры.

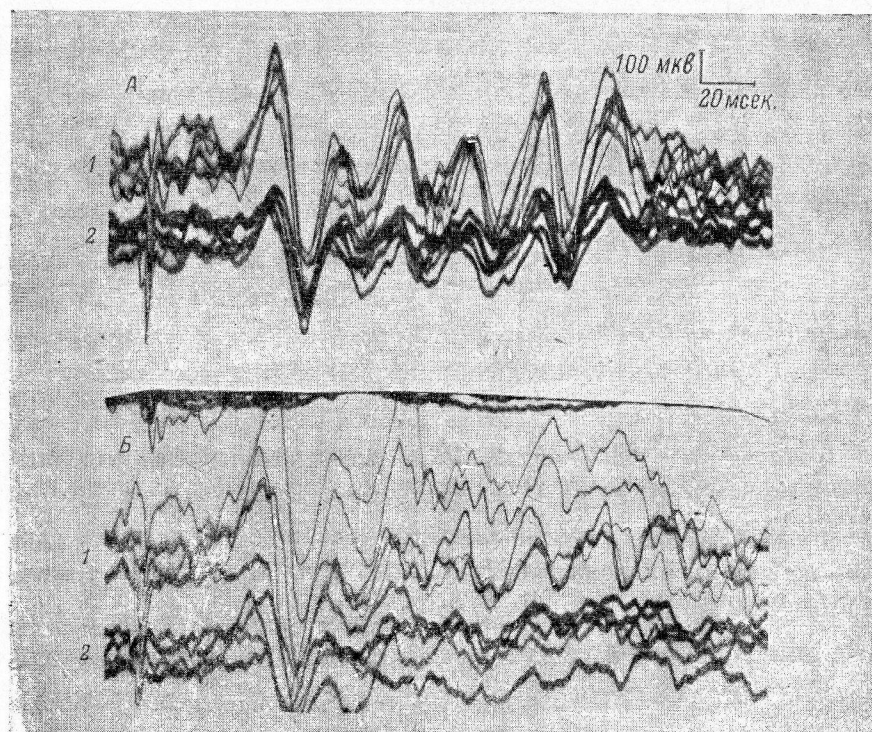


Рис. 5. Неустойчивость и ослабление вторичных разрядов коры мозга кролика в ответ на вспышки света в условиях гипоксии. Кролик № 15. Опыт от 8 I 1960.

1 и 2 — электрические ответы от 2 точек зрительной области коры до (А) и во время гипоксии (Б).

оказываются более устойчивыми. Наоборот, когда преобладают медленные волны, более выраженные в условиях гипоксии, время и амплитуда электрической реакции зрительного анализатора колеблются в более широком диапазоне; причем в случае наличия повторных потенциалов первичного ответа под действием гипоксии наряду с явлением неустойчивости электрической реакции наблюдается ослабление и этих разрядов (рис. 5).

В предыдущей работе, выполненной на кошках, мы исследовали влияние электрического раздражения ретикулярной формации среднего мозга на электрическую реакцию коры при световых раздражениях и установили, что до раздражения ретикулярной формации корковая реакция на световые раздражения неустойчива, колеблется от одного раздражения к другому; после раздражения ретикулярной формации, как правило, корковая реакция становится постоянной, устойчивой при каждом засвете. В литературе имеются данные, свидетельствующие о том, что при действии гипоксии в первую очередь страдает функция ретикулярной формации (A. Arduini, M. Arduini, 1954).

Можно полагать, что при действии гипоксии имеет место ослабление регулирующего влияния ретикулярной формации на специфическую афферентную систему, ретикулярная же формация в норме обеспечивает сохранение ее оптимального функционального состояния, необходимого для точного отражения раздражений.

ВЫВОДЫ

1. В условиях регистрации примененной в данной работе в начальном компоненте ЭРГ обнаруживаются 3 последовательные волны потенциала, свидетельствующие о сложном характере реакции сетчатки.

2. В нормальных условиях время электрической реакции в зрительном анализаторе является функцией от интенсивности светового раздражения. При одной и той же интенсивности светового раздражения время электрической реакции в зрительном анализаторе является более или менее устойчивым.

3. Под действием гипоксии латентный период волны «а» ЭРГ и первичного ответа зрительной коры удлиняется. Удлиняется ретино-корковое время. Одновременно уменьшается амплитуда всех компонентов электрической реакции зрительного анализатора, в том числе повторных разрядов зрительной коры.

4. Под действием гипоксии обнаруживается неустойчивость электрических реакций зрительного анализатора во времени и по амплитуде. Обсуждается возможная роль ретикулярной формации в этом механизме.

5. Полученные данные показывают, что скорость передачи сигнализации в зрительном анализаторе является прямым показателем его функционального состояния. Она чувствительна к изменениям внешней и внутренней среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Мэй-Лэй, Тез. III конфер. по вопр. электрофизиолог. нервн. системы, 270, Киев, 1960.
Пеймер И. А., Физиолог. журн. СССР, 44, № 9, 829, 1958.
Arduini A., M. G. Arduini, Journ. Pharmacol. a. Exper. Therap., 110, № 1, 76, 1954.
Kleitman N., H. Piéron, C. r. Acad. Sci., 180, 393, 1925.
Hazelhoff F., H. Wiersma, Zs. Psych., 97, 174, 1925.
Laue H., M. Monnier., Pflüg. Arch. ges. Physiol., 259, 231, 1956.
Monnier M., Helv. Physiol. Pharmacol. Acta, 6, 161, 1948; 7, 152, 1949; Journ. Neurophysiol., 15, № 6, 469, 1952; Bibliotheca ophthalmol., 47, 277, Basel, 1957a; 48, 15, 1957b.
Monnier M., P. Dieterle, Bull. Acad. Suisse Sci. med., 10, 113, 1954.

ИСТОЧНИКИ ЭЛЕКТРОРЕТИНОГРАММЫ ГОЛОВОНОГИХ

А. Л. Бызов и О. Ю. Орлов

Институт биофизики АН СССР; Москва

Известно, что из всех беспозвоночных головоногие — высшие представители типа моллюсков обладают глазами, по своему строению наиболее близкими к глазам позвоночных. Однако строение их сетчатки, за исключением некоторых особенностей, типично для сложных глаз беспозвоночных. В частности, в сетчатке головоногих, так же как, например, у насекомых и ракообразных, расположен только первый нейрон — зрительная клетка, отросток которой направляется в зрительный ганглий (Grenacher, 1884; Joung, 1961). Следовательно, первый синапс лежит уже вне сетчатки. Известно далее, что электроретинограмма (ЭРГ) некоторых насекомых (Bernhard, 1942; Autrum, 1952), речного рака (Naka, Kuwabara, 1959), рака-отшельника (Stieve, 1960), лимулюса (Hartline, 1948; Hartline a. o., 1952; Tomita, 1956), по своей форме весьма сходная у всех этих животных, состоит, по-видимому, из нескольких компонентов (по меньшей мере двух). Наличие таких же компонентов можно предполагать и у головоногих, ЭРГ которых очень близка к ЭРГ указанных выше беспозвоночных (Piper, 1911; Fröhlich, 1914; Therman, 1940).

Встает вопрос, какие структуры являются источниками этих компонентов? Отсутствие в сетчатке беспозвоночных синапса между первым и вторым нейроном свидетельствует о том, что оба компонента (если их два) возникают в одном и том же нейроне — зрительных клетках. Но зрительная клетка — сложное образование и можно предположить, что источником колебаний являются разные ее части (к примеру, рабдомы, если их считать частью зрительных клеток, и тела клеток). При внутриклеточном отведении потенциалов действия оматидия японского краба (Kikuchi, 1958; Tomita a. o., 1960) и лимулюса (Fuortes, 1959a и 1959b) видно, что оба компонента регистрируются в одной и той же клетке, однако это еще не дает возможности решить, в каких участках клетки эти компоненты возникают. В случае с лимулюсом предполагается, что медленные колебания могут возникать вне самих эксцентрических клеток — в клетках ретинулы (Tomita a. o., 1960).

Если слои сетчатки, в которых регистрируются компоненты ЭРГ, пространственно разделены между собой, то с помощью экстраклеточных микроэлектродов возможно их раздельное отведение. Такой послойный микроэлектродный анализ, проведенный на лягушке (Бызов, 1959) и черепахе (Бызов, 1961), выявил отдельные компоненты ЭРГ и позволил их отнести к определенным структурам — биполярным наружной и внутренней зоны внутреннего ядерного слоя.

Задачей настоящей работы было провести такой же послойный анализ на сетчатке кальмара *Ommastrephes sloani-pacificus* и осьминога *Octopus dofleini* с тем, чтобы попытаться выяснить, какие структуры являются источниками ЭРГ и ее отдельных компонентов. Результаты исследований по адаптации глаз головоногих, а также колориметрические опыты изложены отдельно.

Работа проводилась в августе—сентябре 1960 г. на о. Путятин в Японском море во время пребывания там Тихоокеанской экспедиции Института биофизики АН СССР.

МЕТОДИКА

У вырезанного глаза кальмара и осьминога удаляли передние среды: роговицу, хрусталик и стекловидное тело. В большей части опытов удаляли также и зрительный ганглий, непосредственно прилегающий к наружной поверхности склеры. Склеру с сетчаткой помещали в камеру, охлаждаемую до 10° . В камеру непрерывно подавали кислород. Для того чтобы над сетчаткой не было стекловидного тела, затрудняющего доступ к ней кислорода, препарат клали на парафиновую подставку с выпуклостью в центре (рис. 1, А). Поскольку задняя стенка глазного бокала у кальмара и осьминога мягкая, препарат принимал форму подставки, в результате чего центральная часть сетчатки приподнималась и остаток стекловидного тела стекали к ее краям.

На рис. 1, А показано также расположение электродов. ЭРГ регистрировали в двух отведениях: I — между микроэлектродом (диаметр 2—3 мк, заполнен 3 М KCl), погружаемым сверху со стороны стекловидного тела, и электродом, подведенным к склере; II — между микроэлектродом и электродом, расположенным на внутренней поверхности сетчатки. Левая пара электродов (рис. 1, А), подведенных к склере и к внутренней поверхности сетчатки, служила для пропускания толчков тока с целью измерения сопротивления ее слоев (подробнее о методике измерения сопротивления см.: Бызов, 1958).

Следует отметить, что условия для измерения сопротивления в настоящих опытах были значительно менее благоприятными, чем в наших прежних опытах на лягушках и черепахах. В этих последних случаях верхний «токовый» электрод был погружен в стекловидное тело, имеющее относительно малое сопротивление и поэтому шунтирующее все точки внутренней поверхности сетчатки. Вследствие этого плотность тока на всех участках сетчатки была приблизительно одинаковой. В опытах же на кальмаре и осьминоге верхний электрод касался сетчатки лишь на ограниченном участке. Поэтому плотность тока под электродом в поверхностных слоях сетчатки была, по-видимому, больше, чем в глубоких, что, естественно, сказывалось на получаемых цифрах. Это обстоятельство необходимо учитывать при оценке действительных величин сопротивления отдельных слоев сетчатки.¹

Свет в течение всего опыта включался ритмически на 1.5—2 сек. с интервалами между вспышками в 10 сек. Световое пятно покрывало всю центральную (приподнятую) часть сетчатки. Регистрирующая аппаратура состояла из катодного повторителя на входе и усилителя постоянного тока, соединенного с осциллографом ЭНО-1.

На всех кривых отклонение вниз соответствует отрицательности верхнего (ближнего к внутренней поверхности сетчатки) электрода.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Так же как и в опытах по адаптации (Бызов и Орлов, 1961), результаты, полученные на кальмарах и осьминогах, очень сходны между собой.

На рис. 1, Б показана ЭРГ осьминога, записанная при 3 разных интенсивностях света. В пределах малых интенсивностей ЭРГ имеет вид простого отрицательного отклонения, сохраняющегося в течение всего периода освещения. С увеличением интенсивности света величина отклонения возрастает, а затем появляется начальное быстрое колебание, превышаю-

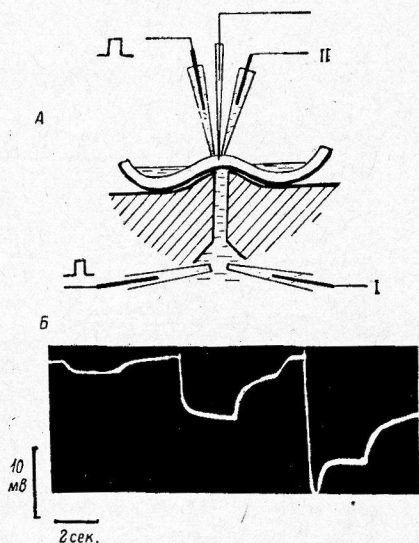


Рис. 1. Схема расположения электродов (А) и ЭРГ осьминога при трех интенсивностях света: 3, 40 и 200 лк (Б).

На А: препарат лежит на парафиновой подставке, в центре которой просверлен канал, заполненный каолином, замешанным на морской воде.

На этом и всех последующих рисунках моменты включения и выключения света отмечены маленькими выбросами вверх на кривых.

Остальные объяснения в тексте.

¹ Кроме того, полученные величины сопротивлений являются лишь относительными, поскольку неясно, к какой площади сетчатки их нужно отнести.

щее уровень последующего плато. Уже из этих кривых можно предположить существование 2 разных компонентов ЭРГ.

Рис. 2 показывает, как изменяются ритмические колебания потенциала на препарате глаза осьминога по мере погружения микроэлектрода в сетчатку. Все приводимые на этом рисунке записи сделаны во II отведении, т. е. между микроэлектродом и электродом, расположенным на внутренней поверхности сетчатки.¹ Справа даны кривые, полученные путем графического вычитания записей, сделанных на разных глубинах (V_{a-b}). Из этих кривых, непосредственно показывающих распределение колебаний потен-

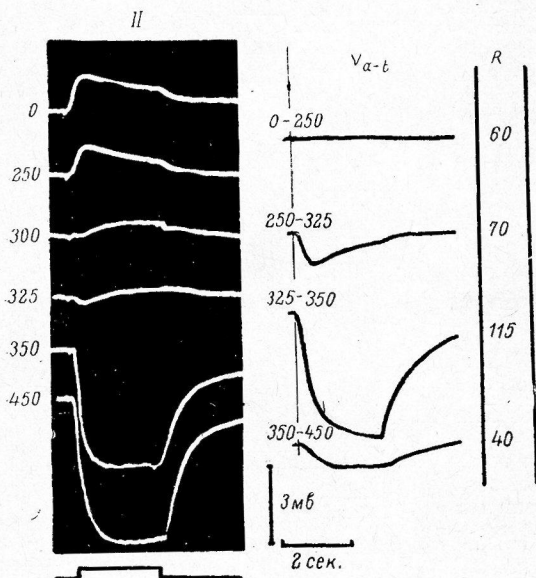


Рис. 2. ЭРГ осьминога при разных глубинах погружения микроэлектрода.

Цифры слева — глубина погружения (в мк). Внизу — отметка раздражения. Осциллограммы записаны во II отведении. Интенсивность света 700 лк. В столбце V_{a-b} даны графические разности между кривыми, записанными на разной глубине (цифры около кривых). Справа (столбец R) — примерное сопротивление соответствующих слоев сетчатки по измерениям с помощью толчков тока.

При прохождении микроэлектродом слоя, в котором регистрируется проксимальный компонент ЭРГ, всегда наблюдался заметный сдвиг потенциала в отрицательную сторону (вниз). По-видимому, этот потенциал является следовым потенциалом, сохранившимся после предыдущих раздражений.

При повторном погружении микроэлектрода на соседнем участке того же препарата колебания потенциала, а также глубины, на которых наблюдаются их изменения, хорошо воспроизводятся.

Цифры крайней правой колонки на рис. 2 показывают примерное сопротивление слоев, измеренное с помощью толчков тока (среднее из из-

мерений, полученное по кривым V_{a-b}). Из этих кривых, непосредственно показывающих распределение колебаний потенциала по глубинам, четко видно, что ЭРГ складывается из 2 компонентов разной формы, возникающих в разных слоях сетчатки. Верхний (дистальный) компонент (на глубине 250—325 мк) имеет вид относительно круто нарастающего отклонения, которое затем при продолжающемся освещении постепенно спадает. Именно за счет этого компонента в ЭРГ при больших интенсивностях света появляется начальное быстрое колебание, превышающее уровень последующего плато. Для нижнего (проксимального) компонента характерно медленное нарастание потенциала (особенно при малых интенсивностях света), который затем держится в течение всего периода засвета и медленно спадает после выключения света. Этот компонент является основной частью плато, а также следового потенциала, с которым, как предполагается нами, связан механизм адаптации.

¹ Колебание потенциала, записанное с поверхности сетчатки, (глубина погружения 0) является, по-видимому, следствием «затекающего» тока из глубже лежащих слоев и регистрируется потому, что второй электрод располагался в данном опыте несколько в стороне (на расстоянии ~ 1 мм) от микроэлектрода. Для послышного анализа интересующих нас компонентов ЭРГ это несущественно, поскольку разности между кривыми (в противоположность самим кривым) не зависят от положения второго электрода «макроэлектрода» (см., например, рис. 3, а также: Бызов, 1959).

мерений в двух последовательных погружениях). В общем по результатам всех опытов можно сказать, что высота толчка, регистрируемого при пропускании тока, нарастает довольно круто лишь в слое, который соответствует месту возникновения проксимального компонента ЭРГ (глубина 325—350 мк на рис. 2). В остальных слоях толчок нарастает более или менее равномерно и, следовательно, в пределах сравнительно небольшой точности измерений распределение сопротивлений в разных слоях сетчатки довольно равномерно.

Один из опытов на кальмаре, показывающий распределение потенциалов по слоям, приведен на рис. 3. Здесь записи сделаны как в I, так и во II отведениях.¹ Справа даны разности V_{a-b} , причем они объединены так, чтобы колебания, близкие по форме, суммировались: разности 140—150 и 150—200 мк представлены как разность 140—200 мк, а 225—265 и 265—300 мк как разность 225—300 мк. Видно, что компоненты ЭРГ (кривые столбца V_{a-b}) у кальмара в общем такие же, как и у осьминога (сравните с рис. 2).

В ряде опытов на осьминогах после длительной темновой адаптации можно было наблюдать ритмические колебания потенциала до 100 мкВ, имеющие иногда вид периодических веретен (рис. 4, А). При слабом освещении амплитуда этих колебаний уменьшалась, а частота несколько возрастала. В других опытах в зависимости от интенсивности освещения ритмические колебания наблюдались то во время слабого освещения, то после его выключения (рис. 4, Б). Сходные ритмические колебания на глазе каракатицы были подробно описаны еще Фрелихом (Fröhlich, 1914) и Терманом (Therman, 1940). Они известны также и на других беспозвоночных (см., например, Adrian, 1937, и др.).

На рис. 4, В показан опыт по выяснению места возникновения этих колебаний. ЭРГ регистрировалась в I и во II отведениях. Видно, как по мере погружения микроэлектрода в сетчатку из I во II отведение переходит сначала дистальный быстро нарастающий компонент (имеющий при небольшой интенсивности света вид стола), а затем (на глубине 500 мк) и медленно нарастающий, проксимальный компонент. Дальнейшее погружение микроэлектрода еще на 400 мк существенно не изменило отводимых потенциалов; при этом ритмические колебания остались в I отведении. Следовательно, они возникают где-то проксимальнее места возникновения обоих компонентов ЭРГ.

Сопоставим теперь приведенные выше электрофизиологические данные со структурой сетчатки головоногих. Рис. 5 сделан с гистологического препарата сетчатки осьминога, на котором был проведен опыт,

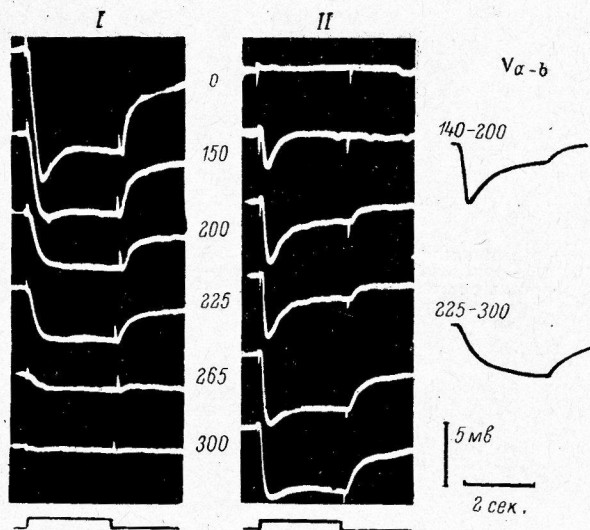


Рис. 3. ЭРГ кальмара при разных глубинах погружения микроэлектрода.

Интенсивность света 300 лк. Цифры в середине — глубина погружения (в мк). Записи сделаны в I и во II отведениях. Справа (V_{a-b}) — графические разности, показывающие два компонента ЭРГ.

¹ На рис. 3 отсутствуют кривые, зарегистрированные на глубине 140 мк; они почти ничем не отличались от верхних кривых.

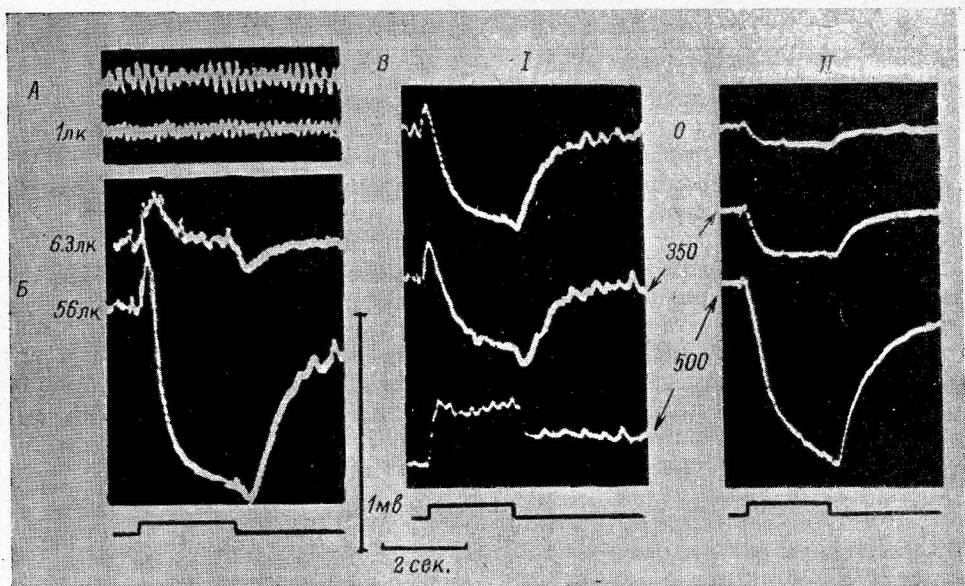


Рис. 4. Опыт по выяснению места возникновения ритмических колебаний потенциала (на осьминоге).

А — ритмические колебания в темноте (верхняя осциллограмма) и при слабом фоновом освещении (1 лк) — нижняя осциллограмма; Б — ритмические колебания, накладывающиеся на ЭРГ при двух разных интенсивностях света; В — колебания потенциала в I и II отведениях при погружении микроэлектрода в сетчатку на разную глубину (цифры в середине).

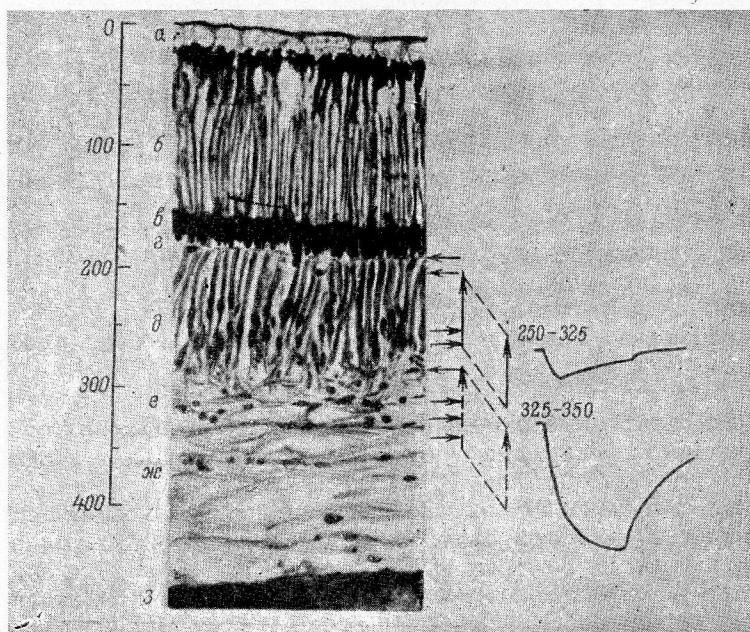


Рис. 5. Сопоставление электрофизиологических данных с гистологической картиной сетчатки. Ретушированная микрофотография препарата глаза осьминога, на котором был проведен опыт, изображенный на рис. 2.

Шкала слева — расстояние (в мк). Обозначение слоев: а — пограничная мембрана; б — слой «палочек» или рабдомув; в — базальный пигмент; г — базальная мембрана; д — тела зрительных клеток; е — нервное сплетение — нейропилль; ж — слой горизонтально ориентированных нервных волокон; з — склера. Справа — компоненты ЭРГ (графические разности, взятые из рис. 2). Вертикальные стрелки рядом с ними обозначают экстраклеточные токи до (левые) и после (правые) коррекции, учитывающей сжатие препарата при фиксации и прогиб ткани микроэлектродом. Горизонтальные стрелки, направленные вправо — примерные уровни выхода тока из клеток, направленные влево — входа тока в них.

изображенный ранее на рис. 2. Справа показаны оба компонента ЭРГ (взяты из рис. 2) и отмечены слои (по глубине погружения микроэлектрода), в которых они возникают. Вертикальные стрелки рядом с кривыми изображают экстраклеточные токи, рассчитанные, исходя из разности потенциалов в слоях и величины их сопротивления (цифры столбца R на рис. 2). При этом толщина стрелок приблизительно пропорциональна силе тока в моменты, соответствующие максимальным значениям обоих компонентов.

При сопоставлении этой электрофизиологической картины с гистологической следует учитывать, во-первых, некоторое сжатие препарата при фиксации и, во-вторых, прогиб ткани микроэлектродом. Точно учесть оба эти фактора трудно, однако ясно, что в результате соответствующей коррекции стрелки токов сдвинутся вверх относительно слоев препарата. Если принять величину этой коррекции, равной 50 мк (т. е. так же, как для сетчатки позвоночных, см. Бызов, 1961а и б), то стрелки токов сместятся относительно препарата так, как это показано штриховыми линиями на рис. 5. Горизонтальные стрелки слева от вертикальных обозначают примерные уровни выхода тока из клеток и входа тока в них.

На основании такого сопоставления можно заключить, что источником дистального компонента являются, по-видимому, сами зрительные клетки. Ток выходит из клеток на уровне их тел и входит в них где-то в районе базальной мембраны. Проксимальный компонент приходится на слой, расположенный под телами зрительных клеток. В этом слое расположено нервное сплетение — нейропиль, образованный веточками аксонов зрительных клеток (Joung, 1961). Подобное же нервное сплетение известно на глазе лимулюса. По электронномикроскопическим данным (Wolken, 1958), веточки, отходящие от аксонов зрительных клеток, устанавливают многочисленные синаптические контакты с соседними аксонами. Как известно, именно через это сплетение осуществляется у лимулюса латеральное торможение, подробно изученное Хартлином с соавторами (Hartline а. о., 1956, и др.), а также Томита с соавторами (Tomita, 1958; Tomita а. о., 1960).

Наконец, ритмические колебания потенциала (рис. 4) возникают, как уже было сказано, много проксимальнее обоих компонентов ЭРГ.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В связи с изложенным материалом интересно отметить следующие существенные моменты.

В слое «палочек» или рабдомов обычно никакой заметной разности потенциалов не наблюдается. Поскольку сопротивление этого слоя обычно вполне измеримо (хотя и несколько завышено по причине, изложенной в начале статьи), это означает, что здесь не течет сколько-нибудь заметных токов. В некоторых опытах в слое рабдомов регистрировалось небольшое колебание потенциала, по знаку противоположное ЭРГ. По форме это колебание было близко к зеркальному отражению дистального компонента ЭРГ и поэтому легко объясняется чисто пассивным «затеканием» токов из нижележащих слоев (подробнее о таком «затекании» токов см.: Бызов, 1960).

Дистальный компонент ЭРГ возникает в слое зрительных клеток, причем токи выходят из клетки, по-видимому, на уровне их тел и входят где-то в районе базальной мембраны. Такое распределение токов может соответствовать деполяризации дистальных частей зрительных клеток при их освещении. Какой именно участок деполяризуется (например, выше или ниже базальной мембраны), сказать трудно, так как момент прохождения микроэлектродом базальной мембраны электрофизиологически никак не выявляется (в противоположность наружной пограничной мембране сетчатки позвоночных — так называемой R -мембране).

Проксимальный компонент ЭРГ регистрируется в районе нейропиля. Ток выходит в экстраклеточную среду где-то в слое нервных волокон и входит в клетки, по-видимому, на уровне немного ниже клеточных тел. Такое распределение тока может соответствовать как деполяризации начального сегмента аксона зрительной клетки, так и гиперполяризации участков аксона, расположенных в нейропиле (например, под синапсами, образованными отростками соседних аксонов). На экцентрических клетках сетчатки лимулуса, сходной с сетчаткой головоногих в отношении как формы ЭРГ, так и ряда черт строения, Томита с соавторами (Tomita а. о., 1960) с помощью внутриклеточных микроэлектродов наблюдали как деполяризацию (при освещении всей сетчатки, в том числе и данного омматидия), так и гиперполяризацию (при латеральном торможении или торможении, вызванном антидромными импульсами). Возможно, что у головоногих также имеет место и то, и другое. К сожалению, на основании имеющегося материала трудно делать более определенные суждения.

Ритмические колебания, иллюстрируемые рис. 4, возникают проксимальнее обоих компонентов ЭРГ. Их источником могут быть пучки нервных волокон, проходящих сквозь склеру, или же нервные элементы, находящиеся вне сетчатки, — остатки неполностью удаленного зрительного ганглия. Вывод о внесетчаточном происхождении этих колебаний соответствует наблюдениям Мак Николы и Вагнера (Mac Nichol, Wagner, 1960), которые недавно регистрировали их на каракатице с помощью микроэлектрода, вводимого в слой нервных волокон вблизи от их выхода из глаза. Сходные колебания, накладывающиеся на ЭРГ, наблюдал на глазе кальмара Терман (Therman, 1940) при помещении одного из электродов на зрительный ганглий; при этом кокаинизация ганглия полностью снимала ритмические колебания, оставляя ЭРГ неизменной.

Величина ЭРГ головоногих обычно составляет несколько милливольт, а при больших интенсивностях света достигает 20 мв, что значительно больше ЭРГ лягушки (~ 1 мв) и черепахи (200—300 мкв). Чем объяснить такую большую разницу?

Хотя измерения сопротивления в настоящей работе, по причинам, изложенным ранее, не могут дать точных абсолютных цифр, они показывают, что у головоногих сопротивление слоев сетчатки, в которых образуется ЭРГ, в несколько раз больше, чем у лягушки и особенно у черепахи (Бызов, 1958, 1959, 1961а и б). По-видимому, именно в этом основная причина различной величины ЭРГ. Отсюда понятно, что при сравнении ЭРГ этих животных по токам разница окажется много меньше, чем при сравнении по потенциалам.

ВЫВОДЫ

1. ЭРГ кальмара и осьминога складывается из двух основных компонентов, возникающих в разных слоях: а) дистальный компонент имеет вид относительно круто нарастающего отклонения, постепенно спадающего при продолжающемся освещении; он возникает в слое зрительных клеток и, по-видимому, является результатом деполяризации дистальных участков этих клеток; б) проксимальный компонент состоит из относительно медленно нарастающего отклонения, сохраняющегося в течение всего периода засвета (плато) и постепенно спадающего после выключения света («следовой» потенциал); этот компонент возникает, по-видимому, в районе нейропиля — нервного сплетения, расположенного проксимальнее клеточных тел.

2. Ритмические колебания потенциала, накладывающиеся на ЭРГ и регистрировавшиеся у осьминогов в темноте и при слабом освещении, возникают проксимальнее обоих компонентов ЭРГ — вероятно, на склере (в пучках нервных волокон) или даже за ней — в зрительном ганглии.

ЛИТЕРАТУРА

- Бызов А. Л., Биофизика, 3, 658, 1958; 4, 689, 1959; 5, 284, 1960; 6, 620, 1961a; Физиолог. журн. СССР, 47, № 1, 71, 1961b.
Adrian E. D., Journ. Physiol., 91, 66, 1937.
Autrum H. J., Naturwissensch., 39, 290, 1952.
Bernhard C. G., Journ. Neurophysiol., 5, 32, 1942.
Fröhlich F. W., Zs. Sinnesphysiol., 48, 28, 1914.
Fuortes M. G. F., Journ. Physiol., 148, 14, 1959a, Arch. ital. biol., 97, 243, 1959b.
Grenacher H. Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Halle, 1884.
Hartline H. K., Feder. Proc., 7, 51, 1948.
Hartline H. K., H. G. Wagner, E. F. MacNichol, Cold Spring Harbor Symposia, 17, 125, 1952.
Hartline H. K., H. G. Wagner, F. Ratliff, Journ. Gen. Physiol., 39, 651, 1956.
Kikuchi R., Med. Sci., 9, № 4, 254, 1958.
MacNichol E. F., L. E. Wagner, Science, 131, 737, 1960.
Naka K., M. Kuwabara, Journ. Exptl. Biol., 36, 51, 1959.
Piper H. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, 85, 1911.
Stieve H., Helgoländer wiss. Meeresuntersuch., 7, № 4, 149, 1960.
Therman P. O., Am. Journ. Physiol., 130, 239, 1940.
Tomita T., Japan. Journ. Physiol., 6, 327, 1956; Journ. Neurophysiol., 21, 419, 1958.
Tomita T., R. Kikuchi, J. Tanaka. Electrical activity of single cells, 11, 1960.
Wolken I. J., Journ. Biophys. a. Biochem. Cytol., 4, 835, 1958.
Young I. Z., Biol. Rev., 36, 32, 1961.

Поступило 5 IV 1961

SOURCES OF THE RETINOGRAM IN CEPHALOPODA

By A. L. Byzov and O. Y. Orlov

From the Institute of Biophysics, Moscow

МАТЕРИАЛЫ К ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ
ХАРАКТЕРИСТИКЕ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АНАЛИЗАТОРА ПТИЦ

И. В. Орлов

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

Вестибулярный анализатор является важным компонентом в комплексе анализаторов, осуществляющих функцию ориентации в пространстве (Бехтерев, 1896). В настоящее время это положение получило дальнейшее развитие в ряде работ (Ананьев, 1955, 1960; Айрапетьянц, 1960; Айрапетьянц, Батуев, Кисляков, Лебентрау, 1960). Вестибулярный анализатор имеет сложные связи с другими системами и прежде всего с двигательным анализатором. Эти связи осуществляются с помощью вестибуломоторных рефлекторных дуг, которые, функционируя при изменении положения тела относительно направления силы тяжести, а также при действии на него различных ускорений производят статические и динамические компенсаторные реакции на мышцы глаз, туловища и конечностей (Flourens, 1830; Борнгардт, 1875; Ewald, 1877; Breuer, 1889; Magnus, 1924; Rademaker, 1931). На кортикальном уровне в этот процесс вовлекается и условнорефлекторный механизм (Кисляков, 1953, 1957).

У высших животных при действии на них угловых ускорений возникает вращательный, а затем поствращательный нистагм глаз. Распространение колебательной реакции нистагма на другие мышечные группы обычно тормозится корковыми механизмами. У низших животных, в том числе и птиц, кроме глазного нистагма, имеет место соответствующий ему шейный нистагм (Борнгардт, 1875), который легче зарегистрировать. В силу этого, а также вследствие ряда анатомических особенностей на птицах (голуби) во многих случаях решаются вопросы, связанные с выяснением общих закономерностей физиологии вестибулярного аппарата.

Выбирая голубя в качестве объекта исследования, мы имели в виду вычленение отдельных вестибуломоторных дуг и изучение их характеристик с использованием электрического раздражения, параметры которого могут изменяться в широких пределах. Эти дуги являются частью того морфо-физиологического субстрата, на базе которого осуществляется пространственный анализ. Первые результаты работы отражены в кратком предварительном сообщении (Орлов, 1960).

МЕТОДИКА

Изучение вестибуломоторных рефлексов у голубей проводилось в остром эксперименте без наркоза. Производились ритмическое электрическое раздражение ампул горизонтальных полукружных каналов и регистрация потенциалов симметричных шейных мышц (*mm. recti capiti posterioris major*),¹ принимающих участие в поворотах головы в горизонтальной плоскости. Для раздражения применялся электронный стимулятор ЭС-4М с радиочастотным выходом. Параметры тока: длительность импульсов 0.1 мсек., частота 20—500 имп./сек.

¹ Сведения о топографии шейных мышц голубя были любезно предоставлены нам Л. И. Хозацким.

Раздражающий электрод вводился в фенестрированную ампулу горизонтального полукружного канала голубя, фиксированного в станке с жестким головдержателем. Опыты ставились в темной камере. Для стимуляции и отведений употреблялись биполярные электроды фирмы «Альвар» с межэлектродным расстоянием около 0.1 мм. Методика описана в отдельном сообщении (Орлов, 1961).

Потенциалы мышц после усилителя переменного тока УБН-М (с полосой пропускания 8—2000 гц) регистрировались на шлейфном осциллографе МПО-2. В данной серии поставлено 35 опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Фоновая электрическая активность шейных мышц. Вследствие механического воздействия электрода на рецепторы полукружных каналов от симметричных *mm. recti capiti postici major* правой и левой сторон шеи могут отводиться закономерные реципрокные всплески потенциалов, соответствующие электромиографическому выражению обеих фаз шейного нистагма. Частота этих всплесков составляет 500—1000 имп./сек. На ипсилатеральной стороне регистрируются потен-

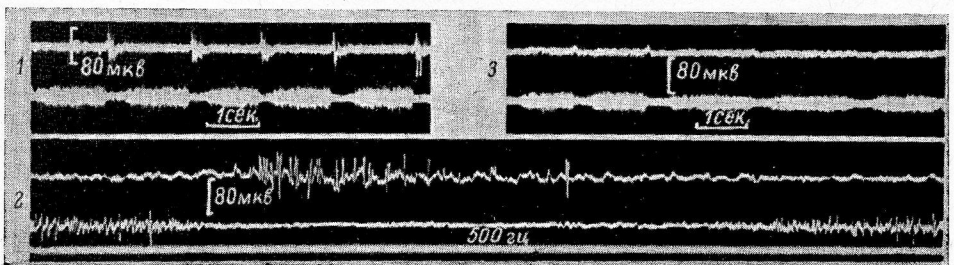


Рис. 1. Фоновая электрическая активность *mm. recti capiti postici major* шеи голубя вследствие механического раздражения электродом ампулы горизонтального полукружного канала.

На этих и последующих осциллограммах верхняя кривая отражает активность контралатеральной, нижняя — ипсилатеральной мышцы.
Объяснения в тексте.

циалы медленной фазы, на контралатеральной стороне — потенциалы быстрой фазы (рис. 1, 1).

Абсолютные и соотносительные величины этих потенциалов, длительность обеих фаз и сам факт наличия их на осциллограмме могут в широких пределах изменяться в одном опыте. В среднем величина потенциалов медленной фазы равна 50—100 мкВ, быстрой фазы 80—150 мкВ (при оценке амплитуд необходимо принять во внимание малое межэлектродное расстояние отводящих электродов). Средние величины длительности фаз: медленной — 0.8—1.2 сек., быстрой — 0.2—0.35 сек. Цикл нистагма, начинающегося, по наблюдению Циона и Солухи (1873), с медленной фазы, занимает, таким образом, около 1.4 сек., причем фазы разделены относительно коротким (около 50 мсек.) промежутком, в течение которого электрические ответы мышц обеих сторон отсутствуют. Паузы между циклами нистагма в среднем составляют 150 мсек.

Всплески потенциалов, соответствующие обеим фазам, кроме разницы по амплитуде и длительности, отличались еще и градиентом нарастания. Потенциалы медленной фазы начинались со сравнительно низкоамплитудных пиков (20—30 мкВ), которые достигали максимума в конце фазы. Быстрая фаза, напротив, сразу начиналась с относительно высокоамплитудных пиков (100 мкВ).

Как уже указывалось, все характеристики, определяющие фоновую электрическую активность данных мышц, весьма изменчивы (причины этого будут обсуждаться ниже). Практически обе фазы нистагма одновременно регистрировались примерно в 30% опытов. Часто встречался вари-

ант, при котором наблюдалась фоновая активность только на ипсилатеральной стороне, соответствующая медленной фазе. Быстрая фаза оказалась наиболее подвижной, часто выпадающей и вновь возникающей в опыте, в то время как медленная фаза, хотя и подверженная значительным изменениям, оставалась относительно более устойчивой (рис. 1, 1, 3). Наконец, в ряде опытов фоновая активность указанных мышц с самого начала вообще отсутствовала или была заметна лишь на предельных усилениях.

Электрическая активность шейных мышц при ритмической стимуляции рецепторов горизон-

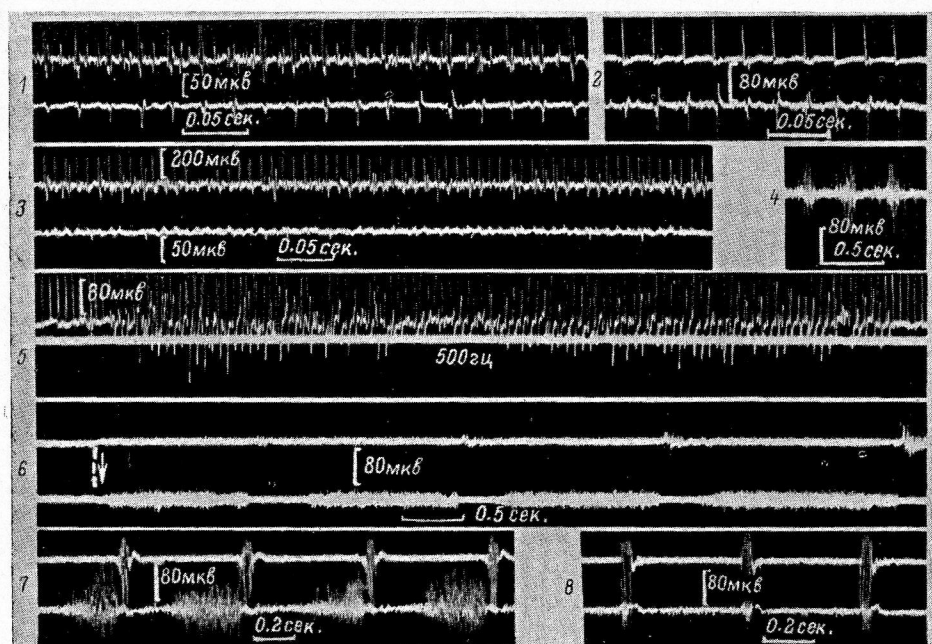


Рис. 2. Электрическая активность *mm. recti capiti postici major* при ритмическом электрическом раздражении горизонтальной ампулы.

Длительность раздражающих импульсов 0.1 мсек. Напряжения (в в): 1 и 7 — 10.5; 2* — 8.5; 3 — 12; 4 и 5 — 13; 8 — 12.5. Частоты (в имп./сек.): 1 и 2 — 50; 3 — 150; 4, 7, 8 — 300; 5 — 200 имп./сек. На 6 стрелкой показан момент окончания раздражения. Объяснения в тексте.

тальных полукружных каналов. Во время ритмической стимуляции горизонтальных ампул с *mm. recti capiti postici major* отводятся электрические ответы, характеризующиеся рядом особенностей. Главным фактором, определяющим эти особенности, является при прочих равных условиях частота раздражения.

При сравнительно низкочастотном раздражении (50 имп./сек.) электрические ответы возникали в обеих мышцах (рис. 2, 1). При этом ответ ипсилатеральной мышцы по ритму совпадал с ритмом стимуляции, т. е. каждый удар тока вызывал одну двухфазную вспышку потенциала. Контралатеральная мышца реагировала на этот ритм иначе. Здесь каждый электрический импульс мог вызывать одно или несколько (3—5) колебаний потенциала. Эта трансформация ритма, наблюдаемая на мышце контралатеральной стороны, не являлась следствием слишком высокого напряжения стимуляции, поскольку для вызова реакции этой мышцы при данной частоте напряжение лишь незначительно превышало пороговое (при некотором его уменьшении контралатеральный электрический ответ исчезал, хотя ипсилатеральный оставался — рис. 2, 2). В ряде опытов при

раздражении с частотой 50 имп./сек. электрический ответ регистрировался только с ипсилатеральной стороны, а на контралатеральной отсутствовал.

С увеличением частоты стимуляции (до 150 имп./сек.) при неизменных напряжении и длительности импульсов (0.1 мсек.) разница электрических ответов симметричных мышц увеличивается: значительно возрастает амплитуда потенциалов с контралатеральной стороны и резко уменьшаются амплитуды потенциалов с противоположной стороны (рис. 2, 3; обратить внимание на разницу усилений). При такой частоте ритм ответов контралатеральной мышцы, так же как при частоте 50 имп./сек., превышал ритм стимуляции. Частота 150 имп./сек. (при длительности импульсов 0.1 мсек.) была наивысшей, при которой с ипсилатеральной мышцы еще отводились низкоамплитудные несистематические ответы. В то же время с контралатеральной мышцы четкие двухфазные потенциалы большой амплитуды (250—300, иногда до 1000 мкв) возникали при высокочастотном раздражении (300 имп./сек., иногда до 500 имп./сек., рис. 2, 4 5).

Необходимо сказать об общей особенности вестибуломоторных реакций симметричных мышц на электрическое раздражение, которая заключается в том, что при воздействии на рецепторы ампулы непрерывной стимуляцией с неизменными параметрами мышцы отвечают раздельными всплесками потенциалов, чередующимися с более или менее краткими периодами отсутствия активности (рис. 2, 4 и 5). Это явление значительно больше выражено на контралатеральной стороне и усиливается с увеличением частоты раздражения.

Если основным фактором, определяющим реакцию мышц во время стимуляции, является частота, то к реакции последствия это не относится. По прекращении как высокочастотного, так и низкочастотного раздражения с этих мышц могут отводиться закономерные потенциалы, соответствующие обоим фазам нистагма (рис. 2, 6), причем потенциалы медленной фазы достигают своего максимума сразу, а быстрой фазы нарастают постепенно. Во многих случаях быстрая фаза на осциллограммах отсутствовала. Следует отметить, что обе фазы или только медленная из них могут быть четко выражены как эффект последствия даже в том случае, когда электрический ответ во время раздражения отсутствовал. Это в особенности касается мышцы ипсилатеральной стороны, в которой реакция на высокочастотное раздражение не возникает, однако после прекращения такого раздражения в этой мышце наблюдаются всплески потенциалов (до 200 мкв и выше), соответствующие медленной фазе.

Используя другой вид стимуляции — короткие группы импульсов (10 импульсов с промежутками между группами в течение 0.5 сек., частота 300 в 1 сек.), можно отводить от *mm. recti capiti postici major* реципрокные ответы с навязанным ритмом следования (рис. 2, 7). С увеличением напряжения стимуляции при сохранении остальных ее параметров в некоторых случаях наблюдается переход реципрокных реакций в синхронные (рис. 2, 8).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При рассмотрении данных об электрической активности шейных мышц вследствие механического раздражения ампулы обращает на себя внимание тот факт, что всплески потенциалов, соответствующие реакции нистагма, подвержены значительным изменениям, причиной которых являются сдвиги функционального состояния организма. Сведения о большом разнообразии вестибулярных реакций и, в частности, нистагма у голубей в связи с различными факторами, определяющими состояние птицы, имеются в работах ряда авторов (Попов, 1922; Mowrer, 1935; Huizinga, Meulen, 1951). Вторая причина, определяющая разнообразие фоновых электромиограмм, обусловлена невозможностью совершенно идентичного во всех опытах введения в ампулу раздражающего электрода.

В условиях жесткой фиксации головы птицы нам удавалось записать обе (а не одну) фазы нистагма, хотя и подверженные значительной диссоциации. Этот факт заслуживает внимания, так как в аналогичной экспериментальной ситуации Ван Эйк (Eusk van, 1953), изучая электрические реакции шейных мышц голубя при низкочастотном звуковом раздражении фенострированных горизонтальных ампул (эффект Туллио), пришел к выводу о том, что в условиях фиксации регистрируется только медленная фаза нистагма и, следовательно, быстрая фаза является пассивной. В отличие от описанных нами экспериментов, голуби в опытах этого автора находились под нембуталовым наркозом, а электрический ответ отводился не от отдельных мышц, а суммарно от симметричных мышечных групп шеи. Точка зрения, рассматривающая быстрый компонент нистагма как пассивный, восходит к работе Бартельса (Bartels, 1912), считавшего, что быстрый компонент является корковым проприоцептивным рефлексом и регистрируется лишь постольку, поскольку существует медленный компонент, имеющий вестибулярное происхождение.

Описанная нами диссоциация фаз и обратимость их исчезновения указывают на сложность функциональных отношений, существующих между компонентами вестибулярного нистагма и во всяком случае говорят против пассивной природы быстрого компонента.

Зависимость амплитуд электрических ответов (mm. recti capiti postici major) от частоты стимуляции рецепторов горизонтальной ампулы представлена на рис. 3, из которого следует, что амплитуда электрического ответа контралатеральной мышцы увеличивается с увеличением частоты стимуляции, а в отношении ипсилатеральной мышцы такая зависимость отсутствует. Иначе говоря, амплитуда электрического ответа контралатеральной мышцы в определенных пределах пропорциональна частоте раздражения, а амплитуда ответа ипсилатеральной мышцы пропорциональной зависимости с частотой не связана.

Рис. 3. Зависимость амплитуд электрических ответов контралатеральной (1) и ипсилатеральной (2) mm. recti capiti postici major от частоты раздражения (по данным измерений в четырех опытах).

По оси абсцисс — частота (в имп./сек.); по оси ординат — амплитуда (в мкв).

Реакция контралатеральной рефлекторной дуги на более высокие частоты по сравнению с ипсилатеральной при условии хорошего функционального состояния объекта указывает на то, что перекрестные вестибуломоторные связи, по-видимому, содержат меньшее количество вставочных нейронов, чем ипсилатеральные. С другой стороны, низкая «собственная частота» ипсилатеральной дуги и эффект пессимального торможения (по Н. Е. Введенскому) при высокочастотном раздражении являются указанием на наличие в ее составе большего количества синаптических звеньев.

От вестибулярного нерва в норме непрерывно отводятся спонтанные ритмические разряды импульсов (Ross, 1936; Löwenstein, Sand, 1940; Adrian, 1943; Gernandt, 1949; Boenninghaus, Henatsch, Vilmar, 1952; Ledoux, 1958). Полукружные каналы в силу своего участия в функции пространственного анализа изменениями этой импульсации обеспечивают дифференцирование линейных и радиальных ускорений в трехмерной системе координат. Как показали опыты Левенштейна и Занда (Löwenstein, Sand, 1936, 1940) на рыбах, увеличение или уменьшение частоты спонтанных разрядов определяет характер реакции эффектора. Следовательно, сопоставляя экспериментальные данные с литературными, можно сделать вывод о том, что форма возбуждения в данном парном эффекторе (мышцы

шей) определяется частотой раздражения [принцип, широко распространенный в нервной системе (см. например, Wiersma, 1951; Гранит, 1957)].

Сопоставление форм фоновой и вызванной активности шейных мышц наводит на мысль о двух системах вестибуломоторных связей. Во-первых, это система, определяющая характер реакции мышц во время раздражения в зависимости от его параметров. Во-вторых, это система реакций циклического последействия или закономерной фоновой активности. Отмеченные реакции в большинстве случаев одновременно не проявляются. В части экспериментов удавалось полностью подавить фоновые всплески фаз нистагма подпороговой низкочастотной (10—20 имп./сек.) стимуляцией. Создавалась как бы временная блокада фоновых ритмов, которые сразу возобновлялись по прекращении раздражения.

Наличие более или менее длительной реакции последействия по окончании стимуляции позволяет согласиться с мнением Лоренте де Но (Lorente de No, 1933), а также более поздних исследователей (Хилов, 1952) о том, что ток эндолимфы в полукружных каналах при адекватном их раздражении является только пусковым механизмом, длительность же нистагма и других вестибулярных реакций зависит от ц. н. с. Можно добавить, что физическая природа такого пускового импульса (в данном случае электрического) решающего значения не имеет.

Особенностью реакции шейных мышц является появление группировок в электрическом ответе во время непрерывной ритмической стимуляции ампулы горизонтального полукружного канала. По-видимому, это связано с общим принципом вестибулярной функции (имеется в виду система полукружных каналов), который обусловлен не только организацией рецепции данного анализатора (сдвиг купулы и раздражение в связи с этим рецепторов вестибулярного нерва), но и деятельностью вестибулярных ядер, преобразующих непрерывное возбуждение в дискретное.

ВЫВОДЫ

1. В условиях эксперимента при жесткой фиксации головы вследствие механического раздражения электродом ампулы горизонтального полукружного канала с *mm. recti capiti postici major* шеи голубя может отводиться закономерный электрический фон в виде фаз шейного нистагма. Эти фазы, особенно быстрая, подвержены значительной диссоциации и могут обратимо исчезать на протяжении эксперимента.

2. После прекращения ритмического электрического раздражения горизонтальной ампулы от этих мышц также отводятся закономерные потенциалы, соответствующие обоим фазам нистагма.

3. Электрический ответ контралатеральной мышцы возрастает с увеличением частоты (до 300, иногда 500 имп./сек.). Ипсилатеральная дуга воспроизводит частоты лишь до 100, редко до 150 имп./сек. (данные для длительности импульсов, равной 0.1 мсек.). С увеличением частоты раздражения электрическая реакция соответствующей мышцы полностью исчезает.

4. Особенностью форм электрической активности *mm. recti capiti postici major* является дискретность ответа при непрерывной стимуляции горизонтальной ампулы. Эта дискретность в большей степени проявляется на контралатеральной мышце и усиливается с увеличением частоты раздражения.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов, в. 1, 9. Изд. ЛГУ, Л., 1960.
 Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Батуев, В. А. Кисляков, К. Г. Лебентау, Физиолог. журн. СССР, 46, № 8, 908, 1960.
 Ананьев Б. Г. Пространственное различение. Изд. ЛГУ, 1955; Вопр. психол., 1, 18, 1960.
 Бехтерев В. М. Значение органов равновесия в образовании представлений о пространстве. СПб., 1896.

- Борнгардт А. Материалы для вопроса о значении полукружных каналов ушного лабиринта. СПб., 1875.
- Гранит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., 1947.
- Кисляков В. А. Тр. Инст. физиолог. им. Павлова, 2, 69, 1953; Физиолог. журн. СССР, 43, № 3, 271, 1957.
- Орлов И. В., Тез. XIX совещ. по вопр. высш. нервн. деят., ч. II, 43, Л., 1960; Физиолог. журн. СССР, 47, № 5, 659, 1961.
- Попов Н. А., Изв. Бакинск. гос. унив., 2, 105, 1922.
- Хечинашвили С. Н. Вестибулярная функция. Тбилиси, 1958.
- Хилов К. Л. Кора головного мозга в функции вестибулярного анализатора. М., 1952.
- Цион Е. и Солуха (1873). Цит. по: С. Н. Хечинашвили, 1958.
- Adrian E. D., Journ. Physiol., 101, 389, 1943.
- Bartels M., Klin. Monatsblät. Augenheilk., 50, 187, 1912.
- Boenninghaus H. G., H. D. Henatsch, K. F. Vilmar, Arch. Ohr., Nas., Kehl., 160, 576, 1952.
- Breuer J., Pflüg. Arch. ges. Physiol., 44, 135, 1889.
- Ewald I. L., Pflüg. Arch. ges. Physiol., 41, 463, 1877.
- Eyck M. van, Acta oto-laryng., 43, 303, 1953.
- Flourens M., Mem. acad. roy. sci, Paris, 9, 455, 466, 1830.
- Gernandt B. E., Journ. Neurophysiol., 12, 173, 1949.
- Huizinga E., P. Meulen, Ann. Otol. Rhino Laryng., 60, 4, 927, 1951.
- Kleyn A. de, Graefes Arch. Ophth., 107, 480, 1922.
- Ledoux A., Acta Oto-Rhino-Laryng. Belg., 12/2-3, 119, 1958.
- Lorente de No R., Arch. Neurol. a. Psychiatry, 30, 2, 245, 1933.
- Löwenstein O., A. Sand, Journ. Exp. Biol., 13, 416, 1936; Journ. Physiol., 99, 89, 1940.
- Magnus R. Körperstellung. Springer, Berlin, 1924.
- Mowrer O. H., Acta oto-laryng., 22, 1, 1935.
- Rademaker G. G. J. Das Stehen. Berlin, 1931.
- Wiersma C. A. G., Journ. Exp. Biol., 28, 13, 1951.

Поступило 24 XII 1960

CONTRIBUTION TO ELECTROPHYSIOLOGIC CHARACTERISTICS OF THE VESTIBULAR ANALYSER IN BIRDS

By I. V. Orlov

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

О КОЖНО-МЫШЕЧНЫХ И СУХОЖИЛЬНЫХ РЕФЛЕКСАХ
У ОБЕЗЬЯН¹

П. С. Бабкин

Кафедра нервных болезней Медицинского института, Красноярск

Кожно-мышечные и сухожильные рефлексy у обезьян изучались Рудольфом (Rudolf, 1922), Г. Д. Ароновичем (1926), Фультоном и Келлером (Fulton, Keller, 1932), Шиком (Schick, 1933), А. О. Долиным и А. П. Зельгеймом (1936), Л. Г. Ворониным (1947), Н. Ю. Войтонисом и Н. А. Тих (1949), А. А. Тих (1949) и другими исследователями.

Целью настоящей работы было изучение у обезьян некоторых сухожильных и кожно-мышечных рефлексов, которые исследуются в клинике нервных болезней у человека.

МЕТОДИКА

Работа проводилась на обезьянах питомника Института экспериментальной патологии и терапии (Сухуми). Дополнительно рефлексy были изучены у 2 шимпанзе, находящихся в Центральном кожно-венерологическом институте (Москва). В общей сложности рефлексy были изучены у 155 обезьян (павианы — 63, макаки — 69, зеленые мартышки — 15, геладy — 2, капуцины — 2 и шимпанзе — 4). По возрасту обезьяны распределялись следующим образом: от 0 до 1 месяца — 8, от 1 месяца до 1 года — 36, от 1 года до 3 лет — 39, старше 3 лет — 73.

При исследовании обезьяна помещалась на колени помощника в сидячем или в полулежачем положении. Нередко в момент исследования приходилось фиксировать голову обезьяны, особенно в тех случаях, когда исследовались злобные обезьяны.

Рефлексy исследовались обычным клиническим методом. У некоторых обезьян, а у детенышей как правило, рефлексy исследовались повторно.

Нами изучались рефлексy, которые для взрослого человека являются нормальными, и рефлексy, которые вызываются у детей первых месяцев жизни и которые у взрослых отсутствуют, но могут появиться при поражении пирамидных путей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сухожильные и периостальные рефлексy были исследованы нами у 151 обезьяны (табл. 1). Из данных табл. 1 видно, что рефлексy с периоста лучевой кости и сухожилия двухглавой мышцы были положительными у всех возрастных групп низших обезьян, а также у шимпанзе. Только у одной обезьяны на первом году жизни рефлекс с двухглавой мышцы был инвертированным, т. е. двигательный эффект выражался не в сгибании, а разгибании предплечья. Ахиллов рефлекс был положительным у 147 обезьян, у 3 его не удалось вызвать и у 1 обезьяны он был инвертированным. Рефлекс с трехглавой мышцы плеча у 89 был положительным, у 2 отрицательным и у 60 инвертированным, т. е. вместо разгибания предплечья отмечалось сгибание его. Коленный рефлекс у 120 был положительным, у 30 инвертированным и у 1 отрицательным. Надо полагать, что инвертированный характер ответной реакции при вызывании рефлексy с трех-

¹ Консультант работы действительный член АМН СССР, проф. [С. Н. Давиденков].

Таблица 1

Результаты изучения сухожильных и периостальных рефлексов

Группы обезьян	Возрастная группа	Число исследованных обезьян	Рефлекс с переноса лучевой кости.			Рефлекс с двухглавой мышцы плеча			Рефлекс с трехглавой мышцы плеча			Коленный рефлекс			Ахиллов рефлекс		
			поло-жительный	отри-цательный	инвер-тиро-ванный	поло-жительный	отри-цательный	инвер-тиро-ванный	поло-жительный	отри-цательный	инвер-тиро-ванный	поло-жительный	отри-цательный	инвер-тиро-ванный	поло-жительный	отри-цательный	инвер-тиро-ванный
{ Нижние обезьяны (павианы, макаки, зеленые мар-тышки, капуцины, гелады) }	От 0 до 1 ме-сяца	8	8	0	0	8	0	0	2	0	6	5	0	3	8	0	0
	От 1 месяца до 1 года . .	36	36	0	0	35	0	1	23	0	13	28	0	8	34	1	1
	От 1 года до 3 лет	36	36	0	0	36	0	0	21	1	14	28	1	7	35	1	0
	Старше 3 лет	67	67	0	0	67	0	0	40	1	26	56	0	11	66	1	0
Человекообраз-ные обезьяны (шимпанзе)	От 3 до 9 лет	4	4	0	0	4	0	0	3	0	1	3	0	1	4	0	0

главой мышцы плеча и коленного рефлекса обусловлен соответствующей установкой двигательного аппарата, в частности преобладанием тонуса сгибателей предплечья и голени над их разгибателями.

Следует заметить, что инвертированный характер рефлекса с трехглавой мышцы и коленного нами иногда отмечался у здоровых детей в первые месяцы жизни. У взрослых извращенный характер этих рефлексов встречается лишь в патологии (Аствацатуров, 1939; Wartenberg, 1944).

В отношении всех сухожильных рефлексов на конечностях можно сказать, что у детенышей обезьян они выражены живее, чем у взрослых. Однако это наблюдается не всегда. Нам приходилось исследовать детенышей на 1-м и 2-м месяцах жизни, у которых эти рефлексы были выражены слабо или умеренно, и в то же время у некоторых взрослых обезьян эти рефлексы были высокими.

Суставные рефлексы Майера (приведение и противопоставление большого пальца в ответ на пассивное сгибание основной фаланги 3-го или 4-го пальца) и Лери (сгибание предплечья в ответ на пассивное сгибание пальцев и кисти) у всех исследованных обезьян были отрицательными, в том числе и у шимпанзе.

Брюшные рефлексы были исследованы у 139 обезьян (табл. 2). Из данных табл. 2 видно, что у низших обезьян первого года жизни они вызываются

Таблица 2
Результаты изучения брюшных рефлексов

Группа обезьян	Возрастная группа	Число исследованных обезьян	Рефлекс	
			поло- жи- тель- ный	отри- ца- тель- ный
Низшие обезьяны (павианы, макаки, зеленые мартышки, капуцины, гелады)	От 0 до 1 месяца	8	0	8
	От 1 месяца до 1 года	36	2	34
	От 1 года до 3 лет	37	6	31
	Старше 3 лет	54	12	42
Высшие обезьяны (шимпанзе)	От 3 до 9 лет	4	4	0

редко. У обезьян старше 3 лет брюшные рефлексы были найдены у 12 из 54. У всех 4 исследованных шимпанзе брюшные рефлексы были положительными.

Брюшные рефлексы у обезьян характеризуются некоторыми особенностями. Сокращение брюшной стенки обычно выражено не ярко. Далее, наряду с сокращением (втягиванием) брюшной стенки, как правило, происходит изгиб туловища в противоположную сторону. По литературным данным (Лоппим, 1956) и по нашим наблюдениям, подобный характер брюшного рефлекса наблюдается в норме у новорожденных детей, а также у взрослого человека при поражении пирамидных путей.

Кремастерный рефлекс у всех исследованных 16 взрослых обезьян-самцов был положительным.

Остановимся теперь на рефлексах, которые у здоровых взрослых лиц являются отрицательными и появляются при поражении пирамидных путей, а также являются положительными у детей раннего возраста.

Ладонно-подбородочный рефлекс у всех возрастных групп обезьян был отрицательным, несмотря на упорные попытки получить его. Нам не удалось вызвать и руко-ротовой рефлекс (Бабкин, 1955) ни у новорожденных, ни у взрослых обезьян. Зато у некоторых детенышей обезьян на 1-м и 2-м месяцах жизни при прикосновении к области губ приходилось отмечать, как тотчас же за открыванием рта следует рефлексорное сгибание предплечий и приближение кистей к области рта.

Ладонный рефлекс был исследован у всех 155 обезьян и был положительным у 152. Характер рефлекса не является однотипным. У большей части взрослых низших обезьян и, как правило, у новорожденных, рефлекс выражается в приведении, сгибании и слабом противопоставлении большого пальца, в сгибании 2—5-го пальцев. У низших обезьян зрелого возраста рефлекс часто выражается в отведении 1-го пальца и разгибания кисти и 2—5-го пальцев. Иногда этот тип ответной реакции следует тут же вслед за первым типом. У некоторых обезьян рефлекс выражается только в приведении или только в отведении большого пальца, или за отведением большого пальца тут же следует приведение, или, наоборот, за приведением следует отведение большого пальца. Иногда ладонный рефлекс выражался в приведении и противопоставлении 1-го пальца и в разгибании 2—5-го пальцев. У одной и той же обезьяны при повторных исследованиях нам удавалось получить все перечисленные варианты рефлекса. У шимпанзе, в отличие от низших обезьян, ладонный рефлекс выражался, как правило, только сгибательным вариантом: приведение, сгибание и противопоставление 1-го пальца, сгибание кисти и 2—5-го пальцев. Разнообразие типов ответной реакции у низших обезьян, видимо, связано с функцией их передних конечностей: кисть обезьяны то «активно» захватывает предмет, то играет роль опорной функции при стоянии и

ходьбе. Отличительные особенности ладонного рефлекса у шимпанзе (только сгибательный тип) зависят, видимо, от того, что пальцы передних конечностей у них всегда и даже в момент локомоции находятся в согнутом состоянии. Следует отметить, что у шимпанзе и пассивное разгибание кисти и пальцев возможно под меньшим углом, чем у низших обезьян, и при ходьбе шимпанзе опирается не на ладонную поверхность кисти, как это делают низшие обезьяны, а на тыльную поверхность 2-й и 3-й фаланг 2—5-го пальцев; при этом запястье, пясть и основные фаланги пальцев руки находятся в одной плоскости с предплечьем.

Рефлекс Тремнера (верхний рефлекс Россоломо) встречается редко и к тому же выражен очень слабо, в том числе и у новорожденных обезьян.

В отношении сгибательных пальцевых рефлексов на ногах (Россоломо, Бехтерева—Менделя, Жуковского) у низших обезьян мы получили такие же данные, что и в отношении сгибательных пальцевых рефлексов на верхних конечностях. Эти рефлексy встречается редко и выражены очень слабо. Из 4 исследованных шимпанзе у 1 был положительный рефлекс Россоломо и у одного — рефлексy Бехтерева—Менделя и Жуковского.

Таким образом, сгибательные пальцевые рефлексy у обезьян на верхних и нижних конечностях встречается редко и выражены очень слабо. При этом нет заметных различий между детенышами и взрослыми обезьянами в отношении частоты и выраженности этих рефлексов. В выраженном виде мы не находим их даже у детенышей. Поэтому имеющиеся в литературе высказывания о том, что наблюдаемые у человека (у новорожденных в норме, а у взрослых при поражении пирамидных путей) сгибательные пальцевые рефлексy представляют собой якобы проявление хватательного акта, являются неубедительными. У кого, как не у ныне живущих обезьян, ярко выражены хватательные реакции, в то же время рефлексy типа Россоломо выражены слабо и встречаются редко.

Подошвенный рефлекс был исследован нами у 137 обезьян. Из данных табл. 3 видно, что при вызывании подошвенного рефлекса ответная реакция носит разнообразный характер. В момент одного и того же исследования мы часто могли получить 2—3 различных варианта ответа. Наряду с двигательной реакцией со стороны пальцев и стопы подошвенный рефлекс часто сопровождается сгибанием соответствующей конечности в коленном и тазобедренном суставах. Надо полагать, что большое разнообразие ответной реакции при вызывании подошвенного рефлекса у обезьян связано с особенностями функции стопы. Стопа обезьян выполняет то опорную роль, то является органом захвата и т. д. Можно сказать, что стопа обезьян по своему строению и в отношении разнообразия выполняемых «активных» движений скорее приближается к кисти, нежели к стопе человека.

Наши наблюдения показывают, что как сгибательная, так и разгибательная форма подошвенного рефлекса у обезьян отличается от таковых у человека. Особенностью сгибательной формы подошвенного рефлекса у обезьян является то, что большой палец не только сгибается, но и резко противопоставляется; 2—5-й пальцы при сгибании несколько противопоставляются по отношению к большому пальцу. Этот тип подошвенного рефлекса соответствует «активным» движениям пальцев задней конечности обезьян. Так, наблюдая за обезьянами, находящимися в вольерах, нередко можно видеть, что при лазаньи и играх большой палец задней конечности у обезьян противопоставляется резче, чем первый палец передней конечности. Иногда при обхвате тонкого предмета он касается 5-го пальца ноги.

Как видно из данных табл. 3, сгибательная форма подошвенного рефлекса может выражаться в сгибании 2—5-го пальцев, отведении 1-й плюсневой кости и сгибании фаланг 1-го пальца.

Разгибательный тип подошвенного рефлекса у обезьян также отличается от такого у человека. У низших обезьян в ярком виде он выра-

Таблица 3

Результаты изучения подошвенного рефлекса

Характер ответной реакции при вызывании рефлекса	Возрастная группа низших обезьян				Высшие обезьяны (шимпанзе) в возрасте от 3 до 9 лет
	от 1 месяца	от 1 месяца до 1 года	от 1 года до 3 лет	старше 3 лет	
Разгибание и супинация стопы; разгибание или разгибание и разведение 2—5-го пальцев, отведение 1-й плюсневой кости или отведение 1-й плюсневой кости и сгибание 1-го пальца	2	5	1	1	0
Разгибание и супинация стопы; разгибание I фаланги и сгибание III или II и III фаланг 2—5-го пальцев и слабое разведение 2—5-го пальцев; отведение 1-й плюсневой кости или отведение 1-й плюсневой кости и сгибание 1-го пальца	3	13	11	25	1
Разгибание и супинация стопы; разгибание I фаланги и сгибание III или II и III фаланг 2—5-го пальцев, слабое разведение 2—5-го пальцев; приведение 1-й плюсневой кости, сгибание и противопоставление 1-го пальца	1	2	4	5	1
Сгибание или разгибание и супинация стопы; сгибание 2—5-го пальцев, отведение 1-й плюсневой кости и сгибание 1-го пальца . .	1	5	4	10	1
Сгибание или разгибание и супинация стопы; сгибание 2—5-го пальцев, приведение 1-й плюсневой кости, сгибание и противопоставление 1-го пальца	1	9	10	20	1

жается в экстензии и супинации стопы (стопа поворачивается подошвенной поверхностью внутрь, при этом медиальный край стопы оказывается наверху, а латеральный внизу), в отведении 1-й плюсневой кости, разгибании фаланг 1-го пальца (до степени, когда ось фаланг 1-го пальца составляет продолжение оси первой плюсневой кости), в разгибании и некотором разведении 2—5-го пальцев (рис. 1). У шимпанзе, в отличие от низших обезьян, при разгибательном типе подошвенного рефлекса не наблюдается резкой супинации стопы и, кроме того, 2—5-й пальцы, помимо разгибания и некоторого разведения, совершают иногда еще и латеральное отведение.

Таким образом, при разгибательном типе подошвенного рефлекса у обезьян, в отличие от рефлекса Бабинского у человека, большой палец совершает не столько разгибание, сколько резкое отведение вместе с первой плюсневой костью. Мы ни разу не наблюдали у обезьян, чтобы при вызывании подошвенного рефлекса возникла дорзальная флексия большого пальца настолько, чтобы тыльная поверхность фаланг его образовала с тыльной поверх-



Рис. 1. Разгибательная форма подошвенного рефлекса у гамадрил.

ностью 1-й плюсневой кости тупой угол, как это имеет место у человека при поражении пирамидных путей.

Следовательно, у обезьян не наблюдается в типичном виде тот вариант экстензорного ответа при вызывании подошвенного рефлекса, который называют в клинике рефлексом Бабинского. Больше того, наши наблюдения показывают, что у шимпанзе пассивная экстензия основной фаланги большого пальца ноги возможна лишь под углом $5-20^\circ$ (рис. 2), тогда как у человека этот угол равен $30-120^\circ$. Следовательно, имеются и анатомические особенности сустава 1-го пальца у шимпанзе, которые делают как бы невозможным реализацию рефлекса Бабинского в типичном виде.

Имеющиеся в литературе высказывания в отношении рефлекса Бабинского у обезьян, а также в отношении биологической сущности этого рефлекса у человека в патологии носят разноречивый характер.

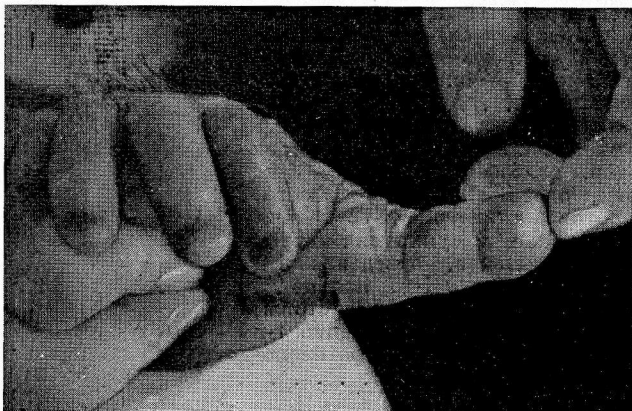


Рис. 2. Пассивное разгибание фаланг 1-го пальца по отношению к 1-й плюсневой кости.

М. И. Аствацатуров (1939) и М. С. Скобло (1931) считали, что рефлекс Бабинского у человека следует рассматривать как рудиментарное проявление хватательного акта стопы предков человека. М. Н. Боровский (1928), ссылаясь на наблюдения Г. Д. Ароновича (1926), указывает, что у обезьян нет характерного рефлекса Бабинского. Далее он отмечает, что рефлекс Бабинского представлял собой нормальное явление в сравнительно недавнем филогенетическом прошлом человека (у первобытного человека) и был связан с актом стопохождения, а не с актом хватания. Подобную точку зрения высказывает Вартенберг, (Wartenberg, 1947).

Г. А. Бонч-Осмоловский (1944) приходит к выводу, что «имеется прямое соответствие рефлекса Бабинского в патологии со свойствами стопы у „киик-кобинца“ и рефлексом Бабинского у детей» (стр. 225). В другой работе при описании скелета стопы ископаемого примитивного человека, найденного в гроте Киик-Коба в Крыму, Г. А. Бонч-Осмоловский (1954) писал: «В общем, в стопе киик-кобинского человека, как и его кисти, нет никаких пережитков специальных приспособлений к лазанию по деревьям, нет, в частности, никаких намеков на противопоставление большого пальца, боковую подвижность которого, вопреки обычным представлениям, следует признать ограниченной» (стр. 171—172). Далее автор писал: «Таким образом, изучение стопы киик-кобинского человека не дает никаких указаний на специфичность сходства киик-кобинца с гориллой или шимпанзе и в целом не только не подтверждает гипотезу о гориллоидном прототипе человеческой стопы, но скорее отвергает ее. Следует сделать вывод в полном согласии с результатами последних работ по изучению эволюции стопы человека, что антропоидные особенности стопы киик-

кобинца структурно и функционально связаны не с типом гориллы или шимпанзе, а с каким-то другим антропоидным типом» (стр. 179).

Наши данные в отношении различий между рефлексом Бабинского у человека и разгибательной формой подошвенного рефлекса у обезьян вполне согласуются с высказываниями Г. А. Бонч-Осмоловского в отношении особенностей скелета стопы киик-кобинца и эволюции стопы современного человека. Они также согласуются с высказываниями М. Л. Боровского (1928) и Вартенберга (Wartenberg, 1947) в отношении филогенеза рефлекса Бабинского.

На основании полученных в данной работе результатов и их анализа следует отметить следующее.

В отличие от человека, у обезьян нет больших различий между детенышами и взрослыми в отношении кожно-мышечных и сухожильных рефлексов. Эти отличия, если и имеются, то небольшие и носят скорее не качественный, а количественный характер.

Между низшими обезьянами и шимпанзе нет принципиальных различий в отношении изучаемых рефлексов и, главное, нет различий в наборе сухожильных и кожно-мышечных рефлексов. Зато между человеком и обезьянами, не исключая и шимпанзе, имеются большие различия в отношении «фонда» (И. П. Павлов) сухожильных и кожно-мышечных рефлексов.¹ Эти отличия касаются, во-первых, тех рефлексов, которые для человека являются рудиментарными. Так, такие рефлексы, как ладонно-подбородочный, руко-ротовой, которые ярко выражены у детей первых месяцев жизни (первый из них к тому же появляется у взрослых при поражении пирамидных путей), у обезьян, в том числе у детенышей в первые дни жизни, являются отрицательными. Поэтому можно полагать, что эти два рефлекса в филогенезе возникли у более близких предков человека, чем обезьян.

Сгибательные пальцевые рефлексы на конечностях, которые у новорожденных детей, особенно на нижних конечностях, выражены ярко и вызываются почти в 100% случаев, у обезьян встречаются редко, в том числе и у новорожденных детенышей, и выражены слабо. Далее, отличие имеется в отношении тех рефлексов, которые для человека являются нормальными. Так, у обезьян являются отрицательными такие рефлексы, как Майера и Лери. Эти рефлексы не вызываются у детей 1-го года жизни. По нашим данным, они намечаются лишь с конца 1—2-го года жизни и заканчивают свое формирование к 5—7 годам. Однако не у всех лиц зрелого возраста эти рефлексы являются положительными. Их не удается вызвать в 20—25% случаев, и это отсутствие суставных рефлексов у здоровых лиц носит, как правило, наследственный характер. Неоднократно приходилось отмечать асимметрию в отношении выраженности рефлексов Майера и Лери: на одной руке они были положительными, на другой отрицательными, причем эта асимметрия иногда носит наследственный характер.

С. Н. Давиденков (1947) указывает, что признаки филогенетически наиболее молодые могут оказаться не вполне устойчивыми и обладать более высокой индивидуальной изменчивостью по сравнению с признаками филогенетически древними. Можно полагать, что рефлексы Майера и Лери потому и обладают большой индивидуальной вариабильностью у человека и не вызываются у обезьян; что являются филогенетически наиболее молодыми рефлексами.

Далее было показано, что имеются различия между человеком и обезьянами в отношении сухожильных, брюшных и подошвенного рефлексов.

¹ Это дает основание не согласиться с имеющимися в литературе высказываниями о том, что шимпанзе в эволюционном отношении, а также в отношении морфологической организации ближе стоят к человеку, нежели к низшим обезьянам. Фонд безусловных рефлексов у обезьян как раз доказывает обратное: шимпанзе стоят ближе к низшим обезьянам, чем к человеку.

Человеку свойственны такие рефлексy, как коленный, ладонный, которые вызываются у обезьян. Однако у человека вызывается ряд кожно-мышечных и сухожильных рефлексов (одни из них являются рудиментарными и вызываются лишь у детей первых месяцев жизни, другие формируются после рождения и являются нормальными для взрослого человека), которые не вызываются ни у одного вида животных и даже у представителей высших обезьян. Они в филогенезе возникли, по-видимому, у наших ближайших предков, когда-то живших, но затем вымерших.

В заключение следует отметить, что исследование безусловных рефлексов в филогенетическом аспекте и, в частности, у обезьян, кроме интереса для сравнительной нейрофизиологии, имеет значение для клинической неврологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Аронович Г. Д., Русск. физиол. журн., 9, в. 5-6, 537, 1926.
 Аствацатуров М. И., Избр. работы, Л., 1939.
 Бабкин П. С., Сб. научн. раб. Красноярск. мед. инст., № 4, 1955; Журн. невропатол. и психиатр., 56, в. 1, 22, 1956.
 Бонч-Осмоловский Г. А., ДАН СССР, 44, № 5, 224, 1944; в кн.: Палеолит Крыма. М.—Л., 1954.
 Боровский М. Н., Соврем. психоневролог., 51, № 4, 36, 1928.
 Войтонис Н. Ю., Н. А. Тих, Тр. Сухумск. биол. станции АМН СССР, 164, М., 1949.
 Воронин Л. Г., Реф. н.-иссл. работ АМН СССР, Медикобиол. науки, в. 1, М., 1947.
 Давиденков С. Н. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. Л., 1947.
 Долин А. О., А. П. Зельгейм. В сб.: Неврология и генетика. М.—Л., 1936.
 Скобло М. С., Журн. невропатол. и психиатр., № 5, 24, 1931.
 Тих А. А., Тр. Сухумск. биол. станции АМН СССР, 1, 226, М., 1949.
 Fulton T. F., A. D. Keller. The sign of Babinski. A study of the evolution of cortical dominance in primates. Springfield—Baltimore, 1932.
 Lonnun A., Acta psychiat. neurol. scand., 108, 243, 1956.
 Rudolf G. (1922). Цит. по: T. F. Fulton, A. D. Keller, 1932.
 Schick W., Arch. neurol. a. psychiatry, 30, № 3, 500, 1933.
 Wartenberg R., Arch. neurol., psychiatry, 52, № 5, 113, 1944; Journ. Am. Med. Assoc., 135, 763, 1947.

Поступило 17 IX 1961

CUTANO-MUSCLE AND TENDON REFLEXES IN PRIMATES

By P. S. Babkin

From the Department of Nervous Diseases, Medical Institute, Krasnoyarsk

БИОЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ОДИНОЧНЫХ НЕЙРОНОВ
ГИПОТАЛАМУСА ПРИ КРАТКОВРЕМЕННЫХ СДВИГАХ
ОСМОТИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ В БАССЕЙНЕ ВНУТРЕННЕЙ
СОННОЙ АРТЕРИИ И ВОРОТНОЙ ВЕНЫ ПЕЧЕНИ

Б. Ф. Толкунов

Лаборатория сравнительной физиологии центральной нервной системы Института
эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова, Ленинград

Общезвестно, что осмотическое давление крови и межклеточной жидкости относится к одной из наиболее точно поддерживаемых констант организма. Однако многое в механизме осморегуляции остается неясным. Особенно мало известно нам об афферентном звене осморегулирующих рефлексов. В 1947 г. Вернеем (Verney, 1947) было установлено, что введение небольших количеств гипертонического раствора во внутреннюю сонную артерию собаки вызывает отчетливое торможение диуреза. В результате анализа этого факта автором было сделано предположение о наличии в переднем гипоталамусе, в области супраоптических ядер, осмореприимного поля. Электрофизиологическая проверка гипотезы Вернея привела к противоречивым результатам. Эйлер (Euler von, 1953) и Накаяма (Nakayama, 1955) при введении гипертонического раствора в сонную артерию зарегистрировали биоэлектрическую реакцию в преоптической области гипоталамуса. Сойер и Эрнандт (Sawyer a. Gernandt, 1956) пришли к заключению, что осмочувствительные элементы широко распространены в головном мозге. Голланд с соавторами (Holland, Cross, Sawyer, 1959) обнаружили биоэлектрические ответы преимущественно в области обонятельных бугорков, а Клемент с соавторами (Clement, Sutin, Silverstone, 1957) — в дне четвертого желудочка.

Наши предыдущие исследования на собаках показали, что изменения в биоэлектрической активности гипоталамуса удается обнаружить только при повышении осмотического давления в сонной артерии на 70—150%. Интенсивная осмотическая стимуляция применялась и всеми вышеуказанными авторами. В таких условиях трудно говорить об осмореприимности, так как электрический эффект может быть связан с неспецифическим нарушением метаболизма нервных клеток в результате резкого физико-химического сдвига окружающей среды. Более определенные результаты были получены в микроэлектродном отведении (Cross, Green, 1959). В результате исследования активности одиночных нейронов гипоталамической области было обнаружено, что некоторые клетки супраоптического ядра и преоптической области отвечают изменением частоты разрядов на введение гипертонического раствора в сонную артерию, причем статистически достоверные изменения частоты нейрональных разрядов наблюдались при небольших сдвигах осмотического давления.

Более тщательное исследование начального звена осморегулирующего рефлекса (Гиневинский, 1955, 1956; Великанова, 1957) показало, что область осмореприимности не ограничивается бассейном внутренней сонной артерии, как это предполагали Верней и некоторые другие авторы. Оказалось возможным получить антидиуретическую реакцию в ответ на введение гипертонических растворов в воротную вену печени (Великанова, Финкинштейн, 1959). В нервных ветвях, отходящих от паренхиматозных органов брюшной полости, на осмотический раздражитель появляется афферентная импульсация (Толкунов, 1960). Наблюдение за становлением антидиуретической реакции в онтогенезе и определение концентрации антидиуретического гормона в крови указывают на связь периферических осмореприимных полей с гипоталамо-гипофизарной системой (Великанова и соавторы, 1959; Курдубан, Финкинштейн, 1960).

Настоящее исследование было предпринято с целью получить дополнительные сведения о представительстве осмочувствительных элементов в гипоталамической области и исследовать взаимоотношения между центральным и периферическим осмореприимными полями.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на кошках и кроликах, находящихся под уретановым наркозом (1 г/кг) с добавлением эфирного наркоза во время операционной подготовки животного. Применялись нихромовые и вольфрамовые микроэлектроды с диаметром

кончика порядка 1 мк и сопротивлением 10—50 Мом, изолированные бакелитовым лаком и клеем БФ-2. Введение микроэлектродов производилось специальным погружным устройством по стереотаксическим координатам. Использовались стереотаксические атласы Джаспера и Эйджмон-Марсана (Jasper, Ajmone-Marsan, 1952) для кошек и Соьера, Эверта и Грина (Sawyer, Everett, Green, 1954) для кроликов. Для усиления и регистрации электрической активности нейронов применялся обычный усилитель биопотенциалов с катодным повторителем на лампе 1А1П (Бызов и Бонгард, 1959) и фотозапись на киноплёнке с экрана электронно-лучевой трубки.

Введение гипертонических растворов в общую сонную артерию и воротную вену печени производилось без нарушения кровотока в этих сосудах, для чего в центральный конец правой подключичной артерии и в одну из брыжеечных вен тонкого кишечника или в селезеночную вену вводились специальные катетеры. Контрольные введения тех же растворов производились в яремную вену. Применялись 2.5 и 5%-е растворы хлористого натрия. Все инъекции в сонную артерию производились в количестве 0.2 мл, в воротную вену печени — 0.3 мл и в яремную вену — 0.4 мл в течение 6—20 сек. Растворы вводились с интервалом 5—10 мин. Исследовались реакции нейронов с устойчивым спонтанным ритмом и амплитудой потенциалов.

Для уточнения локализации электрода применялась цветная реакция на ионы никеля с диметилглиоксимом, предложенная В. И. Гусельниковым (Гусельников, 1957), но методика маркировки была нами изменена. Кончик микроэлектрода подвергался электролитическому разрушению анодом постоянного тока, после чего обе общие сонные артерии перевязывались и в одну из них (на стороне введения микроэлектрода) прижизненно вводилось 10 мл 0.5%-го спиртового раствора диметилглиоксима после предварительного промывания мозга 40—60 мл физиологического раствора. Из мозга вырезался блок, приблизительно соответствующий месту нахождения микроэлектрода, и фиксировался в 10%-м формалине. Через 1—2 дня приготавливались замороженные срезы. Локализация электрода определялась по ярко-красному окрашиванию. Срезы обрабатывались спиртом и окрашивались толуидином. В большинстве опытов исследовалось несколько нейронов. В таком случае маркировалось и определялось стереотаксически последнее положение микроэлектрода, а все предыдущие рассчитывались по стереотаксическим координатам. В случае применения вольфрамовых электродов по окончании опыта в ту же точку вводился никромовый электрод и производилась маркировка, как указано выше.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего было исследовано 132 нейрона, из них 71 у кошек и 61 у кроликов. Форма спайков нами специально не изучалась, но активность каждого нейрона просматривалась на экране осциллографа при высокой скорости развертки с целью дополнительного контроля условий отведения. Обычно нейрональный разряд представлял собой двухфазное позитивно-негативное колебание длительностью около 1 мсек., форма которого была постоянна у каждого нейрона и, как правило, имела индивидуальные особенности (рис. 1, В). Отличия обычно заключались в соотношении положительного и отрицательного компонентов, которые могли быть между собой равны, но в большинстве случаев амплитуда положительного колебания была значительно выше. Часто на положительном колебании имелся дополнительный зубец, который находился на его восходящей части или раздваивал верхушку колебания. Наличие таких дополнительных деталей в форме потенциала помогало убедиться, что регистрируется активность одной нервной клетки. Амплитуда спайков была в пределах 0.5—3 мв, частота разрядов колебалась от одного в несколько секунд до 30—40 разрядов в 1 сек. Чаще всего встречался ритм 6—10 в 1 сек. Уловить какую бы то ни было связь между формой потенциала и локализацией нейрона в гипоталамусе или его отношение к осмотической стимуляции не удавалось.

Наблюдавшиеся нами реакции нервных клеток на осмотическую стимуляцию были очень разнообразны и дать им какую-либо общую характеристику затруднительно. Введение гипертонического раствора в сонную артерию вызывало в разных нейронах различные по своему характеру ответы. Это могло быть учащение разрядов или угнетение активности нейрона. Некоторые клетки отвечали снижением частоты разрядов с последующим их учащением. В нескольких случаях реакция начиналась с групповых разрядов (рис. 1, В), внешне сходных с начальными градуальными разрядами в нейронах мозжечка жабы (Чжан Сян-дин и Костюк, 1960).

Широко варьировали также латентные периоды и продолжительность реакций (рис. 2, 3). В то же время каждый нейрон при повторных введениях отвечал однотипной реакцией, величина которой обычно находилась в прямой зависимости от концентрации раствора и скорости его введения. Введение в сонную артерию физиологического раствора и дистиллированной воды убедительных изменений в активности нервных клеток не вызывало.

Введение гипертонического раствора в воротную вену печени вызывало ответную реакцию у значительно меньшего количества нейронов. Характер

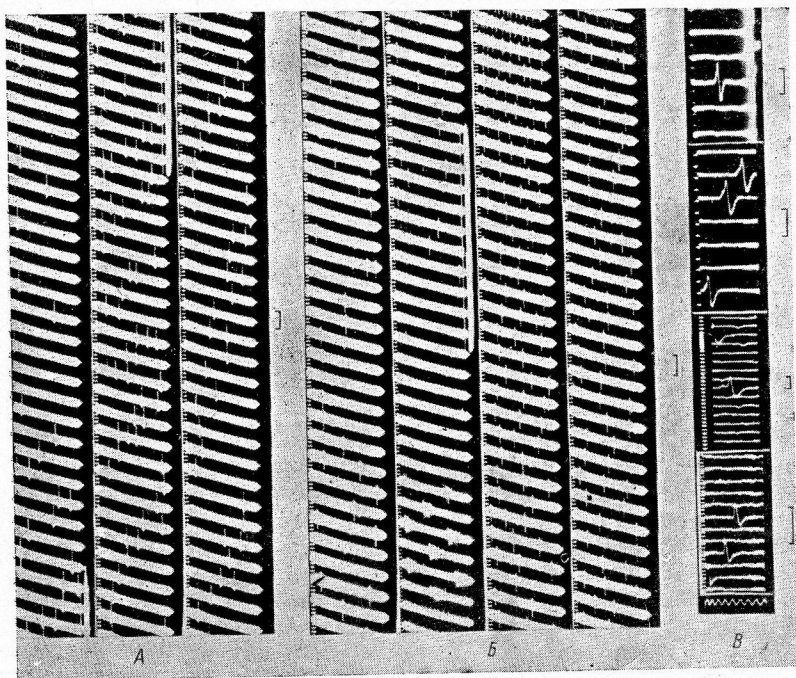


Рис. 1. Биопотенциалы нейронов гипоталамической области кроликов.

А — нейрон *septum pellucidum*, реакция на инъекцию 5%-го раствора NaCl в v. portae; Б — нейрон *n. supraopticus*, реакция на инъекцию 5%-го раствора NaCl в v. portae; В — форма потенциалов нейронов переднего гипоталамуса. Сплошная белая линия справа — момент введения раствора. Отметка времени: слева для А и Б — 0.1 сек., для В внизу — 2000 гц. Калибровки — 1 мв.

ответов был в основном такой же, как и при инъекциях в сонную артерию (рис. 2, А; 3, В). Некоторые нейроны отвечали медленно развивающейся затяжной реакцией (рис. 2, Б; 3, А). Реакции такого типа никогда не встречались при введении гипертонического раствора в сонную артерию. В одном случае наблюдались реакции, противоположные по направлению (рис. 2, Г). В целом ответы на введение гипертонического раствора хлористого натрия в воротную вену печени по сравнению с ответами на введение гипертонического раствора в общую сонную артерию отличались меньшей величиной и постоянством. Почти все нейроны, реагирующие на введение гипертонического раствора в воротную вену печени, изменяли ритм разрядов и при введении того же раствора в сонную артерию. Введение гипертонического раствора в яремную вену, как правило, не сопровождалось изменениями нейрональной активности. Ответная реакция на осмотический сдвиг в яремной вене была зарегистрирована только в 4 нейронах: 3 из них находились в супраоптическом ядре, 1 — в дорзальном гипоталамусе. Эти же нейроны отвечали на введение гипертонического раствора в другие сосуды (рис. 3).

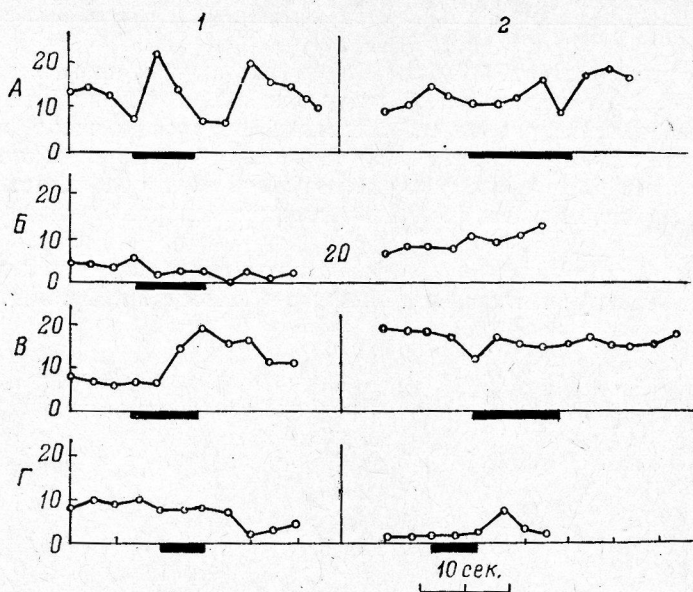


Рис. 2. Реакция нейронов супраоптического ядра (А, В, В) и преоптической области (Г) кошек на введение 5%-го раствора NaCl.

А — 0.3 мл в в. portae (1) и 0.4 мл в в. jugularis (2); В — 0.3 мл в в. portae (в разрыве кривой указан интервал между записями в секундах); В — (тот же нейрон, что и на В, локализацию электрода см. на рис. 4, А) 0.2 мл в а. carotis (1) и 0.4 мл в в. jugularis (2); Г — 0.2 мл в а. carotis (1) и 0.3 мл в в. portae (2).

По оси абсцисс — масштаб времени; по оси ординат — число разрядов нейрона за каждые 2.5 сек. Жирные линии на оси абсцисс — введение раствора.

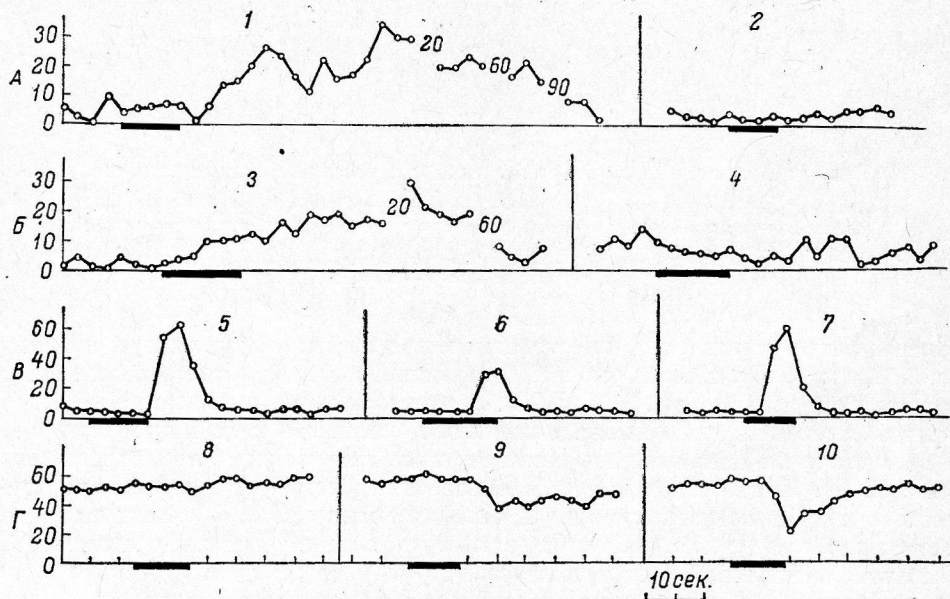


Рис. 3. Реакция нейрона дорзальной гипоталамической области (А, В) и клеток супраоптического ядра (В, Г) кролика на введение растворов NaCl различной концентрации.

А — 0.3 мл 5%-го раствора NaCl в в. portae (1) и 0.2 мл того же раствора в а. carotis (2); В — 0.4 мл 5%-го раствора NaCl в в. jugularis (3) и 0.3 мл физиологического раствора в в. portae (4); В — 0.3 мл 2.5%-го раствора NaCl в в. portae (5); 0.4 мл 2.5%-го раствора NaCl в в. jugularis (6) и 0.2 мл того же раствора в а. carotis (7); Г — 0.3 мл 5%-го раствора NaCl в в. portae (8); 0.4 мл 5%-го раствора NaCl в в. jugularis (9) и 0.2 мл того же раствора в а. carotis (10).

Цифры в разрывах кривых 1 и 3 — интервалы между записями в секундах. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Области отведения и количество нейронов, отвечавших на осмотические стимулы, указаны в таблице. Основная часть нейронов, реагирующих на осмотическую стимуляцию, как у кошек, так и у кроликов находилась в супраоптическом ядре, преоптической области и латеральном гипоталамусе. Следует особо отметить трудность обнаружения в переднем гипоталамусе, особенно в супраоптическом ядре, нейронов с устойчивым

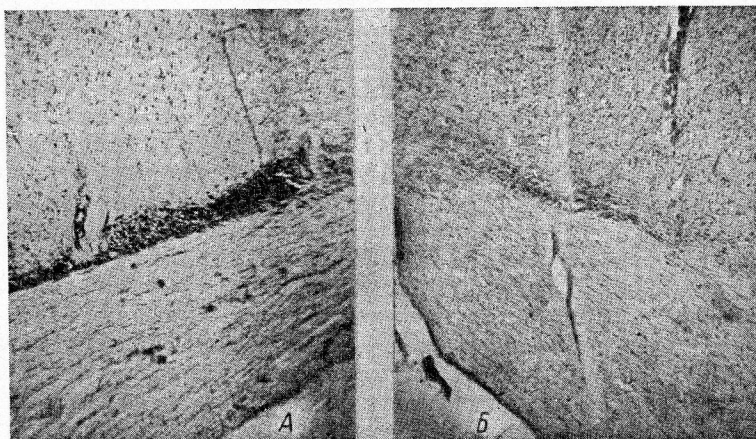


Рис. 4. Микрофотографии области супраоптического ядра кошек. Увеличение $\times 25$.

А — зона разрушения в медиальной части супраоптического ядра; Б — на препарате видны два микроэлектродных хода, один из них проходит через супраоптическое ядро и оканчивается в оптическом тракте.

спонтанным ритмом. В некоторых опытах таких нейронов вообще не удалось обнаружить. На микрофотографии (рис. 4, Б) видны два микроэлектродных хода, один из них проходит через середину супраоптического ядра, а другой — у его медиального края. В данном опыте не удалось зарегистрировать ни одного работающего нейрона в супраоптическом ядре, хотя этот же электрод отводил активность отдельных нервных единиц в вышележащих отделах мозга.

Величина осмотического сдвига нами не определялась, но если ориентировочно принять величину кровотока в общей сонной артерии равной

Количество исследованных и реагирующих на осмотическую стимуляцию нейронов

Область отведения	Подопытные животные					
	кошки			кролики		
	исследовано клеток	из них реагировало	в том числе с возвратной вены	исследовано клеток	из них реагировало	в том числе с возвратной вены
Преоптическая область	22	4	2	30	13	33
Супраоптическое ядро	15	6	5	7	6	2
Латеральный гипоталамус	13	3	2	6	3	1
Дорзальный гипоталамус	—	—	—	1	1	1
Задний гипоталамус	2	—	—	—	—	—
Сетевидное ядро	—	—	—	4	2	2
Вентромедиальное ядро таламуса	5	—	—	—	—	—
Медиальная связка	3	1	—	—	—	—
Прозрачная перегородка	—	—	—	7	3	2
Базальный отдел лобной доли	5	1	1	6	—	—
Область оптического тракта	6	—	—	—	—	—

0.5 мл/сек., то введение 0.2 мл 2.5%-го раствора хлористого натрия в течение 10 сек. может повысить осмотическое давление протекающей крови на 6%. Столь малый сдвиг осмотического давления не может вызвать грубых нарушений в деятельности нервных клеток и, несомненно, воспринимается специальными приборами, чувствительными к изменениям осмотического давления, — осморецепторами. Против неспецифического возбуждения нервных клеток говорит и тот факт, что далеко не все нейроны, исследованные нами, отвечали изменением активности на введение гипертонического раствора в сонную артерию. Разнообразие ответов, наблюдаемых у различных нейронов, указывает на их различное функциональное значение в механизме осморегуляции. Кросс и Грин (Cross, Green, 1959) в своей работе высказали предположение, что нейроны супраоптического ядра, отвечающие на введение гипертонического раствора в общую сонную артерию, находятся в эфферентной части рефлекторной дуги осморегулирующего рефлекса, в то время как нейроны преоптической области возбуждаются (или тормозятся) непосредственно осмотическим сдвигом в окружающей среде. В наших опытах не только нейроны супраоптических ядер, но и других близлежащих отделов гипоталамуса отвечали на введение гипертонического раствора в воротную вену печени. Прямое воздействие гипертонического раствора на гипоталамические нейроны в данном случае не может играть существенной роли, так как небольшое количество (0.3 мл) введенного раствора подвергается сильному разведению в правом желудочке сердца. Кроме того, производились контрольные введения гипертонического раствора в общий кровоток через яремную вену, которые не сопровождались изменениями в ритме разрядов нервных клеток. Эти данные, во-первых, указывают на наличие осморецепторов в ткани печени, во-вторых, не позволяют так отчетливо разделить все реагировавшие нейроны на две группы по признаку их локализации, как это делали Кросс и Грин.

Меньшее число нейронов, отвечавших на введение гипертонического раствора в воротную вену печени, и небольшая величина ответов, вероятно, связаны с меньшим сравнительно с центральными осморецепторами представительством осморецепторов печени в гипоталамусе. Возможно, что это является следствием различного функционального значения этих двух осморецептивных полей. Осморецепторы бассейна внутренней сонной артерии контролируют уровень осмотического давления всей циркулирующей крови, в то время как осморецепторы печени — крови, оттекающей от органов брюшной полости, т. е. реагируют на «печевую гипертонию». Совершенно очевидно, что информация об осмотических сдвигах в этих двух отделах кровяного русла имеет различное функциональное значение, что и может находить свое отражение в различных по характеру и распространенности ответах.

В наших опытах 4 нейрона отвечали на введение гипертонического раствора в яремную вену. Эти ответы не могли быть связаны с воздействием общего осмотического сдвига в циркулирующей крови непосредственно на нервные клетки гипоталамуса, так как тогда наблюдались бы изменения в активности тех же нейронов и при инъекциях в другие сосуды. На рис. 3, А представлен случай, когда нейрон реагировал на осмотический сдвиг в яремной вене и не отвечал на введение того же раствора в сонную артерию, хотя при инъекции в сонную артерию осмотический сдвиг в крови, омывающей гипоталамус, значительно выше. Следовательно, повышение осмотического давления в яремной вене воспринимается осморецепторами в стенке вены или правого предсердия. Фарелл (Farrell, 1958) считает, что правое предсердие является рецепторным полем, сигнализирующим в центр водного обмена об изменении объема циркулирующей крови. Вполне вероятно, что там же могут находиться рецепторы, воспринимающие сдвиги другой константы внутренней среды — осмотического давления.

В лаборатории А. Г. Гинецинского (Гинецинский, 1955, 1956; Великанова, 1955) было показано, что у гидратированного животного введение гипертонического раствора в сонную артерию не вызывает антидиуретической реакции. Торможение диуреза не наступает, так как изолированное воздействие повышенного осмотического давления на осморецепторы бассейна сонной артерии (т. е. сигнал о местном обезвоживании) не в состоянии преодолеть влияния афферентной импульсации с других осморецептивных зон, сигнализирующей об избыточном количестве воды в организме. Возможно, что такая интеграция информации об уровне осмотического давления в различных отделах кровяного русла и тканях организма осуществляется в ядрах переднего гипоталамуса, так как многие из исследованных нейронов реагировали на осмотические сдвиги в двух, а одна нервная клетка даже в трех осморецептивных зонах.

В опытах на кроликах примерно половина исследованных нейронов преоптической и латеральной области гипоталамуса и почти все клетки супраоптического ядра реагировали на осмотический сдвиг. У кошек же из 22 нейронов супраоптической области на осмотическую стимуляцию отвечало только 4, а из 15 нейронов супраоптического ядра — 6. Этот факт можно объяснить видовыми особенностями животных. Пищевой режим и рацион кроликов и кошек совершенно разный, вполне вероятно и наличие разницы в организации осморегуляторных систем. Возможно, что отмеченная разница в относительном количестве нейронов, отвечающих на осмотическую стимуляцию, связана с морфологическими различиями и более высокой специализацией гипоталамических структур у кошек. Нельзя также отрицать влияния операционной травмы и наркоза, учитывая высокую чувствительность гипоталамуса к болевым раздражителям и наркотическим веществам. Последнее допущение несколько подкрепляется тем, что в некоторых опытах мы не могли обнаружить в супраоптическом ядре нейронов со спонтанной активностью. Имеющиеся в нашем распоряжении данные не позволяют пока остановиться ни на одном из этих трех предположений.

Осмотическая стимуляция вызывает рефлекторную реакцию не только со стороны почек. При введении гипертонических растворов наблюдается усиление секреции молока у крольчих (Andersson, 1951; Holland, Cross, Sawyer, 1959), повышение сосудистого тонуса (Бухтияров, 1949), изменение возбудимости «центра жажды» (Andersson, McCann, 1955; Аркин, 1959). Такое широкое ветвление возбуждения, возникающего в осморецепторах, по-видимому, и определяет разнообразие нейрональных реакций, а также тот факт, что они обнаруживаются не только в супраоптическом ядре, тесно связанном с задней долей гипофиза, но в более широкой зоне.

ВЫВОДЫ

1. Введение гипертонического раствора в общую сонную артерию и воротную вену печени сопровождается изменением ритма разрядов в нервных клетках супраоптического ядра, преоптической области и латерального гипоталамуса.

2. Изменения в активности гипоталамических нейронов обусловлены воздействием повышенного осмотического давления на осморецепторы.

3. Афферентная импульсация с разных осморецептивных полей может конвергировать к одной нервной клетке.

ЛИТЕРАТУРА

- Аркин М. В., Реф. докл., V конф. молодых ученых, 85, М., 1959.
Бухтияров А. Г. О внутриартериальном и внутривенном введении некоторых химических раздражителей. Л., 1949.
Бызов А. Л., М. М. Бонгард, Физиол. журн. СССР, 45, № 1, 110, 1959.

- Великанова Л. К. Тканевые рецепторы осморегулирующего рефлекса. Дисс. Новосибирск, 1955; Бюлл. exper. биол. и мед., 44, № 11, 62, 1957.
- Великанова Л. К., Л. И. Курдубан, Е. А. Николенко, Я. Д. Финкинштейн, IX съезд Всесоюзн. общества физиолог., биохим. и фармаколог., 1, 125, Москва—Минск, 1959.
- Великанова Л. К. и Я. Д. Финкинштейн, Физиолог. журн. СССР, 45, № 12, 1472, 1959.
- Гинецинский А. Г., Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиолог., биохим. и фармаколог., 170, М., 1955; Тр. Томск. гос. ун-в., 143, 115, 1956.
- Гусельников В. И., Журн. высш. нервн. деят., 7, в. 4, 626, 1957.
- Курдубан Л. И., Я. Д. Финкинштейн, Бюлл. exper. биол. и мед., 49, № 1, 17, 1960.
- Толкунов Б. Ф., Мат. 3-го плен. патофизиологов Сибири и Востока, 74, Новосибирск, 1960.
- Чжан Сян-дин, П. Г. Костюк, Физиолог. журн. СССР, 46, № 8, 932, 1960.
- Andersson B., Acta physiol. scand., 23, № 1, 1, 1951.
- Andersson B., S. M. McCann, Acta physiol. scand., 33, № 4, 333, 1955.
- Clement C. D., J. Sutin, J. T. Silverstone, Am. Journ. Physiol., 188, № 1, 193, 1957.
- Cross B. A., J. D. Green, Journ. Physiol. (London), 148, № 3, 554, 1959.
- Euler C. von, Acta physiol. scand., 29, № 2, 133, 1953.
- Farell G., Physiol. Rev., 38, № 4, 709, 1958.
- Holland R. C., B. A. Cross, C. H. Sawyer, Am. Journ. Physiol., 196, № 4, 791, 796, 1959.
- Jasper H. H., C. Ajmone-Marsan. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. Ottawa, 1952.
- Nakayama T., Japan. Journ., Physiol., 5, № 4, 311, 1955.
- Sawyer C. H., J. W. Everett, J. D. Green, Journ. comp. Neurol., 101, № 5, 801, 1954.
- Sawyer C. H., B. C. Gernandt, Am. Journ. Physiol., 185, № 1, 209, 1956.
- Verney E. B., Proc. Roy. Soc., 135, № 1, 25, 1947.

Поступило 9 V 1961

BIOELECTRIC ACTIVITY OF SINGLE HYPOTHALAMIC NEURONES DURING BRIEF CHANGES OF OSMOTIC PRESSURE WITHIN SYSTEMS OF INTERNAL CAROTID ARTERY AND PORTAL VEIN OF THE LIVER

By B. F. Tolkunov

From the laboratory for comparative physiology of the central nervous system,
I. M. Setchenov Institute of Evolutionary Physiology, Leningrad

ИЗМЕНЕНИЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ОКОЛОУШНЫХ ЖЕЛЕЗ
К ПИЛОКАРПИНУ ПОСЛЕ ИХ ДЕНЕРВАЦИИ

Зд. Мартинек

Физиологический институт Чехословацкой Академии наук, Прага

Из литературы известно, что так называемый «закон денервации» (Cannon, 1939) приложим также и к деятельности денервированных слюнных желез (Cannon, Rosenbluth, 1949; Emmelin, 1952). Было показано, что денервированная слюнная железа проявляет повышенную чувствительность не только к соответствующему нервному медиатору, но и ко многим другим фармакологическим веществам и в том числе к наиболее эффективному возбудителю автоматического слюноотделения — пилокарпину.

Впервые Такакусу (Takakusu, 1922) в хронических опытах на кроликах наблюдал после введения пилокарпина повышенное слюноотделение на стороне, на которой за несколько дней до этого был удален верхний шейный симпатический узел. Позже это наблюдение было подтверждено рядом исследований, объектами которых служили слюнные железы (собаки, кошки, кролика и человека) как десимпатизированные (Asher u. a., 1924; Альперн, 1925а, 1925б; Baxter, 1931; Simeone, Maes, 1939; Коропов, 1940, 1949; Левин, 1948; Бабкин, 1950; Emmelin, Muren, 1952а; Nordentfelt, Ohlin, 1957), так и железы, лишенные парасимпатической иннервации (Андреев, Подкопаев, 1928; Pierce, Gregersen, 1937; Коропов, 1940, 1949; Кургановский, 1950; Emmelin, 1952; Emmelin, Muren, 1952а; Emmelin, Strömblad, 1953; Strömblad, 1955а, 1957; Полтырев, 1955; Левин, 1956, 1960). Десимпатизированная слезная железа также обнаруживает повышенную чувствительность к пилокарпину (Maes, 1938).

В большинстве из приведенных работ изучалась, однако, только количественная сторона секреции, в то время как на состав слюны обращали внимание лишь немногие исследователи (Asher u. a., 1924; Альперн, 1925а, 1925б, 1927; Альперн, Линденбаум, 1926; Baxter, 1931). Между тем из физиологии слюнных желез известно, что именно состав слюны более чувствительно отражает изменения функционального состояния железы, нежели количественные колебания секрета.

Поэтому мы поставили перед собой задачу изучить в хронических опытах на собаках изменения количества и состава слюны, выделяющейся из десимпатизированных и парасимпатически денервированных желез в ответ на введение пилокарпина. В слюне определялось нами содержание азота, которое, согласно опыту лабораторий Г. В. Фольборта (1941), является исключительно удобным показателем функционального состояния слюнных желез. Кроме того, условия хронических опытов позволили нам сопоставлять на одном и том же животном ход изменений гуморальной и рефлекторной секреции денервированной железы.

МЕТОДИКА

Опыты производились на 5 собаках с хроническими фистулами симметричных околоушных желез. Слюна собиралась в градуированные пробирки. Азот слюны определялся по микрометоду Конвея (Conway, 1957) в парафиновых чашечках, которые

после 3—4 применений заменялись новыми. Время от времени результаты этого метода проверялись с помощью определений в приборе Маркхама (Markham, 1942). Остаточный азот определялся после осаждения белка с помощью 20%-й трихлоруксусной кислоты.

Пилокарпин вводился подкожно в дозах 3—5 мг, что соответствовало дозам 0.13—0.29 мг/кг. В опытах с пилокарпином слюна собиралась регулярно за каждые 10 мин., практически вплоть до прекращения слюноотделения.

Операции перерезки того или другого секреторного нерва производились нами всегда на одной стороне с тем расчетом, чтобы нормально иннервированная железа противоположной стороны служила в качестве «контрольной». Десимпатизация слюнной железы осуществлялась путем удаления верхнего шейного узла по обычной технике (Бабкин, 1913, 1915; Коропов, 1949; Сперанская, 1953). Контролем успешной операции служило, с одной стороны, развитие синдрома Горнера, а с другой — исчезновение реакции десимпатизированной железы на фенамин (Martínek, 1958). В то время как в слюне из нормально иннервированной околушной железы содержание азотистых (органических) веществ в ответ на введение фенамина сильно повышается, после десимпатизации железы эта реакция полностью отсутствует. Эти признаки оставались хорошо выраженными в течение всего периода наблюдений (около 2 лет после экстирпации узла). Парасимпатическая постганглионарная денервация желез производилась путем перерезки и вырезания участка n. auriculo-temporalis по Навроцкому (Nawrocki, 1868), с той лишь разницей, что двубрюшная мышца не перерезывалась. Поэтому мы и не считали нужным прибегать к способу, предложенному В. М. Короповым (1949), ибо отрицательной стороной этого метода является необходимость оперировать в опасной близости околушной железы. Парасимпатическая претанглионарная денервация (децентрализация) осуществлялась путем разрушения веточек Якобсонова нерва в барабанной полости (Коропов, 1949).

Одновременно с описанными опытами на тех же животных производились эксперименты с введением других фармакологических веществ (фенамина, адреналина) или с длительным кормлением. Результаты этих экспериментов частично опубликованы (Martínek, 1958, 1959, 1960). Между отдельными введениями фармакологических веществ соблюдалась всегда пауза не менее чем в 8—10 дней.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Секреция нормально иннервированных околушных желез на пилокарпин. Общеизвестно, что пилокарпин вызывает ток жидкой слюны «хордального типа», бедной органическими составными частями (Бабкин, 1915). Однако это верно только для небольших доз пилокарпина. После введения больших доз слюна обогащается плотными веществами. Бакстер (Baxter, 1933) показал, что пилокарпиновая слюна, выделяющаяся с такой же скоростью, как и при еде пищи (чего можно достигнуть только с помощью массивной дозы пилокарпина), по содержанию плотных составных частей существенно не отличается от пищевой слюны.

Такая же зависимость эффекта пилокарпина от дозы наблюдалась и в наших опытах. Если, например, доза в 5 мг вызывала секрецию слюны, не содержащей практически никакого белкового азота (рис. 1), то двойная доза приводила к большей секреции, содержащей большее количество общего азота за счет появления в слюне белковых веществ. Поэтому мы предпочитали более низкие дозы пилокарпина, учитывая опыт шведских исследователей (Emmelin, 1952; Emmelin, Muren, 1952a), установивших, что феномен повышенной чувствительности денервированных слюнных желез наиболее ярко проявляется при применении пороговых и субмаксимальных доз фармакологических веществ.

Следует отметить, что слюноотделение из симметричных желез существенно не различалось ни по количеству выделенной слюны, ни по концентрации содержащихся в ней азотистых веществ.

Секреция десимпатизированных слюнных желез в ответ на введение пилокарпина. Одностороннее удаление верхнего шейного узла (опыты на 4 собаках) не вызвало отчетливых изменений количества пилокарпиновой слюны; соотношение между количеством секреции из десимпатизированной и нормальной желез (Д : Н) колебалось в отдельных опытах на различных собаках в пределах от 1 : 1 до 1.2 : 1 и лишь в одном случае оно доходило до 1.4 : 1.

Тем не менее наблюдалось некоторое, хотя и в большинстве экспериментов незначительное, преобладание секреции на стороне операции. Более резкие изменения были отмечены при изучении состава слюны. Оказалось, что концентрация азотистых веществ в слюне из десимпатизированной

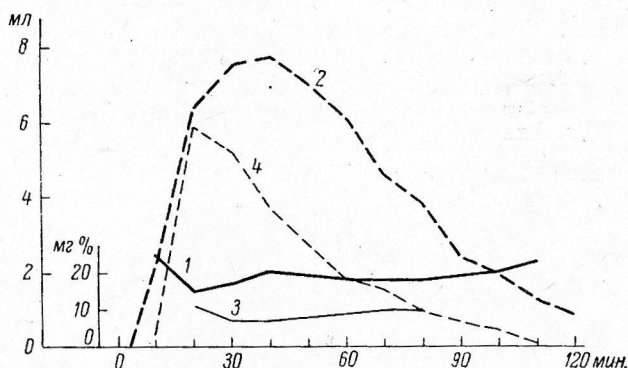


Рис. 1. Секреция слюны и содержащегося в ней общего азота в ответ на введение двух различных доз пилокарпина (собака Ловка).

По оси абсцисс — время после введения пилокарпина, по оси ординат: слева — количество слюны и справа — концентрация общего азота. 1, 2 — слюноотделение после введения 10 мг пилокарпина, 3—4 — после введения 5 мг пилокарпина. Сплошные кривые — концентрация общего азота, штриховые кривые — количество слюны.

железы была всегда выше, чем в слюне из нормальной железы. Суммарное количество общего азота, выделившегося в течение всего опыта с пилокарпином на стороне операции, было, как правило, в 1.5—2 раза выше, чем на противоположной стороне (табл. 1). Так, в опыте, представленном на рис. 2, выделилось из десимпатизированной железы 4.82 мг общего N, а из контралатеральной железы — 2.73 мг; до операции соответствующие величины равнялись 2.18 и 1.95 мг общего N. Изучение уровня безбелкового азота в слюне показало, что указанные изменения состава слюны произошли исключительно за счет повышения концентрации белкового N.

Параллельно проводимое систематическое изучение рефлекторной секреции у тех же животных не выявило ни малейших отклонений коли-

Таблица 1

Изменения количества слюны и содержания в ней общего азота, выделяющихся из интактной (Н) и десимпатизированной (Д) околушных желез собаки в ответ на введение пилокарпина

Кличка собаки	Срок после удаления узла (в днях)	Доза пилокарпина (в мг/кг)	Общее количество слюны (в мл) за опыт			Общее количество общего азота (в мг) за опыт		
			из Д	из Н	Д : Н	из Д	из Н	Д : Н
Ловка	5	0.28	36.7	33.7	1.09 : 1	12.40	6.94	1.79 : 1
	60	0.26	32.7	29.4	1.11 : 1	4.82	2.73	1.77 : 1
Рига	320	0.16	5.3	4.8	1.10 : 1	—	—	—
	322	0.29	19.6	19.6	1.00 : 1	4.01	2.66	1.51 : 1
	433	0.29	19.1	17.8	1.07 : 1	4.06	3.06	1.33 : 1
	441	0.29	20.0	20.4	0.98 : 1	4.59	3.01	1.52 : 1
Гарик	677	0.13	30.1	21.7	1.39 : 1	9.85	4.82	2.04 : 1
	683	0.22	67.4	65.8	1.02 : 1	30.85	15.31	2.02 : 1
	691	0.13	38.9	32.5	1.20 : 1	11.55	3.03	3.81 : 1
	708	0.13	23.1	18.3	1.26 : 1	5.28	3.61	1.46 : 1
Милан	259	0.18	21.2	21.1	1.00 : 1	2.50	2.43	1.03 : 1

чества секреции от дооперационного уровня. Исследование концентрации азота слюны после десимпатизации одной из желез не дало в наших опытах однозначных результатов (Martínek, 1959).

Секреция парасимпатически денервированных околоушных желез на пилокарпин. После парасимпатической (пост- или преганглионарной) денервации околоушных желез, произведенной у 3 из 4 наших животных на фоне десимпатизации, резко изменились как рефлекторное слюноотделение, так и секреция на пилокарпин. Последняя претерпела следующие изменения: денервированная железа начинала выделять слюну раньше, чем противоположная железа; далее, на стороне операции слюноотделение протекало на

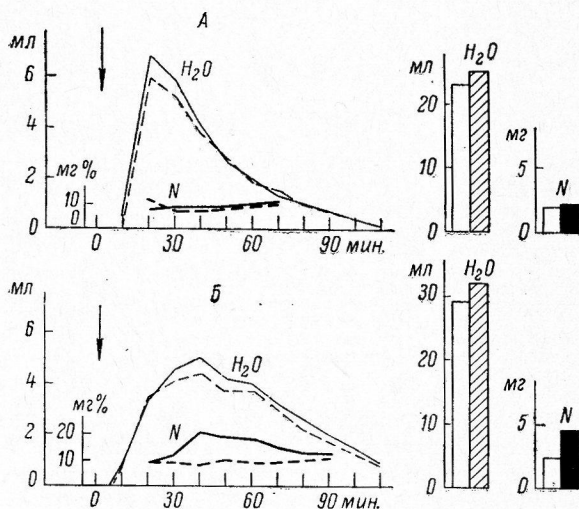


Рис. 2. Слюноотделение до (А) и на 60-й день (Б) после десимпатизации одной из симметричных околоушных желез в ответ на введение пилокарпина (собака Ловка).

Кривые — ход изменений количества слюны и концентрации общего азота слюны после введения пилокарпина (стрелки). Столбики — общее количество слюны (в мл) и содержащегося в ней общего азота (в мг), выделившихся за весь опыт. Объяснения в тексте.

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

максимальной, и затем концентрация N в слюне постепенно падала. Разницу в составе слюны, выделяющейся из обеих симметричных желез, нетрудно было установить даже на глаз: после прибавления раствора трихлоруксусной кислоты слюна из нормальной железы оставалась прозрачной или слегка опалесцирующей, между тем как в слюне, полученной на стороне операции, сразу же образовался массивный беловатый осадок. В соответствии с этим наблюдением было обнаружено, что описанные изменения состава слюны происходили исключительно за счет повышения в ней белкового N. Особенно показательным было повышение общего количества белкового N, выделившегося со слюной в течение всего опыта. Так, в опыте, представленном на рис. 3, из парасимпатически денервированной железы выделилось в ответ на пилокарпин в 17 раз больше безбелкового N, чем из симметричной интактной железы. Аналогичные результаты были получены как в повторных опытах на той же собаке, так и в экспериментах на других животных (табл. 2).

Проявления повышенной чувствительности парасимпатически денервированной околоушной железы к пилокарпину имелись в полной мере налицо уже на 4—7-й день после операции и неизменно наблюдались на протяжении почти годичного периода наблюдений.

более высоком уровне, достигало более высокого максимума и продолжалось дольше, чем на противоположной стороне (рис. 3). Благодаря этому количество слюны, выделившейся за весь опыт из денервированной железы, было всегда в 1.1—3 раза больше, чем на интактной стороне (табл. 2).

Еще более резкие изменения претерпевал состав пилокарпиновой слюны. Если нормально иннервированная железа продолжала выделять слюну с низким содержанием азотистых веществ, то парасимпатически денервированная железа стала секретировать слюну, исключительно богатую азотом. Наиболее высокой концентрации общий N достигал уже в начале опыта, когда скорость секреции была мак-

Таблица 2

Изменения количества слюны и содержащегося в ней общего азота, выделяющихся из интактной (Н) и парасимпатически денервированной (Д) околушных желез собаки в ответ на введение пилокарпина

Кличка собаки	Тип денервации*	Срок после последней операции (в днях)	Доза пилокарпина (в мг/кг)	Общее количество слюны (в мл) за опыт			Общее количество общего азота (в мг) за опыт		
				из Д	из Н	Д : Н	из Д	из Н	Д : Н
Ловка	ДС+ПостП	6	0.26	51.6	36.1	1.43 : 1	23.44	4.07	5.76 : 1
		21	0.28	70.6	28.4	2.49 : 1	23.70	2.26	10.49 : 1
		123	0.28	46.2	37.6	1.23 : 1	15.97	4.45	3.59 : 1
Рига . . .	ДС+ПостП	8	0.28	68.2	63.1	1.08 : 1	31.58	10.22	3.09 : 1
		7	0.29	44.3	30.7	1.44 : 1	25.67	5.13	5.00 : 1
		15	0.29	52.2	25.7	2.03 : 1	27.36	5.53	4.95 : 1
Гарик . . .	ДС+ПреП	43	0.29	64.7	45.1	1.43 : 1	37.00	7.39	5.01 : 1
		4	0.13	23.7	21.9	1.08 : 1	7.87	2.79	2.82 : 1
		26	0.13	30.1	14.7	2.05 : 1	8.33	2.82	2.95 : 1
Арго . . .	ПостП	38	0.21	57.4	52.3	1.10 : 1	22.89	6.99	3.27 : 1
		11	0.20	46.7	22.4	2.08 : 1	18.18	3.74	4.86 : 1
		104	0.17	33.6	19.9	1.69 : 1	12.04	3.30	3.65 : 1
		179	0.15	33.4	10.9	3.06 : 1	10.19	1.79	5.69 : 1
		263	0.15	34.9	21.2	1.65 : 1	15.42	5.56	2.77 : 1
		336	0.15	55.4	27.4	2.02 : 1	10.16	3.92	2.59 : 1

Рефлекторная секреция околушной железы, лишенной парасимпатической иннервации, сильно упала, однако ни у одной собаки она не

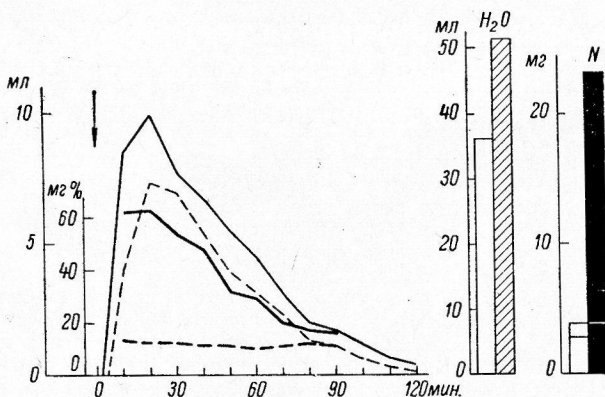


Рис. 3. Пилокарпиновое слюноотделение денервированной (десимпатизированной и парасимпатически денервированной) и интактной околушных желез (собака Ловка).

Нижние части столбиков, показывающих общее количество общего азота, выделившегося за весь опыт, выражают количество остаточного азота, а верхние части тех же столбиков — белковый азот слюны. Опыт поставлен на 6-й день после перерезки п. auriculo-temporalis.

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

прекратилась полностью и в дальнейшем постепенно восстанавливалась. Наиболее быстрое восстановление отмечалось у собаки Ловка. На 2-й день после операции из денервированной железы выделился на порцию

* Сокращения: ДС — десимпатизация; ПостП — постганглионарная парасимпатическая денервация; ПреП — преганглионарная парасимпатическая денервация; Д — денервированная железа; Н — нормально иннервированная железа.

сухарей, подаваемую в течение 5 мин., 1 мл слюны (до операции — 8.1 ± 0.5 мл); на 5-й день выделилось в среднем 2.6 мл за 5 мин., на 19-й день — 4.0 мл, а на 116-й день — 5.7 мл. Ввиду того, что через 6 месяцев секреция денервированной железы сильно приблизилась к уровню слюноотделения противоположной железы, на 193-й день после перерезки постганглионарных секреторных волокон были оперативно разрушены преганглионарные парасимпатические волокна. На 2-й день после этой операции выделилось слюны в среднем опять 1.0 мл за 5 мин. Однако в дальнейшем восстановление рефлекторной секреции протекало медленнее, чем после первой операции, а именно: на 7-й день выделилось 1.9 мл слюны, на 29-й день — 2.2 мл, и через 3 месяца — 3.1 ± 0.3 мл за 5 мин.

У остальных собак падение рефлекторной секреции непосредственно после операции было более значительным, а последующее восстановление — более медленным, чем у собаки Ловка. Наиболее медленно рефлекторная секреция восстанавливалась у собаки Арго, у которой слюна получалась в ответ на введение 10%-го раствора поваренной соли *per os*, причем отвергаемое вещество покидало организм через отверстие хронически перерезанного пищевода. Через год после парасимпатической денервации слюноотделение не доходило до трети дооперационного уровня, составляя 2.2 ± 0.2 мл за 3 мин. по сравнению с соответствующей дооперационной величиной 7.3 ± 0.7 мл.

Концентрация общего азота в слюне, выделяющейся при рефлекторном раздражении из парасимпатически денервированных желез, ни у одного из 4 животных заметно не изменилась; общая продукция азотистых веществ, конечно, снизилась, но параллельно с падением количества слюны (т. е. секреции воды).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что парасимпатически денервированная околоушная железа собаки выделяет в ответ на введение пилокарпина большее количество слюны, чем железа с сохраненной иннервацией. Этот факт согласуется с данными вышеперечисленных авторов. Имеющиеся в литературе противоречивые данные (Langley, 1885; Fleming, MacIntosh, 1935) были объяснены Эммелином и Муреном (Emmelin, Muren, 1952a) тем, что указанные исследователи применяли относительно высокие дозы пилокарпина, при которых повышенная чувствительность денервированной железы может и не выявиться. Неясной для нас остается причина расхождения наших результатов с выводом Г. В. Чернышевой (1960a, 1960b) о том, что смешанные железы кошки после перерезки хорды выделяют на пилокарпин меньше слюны, чем до операции. Вполне возможно, что известную роль здесь играют видовые различия. Чувствительность парасимпатически денервированных околоушных желез была еще большей к пилокарпину, судя по выделению азотистых (белковых) веществ. Некоторое повышение содержания общего (белкового) азота слюны имело место также и после десимпатизации железы. Изучению изменений состава слюны, выделяющейся из денервированных желез в ответ на введение пилокарпина (или других фармакологических веществ), до сих пор в литературе уделялось небольшое внимание. Отрывочные сведения, совпадающие по существу с нашими данными, нам удалось найти лишь в работах Альперна и Линденбаума (1926) и Бакстера (Baxter, 1931). В последнее время были опубликованы работы Г. В. Чернышевой (1960a, 1960b), основной вывод которых также согласуется с полученными нами результатами.

Наиболее важным в обсуждаемой проблеме является, конечно, вопрос о механизме развития вышеописанных явлений и, особенно, резко повышенного выделения азотистых (белковых) веществ из денервированных слюнных желез после введения пилокарпина.

На основании наших данных можно было бы предположить, что повышенная концентрация общего N в слюне из денервированной железы просто связана с большей скоростью секреции данной слюны. Этому противоречит, однако, то обстоятельство, что в ряде опытов повышенное выделение азота из денервированной железы наблюдалось при практически одинаковой скорости секреции денервированной и интактной железы.

Г. В. Чернышева (1960a, 1960b) полагает, что повышение содержания азотистых веществ в пилокарпиновой слюне, выделяющейся из парасимпатически денервированной железы, происходит за счет сохраненной симпатической иннервации. Результаты наших опытов не говорят в пользу такого объяснения, так как, во-первых, упомянутое явление наблюдалось и на предварительно десимпатизированных железах, и, во-вто-

рых, концентрация N в слюне, выделяющейся из тех же желез при рефлекторном раздражении, не была повышена.

Исходя из данных Д. Е. Альперна (1925а, 1925б, 1927) о том, что в денервированных слюнных железах повышается проницаемость железистых клеток для циркулирующих в крови веществ, можно было бы описанный нами факт объяснить повышенной проницаемостью клеточных мембран. Однако такое объяснение также встречает трудности: во-первых, трудно понять, почему проницаемость являлась повышенной только при гуморальной секреции, и, во-вторых, фактором проницаемости вряд ли можно объяснить то обстоятельство, что повышалась только концентрация белковых веществ слюны, в то время как концентрация безбелкового азота оставалась без изменений. Кроме того, результаты работы Г. В. Чернышевой свидетельствуют о том, что белковые вещества, выделяющиеся в повышенном количестве при пилокарпиновой секреции денервированных желез, не происходят из крови, а вырабатываются и, может быть, заранее заготовляются в самой железистой ткани.

Согласно взглядам шведских исследователей (Emmelin, Muren, 1950, 1952а, 1952б; Emmelin, 1953, 1956, 1960; Emmelin, Engström, 1960; Laage-Hellman, Strömblad, 1960), главным фактором в развитии повышенной чувствительности денервированных слюнных желез к химическим агентам является то обстоятельство, что в результате перерезки того или другого секреторного нерва железы лишены импульсов, поступающих к ним из ц. н. с. Но такое объяснение не вполне приложимо к полученным нами результатам, так как последние не позволяют установить явной зависимости между степенью снижения рефлекторной секреции денервированных желез и степенью повышения их чувствительности к пилокарпину. Наблюдались такие случаи (особенно в опытах на собаке Ловка), когда при явно выраженных проявлениях повышенной чувствительности к пилокарпину рефлекторная секреция денервированной железы достигала уровня, приближающегося значительно к дооперационному.

Обнаруженное Стрембладом (Strömblad, 1955б, 1956а, 1956б, 1957) снижение активности холинэстеразы и аминоксидазы в ткани денервированных слюнных желез кошки, которое может играть известную роль в механизме повышения чувствительности к ацетилхолину и адреналину, вряд ли причинно связано с явлением повышенной секреции белковых веществ из денервированных желез в ответ на введение пилокарпина (Emmelin, Muren, 1952а).

Следовательно, в свете имеющихся к настоящему времени фактов механизм повышенного выделения воды и азотистых (белковых) веществ при пилокарпиновой секреции денервированных слюнных желез остается неясным. В этом направлении необходимы дальнейшие исследования, которые могут способствовать, на наш взгляд, более глубокому объяснению механизма реакций, объединяющихся общим заглавием «закона денервации».

ВЫВОДЫ

1. Одностороннее удаление верхнего шейного симпатического узла в большинстве опытов не приводило к существенным изменениям количества слюны, выделяющейся из десимпатизированной околоушной железы в ответ на введение пилокарпина. Концентрация же общего азота в пилокарпиновой слюне несколько повышалась, так что за весь опыт выделялось из десимпатизированной железы в 1.5—2 раза больше азотистых веществ, чем из симметричного интактного органа.

2. Пилокарпиновая секреция околоушных желез после парасимпатической (пост- или преганглионарной) денервации усиливалась как в отношении количества слюны, так и концентрации содержащегося в ней общего азота. За весь опыт с пилокарпином из денервированной железы выделялось в 1.1—3 раза больше слюны и в 3—6 (и даже в 10) раз больше азотистых веществ, чем из противоположной, нормально иннервированной железы.

3. Повышенное выделение общего азота из денервированных околоушных желез после введения пилокарпина происходило за счет повышенной секреции белковых веществ.

4. Отмеченные изменения пилокарпиновой секреции наблюдались как через несколько дней и недель после перерезки парасимпатических секреторных волокон, так и в более поздние сроки после денервации, т. е. в период более или менее полного восстановления рефлекторной секреции.

ЛИТЕРАТУРА

- Альперн Д. Е., Медико-биол. журн., 1, 4, 93, 1925а; (Alpern D. E.), Pflüg. Arch. ges. Physiol., 209, 738, 1925б; 215, 261, 1927.
(Альперн Д., Л. Линденбаум) Alpern D., L. Lindenbaum, Biochem. Zs., 176, 62, 1926.

- Андреев Л. А., Н. А. Подкопаев, Рус. физиол. журн., 11, 91, 1928.
(Бабкин Б. П.) Babkin V. P., Pflüg. Arch. ges. Physiol., 149, 521, 1913;
Secretary Mechanism of the Digestive Glands. New York, 1950.
- Бабкин Б. П., Внешняя секреция пищеварительных желез, СПб., 1915.
- Коропов В. М., Бюлл. exper. биол. и мед., 9, 5, 368, 1940; Материалы по патологической физиологии слюнных желез человека. Дисс. Моск. ветер. акад., М., 1949.
- Кургановский П. И. Влияние денервации на функциональные свойства околушнных слюнных желез человека. Автореф. дисс. Л., 1950.
- Левин С. Л., Вопр. нейрохирург., 12, 1, 53, 1948; Физиол. журн. СССР, 42, 390, 1956; Бюлл. exper. биол. и мед., 50, 11, 51, 1960.
- Полтырев С. С. О рефлекторных нарушениях функций внутренних органов. Медгиз, М., 1955.
- Сперанская Е. Н. Методики операций на собаках и проведения хронических опытов в физиологии. М.—Л., 1953.
- Фольбоорт Г. В. В сб.: Физиология процессов истощения и восстановления органов. Харьков, 1941.
- Чернышева Г. В., Тр. Научн. конф. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посв. памяти акад. К. М. Быкова, 901. Иваново, 1960а; Бюлл. exper. биол. и мед., 50, 10, 67, 1960б.
- Asher L., J. Abelin, N. Scheinfinkel, Biochem. Zs., 151, 112, 1924.
- Baxter H., Am. Journ. Physiol., 97, 668, 1931; Journ. Biol. Chem., 102, 203, 1933.
- Cannon W. B., Am. Journ. Med. Sci., 198, 737, 1939.
- Cannon W. B., A. Rosenblueth. The Supersensitivity of Denervated Structures (A Law of Denervation). Macmillan, New York, 1949.
- Conway E. J. Microdiffusion Analysis and Volumetric Error, 4th ed. London, 1957.
- Emmelin N., Physiol. Rev., 32, 21, 1952; Acta Physiol. Scand., 30, Suppl., 59, 1953; XXX Congrès internat. de Physiol. (Résumés des comm.), 269, Bruxelles, 1956; Brit. Journ. Pharmacol., 15, 356, 1960.
- Emmelin N., J. Engström, Journ. Physiol. (London), 153, 9, 1960.
- Emmelin N., A. Muren, Nature (London), 166, 610, 1950; Acta Physiol. Scand., 24, 103, 1952a; 26, 221, 1952b.
- Emmelin N., R. Strömblad, Acta Physiol. Scand., 30, Suppl. 111, 65, 1953.
- Fleming A. J., F. C. Mac Intosh, Quart. Journ. Exper. Physiol., 25, 207, 1935.
- Kabat E. A., M. M. Mayer. Experimental Immunochemistry. Illinois, 1948.
- Laage-Hellman J. E., B. C. R. Strömblad, Journ. Appl. Physiol., 15, 295, 1960.
- Langley J. N., Journ. Physiol., 6, 71, 1885.
- Maes J. P., Am. Journ. Physiol., 123, 359, 1938.
- Markham R., Biochem. Journ., 36, 790, 1942 (Цит. по: E. Kabat, M. Mayer, 1948).
- Martinek Z., Čs. fysiologie, 7, 523, 1958; 8, 222, 1959; 9, 37, 1960.
- Nawrocki F., Studien Physiol. Inst. zu Breslau, 4, 135, Leipzig, 1868.
- Nordenfelt I., P. Ohlin, Acta Physiol. Scand., 41, 1, 12, 1957.
- Pierce F. R., M. J. Gregersen, Am. Journ. Physiol., 120, 246, 1937.
- Simeone F. A., J. P. Maes, Am. Journ. Physiol., 125, 674, 1939.
- Strömblad B. C. R., Acta Physiol. Scand., 33, 83, 1955a; 34, 38, 1955b; 36, 47, 137, 1956a; 36, 158, 1956b; 41, 118, 1957.
- Takakusu S., Zs. Biol., 75 (N. F., 57), 169, 1922.

MODIFIED PILOCARPINE SENSITIVITY OF PAROTID GLANDS AFTER THEIR DENERVATION

By Zd. Martinek

From the Physiological Institute, Czechoslovak Acad. Sci., Prague

О ФОРМИРОВАНИИ РЕФЛЕКТОРНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА И ДЫХАНИЯ ЖИВОТНЫХ В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ

Д. А. Бирюков, Е. А. Корнева, Т. П. Шляфер
и М. И. Яковлева

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

Вопрос о рефлекторной регуляции деятельности сердца и дыхания обсуждался в литературе неоднократно. В частности, имеются данные о рефлекторных влияниях с различных рецепторных полей на сердечно-сосудистую систему и дыхание, однако многие из этих исследований направлены не на анализ регуляции названных систем, а на выяснение физиологических особенностей рецепторных полей. Изучались также афферентные и эфферентные пути рефлексов в связи с вопросом об особенностях, определяющих характер рефлексов. К сожалению, значительно меньше внимание уделялось исследованию тонкого приспособления деятельности сердечно-сосудистой системы и дыхания к постоянно колеблющимся условиям среды и изучению формирования этих приспособительных реакций.

Наиболее плодотворными в этом отношении приемами исследования являются сравнительно-физиологический и онтогенетический методы, поскольку они позволяют выявить динамику и направленность изменений безусловнорефлекторной регуляции их как одного из основных механизмов приспособления.

Другой путь исследования особенностей регуляции, обеспечивающих соответствие функционального состояния сердечно-сосудистой системы и дыхания постоянно меняющимся условиям существования, заключается в изучении условнорефлекторной регуляции их как одного из основных механизмов приспособления. Совокупность этих приемов наиболее эффективна в том смысле, что применение их позволяет характеризовать эволюционные изменения приспособительных реакций сердечной и дыхательной систем.

Остановливаясь на отдельных вопросах, следует отметить, что большое внимание исследователей привлекало изучение сердечного и дыхательного условнорефлекторных компонентов. Вегетативные компоненты условной и ориентировочной реакций представляют собой составные части целостной реакции организма (Бирюков, 1952, 1958; Анохин, 1958; Волохов, 1958). Отражая энергетические потребности той или иной условнорефлекторной реакции, вегетативные компоненты являются специфичными именно для этой реакции (Анохин, 1958). Сердечные и дыхательные условные рефлексы исследованы Д. А. Бирюковым (1946), Н. И. Ариновичем (1948), В. И. Климовой (1948), Е. Г. Петровой (1949), Гентом и Дикманом (Gantt a. Dykman, 1952), К. М. Быковым (1953), Т. П. Шляфер (1953, 1958, 1960), Е. А. Корневой (1958), Г. З. Абдуллиним (1958), Л. Я. Балоновым (1959а, 1959б), Х. Цуге и соавторами (1957) и другими.

Изучение условных сердечных и дыхательных рефлексов, а также сердечных и дыхательных компонентов ориентировочных и условных реакций, проводимое в течение последних лет в сравнительно-физиологическом плане, показало, что неодинаковые сроки филогенетического формирования отдельных функций организма проявляются в особенностях различных вегетативных рефлексов (Бирюков, 1955). Степень зрелости и характер регуляции сердечно-сосудистой и дыхательной функций в большой мере определяется экологическими особенностями среды обитания животных. Изучение условнорефлекторных изменений сердечной деятельности в онтогенетическом аспекте у различных животных позволило выявить некоторые особенности формирования вегетативных реакций.

Данные, полученные в лаборатории А. А. Волохова (Волохов, 1958, Волохов и соавторы, 1959), показывают определенную последовательность формирования вегетативных и соматических компонентов ориентировочной и условной реакций в онтогенезе. В процессе развития раньше всего возникают вегетативные компоненты реакции и позже соматические. Предшествование вегетативных компонентов двигательному компоненту является, по мнению автора, актом подготовки к наилучшему и быстрейшему осуществлению этих двигательных реакций (Быков, 1953; Волохов, 1958).

К сожалению, исследований, в которых бы проводились наблюдения над вегетативными компонентами ориентировочной реакции, а также за условнорефлекторными изменениями деятельности сердца и дыхания у животных различных филогенетических уровней с целью сравнения и возможного анализа наблюдаемых явлений, в литературе представлено мало.

Попытка изучить формирование рефлекторной регуляции деятельности сердца и дыхания, а также проследить за характером ориентировочной реакции у животных в онто- и филогенезе и явилась задачей настоящего исследования.

МЕТОДИКА

Исследования проводили на 7 обезьянах, 7 собаках, 13 кошках, 13 кроликах, 5 морских свинках, 5 голубях, 8 черепахах, 16 лягушках, а также на 5 щенятах, 20 котятах, 102 крысах и 3 морских свинках в начальные периоды постнатального онтогенеза в условиях некоторого ограничения движения животных. Во время опыта животные находились в звукоизолированной и экранированной камере. Регистрация электрокардиограммы (ЭКГ) и пневмограммы производилась при помощи четырехканального чернилопишущего осциллографа. Электроды для отведения ЭКГ накладывали на правую переднюю и левую заднюю конечности. Дыхание регистрировали пневматическим методом через пьезоэлемент. В качестве условных раздражителей были использованы световые (электрическая лампа) или звуковые (звонок, метроном или тон от звукогенератора) сигналы. Безусловным подкреплением при выработке условных сердечных и дыхательных рефлексов служили смесь углекислоты с воздухом в отношении 1 : 1 или 15% -й аммиак, при выработке сердечных и дыхательных компонентов условной оборотительной реакции — электрический ток напряжением 3—5 в., подаваемый на лапу животного. Для безусловного подкрепления у лягушек использовали тепловое раздражение кожи [обливание водой температурой 30—40° (Корнева, 1958)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исходя из положения, что основой ориентировочных реакций являются двигательно-установочные движения, изменения сердечной и дыхательной деятельности, наблюдающиеся при ориентировочных рефлексах животных, мы оценивали как компоненты этого рефлекса.

Ориентировочная реакция у всех изучаемых нами взрослых животных (на звук — у обезьян, собак, кошек, кроликов, морских свинок, голубей, лягушек и на свет — у черепах) проявлялась в виде двигательной реакции большей или меньшей интенсивности. Уместно отметить, что особо слабое проявление двигательной реакции отмечено при наблюдении ориентировочных реакций у черепах. У всех указанных видов животных наблюдались отчетливые изменения со стороны дыхания, выражавшиеся в учащении дыхательных движений, изменении их амплитуды, иногда проявлялась аритмия.

Сердечный компонент ориентировочного рефлекса был выражен у представителей различных видов животных по-разному. Так, реакция со стороны сердца у обезьян и кошек на первые применения звукового раздражителя проявлялась в небольшом и не всегда имеющем место учащении сердечных сокращений, у собак — в учащении сердечных сокращений на 12—24 удара в 1 мин., у кроликов — в учащении или урежении, у голубей — в учащении до 35 в 1 мин., у черепах — также в учащении, но менее выраженном и, наконец, у лягушек в ответ на действие звукового раздражителя частота сердечных сокращений не изменялась совершенно.

Для угасания ориентировочного рефлекса у изученных нами видов взрослых животных характерно, прежде всего, исчезновение двигательной реакции, наблюдающееся уже после нескольких применений индифферентного раздражителя (обычно 10—15). Что касается сердечного и дыхательного компонентов ориентировочной реакции, то полного их

угасания не удалось добиться даже после значительного числа применений индифферентного раздражителя (например, у котов полного угасания вегетативных компонентов ориентировочной реакции не наступило даже после 120—160 применений звукового раздражителя). Необходимо, однако, отметить, что в процессе угасания имеет место изменение выраженности сердечного и дыхательного компонентов ориентировочной реакции, значительное их ослабление. В процессе угасания ориентировочного рефлекса у обезьян и черепах реакция со стороны сердца иногда изменялась (вместо учащения появлялось урежение или наоборот).

Предшествование вегетативных изменений двигательным в процессе становления ориентировочного рефлекса на звуковые раздражители наблюдалось нами в опытах на новорожденных крысятах, морских свинок, котят и щенятах, что совпадает с данными, полученными в лаборатории А. А. Волохова (1958, 1959).

Первые проявления ориентировочной реакции на звук наблюдаются у новорожденных морских свинок на 2-й, у крысят — 4—5-й, у котят — на 7—8-й день жизни. Вначале это непостоянная и нечеткая реакция со стороны дыхания в виде его учащения, аритмии, иногда небольшого угнетения амплитуды дыхательных движений (у котят) или, наоборот, преимущественного их урежения (у крысят). В последующие дни жизни ориентировочная реакция становится более отчетливой и проявляется в ответ на все применения звукового раздражителя. Совершенно отчетливо в проводимых нами опытах выявилась значительно боль-

шая степень реактивности дыхания по сравнению с сердечной деятельностью. Так, в ранние сроки постнатальной жизни в ответ на включение звукового раздражителя наблюдаются отчетливые изменения со стороны дыхания при отсутствии реакции (или чрезвычайной ее слабости) со стороны ритма сердца (рис. 1). Малая реактивность сердца новорожденных животных в ответ на те или иные экстероцептивные раздражения, даже весьма значительные по своей интенсивности, отмечалась в нашей лаборатории неоднократно.

Сравнение характера проявления ориентировочных реакций у незрелых и зрелорождающихся животных показывает, что у последних (морские свинки) двигательное проявление ориентировочной реакции наблюдалось достаточно часто уже в первые дни постнатальной жизни, что никогда не имело места у животных незрелорождающихся (котят, щенят, крысят). Интересно отметить, что характер изменения дыхания в ответ на применение звукового раздражителя у взрослых и новорожденных морских свинок сходен. У незрелорождающихся животных (крысят) характер дыхательных реакций с возрастом изменяется.

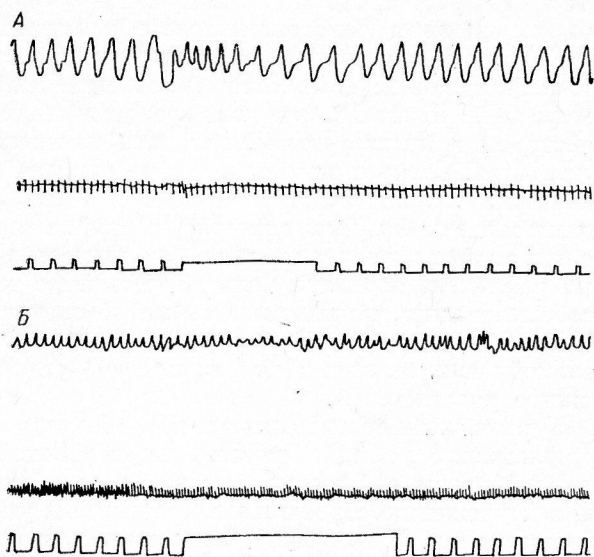


Рис. 1. Ориентировочные реакции у животных в онтогенезе.

А — котенок 10 дней, Б — крыса 9 дней. Сверху вниз: пневмограмма; ЭКГ; отметка раздражителя и отметка времени (1 сек.).

Реакция со стороны дыхания в ответ на применение звукового раздражителя у новорожденных животных характеризуется значительной стойкостью и угасает медленно, особенно у крысят и котят. При использованном нами методе угашения ориентировочной реакции (ежедневное восьмикратное применение звукового раздражителя) ориентировочная реакция у подопытных животных через 40—60 применений индифферентного раздражителя становится менее выраженной и проявляется активно, как правило, лишь на 2—3 первых применения звукового раздражителя. Последующие его применения в этот же опытный день вызывают очень слабую реакцию со стороны дыхания. При ежедневном угашении ориентировочной реакции к концу месяца изменения дыхания становятся очень слабо выраженными и проявляются не на все применения звука. Склонность вегетативных компонентов ориентировочной реакции у новорожденных животных к медленному угасанию не является характерной лишь для этого возрастного этапа, а присуща и взрослым животным, стоящим на разных уровнях филогенетического развития.

Сердечные и дыхательные условные рефлексы у большинства животных (исключая кошек) вырабатывались при подкреплении углекислотой и аммиаком. Известно, что эти раздражители обладают тригеминальным действием и вызывают рефлекторное изменение сердечной деятельности и дыхания. Следует отметить, что при средней силе безусловного раздражения не возникает двигательной реакции. Условнорефлекторные изменения сердечной и дыхательной функций, полученные при таком подкреплении, мы рассматривали как собственно сердечные и дыхательные условные рефлексы, поскольку они не связаны с двигательной реакцией и, что особенно важно, не направлены на обеспечение мышечной деятельности. У кошек изучали также сердечный и дыхательный компоненты оборонительной реакции, применяя в качестве безусловного подкрепления электрокожное раздражение.

У разных животных одни и те же безусловные раздражители вызвали неодинаковые реакции со стороны сердечной деятельности и дыхания. Так, у обезьян, собак и кроликов вдыхание аммиака и углекислоты приводило к урежению сердечных сокращений и угнетению дыхания до полной его остановки. У голубей и черепах эти раздражители вызвали учащение сердечной деятельности и дыхания, а у лягушек частота сердечных ударов оставалась прежней. Следует отметить, что частота сердечных сокращений у лягушек при неизменной температуре окружающей среды весьма постоянна. Различные экстероцептивные раздражители, примененные в наших опытах, не изменяли скорости сердцебиений, и лишь тепловое и холодовое раздражение кожи приводило к изменениям ритма сердечных сокращений.

Вырабатывая сердечные и дыхательные условные рефлексы на звук или свет, мы у всех животных (за исключением черепах) не отмечали синхронности в формировании и проявлении условно-рефлекторных реакций со стороны сердечной и дыхательной функций. Как правило, дыхательные условные рефлексы появлялись раньше сердечных и были более устойчивыми. Первое проявление условнорефлекторных изменений дыхания наблюдалось у обезьян и собак в пределах 3—5, у кроликов — 20—25, у морских свинок 8—10, у голубей — 6—10 применений. У кошек дыхательный компонент условной оборонительной реакции появлялся после 3—5 сочетаний. Дыхательные условные рефлексы у исследованных животных быстро упрочивались — уровень их достигал 80—100% и сохранялся постоянным в течение всего исследования. У обезьян, собак, кошек, кроликов и морских свинок условнорефлекторные изменения дыхания заключались в уменьшении амплитуды дыхательных движений и урежении их, а иногда и в остановке дыхания. Следует отметить, что у этих животных иногда можно было констатировать условнорефлекторное учащение дыхания, что в большей мере связано с колебаниями частоты

дыхания в исходном фоне. Зависимость условнорефлекторного эффекта от фоновой частоты проявляется и при анализе сердечных условных рефлексов. Чем больше исходная частота, тем ярче проявляются рефлексы угнетения и, наоборот, чем меньше частота в исходном фоне, тем меньше условнорефлекторная брадикардия

В опытах по изучению дыхательных условных рефлексов у морских свинок наблюдались обратные отношения.

Вопрос о дыхательных условных рефлексах у черепах мы намеренно выделяем. Дело в том, что у черепах обнаружилась полная синхронность частоты сердечных сокращений и дыхательных движений, которая сохранялась и во время рефлекторных реакций. Дыхательные и сердечные условные рефлексы у черепах появились после 40 сочетаний и не достигли прочности, несмотря на большое количество подкреплений условного раздражителя безусловным. У лягушек и желтопузиков¹ не удалось образовать дыхательные и сердечные условные рефлексы.

Условнорефлекторные изменения сердечной деятельности были получены у обезьян, собак, кошек, кроликов, голубей и черепах и воспроизводили безусловнорефлекторную реакцию, хотя уступали ей по интенсивности вызываемых изменений. У обезьян, собак, кошек и кроликов они выражались в уменьшении частоты сердечных сокращений на 12—36 ударов в 1 мин. и иногда в аритмии. У голубей и черепах условные рефлексы проявлялись учащением сердечных ударов [у голубей на 24—36, у черепах на 2—4 удара в 1 мин. (рис. 2)]. В отличие от дыхательных, сердечные условные рефлексы характеризовались относительно более поздним образованием и упрочением, а также достаточно часто и непостоянством уровня условных рефлексов.

Различия в скорости образования и упрочения сердечных условных рефлексов у различных животных могут быть объяснены как филогенетическим, так и экологическим своеобразием подопытных животных. Так, сердечные условные рефлексы у обезьян и собак образуются при-

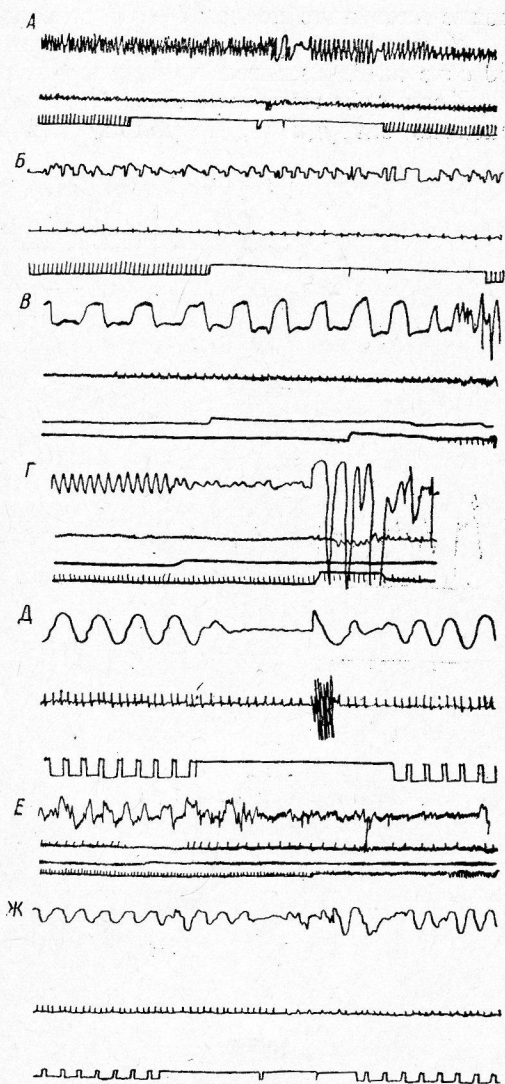


Рис. 2. Условно- и безусловнорефлекторные изменения деятельности сердца и дыхания у животных в филогенезе.

А — лягушка; Б — черепаха; В — голубь; Г — кролик; Д — кошка; Е — собака; Ж — обезьяна. Сверху вниз: пневмограмма; ЭКГ; отметка условного раздражителя; на ней или ниже отметка безусловного раздражителя, отметка времени (1 сек.).

¹ Опыты на желтопузиках проведены В. И. Багрянским.

близительно одновременно (в пределах 5—6 сочетаний), но скорость упрочения их у обезьян больше, чем у собак (через 20 сочетаний у обезьян и 40 сочетаний у собак). У кошек первое проявление сердечного компонента оборонительной реакции относилось к 11—23-у сочетанию, а упрочение наступало после 17—130 сочетаний.

У кроликов условнорефлекторная связь появилась только после 60 сочетаний и длительно не упрочивалась.

Хотя сравнение голубей с другими исследованными животными несколько затруднено, поскольку они являются представителями особой

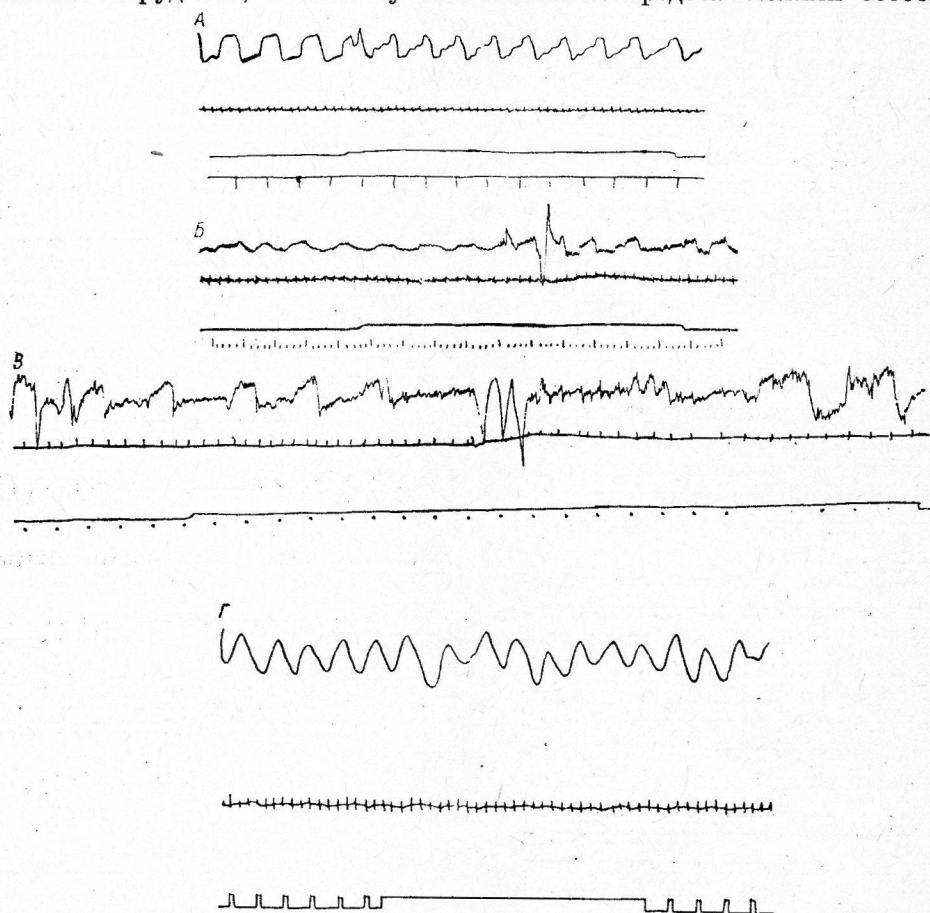


Рис. 3. Дифференцировочное торможение сердечных и дыхательных условных рефлексов у животных после 40—50 применений дифференцировочного раздражителя.

А — голубь; Б — кролик; В — собака; Г — обезьяна. Сверху вниз: пневмограмма; ЭКГ; отметка раздражителя; отметка времени (1 сек.).

филогенетической линии, мы считали возможным в какой-то мере сопоставлять полученные результаты с данными экспериментов, проведенных на других животных. Образование и упрочение сердечных условных рефлексов у голубей происходило быстро (6—10 сочетаний), рефлексы отличались большим постоянством и выраженностью условнорефлекторных изменений частоты сердечной деятельности. Можно думать, что приспособленность голубей к условиям полета определила степень организации и характер регуляции сердечной деятельности этих птиц. Следует отметить, что условнорефлекторную задержку сердечной деятельности у голубей мы, как и другие авторы, не наблюдали.

Дифференцировочное торможение сердечных и дыхательных условных рефлексов вырабатывалось медленно и было относительным у всех животных (рис. 3), за исключением кошек, у которых после 11—15 применений отмечалось довольно стойкое дифференцирование. Возможно, что это различие отражает особенности подкрепления, используемого в опытах на разных животных, в частности, то обстоятельство, что в опытах на кошках исследовали сердечный и дыхательный компоненты оборонительной реакции. Можно полагать, что для сердечных условных рефлексов характерно слабое их торможение. Это свойство проявляется и при угашении условных сердечных и дыхательных реакций, которое исследовали у всех животных, исключая обезьян. Использовали метод прерывистого хронического или острого угашения. Установлено, что угасание сердечных и дыхательных условных рефлексов протекает медленно. В процессе угашения ослабевает интенсивность условнорефлекторных изменений сердечной деятельности и дыхания. К концу опыта иногда отмечается отсутствие рефлексов или эффект противоположного знака по сравнению с условной реакцией, например учащение вместо угнетения. Однако в следующем опыте условные рефлексы появляются вновь. Условные рефлексы у подопытных животных (собаки, кролики, голуби) длительно сохранялись при перерывах в опытах. Необходимо также отметить, что длительное применение условных раздражителей с подкреплением не приводило к ослаблению вегетативных условных рефлексов.

Характер условных реакций у животных в онтогенезе (котят, морские свинки) определялся силой безусловного раздражителя (концентрация аммиака, напряжение электрического тока), а также видовыми, возрастными и индивидуальными особенностями. Так, в ответ на действие аммиака у котят наблюдалось поверхностное учащенное дыхание, лишь иногда (при высокой концентрации NH_3) — двигательная реакция; у морских свинок — урежение, задержка дыхания и только изредка — движение. Выработанная условная реакция у этих животных повторяла безусловный рефлекс.

Следует отметить, что в первые дни постнатальной жизни животных раздражение электрическим током даже большой силы, так же как и раздражение аммиаком значительной концентрации не вызывали заметного изменения частоты сердечбиений. Не требует в таком случае объяснений тот факт, что в ранние сроки постнатального онтогенеза мы не смогли выработать сердечный условный рефлекс.

Условнорефлекторные изменения деятельности сердца и дыхания у новорожденных морских свинок и котят (рис. 4) полностью не угасали даже

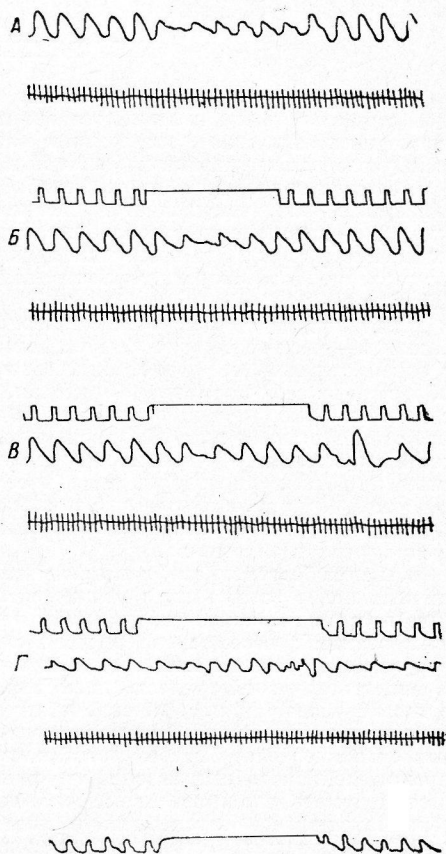


Рис. 4. Угашение условного рефлекса на звук у котенка 35 дней жизни.

А — 3-е, Б — 8-е, В — 11-е, Г — 18-е применение условного раздражителя без подкрепления.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

после значительного числа неподкреплений (острое угашение—до 20 и более применений неподкрепленного условного раздражителя). Однако склонность вегетативных компонентов условной реакции к медленному угашению является характерной и для взрослых животных всех изученных нами видов. Аналогичную особенность вегетативных компонентов мы отмечали, когда характеризовали ориентировочную реакцию животных в онто- и филогенезе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Подводя итог экспериментальному материалу по вопросу о рефлекторной регуляции сердечной и дыхательной деятельности, полученному в нашей лаборатории в течение нескольких лет, мы считаем наиболее плодотворным проведение параллелей между развитием указанных функций в онто- и филогенезе.

Следует подчеркнуть, что при подборе объектов исследования мы намеренно избрали животных, отличающихся не только по уровню развития ц. н. с., но и по экологии (голуби — птицы, приспособленные к условиям полета, кролики — малоподвижные животные и т. п.). Это позволило судить о степени влияния экологических факторов на развитие и особенности рефлекторной регуляции сердечной деятельности и дыхания (Бирюков, 1960).

Проследим за проявлением ориентировочной реакции (по ее вегетативным показателям — частоте сердцебиений и дыхания) в индивидуальном развитии животных, с одной стороны, и в филогенетическом плане их развития — с другой. Во-первых, обращает на себя внимание значительно большая реактивность дыхания по сравнению с деятельностью сердца в ответ на те или иные раздражители, выраженная у всех животных (лишь у голубей ориентировочная реакция сопровождается весьма значительным изменением частоты сердцебиений). Во-вторых, для всех видов изученных нами животных характерно медленное угашение вегетативных компонентов ориентировочной реакции, в то время как двигательная реакция угасала уже после нескольких применений индифферентного раздражителя. Эта закономерность наблюдается и у животных в онтогенезе.

Анализ безусловнорефлекторных изменений деятельности сердца и дыхания у различных видов животных, а также оценка их в онтогенетическом аспекте позволяют прийти к тем же заключениям, к каким мы пришли при оценке характера ориентировочных реакций: несомненно большая лабильность дыхания (в проявлении реакций); возрастание реактивности сердца к экстероцептивным раздражениям по мере онто- и филогенетической зрелости животных. Следует, однако, отметить, что у животных с высокоразвитой ц. н. с. (кошки, собаки) отмечалось некоторое ограничение безусловнорефлекторных реакций. Это проявлялось в значительно меньшей интенсивности реакций, относительно более быстром восстановлении исходного фона и в сужении круга раздражителей, способных вызвать безусловнорефлекторные сдвиги в деятельности сердца. Можно думать, что приведенные особенности обусловлены, с одной стороны, некоторым затормаживанием безусловных реакций, с другой — быстрой компенсацией изменений, возникающих в ответ на применение безусловного раздражителя.

Очевидно, большая реактивность дыхательного центра, проявляющаяся при действии экстероцептивных раздражителей, отражает собой как экологические особенности животных, обуславливающие приспособление деятельности дыхания к определенным требованиям среды, так и большую степень подчиненности системы дыхания центральному влияниям. По-видимому, эта особенность функционирования дыхательного центра проявляется на ранних этапах онто- и филогенетического развития животных, тогда как рефлекторная регуляция сердечной деятельности, вероятно, проявляется в филогенезе значительно позднее.

Как следует из изложенных выше данных, основные закономерности формирования рефлекторной регуляции сердечной и дыхательной деятельности проявляются и при осуществлении условнорефлекторных реакций.

Приведенные результаты позволяют предполагать, что становление регуляции сердечной деятельности со стороны высших отделов ц. н. с. проходило несколько стадий. Начальная стадия характеризуется весьма ограниченной безусловнорефлекторной регуляцией деятельности сердца и невозможностью выработать сердечные условные рефлексы (что наблюдалось в опытах на лягушках и желтопузиках).

У животных с более высоко организованной ц. н. с. безусловнорефлекторные изменения сердечной деятельности возникают при применении многих раздражителей, но условные рефлексы вырабатываются медленно, не упрочиваются и малы по величине (что выявилось в опытах на черепахах).

Наконец, следующая стадия характеризуется условнорефлекторной регуляцией сердечной деятельности: постоянством сердечных условных рефлексов, интенсивностью условнорефлекторных изменений, возможностью выработать тормозные условные рефлексы, образовать стереотип и произвести переделку [опыты на голубях, кроликах, ошках, собаках, обезьянах (Корнева, 1958, 1959, 1960; Яковлева, 1960)]. Следует отметить, что на этой стадии четко выявляется значение экологических особенностей

среды обитания животного в формировании характера условнорефлекторной регуляции деятельности сердца у животных данного вида.

Намеченные выше стадии становления условнорефлекторной регуляции сердечной деятельности в филогенезе согласуются с установленными А. И. Карамяном (1956) этапами развития двигательной условнорефлекторной деятельности, что представляет большой интерес, поскольку А. И. Карамяном убедительно показана связь между характером условнорефлекторной деятельности и морфо-физиологическими особенностями мозга животного. Эти, а также онтогенетические данные показывают, что по мере созревания ц. н. с. все более и более проявляется подчиненность рефлекторной регуляции сердечной и дыхательной деятельности влиянию вышележащих отделов головного мозга.

ВЫВОДЫ

1. Подчиненность деятельности сердца рефлекторным воздействиям возрастает по мере созревания функций ц. н. с. в индивидуальном и филогенетическом развитии животных.

2. Безусловнорефлекторная реакция дыхания осуществляется уже на ранних этапах онто- и филогенеза, начиная со времени функциональной зрелости того анализатора, с которого эти реакции вызываются.

3. Большая реактивность дыхания по сравнению с деятельностью сердца проявляется на всех этапах онто- и филогенетического развития животных, за исключением тех случаев, когда экологические факторы изменяют эти соотношения.

4. Особенности реактивности сердечной и дыхательной деятельности находят свое отражение и в ориентировочных реакциях животных. Сердечные и дыхательные компоненты ориентировочной реакции характеризуются медленной угашаемостью как у всех видов взрослых животных, так и в индивидуальном развитии животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллин Г. З. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, 168. Изд. ИЭМ АМН СССР, Л., 1958.
- Анохин П. К. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М., 1958.
- Аринчин Н. И., Тр. Воронежск. мед. инст., 43, Воронеж, 1948.
- Багрянский В. И. Цит. по: Д. А. Бирюков, 1960.
- Балонов Л. Я. Условнорефлекторная регуляция сердечной деятельности человека. Изд. АН СССР, М.—Л., 1959.
- Бирюков Д. А., Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 4, 518, 1952; в сб.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность. Изд. АПН РСФСР, М., 1958; Экологическая физиология нервной деятельности. Медгиз, Л., 1960.
- Быков К. М., Избр. произвед., 1, 2, М., 1953.
- Волохов А. А. В сб.: Эволюция функций нервной системы, 167. Медгиз, Л., 1958.
- Волохов А. А., Г. М. Никитина, Е. Г. Новикова, Журн. высш. нервн. деят., 9, 3, 420, 1959.
- Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий. Медгиз, Л., 1956.
- Климова В. И., Тр. Воронежск. мед. инст., 77, Воронеж, 1948; Физиол. журн. СССР, 41, № 4, 501, 1955.
- Корнева Е. А. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, 27, 37, 269. Изд. ИЭМ АМН СССР, Л., 1958а; Ежегодник ИЭМ АМН СССР за 1957 г., 85. Изд. ИЭМ АМН СССР, Л., 1958б; в сб.: Исследования по эволюции нервной деятельности, 97. Л., 1959; Ежегодник ИЭМ АМН СССР за 1959 г., 74. Изд. ИЭМ АМН СССР, Л., 1960.
- Петрова Е. Г., Бюлл. exper. биол. и мед., 22, 6, 408, 1949.
- Цуге Х., И. Шима, К. Кога, Физиол. журн. СССР, 43, № 9, 831, 1957.
- Шляфер Т. П. Материалы к характеристике сердечных и дыхательных рефлексов у детей раннего возраста. Дисс. Л., 1953; Ежегодник ИЭМ АМН СССР за 1957 г., 63. Изд. ИЭМ АМН СССР, Л., 1958; Физиол. журн. СССР, 46, № 9, 1147, 1960.
- Яковлева М. И., Физиол. журн. СССР, 46, № 3, 291, 1960.
- Gantt W. H., R. A. Dukman, Am. Journ. Physiol., 171, 3, 725, 1952.
- Gantt W. H., R. A. Dukman, J. E. Peters, W. H. Harris, S. Stephens, Fed. Proc., 11, 1, 2, 601, 1952.

ОТРАЖЕНИЕ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДЫХАТЕЛЬНОГО
ЦЕНТРА НА ЭЛЕКТРОГРАММЕ ПРОДОЛГОВАТОГО
МОЗГА

А. М. Гурвич

Лаборатория экспериментальной физиологии по оживлению организма
АМН СССР, Москва

Исследования продолговатого мозга в проблеме терминальных состояний занимают особое место, определяемое, во-первых, расположением в нем тех важнейших жизненных центров, состояние которых и служит в конечном счете для определения времени наступления смерти, и, во-вторых, тем, что по каким-то причинам (Gellhorn, 1948) этот отдел ц. н. с. оказывается наиболее устойчивым к ряду патологических воздействий (Neumans a. o., 1937; Петров, 1949; Неговский, 1954).

Особенности функционирования продолговатого мозга в крайних состояниях и, в частности, его электрическая активность изучены весьма недостаточно. Шугар и Джерард (Sugar, Gerard, 1938), Гензхирт с сотрудниками (Gänshirt u. a., 1952), Гасто с сотрудниками (Gastaut a. o., 1957, 1958), Фернандец-Гуардиола и Наке (Fernandez-Guardiola, Naquet, 1959) в опытах на кошках показали, что фоновая электрическая активность продолговатого мозга при ишемии и аноксии более устойчива, чем активность коры и подкорковых образований мозга. Фернандец-Гуардиола и Наке установили определенное соответствие между изменениями электрической активности сетевидной формации продолговатого мозга при аноксии и ишемии с фазами изменений ЭЭГ и реакциями кровяного давления и зрачка. Эти авторы, а также Гасто, Накэ и Режи (Gastaut, Naquet, Regis, 1957—1958) обнаружили в претерминальном и терминальном периодах резкое усиление активности сетевидной формации. И. Н. Январева (1957а, 1957б, 1959) исследовала фоновую электрическую активность, постоянный потенциал и рефлекторные реакции продолговатого мозга при умирании от кровопотери и последующем оживлении. Однако упомянутые немногочисленные исследователи не выделили в терминальных формах электрической активности продолговатого мозга каких-либо особых электрофизиологических явлений, специфических для исследуемой области и патологического состояния.

На данном этапе электрофизиологического исследования ц. н. с. при терминальных состояниях весьма важным является выделение и изучение тех форм электрической активности, которые отражают особенности патологических процессов, имеющих место при умирании и оживлении. Поэтому настоящая работа, оставляя в стороне изменения фоновой активности, преследует цель описания одной из форм электрической активности, по-видимому, специфической для терминальных состояний, и определение некоторых условий ее возникновения.

МЕТОДИКА

Исследование выполнено на 15 собаках. Большая часть опытов были острыми. Под эфирно-кислородным наркозом животное укрещали в головодержателе стереотаксического аппарата СТМ-2 (системы Мещерского, 1960). Височные мышцы удаляли,

затылочные мышцы отделяли от затылочной кости. В конвекситальную часть черепа над корой затылочной и двигательной областей ввинчивали два-три эпидуральных электрода, укрепившихся в кости с помощью стиракрила. После завершения операции животному давали время выйти из наркотического состояния. После этого проводили обескровливание из бедренной артерии с последующим оживлением посредством артериального нагнетания и искусственного дыхания (Неговский, 1954). В ряде опытов умирание и оживление проводили повторно с интервалами в 30—60 мин. В большинстве опытов животное обездвигивали с помощью диплацина. В части опытов после наркотизации нембуталом или тиопенталом, вводимыми капельно в вену, проводили повторные умирания.

Во время опыта электрическая активность коры и продолговатого мозга регистрировалась на пятнадцатиканальном электроэнцефалографе фирмы Альвар. Там же регистрировали ЭКГ и с помощью термоэлектрического датчика, соединенного с введенной в трахею трубкой, дыхание, самостоятельное или искусственное. В части опытов активность продолговатого мозга регистрировалась шлейфным осциллографом МПО-2, соединенным с выходными каскадами ЭЭГ. Использовались как биполярные отведения, так и монополярные — относительно кости лобной пазухи, уха или усредненного электрода Гольдмана. Одновременно на кимографе регистрировали пневмограмму и артериальное давление в бедренной артерии.

После опыта животное забивалось обескровливанием, местоположение электродов маркировалось берлинской лазурью. Мозг извлекался и подвергался гистологической обработке.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На фоне глубокой депрессии электрической активности мозга, развивающейся в ходе смертельного обескровливания, в продолговатом мозгу могут быть обнаружены вспышки электрических колебаний, которые удерживаются вплоть до последних видимых проявлений жизни, а иногда и после констатации клинической смерти по кимограмме. Аналогичные вспышки могут быть зарегистрированы там же и в начальных стадиях оживления (рис. 1). В этом случае они являются наиболее ранним признаком восстановления деятельности мозга.

Вспышки имеют длительность от 300—400 мсек. до 2.5—3.5 сек., складываются из колебаний с частотой от 8—9 до 20—24 в 1 сек. в зависимости от стадии опыта и фазы вспышки, могут достигать амплитуды 50—60 мкВ, нередко имеют веретенообразную форму.

Наиболее существенной чертой описанных вспышек является их четкая синхронность с терминальными и начальными (при восстановлении) дыхательными движениями. При регистрации дыхания на электроэнцефалографе начало вспышки в продолговатом мозгу либо совпадает, либо несколько предшествует внешнему вдоху, ее длительность может быть как больше, так и меньше цикла вдох—выдох. Рис. 2, А показывает соответствие вспышек и внешнего дыхания на ранних этапах восстановления.

Так как агональное дыхание, равно как и дыхание в начале восстановления, характеризуется участием дополнительной мускулатуры, в особенности шейной и затылочной, следовало исключить возможность того, что рассматриваемое явление представляет собой мышечный артефакт. Однако, так как полное обездвигивание животного с помощью диплацина (электромиографический контроль состояния шейной и затылочной мускулатуры) не оказывало заметного влияния на вспышки (рис. 2, Б), можно считать предположение о мышечном артефакте необоснованным. Рассматриваемая форма электрической активности отражает, следовательно, деятельность самого мозгового субстрата. При выключении внешнего ды-

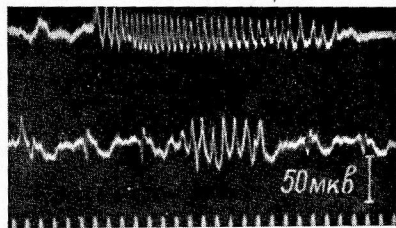


Рис. 1. Вспышки, регистрируемые на ЭГ продолговатого мозга в терминальных состояниях. Монополярное отведение.

Верхняя кривая — конец агонии, нижняя — 11-я мин. восстановления после 5 мин. клинической смерти. Время 100 мсек.

хания диплацином и временном прекращении искусственного дыхания на кимограмме кровяного давления видны волны, отражающие всплески возбуждения в дыхательном центре (рис. 2, А и Б). Ритм всплесков в продолговатом мозгу у обездвиженного животного полностью совпадает с ритмом этих дыхательных волн, что подтверждает связь всплесков с деятельностью дыхательного центра.

Сопоставление различных видов монополярных и биполярных отведений¹ свидетельствует о том, что всплески локализуются только в продолговатом мозгу. В образованиях среднего и промежуточного мозга, подкорковых ядрах, конвексительной коре и гиппокампе их зарегистрировать не удалось. Однако и в разных отделах продолговатого мозга степень выраженности рассматриваемых всплесков была различной.

Амплитуда всплесков была сопоставлена с локализацией 18 электродов, в трех из опытов в продолговатом мозгу находилось одновременно 2—4 электрода. Оказалось, что амплитуда всплесков максимальна (50—60 мкв) при расположении электрода в сетевидной формации средних отделов продолговатого мозга. Перемещение электрода в область дна IV желудочка, веревчатого тела, пирамидных путей, ядра нисходящего корешка нерва V, ядер VII и X нервов, т. е. в любую сторону от сетевидной формации, сопровождается снижением амплитуды всплесков. Были исследованы фронтальные плоскости от C_{11} до C_5 по атласу Лима (Lim a. o., 1960) или от среза 240 до среза 550 по атласу О. С. Адрианова и Т. А. Меринг (1959). Всплески были выражены максимально в плоскостях срезов C_8 — C_6 (по Лиму), или 280—490 (по Андрианову и Меринг). Однако область наи-

большей выраженности всплесков оказалась непостоянной и зависимой от фазы опыта и функционального состояния мозга.

Рис. 3 показывает, что в более глубоких стадиях умирания и на более ранних этапах восстановления амплитуда всплесков возрастает в каудаль-

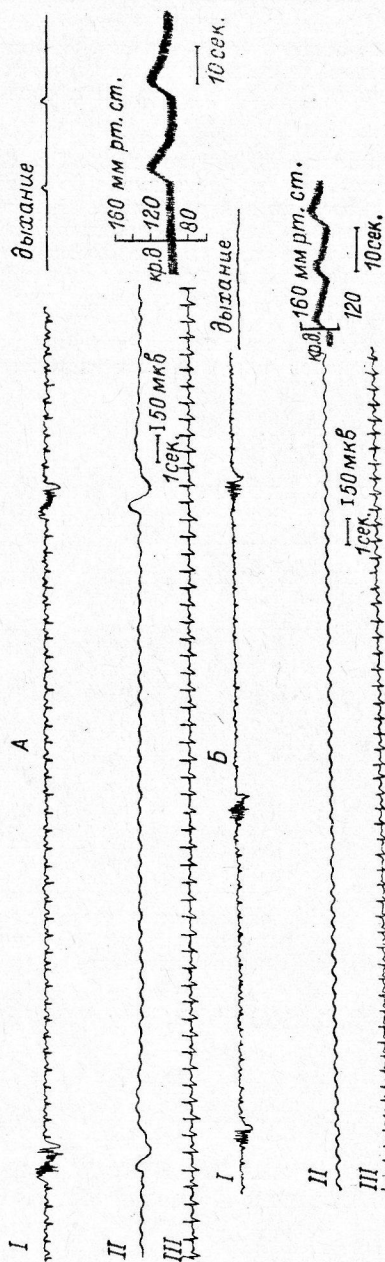


Рис. 2. Синхронность дыхания и терминальных всплесков электрической активности в продолговатом мозгу.

А — 4 мин. восстановления после 4 мин. клинической смерти (внешнее дыхание частично подавлено диплацином); Б — 26-я мин. восстановления (внешнее дыхание полностью подавлено диплацином).
I — запись дыхания; II — запись с ЭГ продолговатого мозга (монополярное отведение); III — запись кровяного давления в моменты, соответствующие регистрации ЭГ.

¹ При регистрации активности посредством биполярных электродов с малым межэлектродным расстоянием выявить всплески не удается.

ных отделах мозга и падает в оральных и медиальных. В более ранних стадиях умирания и по мере восстановления амплитуда в задних отделах падает, возрастая в передних и верхне-внутренних. Иными словами, при нарастании гипоксии или при более тяжелом постгипоксическом состоянии возбуждение, с которым связано возникновение рассматриваемых

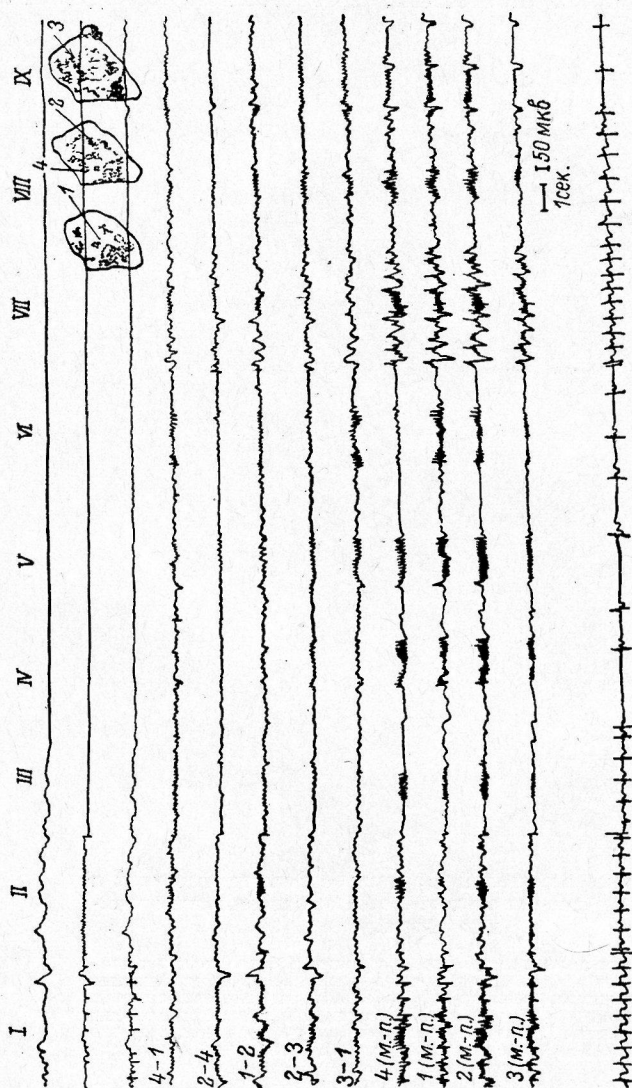


Рис. 3. Изменение области максимальной выраженности всплеск в зависимости от стадии опыта и состояния мозга в эксперименте с рядом повторных умираний и оживлений.

I — 24-я мин. первого восстановления; II — 7-я мин.; III — 8-я мин.; IV — 9-я; V — 10-я; VI — 12-я мин. второго умирания; VII — 10-я мин. второго восстановления; VIII — 2-я; IX — 8-я мин. третьего умирания. Во время первого умирания активность продолговатого мозга не регистрировалась.

Сверху вниз: ЭЭГ: кора двигательная — затылочной области; кора двигательная области (монополярное отведение — м.-п.); кора затылочной области (м.-п.); ниже ЭГ продолговатого мозга по отведениям (цифры); отмеченным по схемам (слева направо: C_3 , C_6 , C_5). Внизу ЭКГ.

всплеск, перемещается назад и в центр сетевидной формации. В условиях менее тяжелой гипоксии или при постепенном устранении последствий перенесенной клинической смерти возбуждение на определенном этапе сдвигается вперед и охватывает более широкие области мозга.

Описанная закономерность становится очевидной при графическом сопоставлении средних амплитуд всплеск в трех точках мозга в стадиях более тяжелой и более легкой ишемии и ее последствий. График на рис. 4, А сопоставляет конечные стадии агонии с более поздними стадиями восстановления (наибольшие различия в состоянии субстрата в одном из опытов с несколькими умираниями). Рис. 4, Б сопоставляет начальные и конечные стадии в пределах каждой из повторных агоний и каждого из восстановлений.

Выше уже было указано, из колебаний какой частоты складываются вспышки. На рис. 1 и 3 видно, что эта частота изменчива в зависимости от фазы опыта и функционального состояния мозга. Во время агонии, особенно в ее конечных стадиях, частотная характеристика вспышек становится неоднородной, во вспышке, в ее начальных отделах, появляется группа быстрых колебаний, прогрессивно замедляющихся

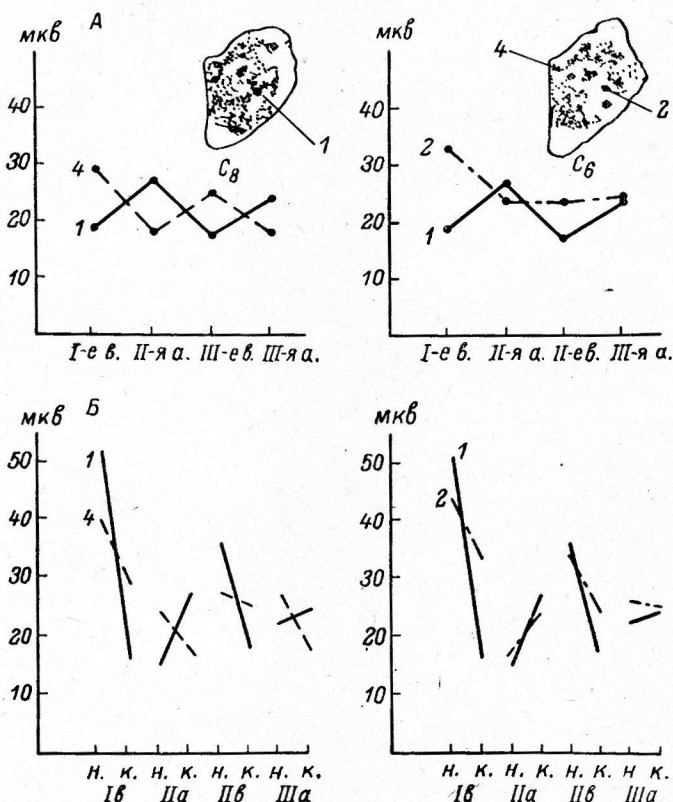


Рис. 4. Графики изменений средних амплитуд вспышек в разных отделах продолговатого мозга в зависимости от стадии опыта.

А — соотношения амплитуд в конце умирания и более поздних стадиях восстановления (крайняя гипоксия и продвинутое восстановление); Б — соотношения амплитуд в начальных и конечных стадиях каждого умирания и каждого восстановления (в пределах времени сохранения вспышек). Графически составлены путем подсчета средних амплитуд в каждой из 70 вспышек в трех точках мозга в течение одного опыта.

Н — начало; к — конец; в — восстановление; а — агония. Цифры — места отведения соответственно со схемой.

к концу вспышки. При восстановлении, особенно в более позднем его периоде, вспышка складывается из колебаний примерно одинаковой частоты и относительно медленных. Частота во вспышках, наблюдающихся в период восстановления, равна в среднем 11 ± 0.51 при несущественной разнице частотной характеристики разных отделов вспышки. При умирании частота в начальных отделах вспышки достигает в среднем 21 ± 0.55 при частоте в конечных отделах вспышки, мало отличающейся от наблюдаемой при восстановлении или в начале агонии.

Сопоставление вспышек в продолговатом мозгу с характером внешнего дыхания у ненаркотизированных и необездвиженных животных показывает, что вспышки, и притом достаточно выраженные, могут иметь место в агонии после того, как внешнее дыхание уже более не регистри-

руется ни на кимографе, ни на ЭЭГ с помощью чувствительного термоэлектрического датчика, а при восстановлении — до того, как появляются первые признаки дыхания на кимограмме или на кривой кровяного давления (рис. 5). Другими словами, вспышки в продолговатом мозгу отражают даже такую слабую терминальную и начальную деятельность дыхательного центра, которая не фиксируется другими используемыми обычно средствами регистрации внешнего дыхания, и являются, следовательно, более чувствительным критерием работы дыхательного центра.

Вспышки в продолговатом мозгу были зарегистрированы при умирании только в опытах, в которых имела место типичная агония с максимальными вдохами типа «gasps», или «все или ничего». В ряде опытов в части умирания, переходной от претерминального состояния к типичной агонии, даже в период после терминальной паузы, рассматриваемые вспышки отсутствовали. Не было вспышек и в период наблюдаемого иногда агонального подъема кровяного давления, сопровождавшегося восстановлением электрической активности коры и подкорковых отделов. Выраженность вспышек была тем больше, чем ближе был конец агонального периода.

При восстановлении вспышки были соответственно более выражены на наиболее ранних этапах восстановления дыхания. Даже в период дыхания типа апнейстического с инспираторной задержкой в ряде опытов вспышки в продолговатом мозгу уже исчезали. Ко времени появления активности в вышележащих отделах мозга вспышки исчезали во всех опытах.

Подавление дыхания агонального типа путем введения наркотиков (тиопентал, нембутал) приводило к исчезновению вспышек в продолговатом мозгу как в терминальном периоде умирания, так и в начале оживления. Соответствующий эксперимент осуществлялся следующим образом. После введения электродов в продолговатый мозг под неглубоким эфирным наркозом животному давали возможность выйти из наркотического состояния и проводили обескровливание. При этом в течение агонии соответственно каждому вдоху в продолговатом мозгу регистрировались типичные вспышки электрической активности. После короткой клинической смерти (до 2 мин.) животное оживляли посредством артериального нагнетания крови и искусственного дыхания. На начальных этапах оживления в продолговатом мозгу также были зарегистрированы типичные вспышки. На 30—40-й минуте восстановления, после появления достаточно четкой непрерывной электрической активности в коре головного мозга животное с помощью тиопентала или нембутала погружалось в состояние наркоза II стадии и вновь обескровливалось. При этом агония отсутствовала; в продолговатом мозгу вспышек не было ни при умирании, ни при последующем втором оживлении, несмотря на восстановление самостоятельного дыхания.

Для того чтобы выяснить связано ли появление вспышек в продолговатом мозгу просто с усиленным возбуждением дыхательного центра, в ряде опытов при восстановлении через 5—10 мин. после исчезновения вспышек в продолговатом мозгу перерезали оба блуждающих нерва на шее. Однако при этом вспышки либо не появлялись совсем, либо появлялись крайне ослабленные и не надолго.

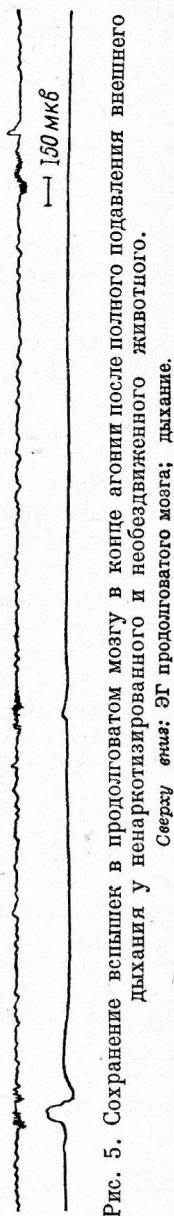


Рис. 5. Сохранение вспышек в продолговатом мозгу в конце агонии после полного подавления внешнего дыхания у ненаркотизированного и необезвреженного животного.
Сверху вниз: ЭГ продолговатого мозга; дыхание.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таким образом, описанная в настоящей работе форма электрической активности свойственна сетевидной формации продолговатого мозга и наблюдается в ней в строго определенных условиях (конечные стадии умирания и начальные стадии восстановления после клинической смерти). Область мозга, где была зарегистрирована активность, соответствует области расположения медуллярного дыхательного центра, описанного Миславским и другими (Pitts, Magoun, Ranson, 1939; Comroe, 1943).

Можно, таким образом, предположить, что вспышки связаны с возбуждением сетевидной формации в области дыхательного центра. Спайковая активность различных отделов дыхательного центра, начиная с Гезелла с сотрудниками (Gesell а. о., 1936), изучалась большим числом исследователей. Синхронные с дыханием медленные волны в изолированном мозгу золотой рыбки были описаны Эдрианом и Бойтендайком (Adrian, Buytendijk, 1931). Нам, однако, не известны работы, в которых в области дыхательного центра регистрировались вспышки ритмических колебаний, подобных описанным в настоящей работе. Совершенно очевидно, что без специальных, более точных исследований нельзя утверждать, что эти вспышки отражают деятельность самого дыхательного центра.

Помимо вопроса о природе этой ритмической активности, которого мы пока касаться не будем, возникает вопрос о причинах отсутствия подобной активности вне терминальных состояний. Предположение о том, что в нормальных условиях вспышки в продолговатом мозгу имеют место, но маскируются фоновой активностью, следует отвергнуть на том основании, что вспышки отсутствуют на определенных этапах, переходных к агонии или к более поздним стадиям восстановления, когда фоновая активность в продолговатом мозгу или отсутствует, или слишком слаба, чтобы маскировать вспышки. Возникновение вспышек явно не зависит от общей интенсивности возбуждения дыхательного центра, так как весьма значительное возбуждение его в претерминальном периоде не сопровождается появлением подобных вспышек, тогда как много более слабому возбуждению в начале и конце агонии или перед появлением внешнего дыхания при восстановлении сопутствуют наиболее четкие вспышки. Равным образом значительное усиление инспирации после перерезки блуждающих нервов на определенных этапах оживления не восстанавливает эти вспышки вообще или восстанавливает в малой мере. Вспышки оказываются, таким образом, приуроченными к дыханию агонального типа, или типа «все или ничего», которое, как известно, свойственно изолированному медуллярному дыхательному центру. При подавлении дыхательного центра совокупным действием наркотиков и аноксии, когда его агональная активность исключается, нет и вспышек в продолговатом мозгу. Механизм описанной связи подлежит специальному изучению, так как она может быть объяснена и высвобождением образований продолговатого мозга из-под центральных влияний и изменением обменных процессов в самой ткани мозга при умирании.

Совершенно очевидно, что приведенные соображения являются предварительными и нуждаются во всесторонней экспериментальной проверке.

ВЫВОДЫ

1. На поздних стадиях умирания от кровопотери и в начале последующего оживления в продолговатом мозгу могут быть зарегистрированы вспышки электрической активности с частотой от 8—9 до 20—24 кол./сек. и амплитудой до 50—60 мкв в зависимости от стадии опыта. Частота колебаний во вспышках выше во время агонии и ниже при восстановлении.

2. Появление вспышек определяется наличием дыхания агонального типа, ритму которого вспышки подчиняются точно совпадая с каждым

дыхательным циклом, и не зависит от интенсивности возбуждения дыхательного центра, оцениваемой по глубине внешнего вдоха.

3. Подавление дыхания агонального типа с помощью наркотических веществ или восстановление функций отделов мозга, лежащих выше продолговатого мозга, исключает появление рассматриваемых всплесков.

4. Всплески имеют максимальную выраженность в сетевидной форме продолговатого мозга, в области расположения медуллярного дыхательного центра и, видимо, отражают влияние последнего на эту форму в специфических условиях терминальных состояний.

5. Регистрация всплесков возможна с помощью обычного чернильно-пишущего электроэнцефалографа и может быть использована в экспериментах на обездвиженных ненаркотизированных животных для контроля ритма работы дыхательного центра в определенных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Адрианов О. С. и Т. А. Мering. Атлас мозга собаки. Медгиз, 1959.
 Мещерский Р. М., Физиолог. журн. СССР, 46, № 8, 1020, 1960.
 Неговский В. А. Патофизиология и терапия агонии и клинической смерти. Медгиз, 1954.
 Петров И. Р. Кислородное голодание головного мозга. Медгиз, 1949.
 Январева И. Н., Вестн. ЛГУ, № 9, 134, 1957a; Уч. зап. ЛГУ, № 222, 116, 1957b; Вестн. ЛГУ, № 9, 87, 1959.
 Adrian E. D., F. J. Buytendijk, Journ. Physiol., 71, 121, 1931.
 Comroe J. H., Am. Journ. Physiol., 139, 490, 1943.
 Fernandez-Guardiola A., R. Naquet, C. r. Soc. biol., 153, № 8—9, 1415, 1959.
 Gänshirt H., L. Dransfeld, W. Zylka, Arch. Psychiatr. u. Zs. ges. Neurol., 189, 2, 109, 1952.
 Gastaut H., R. Naquet, H. Regis, C. r. Soc. biol., 151, № 12, 2141, 1957—1958.
 Gellhorn E., Arch. physic. med., 29, № 2, 88, 1948.
 Gessell R., J. Bricker, C. Magee, Am. Journ. Physiol., 117, 423, 1936.
 Heymans G., J. J. Bouckaert, F. Jourdan, S. J. G. Nowak, S. Farber, Arch. Neurol. psychiatr., 38, 304, 1937.
 Lim R. R. S., Ch.-N. Liu, R. L. Moffitt. A stereotaxic atlas of the dog's brain. Ch. Thomas, Springfield., 1960.
 Pitts R. F., H. W. Magoun, S. W. Ranson, Am. Journ. Physiol., 126, 689, 1939.
 Sugar O., E. W. Gerard, Journ. Neurophysiol., 1, 558, 1938.

Поступило 16 III 1961

MANIFESTATION OF THE RESPIRATORY CENTER'S TERMINAL ACTIVITY IN MEDULLA OBLONGATA ELECTROGRAM

By A. M. Gurvitch

From the laboratory for experimental physiology of resuscitation USSR Acad. Med. Sci., Moscow

СЕКРЕЦИЯ СЛЕЗЫ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ КОНЪЮНКТИВЫ
ГЛАЗА И СЛИЗИСТОЙ ПОЛОСТИ РТА

И. А. Лапина

Физиологический отдел им. И. П. Павлова Института экспериментальной
медицины АМН СССР, Ленинград

Полученные ранее факты секреции слезной железы на раздражение полости рта и слюнной железы на раздражение конъюнктивы глаза указывают на тесную функциональную связь рефлекторных дуг слезотечения и слюноотделения (Абуладзе, 1936; 1953; Лапина, 1960, 1961).

Известно, что количественные изменения слюны на разные пищевые и химические раздражения сопровождаются качественными изменениями состава слюны: меняются вязкость, состав белковых компонентов (Бирюков, 1934; Алексинцева и Фольбоорт, 1938; Langstroth, McRae, Stavray, 1938; Komarov, Stavray, 1940; Кнапп, 1950; Травина, 1952, и др.). Состав слезной жидкости изучался Давсоном (Davson, 1950) и Адлером (Adler, 1953). В слезном секрете человека обнаружены альбумины и глобулины.

В настоящей работе ставилась задача проследить за изменениями слезной секреции при раздражении разных поверхностей конъюнктивы глаза и полости рта.

МЕТОДИКА

Опыты ставились на 4 собаках, у которых были наружу выведены протоки обеих слезных и околоушных слюнных желез, а также симметричные участки задней трети языка по методике К. С. Абуладзе (1953). Конъюнктура глаза раздражалась закапыванием глазной пипеткой 6 капель дистиллированной воды или 0.1 н. раствора соляной кислоты. Раздражение полости рта производилось вливанием 5 мл 0.1 н. раствора соляной кислоты или едк 15.0 г мясосухарного порошка, смоченного водой в пропорции 1 : 2. Участок языка раздражался 0.1 н. раствором соляной кислоты в течение 20 сек.

В каждом опыте раздражалась 4 раза с промежутком в 5 мин. одна воспринимающая поверхность. Для определения белкового состава слеза собиралась в мерные колбы суммарно за весь опыт. Определение общего количества белка производилось методами спектроскопии (спектроскоп СПФ-4) и электрофореза на бумаге.¹ Слеза (всегда в одном и том же количестве) разводилась в пробирке дистиллированной водой до 3 мл.

Разделение белковых фракций в слезе производилось посредством электрофореза в фосфатном буфере при pH 7.7 в течение 5 часов. Напряжение на электродах достигало 360—400 в при силе тока 0.8 ма на 1 см отечественной хроматографической бумаги. Окраска белковых электрофореграмм осуществлялась антрихиноновым кислотно-синим-черным красителем.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При еде мясосухарного порошка слезная секреция суммарно за опыт составляла у собак: Сильвы 0.6 мл, Беляка 0.4—0.5, Пыжа 0.3—0.4 мл, Волги 0.3 мл. При раздражении конъюнктивы глаза раствором соляной кислоты количество слезы несколько увеличивалось. Суммарно за опыт оно составляло у Сильвы 0.7—0.8 мл, у Беляка 0.6—0.65, у Пыжа 0.4,

¹ Консультацию и помощь в определении белка оказали биохимики Т. Н. Ловягина и А. П. Здродовская, которым автор приносит сердечную благодарность.

у Волги 0.35 мл. При вливании кислоты в полость рта величина слезной секреции за опыт была у Сильвы 0.5 мл, у Беляка и Пыжа 0.3, у Волги 0.4 мл. При кислотном раздражении одного выведенного наружу участка языка секреция слезы равнялась у Сильвы и Беляка 0.4 мл, у Пыжа

Таблица 1

Количество белка (в мг) в 1 мл слезы при раздражении конъюнктивы глаза и полости рта

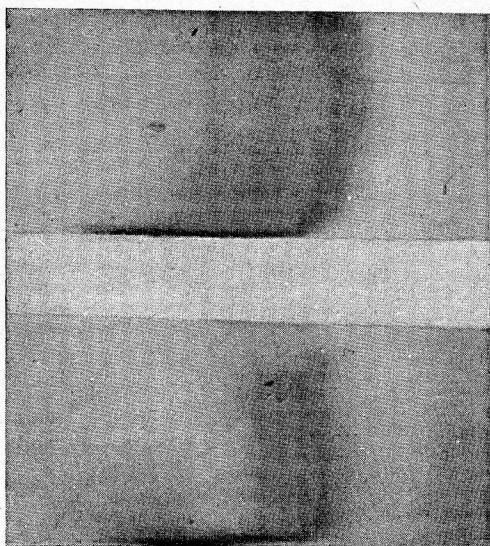
Кличка собаки	Раздражения			
	конъюнктивы левого или правого глаза 0.1 н. раствором HCl	полости рта 0.1 н. раствором HCl	еда мясосухарного порошка	изолированного левого или правого участка языка 0.1 н. раствором HCl
Сильва	4.5	6.9	15.0	5.5
Беляк	4.3	7.2	14.5	6.1
Пыж	3.7	7.6	13.2	5.0
Волга	4.7	6.7	16.5	5.8

и Волги 0.2—0.25 мл. В слезной секреции был определен белок (пересчет белка всегда вели на 1 мл слезы). На табл. 1 приводятся средние данные из 3 опытов. Как видно из данных табл. 1, максимальное количество белка в слезе отмечалось при еде мясосухарного порошка и минимальное — при раздражении конъюнктивы раствором соляной кислоты. При кислотном раздражении полости рта белка в слезе оказывалось в два раза меньше, чем при пищевом раздражении. Считая, что кислота является сильным раздражителем, для сравнения раздражалась конъюнктура глаза дистиллированной водой. На табл. 2 приводятся результаты этих опытов. Как видно из данных табл. 2, при раздражении конъюнктивы глаза водой и раствором соляной кислоты слезная секреция по составу белка отличается незначительно.

С целью определения в слезной жидкости белковых фракций было проведено электрофоретическое разложение ее белковых компонентов. Ниже приводятся фотографии двух спектров слезной жидкости собаки Сильва (рисунки).

Видно, что спектр слезы при пищевом раздражении более интенсивен и состоит из большего числа фракций, чем спектр слезы при кислотном раздражении конъюнктивы глаза. Анализ спектра приводится в электрофореграммах слезы собак Сильва и Беляк (табл. 3).

С помощью электрофореза в слезе при пищевом раздражении удалось определить 4 белковые фракции: альбумины и α -, β -, γ -глобулины, при



Белковые спектры слезы при раздражении слизистой полости рта и конъюнктивы глаза собаки Сильва.

Вверху — при еде мясосухарного порошка; внизу — при раздражении конъюнктивы глаза 0.1 н. раствором HCl.

Таблица 2

Слезная секреция и содержание в ней белка при раздражении конъюнктивы глаза дистиллированной водой или раствором соляной кислоты

Кличка собаки	Раздражители			
	дистиллированная вода		0.1 н. раствор HCl	
	количество слезы (в мл)	белок в слезе (в мг)	количество слезы (в мл)	белок в слезе (в мг)
Сильва	0.12	3.0	0.7	4.5
Беляк	0.15	3.2	0.6	4.0
Пыж	0.14	3.7	0.4	3.7

раздражении же конъюнктивы глаза только одну белковую фракцию — альбумины. При кислотном раздражении полости рта определялись 2—3 фракции белка, но γ -глобулинов не было.

Таким образом, белковый состав слезы различен при разных раздражениях, причем это различие зависит как от качества раздражителя (пища, кислота), так и от воспринимающей поверхности (полость рта или конъюнктивы глаза). Быстрота реакции не вызывает сомнений в ее нервной природе. Вопрос о том, только ли функциональное состояние

Таблица 3

Электрофореграммы слезы собак Сильва и Беляк (белковые фракции в процентах)

Раздражения	Сильва	Белок
Еда мясосухарного порошка	4 белковые фракции: альбумины 38—27, глобулины (в %): α —32—22, β —40—19, γ —11	4 белковые фракции: альбумины 55—34, глобулины (в %): α —23—14, β —21—12, γ —22—19.
Вливание 0.1 н. раствора HCl в полость рта	3 белковые фракции: альбумины 26—23, глобулины (в %): α —58, β —19	2 белковые фракции: альбумины 29, глобулины α —71
Раздражение конъюнктивы глаза 0.1 н. раствором HCl	1 белковая фракция—альбумины 100	1 белковая фракция—альбумины 100
Раздражение участка языка 0.1 н. раствором HCl	2—3 белковые фракции (мало белка)	3 белковые фракции (мало белка)

центров рефлекторной дуги слезотечения и слюноотделения определяет разный состав слезы или определенную роль играют свойства эпителиальных клеток самой слезной железы, остается еще не решенным. На основании приведенных опытов можно предполагать, что, так же как и у слюнной, у слезной железы имеются разные механизмы секреции.

ВЫВОДЫ

1. При раздражении конъюнктивы глаза и полости рта выделяется слезная жидкость, разная по количеству белка.

2. Белковый состав слезы меняется в зависимости от качества раздражителя.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С., Бюлл. ВИЭМ, № 3—4, 36, 1936; Изучение рефлекторной деятельности слюнных и слезных желез. Медгиз, 1953.
- Алексинцева Э. С., Г. Ф. Фольборг, Физиолог. журн. СССР, 24, вып. 1—2, 15, 1938.
- Бирюков Д. А., Физиолог. журн. СССР, 17, № 2, 235, 1934.
- Кнапп О. Н. Изменение вязкости слюны при условных и безусловных пищевых рефлексах. Дисс. Л., 1950.
- Лапина И. А., Тез. XIX совещ. по пробл. в. н. д., ч. 1, 196, Л., 1960; Физиолог. журн. СССР, 47, № 4, 483, 1961.
- Травина А. А. Некоторые данные о вкусовом анализаторе. Дисс. Л., 1952.
- Adler F. H. Physiology of the eye. Philadelphia, 1953.
- Davson H. Physiology of the eye. London, 1950.
- Komarov S. A. a. G. W. Stavraku, Canad. Journ. Res., 18, 233, 1940.
- Langstroth G. O., D. R. McRae, G. W. Stavraku, Arch. Inst. Pharmacodyn., 58, 61, 1938.

Поступило 14 II 1961

LACRIMAL SECRETION IN RESPONSE TO STIMULATION OF OCULAR CONJUNCTIVA AND ORAL MUCOSA

By I. A. Lapina

From I. P. Pavlov's Physiological Department, Institute of Experimental Medicine, Leningrad

ВЛИЯНИЕ БИОГЕННОГО СТИМУЛЯТОРА ПО ФИЛАТОВУ НА ВОССТАНОВЛЕНИЕ ФУНКЦИЙ ЖЕЛУДКА ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ПЕРЕДНЕЙ ПОЛОВИНЫ СПИННОГО МОЗГА

Р. О. Барсегян

Институт физиологии им. акад. Л. А. Орбели АН Армянской ССР, Ереван

Нарушение нормальных связей вышележащих отделов ц. н. с. со спинномозговым симпатическим центром влечет за собой ряд изменений в деятельности внутренних органов, в частности желудка (Барсегян, 1953, 1956, 1960). При изучении моторной и секреторной функций желудка было установлено, что после перерезки передней половины спинного мозга в течение 5—10 дней наблюдается торможение с последующим «спонтанным» сокоотделением в желудке вне пищеварения, с увеличением рефлекторного сокоотделения, повышением кислотности сока и его переваривающей силы. При этом суживается диапазон размаха колебаний этих показателей. Было также установлено (Барсегян, 1953, 1956, 1960; Барсегян, Матинян, Адамян, 1955) нарушение отношения дифференцированного желудочного сокоотделения в его количественных и качественных показателях к различным пищевым раздражителям (мясо, хлеб, молоко). На основании этих работ мы пришли к выводу, что нормальное дифференцированное сокоотделение желудка на различные пищевые раздражители обеспечивается тормозящим механизмом симпатической нервной системы.

Характер влияния симпатической нервной системы на желудок изучался в ряде работ (Орбели, 1934; Villarreal, Robertson, Grossman, 1952; Сафаров, 1953; Forrest, Code, 1954; Лысов, 1956; Тетяева, 1956). Однако эти работы были выполнены без перерезки спинного мозга. Большой интерес представляет относительно мало изученный вопрос о компенсаторном восстановлении нарушенной функции желудка после травмы ц. н. с. (Асратян, 1953а и 1953б; Франкштейн, 1954; Майоров, 1956, Угрюмов, 1956, и др.).

Задача данной работы заключалась в выяснении характера влияния некоторых лекарственных веществ на нервный механизм восстановления нормальной функции желудка после перерезки передней половины спинного мозга.

МЕТОДИКА

При выяснении первого механизма восстановления функций желудка мы исходили из того предположения, что главная причина нарушений заключается в том, что первоначальное торможение желудочного сокоотделения является результатом чрезмерного раздражения симпатической нервной системы, которое возникает вследствие перерезки передней половины спинного мозга. Впоследствии влияние симпатической нервной системы на желудок ослабляется. Поэтому возник вопрос о необходимости применения такого препарата, который мог бы после операции соответственно тонизировать симпатическую нервную систему, предотвратить или ликвидировать подавленное состояние спинного мозга и заложенного в нем симпатического центра.

Введение адреналина в организм как симпатикотропного вещества сопровождается двухфазным его действием на функцию сокоотделения желудка: начального торможения (4—10 мин.) и последующего усиления желудочной секреции. Однако после перерезки передней половины спинного мозга у собак такое действие адреналина не проявляется. Следовательно, адреналин только при нормальном состоянии симпатической нервной системы оказывает свое действие. Поэтому мы решили применить спе-

циальный биологический препарат, приготовленный по способу Филатова, учитывая его трофическое действие на ряд тканей организма. Биогенный стимулятор по Филатову представляет собой водный экстракт из мышц собаки, предварительно выдержанный на холоде (при температуре 3—4°) в течение 7 суток. Мышца протирается в ступке для облегчения экстрагирования биостимулятора из ткани. На 100 г мышцы берется 300 мл физиологического раствора. Стерилизуется кипячением.

Опыты ставились на собаках с желудочной фистулой по Басову и маленьким желудочком по Павлову. У собак с фистулой желудка опыты проводились при мнимом кормлении молоком (225 мл). Сок собирался каждые 15 мин. в течение 1,5—2 часов. Кислотность сока изучалась титрованием, переваривающая сила — по Метту.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У собак Дзинго, Топсик и Рекс (самцы 3—4 лет) первоначально определялась величина желудочного сокоотделения при мнимом кормлении, после чего применялся биогенный стимулятор. Обнаружилось, что последний у интактных животных не изменяет общего характера кривой

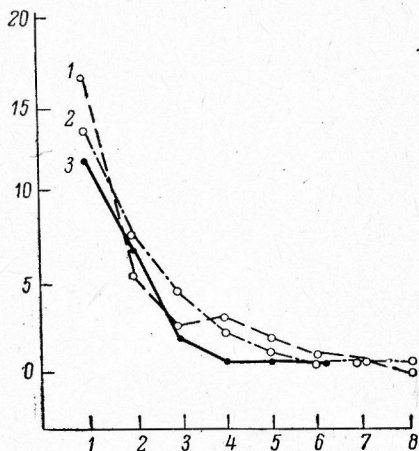


Рис. 1. Влияние биогенного стимулятора на количество желудочного сокоотделения до и после перерезки передней половины спинного мозга на уровне V—VI грудных сегментов. Собака Дзинго.

По оси ординат — количество сока в среднем (в мл); по оси абсцисс — номера 15-минутных порций желудочного сока. 1 — сокоотделение в норме; 2 — сокоотделение после применения биостимулятора в течение 25 дней; 3 — после спинальной операции с применением биостимулятора в течение 50 дней.

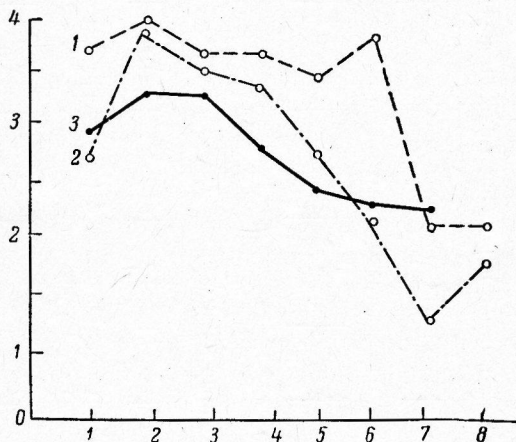


Рис. 2. Влияние биогенного стимулятора на количество свободной соляной кислоты желудочного сока до и после спинальной операции. Собака Дзинго.

По оси ординат — количество свободной соляной кислоты (в мг); по оси абсцисс — номера 15-минутных порций желудочного сока.

Количество HCl: 1 — в норме, 2 — после применения биогенного стимулятора, 3 — за 50 дней после операции с применением биогенного стимулятора.

сокоотделения, меняется лишь количество сока. После установления нормы у животных была произведена перерезка передней половины спинного мозга на уровне V—VI грудных сегментов и затем вводился биогенный стимулятор. Опыты были поставлены на 2-й или 3-й день после операции. У всех этих собак, в отличие от животных, которым не вводился биогенный стимулятор (Барсегян, 1953, 1956), не наблюдалось подавления спинно-мозговых рефлексов: мочеиспускание осуществлялось самостоятельно. Надо отметить, что у собак, оперированных таким образом (без применения биогенного стимулятора), самостоятельное опорожнение мочевого пузыря осуществляется только через 10—15 дней. У подопытных собак с введением стимулятора не наблюдалось также подавления рефлекторного желудочного сокоотделения как следствия операции. Величина сокоотделения у всех животных с первого дня после операции оказалась в пределах нормы. Количество свободной соляной кислоты и переваривающая сила сока также заметно не изменились (табл. 1, рис. 1 и 2). Функции стояния и ходьбы восстановились очень быстро: у Топсика на 3-й, у Рекса на 5-й и у Дзинго на 20-й день после операции. Дзинго

Рефлекторное желудочное сокоотделение на мнимое кормление молоком (средние данные)

Клиника собаки	Периоды опытов (от—до)	Количество желудочного сока (в мл)				Переваривающая сила сока по Метту (в мм)				Свободная соляная кислота желу- дочного сока (в мг)						
		в 15-минутных порциях														
		1	2	3	4	всего за 1 час	1	2	3	4	1	2	3	4		
Исходные данные																
Рекс	{	1 III 19 IV 1960	36	22	16	15	90	5.6	5.6	6.4	7.2	3.83	4.45	4.56	4.60	
			Перерезка передней половины спинного мозга (V—VI грудные сегменты)													
	{	21 IV 1960 21 IV—28 IV 1960 30 IV—8 VII 1960	14	15	7	9	45	—	—	4	3	3.79	3.56	4.15	3.79	
			26	27	21	19	93	7	6.5	5.6	5.6	4.45	4.63	4.76	4.74	
			36	23	16	14	90	4	4.3	5.3	5.5	3.64	4.63	4.94	5.06	
			Удаление брюшных симпатических цепочек													
			9	4.5	5	5	23	4.5	4	4	4	149	250	277	308	
			Перерезка передней половины спинного мозга (V—VI грудные сегменты)													
			{	16 VI 1960 16 VI—8 VII 1960 7 IX—28 IX 1960	6.5	1.3	0.4	—	—	3	2.5	—	451	535	—	—
					7.3	5.0	3.8	5.5	22	5	4	4.6	280	351	316	343
8.6	8	3			4	23	3	3.7	2.5	140	170	133	—			
Шутка																

был забит на 55-й день после операции. В слизистой оболочке желудка изменений не было обнаружено. Топсик был забит на 42-й день после операции, его желудок также имел нормальный вид. Рекс жив (14 месяцев после операции) и находится в нормальном состоянии.

У 4-й собаки Шуки того же возраста с маленьким павловским желудочком опыты ставились при кормлении мясом и молоком с хлебом в течение 54 дней. После установления характера сокоотделения, величины свободной соляной кислоты и переваривающей силы сока был применен биогенный стимулятор. Количество сокоотделения и другие показатели при кормлении молоком и хлебом с молоком заметно не изменились. При кормлении же мясом увеличились количество сокоотделения и переваривающая сила сока. Таким образом, в норме биогенный стимулятор избирательно снимает тормозящее влияние симпатической нервной системы на желудочное сокоотделение.

На следующий день после перерезки передней половины спинного мозга и применения стимулятора собака Шуки имела бодрый вид, задние конечности были в активно-флексорном состоянии. Не имело места и подавление спинальных рефлексов; наоборот, на слабые раздражения конечностей наблюдались резкие двигательные ответы. На 3-й день после операции в ответ на кормление молоком (225 мл) за 2 часа выделился только 1 мл желудочного сока с высокой переваривающей силой. При вторичном кормлении молоком (через 2 часа) сок выделился в количестве, соответствующем норме, с нормальными показателями кислотности и переваривающей силы. Позже при кормлении молоком количество желудочного сокоотделения снизилось до 73% по сравнению с нормой. Сокоотделение несколько уменьшилось и при кормлении мясом и хлебом с молоком. Незначительно снизилась также и кислотность сока, а его переваривающая сила, наоборот, значительно повысилась (табл. 2), тогда как у предыдущих собак с боровской фистулой при мнимом кормлении молоком переваривающая сила сока в начальном периоде после операции оставалась на прежнем уровне или только изменялся характер кривой (табл. 1). Увеличение переваривающей силы сока маленького желудочка после спинно-мозговой операции объясняется, возможно, степенью влияния через симпатическую и парасимпатическую иннервацию маленького и

Таблица 2
Сводные данные, полученные у собаки Шуки

Наименование показателей при различных пищевых раздражениях	Количественные показатели (в среднем)		
	в норме	при применении биогенного препарата	после спинномозговой операции с применением биогенного препарата
Сокоотделение при кормлении молоком (в мл)	10.3	10.7	7.2
Сокоотделение при кормлении молоком с хлебом (в мл)	10.5	10.5	9.1
Сокоотделение при кормлении мясом (в мл)	13.2	19.0	10.0
Соляная кислота желудочного сока при кормлении молоком (в мг)	4.54	4.54	4.30
Соляная кислота желудочного сока при кормлении хлебом с молоком (в мг)	4.85	4.51	4.56
Соляная кислота при кормлении мясом (в мг)	5.00	5.00	4.60
Переваривающая сила желудочного сока при кормлении молоком (в мм)	1.2	1.1	2.5
Переваривающая сила желудочного сока при кормлении хлебом с молоком (в мм)	1.6	1.5	2.6
Переваривающая сила желудочного сока при кормлении мясом (в мм)	1.9	2.2	4.2

интактного желудочков, тем более, что в норме у этой собаки переваривающая сила сока маленького желудка была очень низкой. Возможно, что в маленьком желудочке влияние симпатической иннервации преобладало над парасимпатическим, после же перерезки передней половины спинного мозга с применением биогенного стимулятора ослабились симпатические импульсы и нормализовалось их взаимодействие.

Для установления механизма действия биогенного стимулятора и значения при этом симпатической иннервации у 3 собак (Тишка, Шутка и Тигр) одновременно с операцией фистулы желудка производилась десимпатизация: в одном случае (у Тишки и Шутки) — удаление брюшных симпатических цепочек, в другом (у Тигра) — перерезка симпатических нервов у входа в желудок.

Эти собаки были почти одинакового веса (13—15 кг) и возраста. Желудочное сокоотделение изучалось через 1 месяц после симпатэтомии. Диапазон колебаний количества сокоотделения и других показателей был небольшим по сравнению с колебаниями их у собак с интактной иннервацией желудка. Так, у Тишки и Тигра количество сока в среднем за час составляло 10—15 мл, а у Шутки 15—30 мл.

У всех 3 собак последующая перерезка передней половины спинного мозга не вызвала значительных изменений в желудочном сокоотделении. Так, например, у собаки Шутка количество сокоотделения и переваривающая сила сока не изменились, кислотность сока хотя и увеличилась, но незначительно (табл. 1). У 2 других собак (Тишка и Тигр) биогенный стимулятор применялся до операции спинного мозга, но не вызвал заметных изменений в желудочном сокоотделении. У собаки Тишка спустя 2.5 месяца после перерезки передней половины спинного мозга несколько увеличилось количество сокоотделения, державшееся в течение 7 месяцев наблюдения. У собаки Тигр перерезка передней половины спинного мозга несколько увеличила переваривающую силу сока (с 4 до 5 мм), другие показатели остались в пределах нормы. Введение после этого биогенного стимулятора не внесло изменений в сокоотделение.

Таким образом, при сопоставлении данных, полученных при применении биогенного стимулятора после перерезки передней половины спинного мозга, с данными, полученными у собак с предварительным удалением брюшных симпатических цепочек и последующей аналогичной перерезкой спинного мозга, обращает на себя внимание сходство результатов. В обоих случаях после перерезки передней половины спинного мозга не наблюдалось характерного шокового состояния — арефлексии спинного мозга; не проявлялись также такие вегетативные изменения, как торможение желудочного сокоотделения, задержка самопроизвольного мочеиспускания и т. д. Сходство влияния на спинной мозг биогенного стимулятора, с одной стороны, и предшествующего удаления симпатических цепочек, с другой, приводит к заключению, что биогенный стимулятор действует через симпатическую нервную систему. Из полученных данных следует также, что этот стимулятор уменьшает степень болевых ощущений и поэтому препятствует чрезмерному раздражению симпатической нервной системы. По этой же причине не тормозится деятельность спинного мозга и вегетативных функций.

Удаление симпатических цепочек производилось за 1 мес. до начала опытов над желудком и за 3 мес. до перерезки передней половины спинного мозга. Поэтому мы имели уже устойчивое состояние в желудочном сокоотделении. Это состояние не изменялось после перерезки спинного мозга благодаря тому, что желудок был лишен симпатической иннервации. Отсутствие шоковых явлений в отношении спинозговых соматических функций также объясняется отсутствием влияния симпатической нервной системы на спинной мозг.

Оптимальной частотой введения биогенного стимулятора, по нашим данным, следует считать 1 мл 1 раз в 10 дней в течение 2 месяцев.

ВЫВОДЫ

1. После перерезки передней половины спинного мозга на уровне V—VI грудных сегментов возникает 5—10-дневное торможение желудочного сокоотделения с последующим «спонтанным» его появлением вне пищеварения и увеличением всех показателей рефлекторного сокоотделения.

2. Введение биогенного стимулятора по Филатову после перерезки передней половины спинного мозга предотвращает тормозное состояние спинного мозга, быстро восстанавливает его рефлекторную возбудимость и противодействует торможению желудочного рефлекторного сокоотделения. Не появляется также спонтанного сокоотделения.

3. Перерезка передней половины спинного мозга после удаления брюшных симпатических цепочек не вызывает типичного шокового состояния рефлекторной деятельности спинного мозга и не тормозит рефлекторного желудочного сокоотделения.

4. После удаления брюшных симпатических цепочек биогенный стимулятор не влияет на величину желудочного сокоотделения как до, так и после перерезки передней половины спинного мозга.

5. Применение биогенного стимулятора действует так же, как и предварительное удаление брюшных симпатических цепочек — препятствует образованию грубой соединительной ткани (рубца) на месте перерезки спинного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А., Тез. докл. научн. сесс., посвящ. вопр. в.н.д. и компенсаторн. приспособлениям, Ереван, 1953а; в кн.: Физиология центральной нервной системы, 435, 1953б; Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиолог., биохим. и фармаколог., Киев, 1955.
- Барсегян Р. О., Тез. докл. научн. сесс., посвящ. вопр. в.н.д. и компенсаторн. приспособлениям, Ереван, 1953; Тез. докл. II Закавказск. съезда физиолог., биохим., фармаколог., Тбилиси, 1956; Сб. докл. конфер. физиолог. лабор. АН СССР и Московск. общ. физиолог., биохим., фармаколог., Изд. АН СССР, М., 1960.
- Барсегян Р. О., Л. А. Матинян, Ф. А. Адамян, Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиолог., биохим. и фармаколог., Киев, 1955.
- Лысов В. Ф., Бюлл. exper. биол. и мед., 41, № 3, 1956.
- Майоров Т. И. В сб.: Вопросы экспериментального и клинического изучения последствий травмы спинного мозга. М., 1956.
- Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Л., 1934.
- Сафаров Р. И., Физиолог. журн. СССР, 39, № 6, 1953.
- Тетяева М. Б. В сб.: Материалы по эволюционной физиологии. 1, 284. Л., 1956.
- Угрюмов В. М. В сб.: Вопросы экспериментального и клинического изучения последствий травмы спинного мозга. М., 1956.
- Франкштейн С. И. В сб.: Проблема реактивности и патологии. М., 1954.
- Forrest A. P. M., C. F. C o d e, Am. Journ. Physiol., 177, № 3, 430, 1954.
- Villarreal R., C. Robertson, M. J. Grossman, Am. Journ. Physiol., 169, № 3, 1952.

Поступило 7 I 1961

INFLUENCE OF FILATOV'S BIOGENIC STIMULATOR ON RESTORATION OF GASTRIC FUNCTION FOLLOWING ANTERIOR HEMISECTION OF THE SPINAL CORD

By R. O. Barsegian

From the L.A. Orbeli Institute of Physiology, Armenian SSR Acad. Sci. Erevan

О ЗАВИСИМОСТИ ВЫДЕЛЕНИЯ УРОПЕПСИНА ОТ ЭКСКРЕЦИИ ПЕПСИНА В ЖЕЛУДКЕ

И. П. Смирнов

Кафедра терапии для усовершенствования врачей № 2 Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, Ленинград

Наличие в моче протеолитического фермента впервые обнаружил Брюке (Brücke, 1861). Миа и Бельфанти (Mia, Belfanti, 1886) назвали этот фермент уропепсином. Последующими исследователями (Frouin, 1904; Grober, 1905; Mirsky а. о., 1948) доказано, что с мочой выделяется не пепсин, а пропепсин или пепсиноген.

Если клиническому значению определения уропепсина посвящено много работ, то по экспериментальному изучению выделения фермента имеются лишь единичные исследования. Так Фруэн (Frouin, 1904), Бухер и Айви (Buchner, Ivy, 1947), Блок с соавторами (Block а. о., 1948) после экстирпации желудка у животных и людей наблюдали прекращение выделения фермента с мочой, Фулд и Хираяма (Fuld, Hirayama, 1912) — повышение количества его в моче после вливания в желудок воды через фистулу, а Пекзеник и Кавахара (Peczenik, Kawahara, 1928) — после еды. Мирский и соавторы (Mirsky а. о., 1948) установили, что внутривенное введение собакам пепсиногена вызывает резкое увеличение выделения уропепсина, в то время как введение пепсина таким эффектом не сопровождается.

В настоящее время можно считать установленным, что уропепсиноген или уропепсин образуется в желудке, хотя некоторые авторы (Varro а. о., 1952; Harrower а. о., 1956) склонны считать, что прямой зависимости экскреции уропепсина с мочой от содержания пепсина в желудочном соке не существует.

Учитывая разноречивость мнений в отношении закономерностей выделения пепсина мочи, мы предприняли экспериментальное исследование с целью выяснить зависимость экскреции уропепсина от секреции пепсина в ответ на введение некоторых пищевых веществ и фармакологических препаратов (гистамин, атропин, пентамин, спазмолитин, кортизон).

МЕТОДИКА

Проведено 66 опытов на 3 собаках с маленьким желудочком по И. П. Павлову и фистулой мочевого пузыря. Одной собаке дополнительно был наложен свищ желудка. Животные находились на смешанном питании и строгом по времени пищевом и водном режиме. Контрольный период длился 2—3 часа. Производилось начальное измерение объема желудочного сока, определение общей кислотности и концентрации свободной соляной кислоты титрованием 0.1 н. раствором едкого натра и активности пепсина по Эге и Менк-Тигезену (Ege, Menck-Thygesen, 1933) в модификации Н. П. Пятницкого (1955). В моче определялся уропепсин по методу Сильвеста—Уэста с соавторами (Sylvest, 1949; West а. о., 1952) в модификации Л. И. Идельсона (1958). Указанные методики определения пепсина и уропепсина основаны на химозинном действии фермента.

Для возбуждения желудочной секреции применялись следующие пищевые раздражители: хлеб — 200 г, мясо — 200 г и молоко — 600 мл.

Изучалось влияние на желудочную секрецию и выделение уропепсина некоторых фармакологических препаратов гистамина солянокислого 0.05 мг/кг, атропина сернокислого — 0.05 мг/кг, пентамина — 3мг/кг, спазмолитина — 10мг/кг, а также кортизона. Атропин и ганглиолитики вводились внутримышечно за 1 час до применения пищевого возбuditеля. Введение кортизона производилось по 50 мг ежедневно в течение 7 дней, и только после этого ставились опыты с пищевыми раздражителями, а затем с атропином. Инъекции кортизона продолжались и в последующие дни до окончания опытов. Кроме того, производилось изучение влияния воды, влитой в желудок через фистульную трубку, на выделение желудочного сока и уропепсина.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При кормлении собак хлебом в большинстве опытов изливался желудочный сок с большой концентрацией пепсина, меньшая активность пепсина определялась в соке, выделенном на мясо. Наименьшая концентрация пепсина была в «молочном» желудочном соке. Выделение наибольшего количества фермента на хлеб и мясо падало на первую — нервнорефлекторную фазу желудочной секреции, а при кормлении собак молоком количество выделенного пепсина в желудочном соке достигало максимума лишь в 3-м часу. Исключением являлась одна собака, которая очень быстро и полностью подала пищу. У нее латентный период сокоотделения равнялся всего 5 мин., и на все виды пищевых веществ в 1-й час опыта отделялся желудочный сок в большем количестве. Количество пепсина в это время также было наиболее высоким.

Выделение уропепсина после кормления повышалось на 50—300% от исходного уровня. В опытах с возбуждением желудочных желез мясом и хлебом графическое изображение экскреции пепсина и уропепсина было сходным. Повышение выделения уропепсина всегда начиналось через 1 час после начала сокоотделения, достигало максимума к 3—4-му часу опыта и постепенно снижалось параллельно с уменьшением желудочной секреции до исходного уровня (рис. 1).

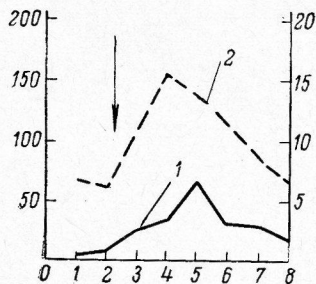


Рис. 2. Динамика отделения пепсина и уропепсина по часам при еде молока.

Стрелка — еда молока. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

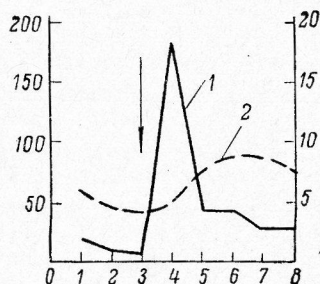


Рис. 1. Динамика отделения пепсина и уропепсина по часам при еде мяса.

По оси ординат: слева — общее количество пепсина (в единицах), справа — уропепсин (в единицах в час); по оси абсцисс — время (в часах). 1 — пепсин; 2 — уропепсин. Стрелка — еда мяса.

Экскреция уропепсина при возбуждении желудочных желез молоком имела другой характер. Нарастание выделения фермента с мочой наблюдалось уже в 1-й час опыта, а максимальное количество уропепсина отмечалось также во 2—3-м часу опыта. Характерно, что кривая экскреции уропепсина как бы копировала кривую выделения пепсина (рис. 2).

Для выяснения роли жидкости в выделении уропепсина поставлены опыты с вливанием в желудок по 300 и 600 мл воды. Оказалось, что при вливании воды увеличивается диурез и поэтому концентрация фермента в моче резко снижается, однако общее количество его нарастает, хотя значительного увеличения выделения пепсина желудочными железами

и не происходит. Сравнение выделения уропепсина на воду и молоко показало, что на молоко выделяется значительно больше фермента, а величина диуреза имела обратные соотношения. Так, если после вливания воды в желудок все ее количество выводится в течение 4 часов, то после кормления собаки молоком диурез за 4 часа не превышает 200 мл.

Опыты с применением атропина подтвердили факты, полученные А. В. Соловьевым (1959), что атропин значительно угнетает желудочную секрецию, снижает кислотность только на хлеб. На мясо и молоко уменьшение объема сока и кислотности его наблюдается только в первую фазу. Во вторую фазу секреции объем сока даже возрастает. Отделение же пепсина в желудочном соке и выделение уропепсина с мочой после атропинизации уменьшались независимо от вида примененного возбудителя желудочных желез.

Полученные данные позволяют полагать, что ферментообразование в желудочных железах находится под преимущественным контролем парасимпатического нерва, в то время как отделение секрета и образование кислоты происходят и при выключении блуждающего нерва.

На основании анализа таблицы можно сделать следующие выводы: 1) при вливании в желудок воды значительно увеличиваются диурез

Диурез, секреция пепсина и экскреция уропепсина при вливании в желудок воды, кормлении одним молоком и кормлении молоком после предварительной инъекции атропина у собаки Дина

Часы	Вода			Молоко			Молоко после атропина		
	П	УП	Д	П	УП	Д	П	УП	Д
К. п	12	7.7	23	6	8.5	18	6	7.5	16
1-й	49	14	171	51	10.2	32	30	6.9	27
2-й	36	11.6	220	86	12.5	40	36	8	34
3-й	13	5	132	120	16	53	49	6.9	37
4-й	15	4.5	83	70	14.5	49	45	6.7	47
5-й	13	4.4	20	36	9.7	62	30	7	36
6-й	18	4	18	30	6.8	42	21	6.3	31

Примечание. К. п. — контрольный период; П — пепсин (в единицах); УП — уропепсин (в единицах в час); Д — диурез (в мл).

и выделение уропепсина в первые часы опыта, а затем наступает быстрое истощение экскреции фермента, секреция пепсина при этом незначительная; 2) при кормлении собаки молоком секреция пепсина значительно больше, диурез увеличивается не так резко, а выведение уропепсина значительно возрастает; 3) после предварительной инъекции атропина и последующего кормления молоком выделение пепсина уменьшается, а уропепсина — существенно не изменяется, диурез остается прежним. Отсюда можно сделать следующее предположение. Вода, являясь слабым возбудителем желудочных желез, способствует выведению циркулирующего в плазме пепсиногена с мочой. При применении же молока увеличение выделения уропепсина происходит отчасти за счет «вымывания» ранее образованного пепсиногена плазмы, а также за счет вновь образующегося фермента в слизистой желудка.

На основании того, что после предварительного введения пентамина и спазмолитина отмечалось снижение диуреза независимо от характера примененного пищевого раздражителя, можно сделать вывод, что ганглиоблокирующие вещества уменьшают выделение уропепсина не только вследствие угнетения желудочной секреции, но и в результате снижения клубочковой фильтрации, установленного Мойером и Мак Конном (Moyer, Mc Conn, 1956).

В отношении влияния гистамина на образование пепсина существуют различные мнения. Гиршович с соавторами (Hirschowitz а. о., 1957) считают, что гистамин у людей стимулирует секрецию пепсина во всех случаях, а Б. П. Бабкин (Babkin, 1944), что, наоборот — тормозит. Некоторые исследователи (Соловьев, 1959) придерживаются мнения, что гистамин возбуждает только обкладочные клетки желудочных желез, не оказывая

существенного влияния на главные. В наших опытах введение гистамина сопровождалось не только увеличением количества пепсина в желудочном соке, но и значительным повышением выделения уропепсина.

При ежедневном введении кортизона отмечено, что у всех собак натошак повышалось выделение пепсина и уропепсина. При постановке опытов с различными пищевыми раздражителями на фоне инъекций препарата выявлено увеличение желудочной секреции, а также повышение кислотности и активности пепсина, особенно в первую фазу. Выделение уропепсина было также значительно повышенным по сравнению с опытами без введения гормона. Предварительное введение атропина в этих случаях закономерно тормозило желудочную секрецию, выделение пепсина и уропепсина. Проведенные наблюдения могут свидетельствовать о тесном взаимодействии нервных и гуморальных механизмов желудочной секреции.

Мы полагаем, что полученные результаты имеют и клинический интерес, так как комбинированное применение АКТГ или кортизона с атропином, возможно, позволит избежать возникновения таких осложнений гормонотерапии, как рецидив язвенной болезни или развитие острой язвы желудка.

ВЫВОДЫ

1. Между выделением пепсина в желудочном соке и уропепсина с мочой существует строгий параллелизм.
2. Атропин в дозе 0.05 мг/кг, пентамин — 3 мг/кг, спазмолитин — 10 мг/кг резко угнетают выработку пепсина и выделение уропепсина.
3. Гистамин вызывает повышенную экскрецию пепсина и выделение уропепсина.
4. Систематическое введение кортизона по 50 мг ежедневно в течение недели в ответ на пищевые раздражители вызывает обильную секрецию желудочного сока с большей кислотностью и активностью пепсина, а также повышенное выделение уропепсина. Атропин и в этих случаях тормозит желудочную секрецию.

ЛИТЕРАТУРА

- Идельсон Л. И., Терап. архив., 30, 2, 52, 1958.
 Павлов И. П., Полн. собр. соч., 2, кн. 2, 285. Изд. АН СССР, 1951.
 Пятницкий Н. П., Тр. III Всесоюзн. конфер. врачей-лаборантов в Ленинграде, 74, М., 1955.
 Соловьев А. В. Новые данные о секреторной функции желудка и поджелудочной железы. Изд. АН СССР, 1959.
 Babkin B. P. Secretory Mechanism of the Digestive Glands. N. Y., 1944.
 Block S., L. Rosenberg, R. H. Broh-Kahn, I. A. Mirsky, Fed. Proc., 7, 9, 1948.
 Brücke E., Sitzungsberichte Akad. Wiss., 43, 618, 1861.
 Bucher G. R., A. C. Ivy, Am. Journ. Physiol., 150, 415, 1947.
 Ege R., Menck-Thygesen, Bioch. Zs., 264, 13, 1933.
 Frouin M. A., C. r. Soc. biol., 56, 204, 1904.
 Fuld E., K. Hirayama, Zs. exper. Path. u. Ther., 10, 248, 1912.
 Grober J., Deutsch. Arch. Klin. Med., 83, 309, 1905.
 Harrower H. W., D. L. Brook, Ph. Cooper, Ann. Surg., 144, 816, 1956.
 Hirschowitz B. I., J. L. London, H. M. Pollard, Gastroenterology, 32, 1, 85, 1957.
 Mirsky I. A., S. Block, S. Osher, R. H. Broh-Kahn, Journ. Clin. Invest., 27, 818, 1948.
 Moyer I. H., R. Mac Conn, Anesthesiology, 17, 1, 9, 1956.
 Mya G., S. Belfanti, Zbl. klin. Med., 42, 729, 1886.
 Peczenik O., M. Kawahara, Fermentforschung, 9, 97, 1928.
 Sylvest O., Acta Med. Scand., 133, 289, 1949.
 Varro V., I. Faredin, F. Novaszal, Klin. Wschr., 30, 108, 1952.
 West P. M., F. W. Ellis, B. L. Scott, Journ. Lab. a. Clin. Med., 39, 159, 1952.

Поступило 19 II 1961

DEPENDENCE OF UROPEPSIN ELIMINATION ON GASTRIC PEPSIN EXCRETION

By I. P. Smirnov

ВЛИЯНИЕ МЕТИЛТИОУРАЦИЛА НА МОЛОЧНУЮ
ПРОДУКТИВНОСТЬ И ФУНКЦИЮ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У КОЗ

Б. Н. Ермолов

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

В литературе известно большое количество данных о влиянии препаратов сухой щитовидной железы — тироксина, а также его искусственно синтезированных аналогов на молочную продуктивность и качественный состав молока различных животных. Однако работ, посвященных влиянию экспериментальных атиреозов и гипотиреозов на продукцию молока и молочного жира, немного. Среди них необходимо отметить исследования М. В. Добряковой (1954), Д. Н. Сулеймановой (1955), Э. П. Кокориной (1955), проведенные в лаборатории И. А. Барышникова.

Небольшое количество животных, находившихся под наблюдением указанных исследователей, и некоторая противоречивость их данных побудили нас провести дополнительные исследования. Кроме того, определенный интерес представляло наблюдение за изменением функции щитовидной железы с помощью радиометрической методики, которая в упомянутых работах не применялась.

В нашей работе изучались изменения молочной продуктивности, жирномолочности, газообмена и активности щитовидной железы у коз в условиях гипотиреоза, вызванного введением 6-метилтиоурацила (6-МТУ).

МЕТОДИКА

Опыты проведены на 11 лактирующих козах стада Научно-опытной станции Института физиологии им. Павлова АН СССР в период с апреля по июнь 1959 г. Под наблюдением находились козы 1955—1957 года рождения, на первом-втором месяце первой и второй лактации. Все животные находились в одинаковых условиях стойлового содержания. В их рацион входили сено, сочные и концентрированные корма, соответственно принятым в хозяйстве нормам. Проводился строгий учет остатков кормов. Воду козы получали в неограниченном количестве.

Опыт проводился по следующей схеме: I — предварительный период (20 дней), II — период скормливания 6-МТУ (36 дней) и III — заключительный период (24 дня). Первые 16 дней экспериментального периода (II) животные получали 30 мг 6-МТУ на 1 кг живого веса. Затем козам второй лактации дозу увеличили до 45 мг на 1 кг веса тела. Эту дозу козы данной группы получали до конца периода скормливания 6-МТУ, причем суточная доза (30—45 мг на 1 кг) вводилась в 3 приема.

На протяжении всего опыта ежедневно учитывались величина суточного удоя (в г) и жирность молока, определяемая кислотным способом. Газообмен исследовался при помощи масочной методики 1 раз в 4 дня. Пробы для газоанализа брали рано утром в течение 5 мин. через 10—11 часов после последнего кормления. В конце каждого из 3 периодов при помощи йода-131 проводилось радиометрическое исследование функции щитовидной железы. Радиоактивный йод вводился per os с хлебом, в дозе 1 мкюри на животное. Излучения радиоактивного йода, накапливаемого щитовидной железой, регистрировались при помощи γ -щупа и радиометра типа Б-2. Отчет радиоактивности проводился в течение 10 мин. через каждые 12 часов в течение 5 суток, затем — через 192 и 264 часа после введения изотопа. О функциональной активности щитовидной железы судили по динамике поглощения радиоактивного йода (спустя 12, 24 и 36 часов после введения дозы), максимуму поглощения и общему количеству изотопа фиксированного щитовидной железой за весь период регистрации (11 дней).

Фоном для каждого из показателей периода скармливания 6-МТУ служило среднее арифметическое, вычисленное за последние 12 дней предварительного периода. Данные заключительного периода сравнивались со средним арифметическим последних 4 дней периода скармливания 6-МТУ. Для удобства сравнения данные приведены по четырехдневкам, согласно взятию проб на газоанализ. Полученный материал обработан статистически.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В табл. 1 приведены данные о накоплении радиоактивного йода щитовидной железой подопытных коз в различные периоды наблюдения. Как видно из данных табл. 1, через 12 часов после введения радиоактивного

Т а б л и ц а 1

Накопление радиоактивного йода-131 щитовидной железой подопытных коз в различные экспериментальные периоды (средние показатели)

Экспериментальные периоды	Количество йода-131 (в процентах от введенной дозы)											
	Часы после введения дозы											
	12-й	24-й	36-й	48-й	60-й	72-й	84-й	96-й	108-й	120-й	192-й	264-й
I	6.59	10.94	13.04	15.80	15.69	18.79	18.84	18.00	17.60	18.95	15.66	13.70
II	2.90	2.19	2.02	2.46	1.22	1.23	2.10	1.48	1.74	1.04	0.19	0.00
III	18.65	27.70	34.29	34.25	37.95	34.83	37.69	37.31	36.58	34.14	32.83	31.83

йода нормальным козам его можно обнаружить в щитовидной железе в количестве, равном 6.59% от введенной дозы. Индивидуальные показатели коз колебались от 3 до 13%.

В норме наибольшее количество радиоактивного йода, накопленного щитовидной железой, равнялось 18%. Этот максимум накопления йода-131 достигался к 72-му часу после введения изотопа и держался с некоторыми колебаниями до 120-го часа. Индивидуальные вариации этого показателя у различных коз (16—34%) приходились на различные отрезки времени после введения йода-131.

Во II период щитовидная железа поглощала очень небольшое количество радиоактивного йода, который вводился на 25-е сутки после начала скармливания 6-МТУ. Максимум поглощения (2.90%) наступал через 12 часов после введения йода-131. Выведение радиоактивного йода из железы начиналось сравнительно быстро и заканчивалось к 192-му часу.

В заключительный период, вводя изотоп йода на 13-й день после прекращения скармливания 6-МТУ, мы наблюдали весьма интенсивное поглощение его щитовидной железой коз.

Так, к 12 часам после введения йода-131 было поглощено в среднем 18.65% от дозы, что превосходило норму в 2.5 раза и превышало количество йода, включавшегося в железу в период скармливания 6-МТУ более, чем в 6 раз. Максимум поглощения радиоактивного йода в заключительный период (свыше 34%) достигался к 36-у часу после введения дозы и держался с колебаниями до 120-го часа. Индивидуальные вариации наибольшего поглощения йода-131 у коз (27—66%) приходились на 36, 60, 72, 84-й и 120-й часы после введения дозы. Общее количество радиоактивного йода, фиксированного железой за весь период регистрации, на заключительном этапе опыта достоверно выше этого же показателя в предварительный период и в период скармливания 6-МТУ ($p < 0.01$). Количество радиоактивного йода, поглощенное через 12, 24 и 36 часов после введения дозы, было также существенно больше ($p < 0.01$) количества изотопа, поглощенного в эти же часы в I и II периоды.

В табл. 2 представлены данные о влиянии 6-МТУ на суточные удои, жирность молока и поглощение кислорода у коз в различные экспериментальные периоды, согласно порядковому номеру четырехдневки опыта. Как видно из данных табл. 2, суточные удои подопытных коз с первых дней скормливания 6-МТУ постепенно снижались. Снижение суточных удоев становилось достоверным ($p < 0.01$) спустя 12 дней после того, как

Таблица 2

Влияние 6-МТУ на некоторые физиологические показатели лактирующих коз (средние данные)

Экспериментальный период	Порядковый номер четырехдневки	Суточные удои (в г)	Жирность молока (в %)	Потребление кислорода на 1 кг веса в час (в мл)
I	1	1485	4.39	436
	2	1453	4.23	430
	3	1421	4.36	429
	4	1329	4.40	427
	5	1312	4.31	405
Фон	3 + 4 + 5 3	1354	4.35	420
II	6	1289	4.26	422
	7	1277	4.09	434
	8	1270	4.13	450
	9	1193	4.06	446
	10	1181	3.67	443
	11	1143	3.48	405
	12	1025	3.40	389
	13	842	3.37	336
III	14	652	3.36	339
	15	810	3.41	351
	16	971	3.61	406
	17	909	4.02	411
	18	932	3.72	408
	19	949	3.99	413
	20	944	4.00	403

начали скормливать 6-МТУ. К концу этого периода удои снизились до 652 г., что по сравнению с фоном (1354 г) составило 48.15%. После прекращения скормливания 6-МТУ удои коз стали повышаться ($p < 0.05$), достигнув к концу заключительного периода 944 г. Это повышение по сравнению с последней четырехдневкой периода скормливания 6-МТУ составило 44.78%.

Снижение жирности молока также наблюдалось в начале периода скормливания 6-МТУ. Однако достоверным ($p < 0.01$) это снижение становилось раньше, чем снижение суточных удоев — после первых 4 дней скормливания 6-МТУ. В конце периода введения препарата жирность молока достигла 3.36% против 4.36% в фоновый период. Разница составила 22.9%. После прекращения скормливания 6-МТУ показатели жирномолочности повышались ($p < 0.01$), достигнув к концу заключительного периода 4.00%, что было на 19.04% больше показателя жирномолочности в конце периода скормливания 6-МТУ.

Потребление кислорода на 1 кг веса животного в час с первых дней скормливания 6-МТУ несколько повышалось, но спустя 24 дня обнаруживало достоверное ($p < 0.05$) снижение до 339 мл, т. е. снизилось на 19.29% по сравнению с фоном. В заключительный период потребление кислорода повышалось до 403 мл против 339 мл в конце периода скормливания 6-МТУ. Повышение составило в данном случае 18.87%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Нам удалось наблюдать значительное снижение способности щитовидной железы поглощать йод-131 под влиянием 6-МТУ. Наряду с этим установлено ускоренное выведение радиоактивного йода из железы сравнительно с нормой. Все это говорит лишь о снижении функциональной активности щитовидной железы. Подобный эффект от применения МТУ отмечали А. Н. Петрова (1949), Г. П. Смирнов (1957), Е. А. Колли (1959), Я. Х. Туракулов (1959), Премачандра, Пайпс и Тернер (Premachandra, Pipes, Turner, 1960) у различных животных. Полученные нами данные, касающиеся ингибиции гормонообразования в щитовидной железе 6-МТУ, очевидно, следует рассматривать как факт неполного торможения синтеза тироксина, так как поглощение радиоактивного йода железой все же имело место.

После прекращения скормливания 6-МТУ удалось показать бурное восстановление функциональной активности щитовидной железы, выразившееся в интенсивном накоплении йода-131. Аналогичное явление наблюдал Г. П. Смирнов (1957) на мышах. В упомянутых работах Петрова, Колли и Туракулов приводят случаи из клиники, когда гиперфункция щитовидной железы восстанавливалась после терапевтического применения 6-МТУ.

Постепенное снижение уровней секреции молочного жира и молока, а также уровня потребления кислорода, отмеченное в наших опытах, несомненно, являлось следствием развивавшегося под влиянием 6-МТУ гипотиреоза. Заслуживает внимания последовательность действия применявшихся доз препарата на исследовавшиеся показатели подопытных коз: спустя 4 дня после начала скормливания 6-МТУ у животных снижался уровень жирномолочности, через 12 дней падала величина суточных удоев и лишь через 24 дня — снижалось количество потребляемого кислорода.

После окончания введения препарата величины, учитывавшихся нами показателей повышались. Эти факты, в сущности, подтверждают данные, известные в литературе. Д. Н. Сулейманова (1955) в опыте с применением МТУ в дозе 5—15 мг на 1 кг веса наблюдала снижение газообмена после 2 недель скормливания препарата, жирномолочности — спустя 4 недели. Удои коз понижались после увеличения дозы до 30 мг на 1 кг живого веса. В конце опыта величина газообмена снизилась на 22—25%, жирномолочность — на 12—39%, суточные удои — на 13—18%. М. В. Добрыкова (1954), применяя МТУ на коровах в дозе 30 мг на 1 кг веса, отмечала уменьшение суточных удоев с 1—15-го дня опыта, одновременно снижались показатели газообмена. Жирность молока падала только в 1 случае из 4 (на 8%), но количество жира в суточных удоях уменьшалось на 17—28%. Автор утверждает, что падение количества жира в суточных удоях наступает позже, чем снижение суточных удоев, и что применявшиеся дозы препарата не полностью подавляют гормонообразование в щитовидной железе. Однако следует заметить, что вряд ли изменения в уровне секреции молока в первый день скормливания МТУ можно отнести за счет действия препарата. Скорее этот факт следует рассматривать как влияние каких-то иных факторов, не поддавшихся учету, ибо даже в случае тиреоидэктомии снижение суточных удоев наблюдалось через декаду после операции (Сулейманова, 1955; Кокорина, 1955). Вообще, разницу в наступлении изменений исследовавшихся показателей во времени можно отнести за счет применения различных доз МТУ с начала скормливания препарата, а также объяснить индивидуальными вариациями и видовой спецификой.

ВЫВОДЫ

1. 6-МТУ, скормливавшийся козам в дозе 30—45 мг на 1 кг живого веса, на 25-й день применения почти полностью подавлял поглощение радиоактивного йода щитовидной железой, а следовательно, значительно

тормозил гормонообразовательную функцию железы. Йод-131, поглощенный щитовидной железой на фоне скормливания 6-МТУ, исчезал из нее через 192 часа (в норме через месяц и больше). После прекращения скормливания 6-МТУ щитовидная железа весьма интенсивно поглощала введенный на 13-й день йод-131, бурно восстанавливая свою физиологическую активность.

2. 6-МТУ с 4-го дня применения угнетал у коз секрецию молочного жира, спустя 12 дней — секрецию молока и после 24 дней — потребление кислорода. После окончания введения препарата уровень этих показателей повышался, т. е. изменения оказались обратимыми.

ЛИТЕРАТУРА

- Добрякова М. В. Влияние низких температур на молочную продуктивность и энергетический обмен у коров. Дисс. Л., 1954.
 Кокорина Э. П., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 4, 109, 1955.
 Колли Е. А. Радиоактивные индикаторы в изучении биологического синтеза и обмена гормонов. Медгиз, М., 1959.
 Петрова А. Н., Усп. соврем. биохимии, 1, 195, 1949.
 Смирнов Г. П., Тр. Всесоюз. конфер. по мед. радиолог., Клиника и терапия лучевой болезни, 201, Медгиз, М., 1957.
 Сулейманова Д. Н., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 4, 103, 1955.
 Туракулов Я. Х. Обмен йода и тиреоидные гормоны. Изд. АН Узб. ССР, Ташкент, 1959.
 Premachandra B. N., G. W. Pipes, C. W. Turner. Thyroxine Secretion of Cattle utilizing Radioactive Iodine (I^{131}) as a Tracer. Res. Bul. 727, Columbia, Missouri, 1960.

Поступило 31 XII 1960

INFLUENCE OF METHYLTHIOURACIL ON MILK PRODUCTIVITY AND THYROID FUNCTION IN GOATS

By B. N. Yermolov

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

ИЗУЧЕНИЕ ЭСТРОГЕНОВ В СУТОЧНОЙ МОЧЕ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

А. П. Гуль, О. Н. Савченко и Г. С. Степанов

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

Для ликвидации бесплодия сельскохозяйственных животных и повышения выхода молодняка необходимо изучить причины, порождающие нарушения нормальных воспроизводительных функций организма.

Большинство методик определения эстрогенов в моче разработано применительно к исследованию мочи человека. Исследования же гормонального баланса в организме жвачных животных нередко наталкиваются на некоторые трудности. Так, Клайн и Райт (Klyne, Wright, 1959), изучая эстрогены жвачных, указывают на невозможность применения у них методик, предложенных для других животных и человека, так как состав эстрогенов различных видов животных может быть различен. Кроме того, качественный состав и количество неспецифических хромогенов, нередко затрудняющих определение эстрогенов в моче у животных; также различны. Все же поиски в этом направлении за последнее время дали некоторые результаты. Так, при химическом определении состава стероидных гормонов мочи крупного рогатого скота обнаружены следующие эстрогены. Маркер (Marker, 1938) выделил эстрон из мочи бычков и быков; Велл (Velle, 1958), модифицировав метод Брауна (Brown, 1955), предложенный для фракционного определения эстрогенов в моче человека, выделил из мочи стельных на 9-м месяце коров эстрон — эстрадиол и не обнаружил эстриола, являющегося составной частью мочи человека. Поп, Мак-Нафтон и Джонс (Pope, McNaughton, Gones, 1957) показали, что в моче стельных коров содержатся биологически активные эстрогенные вещества. Смит, Диксон и Эрб (Smith, Dickson, Erb, 1956), исследуя эстрогены в моче крупного рогатого скота как химическим, так и биологическим методами, установили, что количество эстрона в 1 л при химическом исследовании в 3.7 раза больше, чем при биологическом. Подобные результаты были получены Клайн и Райтом (Klyne, Wright, 1959). Эти авторы, так же как и Велл, обнаружили в моче коров эстрон и эстрадиол и не нашли эстриола. Клайн и Райт (Klyne, Wright, 1956), помимо эстрона и эстрадиола, выделили в моче коров и коз значительное количество эквола. Это соединение биологически неактивное, но его присутствие мешает химическому определению эстрогенов. Как показано работами Левина (Levin, 1945), эстрогены выделяются не только с мочой, но и с калом. Бенсон и Кови (Benson, Cowie, 1957) указывают, что эстрогены с низкой биологической активностью могут влиять на действие более активных эстрогенов.

Эстрогены имеют значение не только для физиологии размножения, но наряду с другими гормонами и для осуществления у коров лактационного процесса. Фолли (Folley, 1936), Фолли с соавторами (Folley a. o., 1941) показали, что введение эстрогенов лактирующим коровам вызывает повышение сухих веществ в составе молока. Хаттон (Hutton, 1958)

подтвердил данные Фолли, исследуя эстрогенные функции в период лактации у 76 коров четырех пород. Мюнх (Münch, 1954) установил, что молоко стельных коров обладает эстрогенной активностью.

Исследования эстрогенной функции яичников жвачных, проводимые многими авторами, подчеркивают значение и влияние половых гормонов на репродуктивную и лактогенную деятельность животных. Считая, что половые гормоны являются одним из важных факторов, влияющих на протекание ряда процессов в организме и обеспечивающих нормальную воспроизводительную деятельность животного, мы решили изучить эстрогенную функцию яичника у телят черно-пестрой породы.

МЕТОДИКА

Методом определения суммарных эстрогенов в моче животных мы изучали инкреторную функцию яичников в динамике формирования полового развития с учетом становления полового рефлекса. Работа проводилась на ферме Научно-опытной станции Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР на 7 телятах черно-пестрой породы от месячного возраста до появления первой охоты, наступавшей у них в возрасте 5—8 месяцев.

Для определения суммарных эстрогенов в суточной моче телят применялась методика Жайля и Крепи (Jaule, Срепу, 1950) в модификации Л. Г. Лейбсона (1958), предложенная для определения эстрогенов в моче человека. Эта методика оказалась пригодной для исследования мочи телят только в молочный период. При введении в рацион сена, силоса, особенно при переходе животных на пастбище, в связи с появлением в моче большого количества неспецифических хромогенов эта методика оказалась непригодной. Введя некоторые изменения, мы смогли применить ее для работы с мочой телок старших возрастов и коров.

Приводим последовательное проведение анализа. 400 мл из суточного количества мочи наливаются в колбы для гидролиза и нагреваются до кипения (у телят после перевода их на общее кормление необходимо брать мочи 100—200 мл, воды 300—200 мл). После этого через холодильник к пробе добавляется 10 мл 10%-й фосфорно-вольфрамовой кислоты и 24 мл концентрированной соляной кислоты. Гидролиз проводится в течение 1 часа. Затем пробы охлаждаются под краном и оставляются на 1 час на льду. Оставшиеся пробы фильтруются через бумажный фильтр. Колба и фильтр споласкиваются 20 мл дистиллированной воды. Затем экстракция эстрогенов эфиром проводится в специальных колонках, описанных Л. Г. Лейбсоном (1958). В большую колонку для экстракции наливается 325 мл свежеперегнанного эфира, и проба мочи пропускается 4 раза через эфир. Эфир промывается 2 раза одной порцией 100 мл 9%-й Na_2CO_3 . Эстрогены из эфира экстрагируются 1 н. раствором NaOH 100 мл (2 раза одной порцией). Эфир промывается 2 раза 50 мл воды, которая присоединяется к щелочи. Щелочные экстракты нейтрализуются соляной кислотой, разбавленной 1 : 1, по лакмусу (при мерно 15—16 мл). В пробу добавляется 1 г сухой NaHCO_3 и экстракция проводится тем же эфиром 4 раза. Эфир промывается 50 мл воды 2 раза. Эфир отгоняется досуха. Осадок растворяется в 40 мл бензола и переносится в делительную воронку. Эстрогены выделяются из бензола 4 порциями по 20 мл 1 н. раствора NaOH . Бензол промывается два раза 10 мл воды, которая добавляется к щелочи.

В связи с тем, что моча телат более старших возрастов и коров содержит очень большое количество неспецифических примесей, было необходимо ввести дополнительную очистку — кипячение ее со щелочью, как это рекомендовано Веллом (Velle, 1958). Щелочный экстракт из бензола снова кипятится (с обратным холодильником) 0.5 часа, охлаждается и гидролизат нейтрализуется 6 г сухого NaHCO_3 . В маленькую колонку для экстракции наливается 125 мл эфира. Проба пропускается через эфир 4 раза. Эфир промывается 2 порциями 9%-й Na_2CO_3 по 50 мл (каждой порцией дважды), затем одной порцией воды 50 мл 2 раза; эфир отгоняется досуха (последние капли отгоняются под вакуумом). Пробы до проведения цветной реакции сохраняются в эксикаторе с сухим хлористым кальцием.

Колориметрическое определение эстрогенов производится следующим образом. Сухой экстракт растворяется в 2.5—5 мл абсолютного этанола. В пробирку наливается 1 мл спиртового раствора (для телят старшего возраста и коров 0.5 мл), и спирт выпаривается досуха в водяной бане. Затем в пробирки наливаются 0.8 мл коблеровского реактива, пробирки встряхиваются и помещаются в кипящую водяную баню на 10 мин. (необходимо производить периодическое встряхивание через 1, 3, 6 мин. с момента нагревания). После кипячения пробирки ставятся в ледяную воду. В каждую пробирку добавляется 0.7 мл дистиллированной воды, причем пробирки должны находиться все время в ледяной воде, чтобы не происходило разогревания. Добавив воду во все пробы, пробирки встряхивают и помещают в кипящую водяную баню на 1 мин., после чего снова охлаждают на льду. Колориметрирование проводится на спектрофотометре СФ-4 при длине волны 520 мкм. Перед фотометрированием в каждую пробирку добавляется 2.5 мл 50%-го ацетона. Колориметрировать необходимо через 1, 2 и 3 мин.

после начала перемешивания. Затем пробы оставляются на сутки в темноте, после чего проводится второе фотометрирование. Оптическая плотность, приходящаяся на эстрогены в пробах, вычисляется по разнице между первым и вторым фотометрированием.

Одновременно с пробами подобным же образом обрабатывается контроль, где вместо растворов эстрогенов берутся 1 мл этанола и стандартные растворы эстрогенов.

Каждый раз строится новая стандартная кривая по 2—3 точкам: 2.5, 5 мкг и иногда 7.5 мкг эстрона.

Приготовление коберовского реактива. 11.2 мл концентрированной х. ч. серной кислоты наливают в маленькую склянку темного стекла с притертой пробкой. Склянка помещается в ледяную воду. Фенол расплавляется отдельно при температуре 60°, и в склянку, где находится 11.2 мл H_2SO_4 , добавляют 7.2 мл фенола и еще 18.4 мл H_2SO_4 . Смесь встряхивается при охлаждении до полного растворения фенола. Реактив сохраняется в холодильнике 2—3 недели.

Жайль и Крепи (Jayle, Crepey, 1950), применяя эту методику, считали, что, помимо эстрогенов, при этом определяются и другие их метаболиты, поэтому они предпочли говорить о количественном определении фенолстероидов, а не эстрогенов. Однако они указывают, что при фотометрировании на спектрофотометре в строго определенной длине волны, при использовании коберовской реакции, в ацетоновой среде величины оптической плотности окрашенного комплекса обусловлены главным образом присутствием эстрогенов. Поэтому в дальнейшем мы будем говорить об определении эстрогенов, хотя, возможно, одновременно нами определяются и другие фенолстероиды — метаболиты эстрогенов.

Для исключения возможности потери мочи сбор суточной мочи у телят производился в специально приспособленных клетках. Определение суммарных эстрогенов в моче телят производилось ежемесячно и при появлении первой охоты в период эструса и диэструса. Состояние полового цикла контролировалось вагинальными мазками, наличием течкового секрета и общим поведением животных, характерным для половой охоты.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Результаты исследования позволяют судить о функциональной активности яичников телят черно-пестрой породы в возрасте 1—8 мес., находившихся в определенных условиях кормления и содержания. Полученные данные приводим в таблице.

В 1-й день жизни у телки № 322 обнаружено 169 мкг эстрогенов за 24 часа. На 2—5-й день содержание эстрогенов в суточной моче резко

Количество эстрогенов в суточной моче телят (в мкг)

№ теленка	Возраст животных									
	дни		месяцы							
	1	2—5	1	2	3	4	5	6	7	8
302	—	—	—	—	544	540	572	550	744*	980*
317	—	31	190	201	194	219	382	—	—	593*
322	169	33	29	115	273	276	438	406	656*	350**
310	—	—	—	245	361	412	758*	332**	975*	325**
309	—	—	240	241	288	276	281	328	446*	666*
313	—	11	98	159	270	281	—	585*	250**	350**
323	—	48	39	115	229	306	451*	436*	498*	493*

снизилось (до 33 мкг). По аналогии с новорожденными детьми, как об этом свидетельствуют работы Натонсона и соавторов (Nathanson a. o., 1941), можно допустить, что это — гормон плацентарного происхождения. В 1—2-й месяцы постнатального развития происходит увеличение экскреции эстрогенов. Так, у телки № 322 на 2-м месяце жизни экскреция эстрогенов составила 115 мкг (вместо 33 мкг на 5-й день), а у телки № 313 — 159 мкг (вместо 11 мкг). Очевидно, это увеличение эстрогенов обусловлено происходящим в этот период интенсивным развитием яичников. В дальнейшем, до 4—5-го месяца, суточная экскреция эстрогенов стабилизируется, оставаясь у большинства телок на том же уровне.

* — количество эстрогенов в период эструса; ** — количество эстрогенов в фазе диэструса.

После 4—5 месяцев, в период полового созревания, наблюдается некоторое повышение инкреторной функции яичников. Необходимо отметить, что на рост и развитие яичников, обеспечивающих в конечном итоге течение их инкреторной функции, имеют влияние другие звенья нейро-гуморальной регуляции, в частности влияние гонадотропной функции гипофиза. В период первой охоты в фазе эструса происходит значительное увеличение выделения эстрогенов. После появления первой охоты нами исследовалось выделение эстрогенов яичниками в период диэструса. Обнаружено, что в этот период количество эстрогенов значительно снижается. Так, у телки № 310 экскреция эстрогенов вместо 758 мкг в период эструса в диэструсе снизилась до 332 мкг, во вторую охоту соответственно до 975—325 мкг. То же наблюдалось у телки № 313: в эструсе — 585 мкг, а в диэструсе снизилось до 250, 350 мкг.

Полученные данные характеризуют функциональную активность яичников телат в возрасте 1—8 месяцев в разные периоды полового созревания и полового цикла. Необходимо отметить индивидуальный характер протекания полового развития у телат. Обнаружено, что у каждой телки количество эстрогенов, выделяемых яичником в разные стадии полового развития и в период эструса, различно. По-видимому, такое различие обусловлено многими факторами

Методика Жайля и Крепи (Jayle а. Среу, 1950), разработанная для определения суммарного количества эстрогенов в моче женщин, оказывается пригодной для определения эстрогенов в моче телат только молочного периода. Дополнительные изменения, внесенные в эту методику, устранили помехи алиментарного характера, что дало возможность исследовать суммарные эстрогенаты в моче телок старших возрастов и взрослых коров. Исследования дали возможность определить уровень суммарных эстрогенов в суточной моче у телок черно-пестрой породы в возрасте 1—8 месяцев.

Различный уровень эстрогенной функции яичников, обнаруженный у разных телок на всех стадиях полового развития и становления полового рефлекса, свидетельствует о наличии индивидуальных особенностей в формировании половой функции у телок.

ЛИТЕРАТУРА

- Лейбсон Л. Г., Пробл. эндокринолог. и гормонотерап., 4, 3, 60, 1958.
 Benson G. R., A. O. Cowie, Journ. Dairy Res., 24, 2, 252, 1957.
 Brown I. B., Biochem. Journ., 60, 185, 1955.
 Folley S. J., Biochem. Journ., 30, 2262, 1936.
 Folley D. J., H. M. Scott Watson, A. S. Bottomley, Journ. Dairy Res., 12, 1, 1941.
 Hutton J. B., Journ. Endocrinol., 17, 2, 121, 1958.
 Jayle M. F., O. Crepy, Bull. Soc. Clin. Biol., 32, 1067, 1950.
 Klyne W., A. A. Wright, Journ. Endocrinol., 33, 14, 1956; 18, 1, 32, 1959.
 Levin L., Biol. Chem., 157, 407, 1945.
 Marker R. E., Am. Chem. Soc., 60, 2442, 1938.
 Münch U., Milchwissenschaft, 9, 150, 1954.
 Nathanson T. T., L. E. Towne, S. G. Aub, Acta Endocrin., 28, 851, 1941.
 Pope G. S., M. McNaughton, H. E. Gones, Biochem. Journ., 66, 207, 1957.
 Smith E. P., W. M. Dickson, R. E. Erb, Journ. Dairy Sci., 39, 162, 1956.
 Turner C. W., A. H. Frank, C. H. Lomas, C. W. Nibler, Mo Agr. Exper. Sta. Bull., 150, 1930.
 Velle W., Acta Endocrinol., 27, 1, 64, 1958; 29, 1, 109, 1958.

Поступило 20 II 1961

INVESTIGATION OF DAILY URINARY OESTROGEN IN CATTLE

By A. P. Gul, O. N. Savtchenko and G. S. Stepanov

From the laboratory for physiology of farm animals and the laboratory of human physiology and pathology of ageing, I. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ТОНИЧЕСКИХ РЕФЛЕКСОВ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ ЧУВСТВ ЧЕЛОВЕКА

Г. М. Марголин

Кафедра анатомии и физиологии педагогического института, Воронеж

На протяжении длительного времени нами исследовались особенности пространственной характеристики тонических рефлексов на скелетные мышцы, вызываемых адекватным раздражением различных анализаторных приборов. Внешне эти реакции выражаются в наклонах тела прямо стоящего человека в ту или иную сторону от исходной позы.

Регистрация движений тела производилась сконструированным нами двухрычажковым стабилографом. Последняя модель этого прибора состоит из балансирующей площадки, опирающейся на расположенные по ее углам прокладки из пористой резины (рис. 1). На переднем крае площадки укреплен П-образный рычаг, свободный конец которого разветвляется на 2 ножки. Последние прикрепляются к мембранам двух горизонтально расположенных барабанов, которые через резиновые трубки сообщаются с двумя мареевскими капсулами. На рис. 2 даны показания этого прибора при наклонах испытуемого в разные стороны от исходной позы. На стабиллограмме зубцы на обихих кривых, обращенные вверх, означают наклон испытуемого вперед, вниз — назад; зубцы на кривых, направленные друг к другу, — наклон влево, в противоположные стороны — наклон вправо и т. д. На рис. 3 приведены результаты одного из опытов, в котором изучались рефлекс на действие оптических (цветовых) и кожных раздражителей до и после приема испытуемым кодеина.

К настоящему времени такие исследования проведены на зрительном, вкусовом, слуховом и кожном анализаторах (Марголин, 1941, 1948, 1959), причем на подавляющем числе обследованных получены однотипные для каждого данного раздражителя результаты. В этом отношении наши данные выгодно отличаются от данных Урбанчика (Urbantschitsch, 1897) и С. Штейна (1908), которым не удалось выявить постоянной закономерности в означенном феномене. В опытах этих авторов один и тот же раздражитель вызывал неодинаковые рефлекторные акты, по-видимому, потому, что на их результаты влияли какие-то неучтенные факторы. Хорошо известно, что рефлекс сохраняет свое постоянство только при стандартных условиях его вызывания (Сеченов, 1863; Зимкин, 1946). Ввиду того что для выявления указанных тонических рефлексов весьма важен учет именно этих условий, мы считаем необходимым дать краткое их описание.

1. Испытуемый принимает положение Ромберга, т. е. стоит прямо с плотно составленными стопами ног и сдвинутыми носками. Всякие посторонние раздражители должны быть полностью устранены. Испытуемому следует дать некоторое время на то, чтобы он мог освоиться с экспериментальной обстановкой и привыкнуть к экспериментатору. Исследования зрительного анализатора лучше проводить в затемнен-

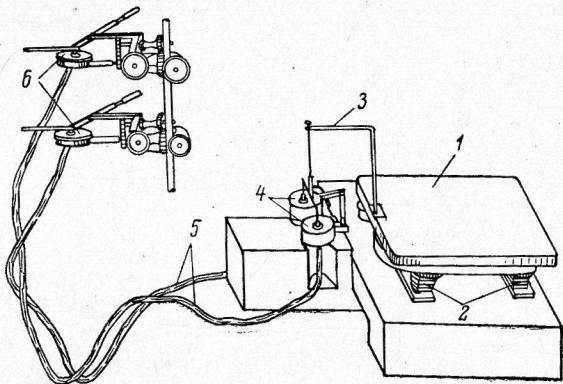


Рис. 1. Схема стабилографа.

1 — балансирующая площадка; 2 — прокладки из пористой резины; 3 — рычаг с разветвляющимися двумя ножками; 4 — мембраны двух горизонтально расположенных барабанов; 5 — резиновые трубки; 6 — мареевские капсулы.

ном помещении. На каждый цвет характер отклонения туловища получается особый (рис. 3), присущий только данному цвету. Цветовое раздражение глаз достигается светящимся экраном с угловой величиной $1.5-2^\circ$, перед которым ставятся соответствующие светофильтры. Рефлексы в сфере других анализаторов изучаются в светлой комнате, причем испытуемый держит глаза закрытыми.

2. Затрудняющим моментом в изучении означенных рефлексов является отвлечение внимания обследуемого, когда при подаче раздражителя он начинает думать о чем-либо постороннем. Отвлечению внимания способствует также вызываемое раздражителем расстройство равновесия, что вынуждает испытуемого направлять свое

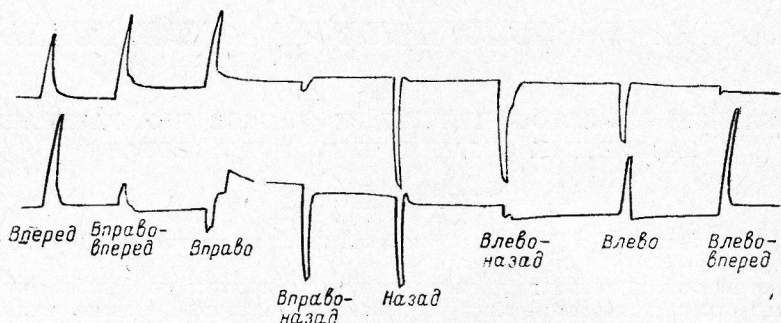


Рис. 2. Показания стабилографа при наклонах в разные стороны.

внимание на его исправление. Преодолеть этот отрицательный фактор удастся обычно путем тренировки, для чего испытуемому предлагается концентрировать свое внимание на повторно даваемом раздражителе. Делать это надо до тех пор, пока двигательная реакция не приобретет однотипного характера, после чего можно переходить

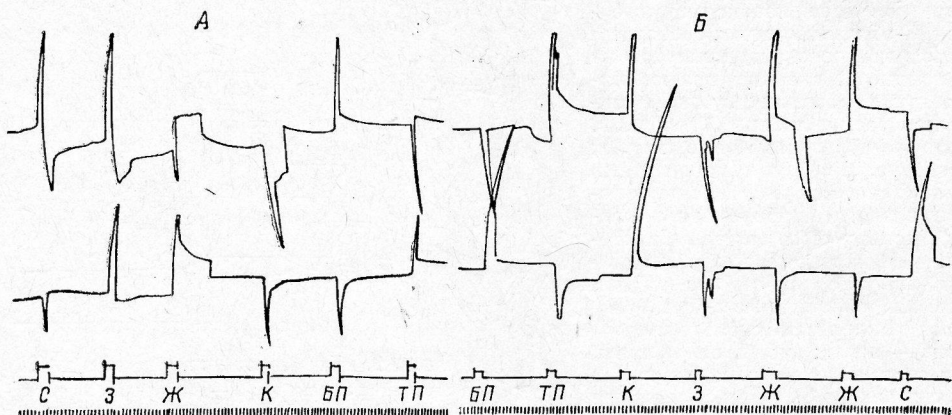


Рис. 3. Характер проявления зрительных и кожных рефлексов.

А — норма; Б — после приема испытуемым 5 γ кодеина. *Сверху вниз:* стабилограммы; отметка раздражения; отметка времени (3 сек.). Раздражители: С — синий цвет; З — зеленый; Ж — желтый; К — красный; БП — болевое раздражение кожи правого виска; ТП — тактильное раздражение того же участка кожи.

к другим раздражителям. Поскольку испытуемый приобретает достаточный опыт в удержании своего внимания на одном раздражителе, он более не нуждается в дополнительной тренировке при переходе к другим раздражителям.

3. Значительная часть испытуемых, стремясь сохранить равновесие, пускает в ход антагонистическую группу мышц, что затрудняет выявление данной реакции. В таких случаях мы сообщаем испытуемому, что содержанием исследования является изучение возникающих на действие раздражителей движений тела и рекомендуем этих движений не задерживать. При этом следует соблюдать осторожность, чтобы испытуемым не стали известны пространственные характеристики двигательных реакций, вызываемых раздражителями.

4. Следует также учесть, что болеутоляющие вещества группы опия (кодеин, морфин) при введении их внутрь даже в ничтожных дозах способны извращать означенные рефлексы, меняя их характеристику на противоположную. Так, если красный цветовой раздражитель вызывает наклон тела назад, то после приема небольшой дозы

(0.1 мг) кодеина тот же раздражитель вызывает наклон вперед. Инверсия реакций наступает спустя 7—10 мин. после введения этой дозы кодеина и удерживается в течение 20—25 мин. Латентный период для наступления инверсии удлиняется при увеличении дозы анальгетика и укорачивается при ее уменьшении. Анальгетики жаропонижающего действия (аспирин, пирамидон) вызывают инверсию только кожных рефлексов, не оказывая такого влияния на рефлексы с других органов чувств. Вместе с тем такое действие названных анальгетиков может быть использовано для проверки того, не было ли оказано на испытуемого суггестивного влияния, возможного при проведении исследования на человеке. В таких случаях инверсия изучаемых реакций, наступающая после приема небольшой дозы кодеина, полностью гарантирует от такого рода методических ошибок.

Таким образом, предлагаемая методика позволяет объективным путем выявить особенности тонических реакций, возникающих при адекватном раздражении различных органов чувств у человека, что может способствовать расшифровке физиологической сущности сенсорного акта.

ЛИТЕРАТУРА

- Зимкин Н. В., Физиолог. журн. СССР, 32, № 2, 175, 1946.
 Марголин Г. М., ДАН СССР, 33, № 2, 126, 1941; Тр. Воронежск. мед. инст., 14, 229, 1948; в сб.: Исследования по эволюции нервной деятельности, 86. Л., 1959.
 Сеченов И. М. (1863), Избр. тр., 2. 739, Изд. АН СССР, 1956.
 Штейн С. Головокружение. Новая функция улитки. М., 1908.
 Urbantschitsch V., Zs. Ohrenheilk., 31, 234, 1897.

Поступило 29 III 1961

INVESTIGATION OF TONIC REFLEXES TO STIMULATION OF DIFFERENT SENSE ORGANS IN HUMANS

By G. M. Margolin

From the department of Anatomy and Physiology, Paedagogic Institute, Voronezh

РЕГИСТРАЦИЯ ОБЪЕМА ВДЫХАЕМОГО ВОЗДУХА У ЧЕЛОВЕКА В УСЛОВИЯХ БАРОКАМЕРЫ

А. И. Науменко и А. П. Матвеев

Отдел общей физиологии ЦНИЛа при 1-м Медицинском институте
им. акад. И. П. Павлова, Ленинград

В клинике для определения минутного объема дыхания широко применяется спирография. С помощью спирографии можно определять все основные функциональные показатели дыхания. Но до сих пор этот метод был чисто клиническим, и мы не нашли работ, в которых он применялся бы для экспериментальных исследований на человеке. В специальных условиях (барокамеры) этот способ определения объема легочной вентиляции был применен немногими исследователями только на животных. Е. В. Гублер, Е. А. Коваленко, Г. Ш. Васадзе, Е. И. Гарбер (1957) с помощью контактных газовых часов, заменив пневматическую передачу электрической, регистрировали легочную вентиляцию у собак в барокамере. Н. Ф. Соппиков (1956) предложил методику регистрации объема вдыхаемого воздуха у собак.

Мы регистрировали объем легочной вентиляции у человека в условиях барокамеры, объединив обе указанные методики. Для этой цели были использованы сухие газовые часы, которые широко применяются в лабораториях и клинических условиях. Они точны и удобны в работе. Как известно, в сухих газовых часах снятие показаний производится с индексом счетного механизма, имеющего семь цифровых вращающихся барабанов. Последние расположены линейно и составляют шкалу, показывающую справа налево единицы, десятки, сотни литров и т. д. Из этих семи барабанов мы сняли шесть, оставив последний, крайний слева, который разделен на доли литра (одно деление равно 0.2 л). На ось счетного барабана насаживается цилиндр с прорезями, на втулку которого крепятся два диска из органического стекла диаметром 50 мм. На каждом диске имеется 50 зубьев, расстояние между которыми равно 3 мм. Зубья отфрезованы в одну сторону для лучшего скольжения контактов. Диски закрепляются так, что второй диск своим острием зубца делит пополам расстояние между зубьями первого диска. Таким образом, оба диска имеют сто зубьев с расстоя-

нием между ними 1.5 мм (рис. 1). Следовательно, при вращении диска каждый зуб диска замыкает свой двойной электрический контакт через 1.5 мм, что соответствует

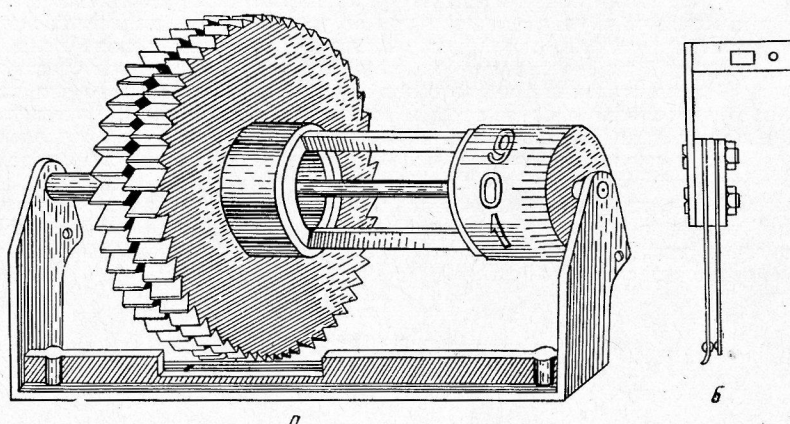


Рис. 1. Ось счетного барабана сухих газовых часов, на которую насажены два диска с зубьями из органического стекла (а) и двойной электрический контакт, который крепится над зубчатыми дисками (б).

100 м/л воздуха, проходящего через часы. Электрические контакты соединены параллельно и включаются в цепь первого типа шлейфа осциллографа МПО-2. Питание цепи осуществляется постоянным током от батареи карманного фонарика.

Регистрацию легочной вентиляции у человека в условиях барокамеры можно производить как в сидячем, так и в лежащем положении. Испытуемый дышит через

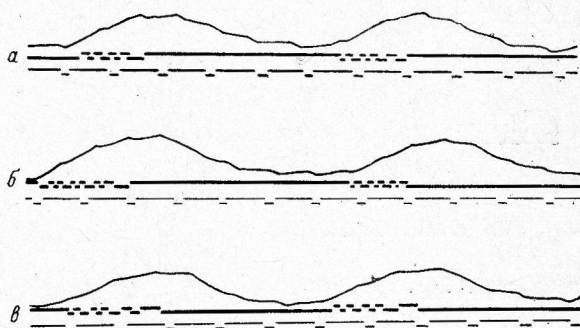


Рис. 2. Записи, произведенные «на земле» (а), «на высоте» 3000 м (б) и снова «на земле» (в).

Сверху вниз: пневмограмма; регистрация объема легочной вентиляции; отметка времени (1 сек.).

маску КП-1, соединенную короткой гофрированной трубкой с нашими контактными газовыми часами. При этом испытуемый вдыхает воздух, проходящий через газовые часы, и свободно его выдыхает через выдыхательный клапан маски. При одновременной записи пневмограммы (с помощью тензодатчика) и объема легочной вентиляции видно, что объем вентиляции всегда регистрируется во время вдоха. Если через такие контактные газовые часы пропускать непрерывную струю воздуха, то длина отметок объема проходящего воздуха всегда бывает одинаковой. При записи на человеке эти отметки всегда неодинаковы и удлиняются к концу вдоха,

но объем воздуха не меняется и при каждом делении равен 100 мл. Для примера приведем кривые ритма дыхания легочной вентиляции у студента К. 23 лет, записанные в сидячем положении. Записи произведены «на земле» (а), «на высоте» 3000 м (б) и снова «на земле» (в) (рис. 2). Как видно из приведенных кривых, у испытуемого ритм дыхания в норме был равен 16 дыхательным движениям в 1 мин., при подъеме «на высоту» — 14, а при спуске «на землю» также 16 дыхательным движениям. Что же касается объема легочной вентиляции, то в норме он равнялся 4800 мл, «на высоте» 3000 м возрос до 6600 мл, сразу после спуска «на землю» составлял 5500 мл, а через 3 мин. равнялся 4600 мл.

Данную методику можно рекомендовать для определения минутного объема дыхания у человека не только в специальных условиях барокамеры, но и при изучении физиологии труда и спорта.

ЛИТЕРАТУРА

- Сопиков Н. Ф., Физиолог. журн. СССР, 42, № 7, 604, 1956.
Гублер Е. В., Е. А. Коваленко, Г. Ш. Васадзе, Е. И. Гарбер, Физиолог. журн. СССР, 43, № 6, 582, 1957.

Поступило 9 III 1961

RECORDING INSPIRED AIR VOLUME IN HUMAN SUBJECTS
IN PRESSURE CHAMBERBy *A. I. Naumenko and A. P. Matveev*From the section of general physiology, Central Research Laboratory, I. P. Pavlov
Medical Institute, LeningradАВТОМАТИЧЕСКИЙ ОТБОР ФРАКЦИЙ АЛЬВЕОЛЯРНОГО
ВОЗДУХА НА ЗАДАННОЙ ГЛУБИНЕ ВЫДОХА*М. С. Шнейдер и Н. С. Диденко*Клиника пропедевтической терапии педиатрического и санитарно-гигиенического
факультетов Медицинского института, Донецк

Для отбора проб альвеолярного воздуха широко используется метод Холдена (Holdane, Priestley, 1937). Однако при его помощи можно получить лишь одну пробу содержащегося в альвеолах воздуха. Между тем известно, что даже у здоровых людей, а тем более у больных эмфиземой и некоторыми другими заболеваниями легких, распределение вдыхаемого воздуха в альвеолах неравномерное. Последнее приво-

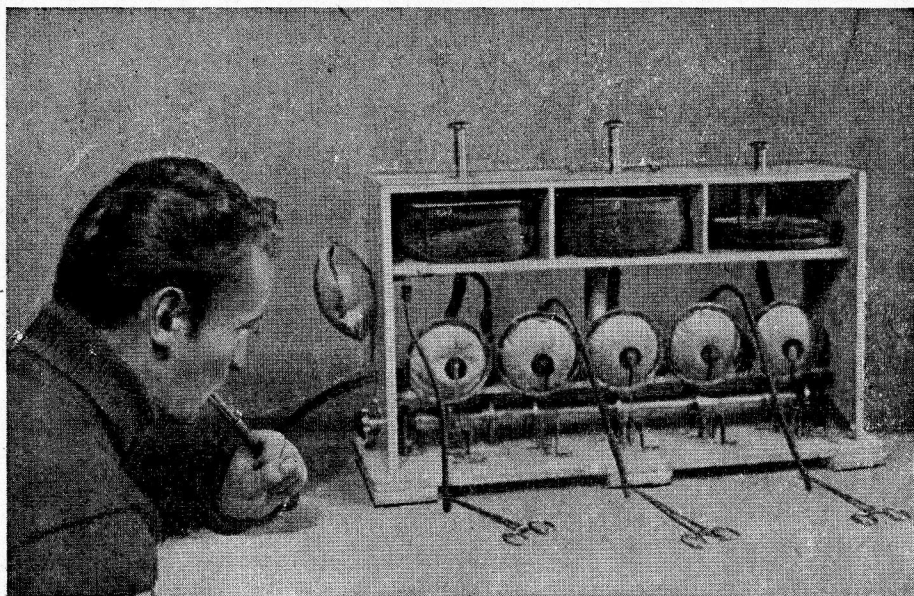


Рис. 1. Внешний вид прибора.

дит к тому, что газовый состав альвеолярного воздуха в различных участках легких становится неодинаковым. В связи с этим результаты газоанализа одной пробы альвеолярного воздуха не отражают состава всего альвеолярного воздуха. Как нами было подробно освещено в специальной работе (Шнейдер, 1958), данные, полученные при такой методике исследования, нередко не дают возможности судить о характере аэрации альвеол. Поэтому целесообразно, как рекомендует Релсен и Бей (Roelsen, Bay, 1940) и другие авторы, исследовать не одну, а ряд проб альвеолярного воздуха, полученных из различных отделов легких. Сопоставление результатов подобных исследований позволяет правильно решить вопрос о равномерности вентиляции альвеол. Изучение состава альвеолярного воздуха связано, таким образом, с необходимостью использования специального аппарата, при помощи которого можно было бы в течение одного выдоха получать несколько проб альвеолярного воздуха.

В настоящей статье представлено описание сконструированного нами прибора для автоматического отбора отдельных фракций альвеолярного воздуха на заданной глубине выдоха.

Прибор (рис. 1 и 2) смонтирован на деревянном штативе (1) длиной 75 см и шириной 25 см. С обеих сторон он закрывается выдвижными фанерными крышками и имеет

форму чемодана. Вес прибора 12 кг. Вдоль штатива проходит металлическая трубка 2 с внутренним диаметром 10 мм, с которой соединены шесть расположенных вдоль нее клапанов 3 — от № 1 до № 6. На левый конец трубки одет резиновый шланг 19 с мундштуком 18, через который производится выход в прибор.

В открытом положении клапанов (№№ 1—5) трубка сообщается со специальными камерами 9 — от № 1 до № 5, снабженными подвижными мембранами 25, сделанными

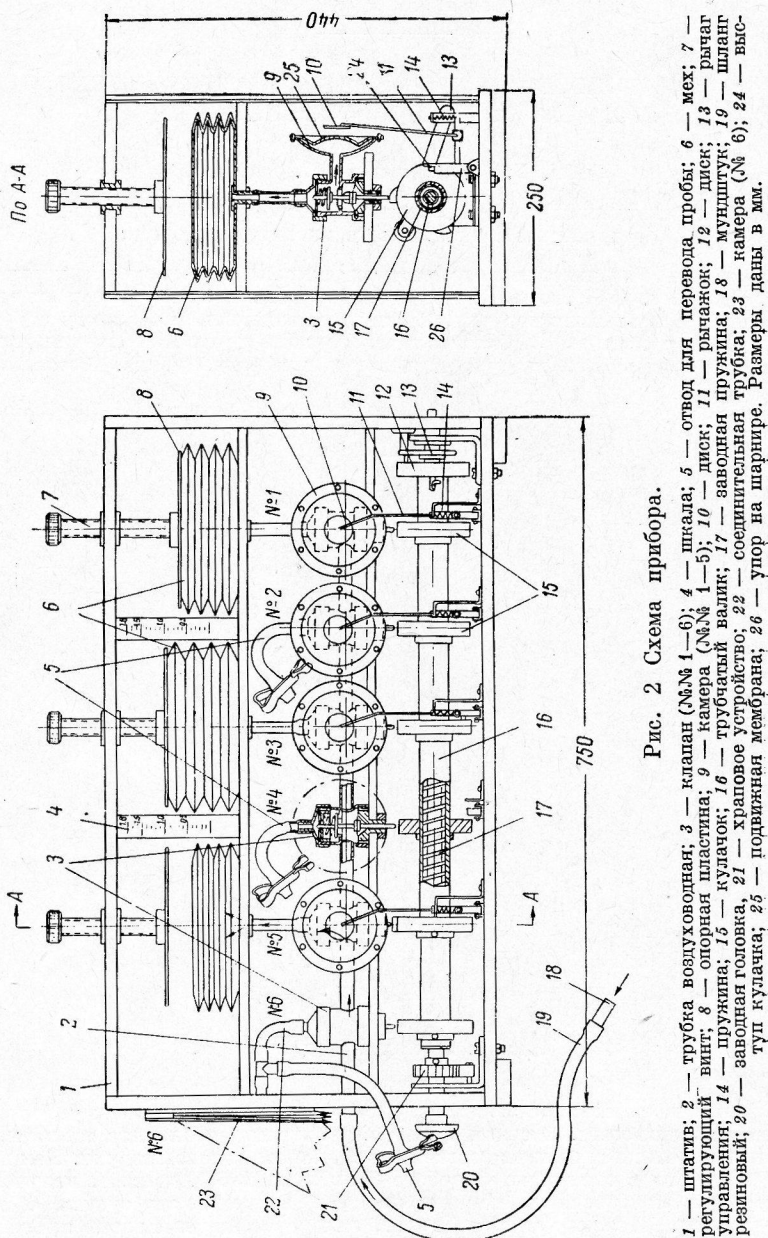


Рис. 2 Схема прибора.

1 — штатив; 2 — трубка воздухопроводная; 3 — клапан (№№ 1—6); 4 — шкала; 5 — отвод для перевода пробы; 6 — мех; 7 — регулирующий винт; 8 — опорная пластина; 9 — камера (№№ 1—5); 10 — диск; 11 — рычажок; 12 — диск; 13 — рычаг управления; 14 — пружина; 15 — кулачок; 16 — трубчатый валик; 17 — заводной винт; 18 — мундштук; 19 — шланг резиновый; 20 — заводная головка; 21 — храповое устройство; 22 — соединительная трубка; 23 — камера (№ 6); 24 — высотный кулачок; 25 — подвижная мембрана; 26 — упор на шарнире. Размеры даны в мм.

из прорезиненной ткани. Емкость каждой камеры, наполненной воздухом, составляет 200 мл. Три камеры (№№ 1, 3, и 5) соединены с круглыми мехами 6, объем которых может регулироваться в пределах от 0 до 1.3 л при помощи винтов 7 с опорными пластинами 8. Отсчет емкости меха производится по шкале 4. Один из клапанов (№ 6) соединяет трубку 2 с шестой камерой 23, выполненной в виде меха, объем которой в наполненном состоянии равен около 300 мл. Три камеры (№№ 2, 4 и 6) имеют перекрывающиеся зажимами отводы 5, при помощи которых пробы воздуха переводятся в газоанализатор.

Все клапаны удерживаются в закрытом положении силой своих пружин. Они открываются при помощи кулачков 15, посаженных на трубчатый валик 16, вращае-

мый цилиндрической пружиной 17. На рис. 2 клапан № 5 представлен в открытом состоянии, остальные — в закрытом. Для завода пружины используется головка 20 с храповым устройством 21.

Валик с кулачками при своем вращении может находиться последовательно в семи положениях. В пяти из них он фиксируется тем, что выступ 24 кулачка прижимается к шарнирному упору 26, связанному с рычажком 11, имеющим на конце диск 10, расположенный против мембраны каждой из пяти камер (от № 1 до № 5). Переход от одного положения к другому осуществляется таким образом, что камера наполняется воздухом, и ее мембрана, надавливая на диск, отодвигает рычажок, благодаря чему растягивается пружина 14; при этом упор вращается вокруг своей оси, освобождая выступ кулачка, и валик поворачивается до тех пор, пока выступ следующего кулачка не коснется о свой упор. В остальных двух положениях валик фиксируется имеющимися на диске 12 упорами, задерживаемыми рычагом управления 13.

Форма и расположение кулачков подобраны так, что в каждом из шести положений бывает открыт только один клапан, а в седьмом положении открыты все клапаны. Во время работы прибора каждая камера при своем наполнении вызывает одновременно открытие соседнего (слева) клапана и закрытие своего клапана.

Перед забором проб воздуха прибор приводится в исходное положение, при котором все камеры и меха опорожнены, пружина 17 заведена, а валик 16 удерживается от поворачивания выступом кулачка № 1. В таком положении клапан № 1 открыт и трубка 2 сообщает с первой камерой. Винты 7 с пластинами 8 установлены на объемы, необходимые по условиям исследования.

Обычно первая пластина доводится винтом до уровня, соответствующего объему, 600 мл. Вместе с емкостью первой камеры, равной 200 мл, общий объем резервуара, куда поступает первая порция выдыхаемого воздуха, составляет 800 мл. Согласно Холдену, этот объем достаточен для промывания альвеолярным воздухом вредного пространства воздухоносных путей. Камера № 2 служит для отбора первой пробы альвеолярного воздуха, камеры № 4 и № 6 — для отбора последующих проб. Следовательно, первая фракция альвеолярного воздуха забирается на глубине выдоха, равной 800—1000 мл. Уровень пластин № 2 и № 3 определяет объем второго и третьего меха, соединенных соответственно с камерами № 3 и № 5, и регулирует глубину выдоха, на которой отбираются пробы альвеолярного воздуха.

Мы обычно получаем три пробы альвеолярного воздуха на одинаковом по объему расстоянии между ними и начинаем выдох с уровня максимального вдоха. Поэтому предварительно измеряется величина жизненной емкости легких испытуемого и таким путем устанавливается положение второй и третьей пластин. Так, например, при величине жизненной емкости легких, равной 4000 мл, первая проба альвеолярного воздуха отбирается на глубине выдоха, соответствующей 800—1000 мл, вторая проба — на глубине 2300—2500 мл, а третья проба — на глубине 3800—4000 мл. Таким образом, и вторая, и третья пластины устанавливаются на объем 1100 мл, что вместе с емкостью соответствующей камеры будет составлять 1300 мл интервала глубины выдоха между первой и второй, второй и третьей пробами.

При исследовании испытуемый берет мундштук 18 в рот (на нос одевается зажим) и производит выдох. Сначала воздух поступает в мех, соединенный с первой камерой. После его упора в пластину заполняется воздухом сама камера. При наполнении камеры ее мембрана надавливает на диск. В этот момент следует щелчок — выступ 24 соскакивает с упора 26, и валик с кулачками поворачивается в следующее положение, закрывая клапан № 1 и одновременно открывая клапан № 2. Альвеолярный воздух поступает во вторую камеру. Второй щелчок свидетельствует о закрытии клапана № 2 и открытии клапана № 3 и т. д. После заполнения последнего (третьего) меха и соединенной с ним камеры № 5 валик фиксируется выступом диска 12, и последняя фракция альвеолярного воздуха поступает в камеру № 6. Эта камера закрывается не автоматически, а при помощи зажима, накладываемого исследователем на соединительную трубку 22. Следовательно, для закрытия камеры здесь не требуется заполнения ее строго определенным объемом альвеолярного воздуха. Камера перекрывается после того, как большой посредством поднятия руки подает сигнал, что выдох больше продолжаться не может. Таким путем удается собрать действительно последнюю пробу альвеолярного воздуха в количестве от 100 до 300 мл. Когда выдох заканчивается, весь воздух оказывается распределенным в мехах и камерах прибора, как это показано на рис. 3.

Содержащийся в камерах №№ 2, 4 и 6 альвеолярный воздух при помощи отводов поочередно переводится непосредственно в газоанализатор (или, в случае необходимости, предварительно в шипетки Зегера) для исследования его состава.

После забора проб воздуха из камер прибора он подготавливается к следующему исследованию. Подъемом рычага 13 вверх производится поворот валика 16 в седьмое положение, при котором все клапаны открыты. После отсасывания воздуха из камер и мехов через резиновый шланг 19 нажимают на рычаг (вниз), вызывая поворот валика в первое (исходное) положение. После этого заводят пружину 17, устанавливают пластины на заданный объем, и подготовку прибора к работе можно считать оконченной.

Вредное пространство камер практически равно нулю. Объем внутренних полостей клапанов сделан очень малым. Поэтому влияние вредного пространства прибора на результаты исследования незначительно. Размеры мембран и сила пружин подобраны таким образом, чтобы не требовалось большого давления в камерах для переключения прибора. Благодаря изложенному сопротивлению дыханию при выдохе в прибор невелико и выдох производится беспрепятственно.

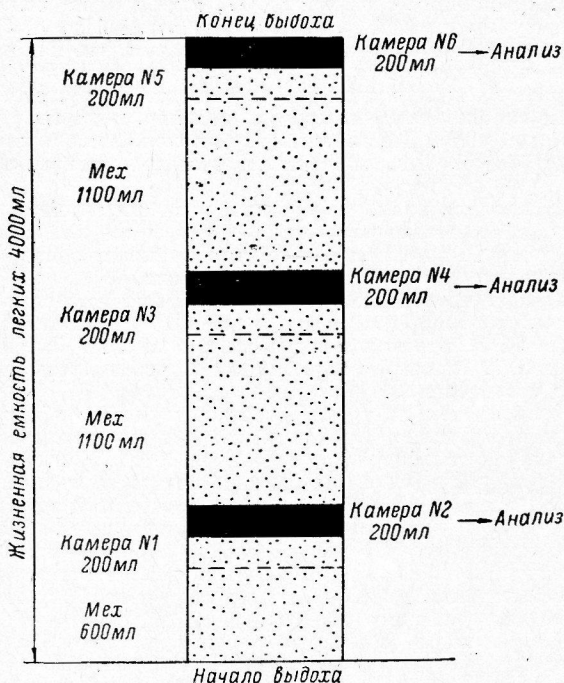


Рис. 3. Схема распределения выдыхаемого воздуха в приборе.

при помощи аппарата Гемпеля. Определялось содержание азота в пробах альвеолярного воздуха. Можно использовать также аппарат Холдена, применив методику, рассчитанную на исследование богатых кислородом газовых смесей.

Одним из нас (Шнейдер) получены убедительные данные, свидетельствующие о возможности изучения равномерности вентиляции альвеол описываемым прибором. Если у лиц со здоровыми легкими содержание азота в трех пробах альвеолярного воздуха после однократного вдыхания кислорода отличалось не более чем на 6% (обычно на 3—6%), то у больных эмфиземой легких, где нарушения равномер-

Содержание азота (в %) в отдельных пробах альвеолярного воздуха у здорового испытуемого (Г-о) и больного эмфиземой легких (П-ва)

Фамилия испытуемого	Диагноз	Проба		
		1-я	2-я	3-я
Г-о	—	49.2	50	52
П-в	Эмфизема легких	49.4	67	74.5

ности вентиляции альвеол обычно выражены наиболее резко, различия были заметными. В таблице представлены данные, типичные для здоровых людей и больных выраженной эмфиземой легких.

Для удобства сравнения разницы содержания азота в отдельных пробах альвеолярного воздуха у различных больных ее целесообразно выражать в процентах на литр выдыхаемого воздуха.

У здорового испытуемого (Г-о), данные обследования которого представлены в таблице, жизненная емкость легких была равна 4700 л. Первая проба альвеоляр-

ного воздуха взята у него на глубине выдоха, соответствующей 1000—1300 мл,¹ а последняя — на глубине 4500—4700 мл. Следовательно на 1 л глубины выдоха приходилась разница в содержании азота, равная $0.82\% \left(\frac{2.8\%}{3.4 \text{ л}} \right)$ — различие между первой и второй пробами составляло 0.47% на 1 л выдоха, а между второй и третьей — 1.18%. Жизненная емкость легких больного эмфиземой (П-ва) достигала 2800 мл. Разница содержания азота, которая приходится в среднем на 1 л выдоха, была здесь в 17 раз большей, чем у здорового испытуемого — 13.94%.

ЛИТЕРАТУРА

- Шнейдер М. С., Клин. мед., 36, № 6, 113, 1958.
Haldane J., J. Priestley. Дыхание. Биомедгиз, М.—Л., 1937.
Boelsen E., N. Bay, Acta Med. Scandinav., 103, № 1, 55, 1940.

Поступило 29 IV 1961

AUTOMATIC ALVEOLAR AIR SAMPLING AT SPECIFIED DEPTH
OF EXPIRATION

By M. S. Shneider and N. S. Didenko

From the Department of General Medicine, Faculties of Paediatrics and of Sanitation and Hygiene, Medical Institute, Donetsk

¹ При величине жизненной емкости легких, превышающей 4500 мл, первая проба альвеолярного воздуха забиралась на глубине выдоха большей, чем указывалось выше — от 1000 до 1700 мл. Это позволило использовать прибор для исследований по описанной здесь методике при размерах жизненной емкости легких, достигающих 5200 мл. Само собой разумеется, что увеличение максимального объема второго и третьего меха даст возможность исследовать испытуемых и с большей величиной жизненной емкости легких.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ И. А. АРШАВСКОГО «ФИЗИОЛОГИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ ВО ВНУТРИУТРОБНОМ ПЕРИОДЕ» (МЕДГИЗ, 1960)

Г. И. Косицкий

Москва

Книга подводит итог многолетним исследованиям лаборатории автора в области физиологии кровообращения внутриутробного периода.

Изучая становление сердечной деятельности, автор выявил, что первые сокращения сердца представляют собой аритмичные фибриллярные подергивания отдельных мышечных клеток, начинающиеся на очень ранних стадиях онтогенеза — задолго до развития нервной системы и даже проводящей системы сердца. Позднее возникают уже ритмические сокращения, но только мускулатуры желудочков (по типу атрио-вентрикулярного ритма). Значительно позже возникает автоматизм синусного узла, и относительно редкие сокращения желудочков подчиняются более частым импульсам из синусного узла.

Согласно существующим представлениям, импульсное возбуждение является процессом деполяризации мембраны и возникновения в возбужденном участке электроотрицательности. Наоборот, процесс гиперполяризации является выражением торможения. Данные эмбриофизиологии, по-видимому, заставляют внести в эти представления существенные коррективы. Они свидетельствуют о том, что первые импульсы возбуждения, возникающие в мускулатуре желудочков сердца в онтогенезе, сопровождаются появлением не электроотрицательности, а электроположительности сердечной мышцы. Какова же природа этого явления? К сожалению, в книге она не разбирается и сам этот интересный факт упоминается мимоходом.

Представляло бы большой интерес исследование этой стадии с помощью микроэлектродной техники. К сожалению, необходимость постановки подобных исследований в книге не обсуждается.

Автор приводит убедительные данные о том, что автоматические импульсы возбуждения в сердечной мышце появляются в результате возникновения гетерогенных очагов в структуре миокарда. Такими гетерогенными очагами являются узлы и волокна проводящей системы сердца. Правда, зачатки ритма появляются еще до того, как возникают видимые очаги гетерогенности, но истинный атриовентрикулярный, а затем и синусный ритм формируется только с появлением этих очагов.

Для того, чтобы показать, что появление атипической ткани и возникновение ритма находятся в причинно-следственной связи, а не просто представляют два параллельных явления, автор описывает интересные модельные опыты на сердце лягушки.

Высказанная точка зрения подтверждается экспериментами и приведенной в работе кривой одновременной записи потенциалов в атипичном участке и в остальной массе миокарда. Эти факты являются существенным вкладом в теорию сердечного автоматизма и нуждаются в дальнейшем изучении. Не совсем понятно, в частности, как увязать данные о возникновении автоматизма вследствие явлений сопряженного «перизлектропического» контраста с данными о том, что самые первые импульсы возбуждения возникают в виде очагов электропозитивности миокарда, а несколько позже возникает типичная ритмическая деятельность с электронегативностью возбужденных участков.

В отличие от стадии желточного кровообращения, при развитии плаценты сердечно-сосудистая система начинает играть важнейшую роль в развитии зародыша как орган, обеспечивающий обмен веществ между плодом и материнским организмом. В соответствии с этим начальный редкий ритм сердечной деятельности преобразуется в более частый ритм, что, как пишет автор, связано с преобразованием «лабильности» сердца с невысокой в высокую, превышающую по величине лабильность сердца у взрослых животных, если судить о ней по «естественному ритму».

Однако, несмотря на сравнительно небольшую величину рефрактерного периода, на ранних этапах онтогенеза нельзя вызвать фибрилляцию сердца. Этот факт требует дальнейшего анализа. Дело в том, что одной из важнейших причин возникновения

фибрилляции сердечной мышцы у взрослых животных считалось укорочение рефрактерного периода.

В монографии подробно освещено развитие нервной регуляции сердечно-сосудистой системы и особенности ее в различные периоды.

Следующий раздел работы посвящен описанию механизма и роли внутриутробных дыхательных движений.

Экспериментальные исследования автора приводят его к заключению, что во внутриутробном периоде дыхательные движения представляют важнейший фактор гемодинамики. Они увеличивают приток крови к сердцу. Возбудителем дыхательного центра во внутриутробном периоде является недостаток кислорода, а не избыток углекислоты. Ряд остроумных приемов позволил раскрыть зависимость внутриутробных дыхательных движений плода от состава крови матери, в частности — содержания O_2 .

Исследуя функции скелетно-мышечной системы плода, автор справедливо критикует автогенетические воззрения Кохгила. Значение приведенных в книге фактических данных состоит в том, что и обобщенные двигательные реакции (шевеления), и внутриутробные дыхательные движения рассматриваются как приспособительные механизмы плода. Работа скелетной мускулатуры его в этом периоде является мощным средством ускорения кровотока. Частота шевелений плода зависит от содержания глюкозы и других питательных веществ в крови матери. Поэтому даже при относительном голодании матери плод может обеспечить себя достаточным количеством питательных веществ с помощью усиления деятельности своей скелетной мускулатуры.

Анализируя физиологические процессы плода, автор монографии открыл некоторые неизвестные ранее приспособительные механизмы развивающегося зародыша. Поэтому главы, посвященные внутриутробным дыхательным движениям или деятельности скелетных мышц, стали органическими частями книги по физиологии внутриутробного кровообращения.

Из-за недостатка места мы не можем остановиться на других положительных сторонах монографии, содержащей много новых и важных фактических данных и обобщений.

Работа не лишена недостатков. Положение о возникновении «доминанты беременности», к сожалению, в книге приведено в виде сжатых формулировок. Наконец, все ли случаи прерывания беременности можно объяснить торможением «гестационной» доминанты? Известно ведь, что ряд заболеваний, возникающих у беременных, может привести к прерыванию беременности не только путем создания «нового доминантного очага», как полагает автор, но и путем возможного прямого гуморального (токсического и др.) влияния как на гипоталамическую область и гипофиз, так и на слизистую матки и плаценту. Гипотетическое положение о «гестационной» доминанте требует дальнейших экспериментальных доказательств.

Не совсем донятно предположение автора о том, что низкая лабильность сердца на ранних стадиях онтогенеза (в период желточного кровообращения) может зависеть от высокого содержания воды в тканях. Известно, что в период плацентарного кровообращения сердце плода содержит больше воды, нежели сердце взрослых животных, и в то же время отличается от последнего более высокой лабильностью. Правда, автор предлагает говорить не о лабильности вообще, а именно «потенциальной лабильности» — диапазоне между естественным и максимально возможным ритмом.

Предположение о существовании «перизлектротонических» влияний, исходящих из аксонов разрушенных нервных клосток спинного мозга, вряд ли может объяснить тот факт, что после разрушения спинного мозга замедление ритма сердца происходит волнообразно (стр. 85).

Описываются экспериментальные приемы для доказательства существования в артериолах сопротивления току крови, хотя понятно, что об этом факте свидетельствует само существование артериального давления в сосудах плода. Нам кажется, что не следовало бы столь решительно отвергать возможность преадаптации и «установки на будущее», как это сделано на стр. 136, 234 и др. Ведь все развитие зародыша есть по существу «установка на будущее».

При описании механизма возникновения дыхательных волн артериального давления совершенно не учитываются данные, полученные при зондировании сердца (Курнан) и сосудов малого круга, свидетельствующие о резком увеличении депонирующей роли сосудов малого круга при вдохе. В монографии эти данные не нашли отражения.

Непонятно, что, собственно, «неожиданного» (как полагает автор) в факте резкого повышения колебаний давления (и большего отрицательного давления) в плевральной полости плодов при внутриутробном дыхании по сравнению с размахами давления в плевральной полости взрослых животных. Этот факт очевиден. Вообще, следует отметить, что довольно сложно изложен простой и ясный вопрос о причинах появления отрицательного давления в плевральной полости.

В табл. 11, к сожалению, нет самого главного — данных о кислородной емкости крови, без чего сведения о содержании кислорода и углекислоты в крови являются неполноценными.

Недостатком текста является несколько трудный стиль и использование в некоторых случаях излишнего количества иностранных терминов, которые легко заменить соответствующими русскими.

Непонятно, почему в списке работ опущены почти все напечатанные ранее работы автора, вместо чего дана сноска, отсылающая читателя в другое издание, где эти работы приведены более полно. В книге имеется ряд неудачных (композиционно и стилистически) мест и, к сожалению, много опечаток, даже в фамилии одного из двух редакторов (Розина вместо Розанова).

Отмеченные недостатки не умаляют достоинств книги. Следует подчеркнуть, что работа будет представлять интерес не только для физиологов и биологов, но и для врачей-акушеров и педиатров, вооружая их важными для работы новыми положениями.

A REVIEW OF I. A. ARSHAVSKI BOOK «PHYSIOLOGY OF ANTENATAL CIRCULATION». MEDGIZ, MOSCOW, 1960

By G. I. Kositski

Moscow

РЕЦЕНЗИЯ НА СБОРНИК «МОТОРНО-ВИСЦЕРАЛЬНЫЕ РЕФЛЕКСЫ В ФИЗИОЛОГИИ И КЛИНИКЕ». ПЕРМЬ, ИЗД. ПМИ, 1960, СТР. 285

В. Д. Глебовский и Д. П. Матюшкин

Ленинград

Сборник научных работ под названием «Моторно-висцеральные рефлексy в физиологии и клинике», имеющий два раздела: 1) физиология и патофизиология и 2) клиника, включает в себя 43 статьи, авторами которых являются работники Пермского медицинского института, а также ряда других научных учреждений страны. Сборник посвящен важной проблеме значения рецепторов двигательного аппарата скелета в регуляции деятельности внутренних органов. В Советском Союзе эта проблема была выдвинута на VI Всесоюзном съезде физиологов в докладе М. А. Киселева, Н. Кулагина и Власова «Проприоцепторы и их влияние на работу автономно-иннервированных органов» (Сборник докладов съезда, Тбилиси, 1937). В дальнейшем она привлекла внимание лабораторий А. А. Ухтомского, К. М. Быкова и др.

Выпуск в свет филиалом физиологического общества им. И. П. Павлова в Перми и Пермским медицинским институтом большого тематического сборника — явление, несомненно, положительное.

Читатель найдет в сборнике экспериментальный материал, освещающий изменения в состоянии внутренних органов при различных формах мышечной деятельности. В большинстве статей сборника внимание уделяется регуляции сердечно-сосудистой системы и дыхания.

В статьях Л. Б. Губмана, И. Г. Беляева и Т. П. Дмитриевой характеризуются изменения частоты пульса при разных видах мышечной активности. Анализy ЭКГ при статических напряжениях посвящена работа В. В. Розенблата. Большие возможности изучения деятельности сердца и других органов в условиях производственного труда и спортивных упражнений дает метод радиотелеметрии, использованный этим автором. Значительный интерес представляют данные В. И. Бельтюкова об изменениях ЭКГ при мышечной деятельности у детей раннего возраста и у олигофренов. Внимание авторов многих статей обращено на зависимость вегетативных сдвигов от функционального состояния соответствующих нервных центров. В. В. Фролькис и И. В. Муравов представили данные о зависимости реакций системы кровообращения при физических нагрузках от исходного уровня кровяного давления. С. П. Летунов приводит наблюдения об особенностях изменений в сердечно-сосудистой системе у спортсменов с разной степенью тренировки. В работе Ю. И. Данько изучались условные дыхательные и слюноотделительные рефлексy человека в ответ на увеличение сопротивления произвольному сокращению. Интересны сравнительные данные о потреблении организмом кислорода при «фазных» и «тонических» сокращениях мышц человека (А. Б. Гандельсман, Р. П. Грачева и Н. Б. Прокопович), хотя объяснения найденных различий требуют дальнейшего анализа.

В ряде сообщений рассматриваются функциональные сдвиги в пищеварительной системе, связанные с деятельностью локомоторного аппарата (работы А. К. Чуваева, Т. И. Свистуна, А. Ф. Поляничко и др.).

Материалы, представленные в сборнике, имеют несомненную ценность для физиологии труда и спорта, а также для клинической медицины. Однако по поводу

многих статей сборника следует сделать критические замечания. Прежде всего они должны быть отнесены к вводной статье сборника под названием «Моторно-висцеральные рефлексы. К постановке проблемы», написанной М. Р. Могендовичем (Пермь). Термин «моторно-висцеральные» может быть оправдан существованием термина «висцеро-моторные». Но следует заметить, что оба термина неудачны, так как в них смешиваются морфологические и функциональные понятия. Кроме того, моторика свойственна и внутренним органам. В статье содержится много цитат и рассуждений о большом значении разнообразных моторно-висцеральных рефлексов, но не приводится достаточных фактических данных, позволяющих судить об этом. В работах сборника и в предыдущих работах Могендовича с сотрудниками, на которые опирается автор вводной статьи, таких данных по существу нет. В опытах этих авторов не были достигнуты методические условия вполне адекватного и не осложненного «побочными» влияниями раздражения рецепторов двигательного аппарата. Применялись: очень сильные растяжения мышц без исключения раздражения в местах фиксации тела; раздражения электрическим током целой мышцы и даже целой конечности; аппликация на обнаженную мышцу, сохраняющую кровообращение, спирта, серной кислоты в высоких концентрациях и т. п. Результаты таких опытов трудно интерпретировать. В методическом отношении эти опыты представляют собой шаг назад по сравнению с опытами Киселева и сотрудников (1937). Свойства рецепторов мышц и сухожилий в настоящее время изучены весьма подробно, в частности выделены функционально различные типы миорецепторов. Однако вопрос о том, при раздражении каких рецепторов двигательного аппарата возникают предполагаемые моторно-висцеральные рефлексы, в работах Пермской лаборатории, к сожалению, даже не ставится.

В указанной вводной статье мы не находим данных, позволяющих оценить «удельный вес» описываемых моторно-висцеральных рефлекторов в ряду факторов, обеспечивающих приспособление вегетативной сферы к условиям мышечной работы, таких, как условные и безусловные рефлексы с экстерорецепторов, в силу которых осуществляются мышечная работа, вторичные интероцептивные рефлексы и гуморальные влияния, деятельность мышечного насоса и др.

Пробелы знаний в этом вопросе заполняются произвольными допущениями. Таким образом, теоретическое введение к сборнику нельзя считать удачным.

Следует отметить, что и во многих других статьях сборника не дается точного освещения современного состояния проблемы регуляции деятельности внутренних органов при физической работе. Без достаточного основания одни вопросы этой проблемы характеризуются как уже решенные (например, вопрос о рефлекторных влияниях с рецепторов мышц), другие как второстепенные и не заслуживающие внимания.

Можно упрекнуть авторов многих экспериментальных работ сборника в недостаточном использовании электрофизиологических методов исследования. Помимо электрокардиографии, применявшейся в этих работах, следовало бы использовать электромиографию, электронейрографию и электроэнцефалографию, что позволило бы значительно углубить анализ получаемых данных.

Надо заметить, что, несмотря на определенную тематическую направленность сборника (что следует из названия сборника и содержания вводной статьи), значительная часть работ сборника имеет к проблеме «моторно-висцеральных рефлексов», по существу, лишь косвенное отношение.

В этих работах, частично охарактеризованных выше, демонстрируются вегетативные сдвиги при разных формах мышечной деятельности без доказательства их причинной связи с раздражением рецепторов двигательного аппарата. А некоторые из статей, представленных в сборнике (например, весьма интересная и по методике и по результатам статья Е. Б. Бабского и Ульяновской), не имеют никакого отношения к данной проблеме.

Наконец, следует указать на низкое качество иллюстраций к некоторым работам (например, к работе Е. П. Кесаревой и Ф. Н. Серкова).

В заключение можно констатировать, что рецензируемый сборник, не давая достаточно точного освещения современного состояния проблемы рефлекторных влияний с мускулатуры скелета на вегетативные системы тела, обращает внимание читателя на эту важную проблему, требующую дальнейшей экспериментальной разработки.

Хочется пожелать пермским физиологам успешной работы в направлении строгого фактического обоснования выдвигаемых ими теоретических положений.

A REVIEW OF «PHYSIOLOGICAL AND CLINICAL ASPECTS OF VISCERO-MOTOR REFLEXES» COLLECTED PAPERS, PUBLISHED BY PERM MED. INST.,
PERM, 1960, 285 PP.

By V. D. Glebovski and D. P. Matiushkin
Leningrad

НАУЧНЫЕ СЪЕЗДЫ И КОНФЕРЕНЦИИ

СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ФИЗИОЛОГИИ АНАЛИЗАТОРОВ
(ОРГАНОВ ЧУВСТВ)

В. Д. Глезер и Е. А. Радионова

Ленинград

С 29 мая по 1 июня 1961 г. в Ленинграде проходило совещание по вопросам физиологии анализаторов (зрительной и слуховой систем).

На первом заседании, посвященном проблеме морфологии и функции, обсуждались общие закономерности структуры зрительного и слухового анализаторов в связи с их функцией. В докладе Я. А. Винникова были изложены данные относительно цитохимических свойств фото- и фонорецепторов в покое и при воздействии на них адекватного раздражителя. Была рассмотрена морфологическая и цитохимическая организация рецепторов в связи с их функцией. Г. И. Поляков в своем докладе выделил общие принципы организации зрительного и слухового анализаторов: последовательное нейронное переключение, структуру замкнутых нейронных кругов, систему ассоциационных связей в коре и т. д. В докладе делается вывод о закономерном последовательном удлинении цепи нейронных переключений в системах проекционных связей коры при переходе от центральных полей анализаторов к периферическим и от периферических полей к зонам перекрытия корковых концов анализаторов. В докладе отмечена также роль механизма нисходящей передачи импульсов в анализаторных системах, регулирующего самонастройку анализаторов. Этому последнему вопросу был посвящен также доклад Е. Г. Школьник-Яррос, которая привела экспериментальные данные относительно эфферентных путей в зрительной системе. Показано, в частности, существование корково- и подкорковосетчаточных связей у млекопитающих. Отмечается, что роль эфферентных путей зрительной системы возрастает с повышением уровня организации животных. Наконец, в докладе Т. А. Меришг был поставлен вопрос о роли различных звеньев слухового анализатора в осуществлении условно-рефлекторной деятельности.

Второе заседание было посвящено рассмотрению процессов в первичных воспринимающих элементах сетчатки. Зрительное восприятие начинается с поглощения падающих квантов пигментами сетчатки. Акад. С. И. Вавиловым был разработан метод определения порогового числа квантов. В докладе Н. И. Пивегина были приведены полученные с помощью этого метода данные, подтверждающие уже сделанный им ранее вывод о том, что в условиях темновой адаптации пороговое число квантов как для палочек, так и для колбочек равно 2 и не зависит от длины световой волны. Этот метод был применен также для определения порогового числа квантов в случае обнаружения детали на фоне разной яркости. Оказалось, что при этом пороговое число квантов существенно не меняется и равно 2—6. Эти несколько неожиданные результаты объясняются автором изменениями величины рецептивного поля (зоны суммации на сетчатке), площади зрачка, времени инерции зрения и коэффициента использования поглощаемых квантов с изменением яркости фона. Оказывается, что произведение этих величин уменьшается во столько раз, во сколько увеличивается яркость фона.

Обзору литературных данных о дальнейшей трансформации поглощенной энергии был посвящен доклад Г. Г. Демирчоглына. Автор указал на значение метаболических процессов при этом.

Роль нервных механизмов в восприятии, связываемая в настоящее время с представлениями о роли обратной связи в работе органов чувств, обсуждалась в двух докладах. Г. Г. Демирчоглына полагает, что нервные влияния сверху осуществляются путем воздействия на обменные процессы в сетчатке, в частности на сульфгидрильные группы белковой части родопсина. Однако в докладе М. А. Островского были представлены убедительные экспериментальные доказательства, свидетельствующие об отсутствии нервных нисходящих влияний на фотохимию и метаболизм сетчатки. Изучение восстановления родопсина, а также сукциндегидразной и холинэстеразной активности в интактной и предварительно денервированной сетчатке лягушки не обнаружило разницы между ними, в то же время в денервированном глазу нарастание волны «b»

ЭРГ с увеличением силы света происходит быстрее, чем в интактном. Это свидетельствует о том, что регулирующее влияние сверху изменяет возбудимость нервных структур сетчатки, не влияя на фотохимические процессы в ней.

На двух заседаниях, посвященных теме «Функциональное значение электрических ответов зрительной и слуховой систем», был заслушан ряд докладов.

В докладе Г. В. Герцуни была дана оценка первичного коркового ответа с точки зрения параметров звукового сигнала и параметров приходящего (афферентного) потока нервных импульсов. Первичный ответ, возникающий на начало раздражителя, весьма точно отмечает начальный момент действия раздражителя, даже в тех случаях, когда время нарастания раздражителя очень велико. Однако с увеличением времени нарастания звукового сигнала амплитуда первичного ответа падает; это явление оценивается как результат уменьшения плотности афферентного потока импульсов вследствие их десинхронизации. Падение амплитуды коркового ответа с увеличением времени нарастания сигнала происходит значительно медленнее, чем падение амплитуды суммарного ответа волокон слухового нерва; это связывается со способностью корковых клеток к накоплению.

В докладе А. М. Марусевой было показано, что для оценки функционального состояния слухового анализатора по вызванным потенциалам наиболее существенными являются временные характеристики вызванных потенциалов (латентный период, длительность, время восстановления).

Исследование суммарной активности зрительного анализатора методом электроэнцефалографии показало, что в ЭЭГ находят свое объективное отражение определенные параметры светового раздражения; в частности, мозг способен усваивать ритм световых мельканий до 70—160 гц (В. А. Ильянок). При выработке условных связей наблюдается совпадение фаз α -волн в ЭЭГ разных отделений (И. А. Пеймер).

В докладе Мэй Лэй было показано, что при действии световых вспышек разного цвета (при одинаковой их яркости) электрическая реакция сетчатки (ЭРГ) и коры (первичный ответ) голубя имеет разную амплитуду; в частности, корковый ответ имеет большую амплитуду и меньший скрытый период при действии красного света, чем при действии синего.

В. П. Дуленко и Е. Н. Соколов в своем докладе охарактеризовали реакцию активации в сетчатке, хиазме и зрительном тракте, которая наблюдается при длительном действии световых мельканий, после предварительного засвета сплошным светом и в меньшей степени — под влиянием звуковых и кожных раздражений. Реакция активации выражается в возрастании пиковых разрядов и уменьшении медленных компонентов ответа. В докладе В. Б. Вальцева также сообщалось об усилении амплитуд ритмической ЭРГ после действия непрерывного светового раздражения. Степень изменения отдельных волн ЭРГ зависит от соотношения яркостей ритмического и непрерывного света, а также от длительности последнего. Одновременное действие сплошного и прерывистого света вызывает, как правило, депрессию ЭРГ, степень которой также зависит от соотношения яркостей обоих раздражений.

А. И. Богословский и его сотрудники сообщили об исследовании элетроретинограммы человека, возникающей в ответ на электрическое раздражение (ЭЭРГ). ЭРГ увеличивается по амплитуде и длительности с увеличением амплитуды или длительности раздражения. На пятом заседании были заслушаны доклады по результатам исследований, выполненных с помощью микроэлектродной техники. Раздражая сетчатку различными монохроматическими излучениями, уравниваемыми по энергии, и отводя потенциалы действия от тектальных нейронов, Л. И. Мкртычева наблюдала, что в большинстве нейронов максимум импульсации приходится на свет длиной волны в 514 мкм. Кривые зависимости числа импульсов в ответе этих нейронов от длины волны света близки к кривой скотопического доминатора, полученной Гранитом пороговым методом при отведении от ганглиозных клеток сетчатки лягушки. В докладе Л. И. Мкртычевой был подтвержден также факт существования в зрительных долях лягушки нейронов типа on—off, у которых максимумы ответа on и off приходятся на разные участки спектра.

В последние годы все больше внимания уделяется вопросу о роли нервного фактора в адаптационных изменениях световой чувствительности. Разработке этой проблемы посвящена работа А. Л. Бызова и О. Ю. Орлова на кальмарах и осьминогах, которые с помощью микроэлектродов регистрировали ЭРГ. Авторы показали, что следовой потенциал определяет ответ сетчатки на световой стимул. Этот потенциал уменьшается в процессе темновой адаптации. Показано, что существует количественная зависимость между величиной следового потенциала в данный момент времени и интенсивностью света, необходимой для вызова пороговой ЭРГ. Последний микроэлектродный анализ показал, что следовой потенциал локализован в нейропиле сетчатки.

На этом же заседании было подвергнуто обсуждению напечатанное в тезисах сообщение А. Л. Бызова о локализации в сетчатке структуры с относительно большим омическим сопротивлением — так называемой *R*-мембраны. Решение этого вопроса существенно для выяснения вопроса о том, какими структурами генерируются электрические потенциалы сетчатки. В сообщении были приведены данные, на основании которых автор отождествляет *R*-мембрану с наружной пограничной мембраной, а также высказывает предположения о методических причинах разногласий по вопросу о локализации *R*-мембраны.

Одним из факторов, определяющим передачу информации в анализаторных системах, является время. Отсюда настоятельно возникает необходимость изучения временных характеристик зрительной и слуховой систем. Этому вопросу было посвящено шестое заседание.

В докладе А. В. Луизова был подытожен с точки зрения биологической целесообразности ряд работ автора по инерции зрения — времени сохранения единичного ощущения света. С точки зрения автора, время инерции — это время интегрирования световой энергии в зрительной системе. В зрительной системе человека время инерции уменьшается с увеличением яркости от 0.2 до 0.05 сек.

Инерционные свойства анализаторных систем обуславливают слитие двух раздражений, если они разделены малым промежутком времени. В докладах П. О. Макарова и С. Н. Гольдбурт были приведены данные по измерению в зрительной и слуховой анализаторах критического интервала, при котором два стимула воспринимаются еще раздельно. С. Н. Гольдбурт показала, что этот интервал уменьшается с увеличением длительности каждого из двух последовательных тонов, а также указала на значение интервала между двумя звуками для различения их громкости.

При действии пары стимулов возможно, помимо их суммации и раздельного восприятия, изменение восприятия одного стимула под влиянием другого. Феномен, заключающийся в угнетении эффекта первого стимула вторым, более сильным, открытый П. О. Макаровым, был еще раз продемонстрирован в его докладе на примере двух цветовых вспышек.

На этом же заседании был заслушан доклад В. К. Козлова, выступившего с гипотезой о роли временного фактора в различении цвета при условии существования в глазу лишь одного цветоприемника. Автор предполагает, что поглощение света различной длины волны вызывает различное распределение концентрации свободных ионов вдоль наружного сегмента колбочек. Ионы диффундируют к месту возникновения генераторного потенциала, величина которого (а следовательно, и частота импульсации) в данный момент времени будет определяться концентрацией пришедших ионов. Предлагаемая модель позволяет, по мнению автора, объяснить известные факты о кодировании цвета распределением интервалов между импульсами.

В седьмое заседание были включены доклады, в которых рассматривались с позиций теории информации некоторые операции, осуществляемые зрительной и слуховой системами.

В. Д. Глезер и И. И. Цуккерман указали на важную роль рецептивных полей в кодировании зрительных сообщений. Необходимое для эффективного кодирования снятие избыточности в зрительном сигнале (декорреляция) выполняется как рецептивными полями сетчатки, так и полями более высоких отделов зрительного анализатора. Опыты с пороговыми измерениями на человеке и с отведениями от одиночных ганглиозных клеток сетчатки лягушки позволили авторам прийти к представлению о рецептивном поле, как следящей системе, где есть согласование между числом рецепторов, функционально сходящихся к выходной ганглиозной клетке (в более общем виде — степенью заторможенности поля), и его освещенностью. Импульсы из ганглиозной клетки в высшие отделы идут только в момент нарушения этого согласования, когда на поле падает поток световой энергии, не согласованный с его размерами. Сведения об изменении освещенности кодируются числом импульсов в послышке, которое пропорционально световой энергии, падающей в пределах рецептивного поля.

В. К. Захаровым и Б. Н. Куракиным была сделана попытка моделирования системы рецептивных полей, позволяющей объяснить одним механизмом адаптационные изменения световой чувствительности, изменения остроты зрения и временную декорреляцию. Авторы подчеркнули также значение такой параллельной системы для создания технических устройств, передающих зрительную информацию.

Значение контуров для передачи зрительной информации обсуждалось в докладе Т. М. Цыкуновой. Определяя пропускную способность зрительной системы человека, автор показала, что подчеркивание контуров изображения методом «электронной ретуши» позволяет даже в мало контрастном изображении восстановить количество передаваемой в единицу времени информации до оптимальной величины. Эти результаты имеют определенное практическое значение, так как усиление контуров, передаваемых высокочастотной частью спектра телевизионного сигнала, не приводит к заметному увеличению средней мощности последнего.

Данные, рассмотренные в этих докладах, позволяют думать, что в высшие отделы зрительного анализатора приходит не простая аналоговая картина распределения освещенности на сетчатке, а туда поступают закодированные сообщения об определенных состояниях отдельных участков зрительного поля (сведения о наличии контура, его кривизне и т. д.). Эти сообщения могут явиться теми элементами, из которых строится зрительный образ. Вопрос о том, каким образом эти элементы складываются в нашем восприятии в опознаваемый образ и какие операции должны совершаться при этом, исследовался в общем виде М. М. Бонгардом. Общая схема, предложенная автором, такова. Высшие отделы анализаторной системы с помощью определенных логических операций обрабатывают элементы некоторых частных состояний образа. При этом из ряда признаков отбираются полезные для опознавания образа, т. е. для отличия его от других образов. Набор полезных признаков составляет кодовое обозначение данного образа. Эта схема была промоделирована на цифровой счетной машине, кото-

рая распознавала таблицы чисел, построенных по различным алгебраическим законам, причем каждый закон соответствовал образу, а таблица — частному состоянию образа.

Исследованию процессов, происходящих при распознавании звуков речи, был посвящен доклад Л. А. Чистович и Ю. А. Клаас. На примере реакций повторения и буквенной записи звуков речи, рассматривался вопрос о том, как сигнал (звук речи) управляет реакцией на него. Было показано, что время включения реакции задается началом сигнала, однако выбор характера реакции (в данном случае принятие решения о фонеме) требует накопления сведений о качестве сигнала. Было обнаружено, что принятие решения о фонеме происходит в дискретные моменты времени, повторяющиеся с интервалом около 100 мсек. и синхронизированные с началом сигнала.

В заключение совещания оргкомитет и участники совещания, обсудив целесообразность дальнейшего проведения конференций по вопросам физиологии анализаторов, пришли к выводу о необходимости организовать следующее совещание в 1964 г.

CONFERENCE ON PHYSIOLOGY OF ANALYSERS (SENSE ORGANS)

By V. D. Glezer and E. A. Radionova

Leningrad

О НЕКОТОРЫХ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ, ПРОВОДИМЫХ В НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ЛАБОРАТОРИЯХ ФРАНЦИИ

А. И. Карамян

Ленинград

Для ознакомления с работами научно-исследовательских учреждений Франции, выяснения возможности творческих контактов между советскими и французскими нейрофизиологами проф. И. Т. Курцин и я с 10 по 31 мая посещали нейрофизиологические лаборатории Парижа, Марселя и Лиона.

Исследования, ведущиеся в Институте Маррея (Marey) и нейрофизиологической лаборатории Коллеж де Франс под руководством А. Фессара (A. Fessard), посвящены весьма важным вопросам современной нейрофизиологии — вскрытию механизмов функционирования и функциональных взаимоотношений различных отделов ц. н. с., формирования их интегративной деятельности.

В сравнительно-физиологических исследованиях Фессара и его сотрудников Гершенфельда и Тока (Gerschenfeld et Tauc) и других показано, что в ганглиях моллюска имеются два типа нейронов — *Д* и *Н*. Нейроны типа *Д* деполаризуются ацетилхолином, независимо от повышения спайковой активности. Нейроны типа *Н* реагируют на аппликацию ацетилхолина уменьшением или полным угнетением спайковой активности. В нейронах типа *Н* действие ацетилхолина проявляется при концентрации $0.5-10^{-12}$, а в нейронах типа *Д* ацетилхолин в концентрации менее 10^{-10} не вызывает эффекта. Эзерин усиливает эффект действия ацетилхолина на оба типа клеток, тубокурарин подавляет активность ацетилхолина в отношении обоих типов нейронов.

Принципиально важным в этих исследованиях является то, что в ганглиях низших животных ацетилхолин вызывает двойкий эффект — тормозящий и возбуждающий.

В исследованиях, проводимых на электрических рыбах, Сабо (Szabo) и др., установлено, что разряды электрических органов исчезают при перерезке на уровне рострального отдела продолговатого мозга.

В других исследованиях с помощью микроэлектродной техники изучаются функции зрительной системы у голубей. В частности, обнаружено различие цветов у птиц.

Чрезвычайно интересные исследования проводятся в лаборатории А. Фессар (Albe Fessard) по изучению соотношений специфических и неспецифических систем ц. н. с. на различных уровнях рефлекторной деятельности, начиная от спинного мозга до коры головного мозга. Тщательный анализ межнейронных взаимоотношений показал, что функции афферентных систем сводятся к двум системным, качественно различным формам нервной деятельности — лемнисковой и экстралемнисковой. Эти две системы имеют следующие различия. Лемнисковая система: 1) имеет контралатеральное представительство в таламусе и в коре головного мозга; 2) латентный период вызванных ответов короткий (5–10 мсек.); 3) активируется главным образом при

нанесении тактильных и проприоцептивных раздражений; 4) нембуталовый наркоз не подавляет ее активности, хлоралоза не активизирует ее; 5) ослабление или усиление функций коры не влияет на активность ядер лемнисковой системы. Экстралемнисковая система: а) имеет двухстороннее диффузное представительство; б) длинный латентный период около 200 мсек.; в) активизируется при нанесении ноцицептивных раздражений; г) нембутал избирательно угнетает, а хлоралоза, наоборот, активизирует ее; д) при ориентировочной реакции («внимание») угнетается ее деятельность; е) при ослаблении функций коры эффект увеличивается; при выключении коры ответы сохраняются.

Далее показано, что вызываемые потенциалы в ассоциативных зонах коры возбуждаются экстралемнисковыми афферентными. Эти потенциалы широко распространены, но не генерализованы. У бодрствующего животного в зависимости от уровня «внимания» указанные вызванные потенциалы в коре угнетаются так же, как в неспецифических таламических образованиях.

Путем применения гомо- и контралатеральных раздражений показано, что в сомато-сенсорной коре S_1 существуют соматотопически организованные точки, отвечающие на раздражения только с противоположной стороны, и диффузные участки типа ассоциативных полей, отвечающие на раздражения со всех 4 конечностей.

Путем изучения реакций отдельных нейронов установлено, что в области S_1 наряду с клетками чисто соматотопическими (2 из 56) имеются клетки чисто ассоциативные (23 из 56).

Прослежен путь неспецифических влияний на кору головного мозга. При этом исследованы характер неспецифических реакций в коре S_1 и изменения этих реакций при раздражении неспецифических структур подкорковых образований. Установлено, что специфические пути занимают центральное положение и окружены более диффузными неспецифическими структурами. Изучены также неспецифические реакции в различных слоях коры головного мозга при погружении микроэлектродов в кору.

Автор высказывает оригинальную точку зрения, что негативная фаза вызванного потенциала связана с возбуждением нейронов ассоциативного типа. Эта новая трактовка противоречит общепринятому взгляду, что негативная фаза первичных ответов обусловлена антидромным возбуждением апикальных дендритов.

Что касается положительной фазы первичного ответа, то автор, так же как многие другие исследователи, считает, что возникновение ее связано с возбуждением клеток специфических систем.

Все эти вопросы в плане исследований А. Фессар должны быть изучены также с помощью павловского метода условных рефлексов. Эти исследования в настоящее время начаты и проводятся в ее лаборатории.

В лаборатории Бюзе (Buser) продолжаются исследования по изучению взаимоотношений коры и подкорковых образований. В настоящее время исследуется вопрос о нисходящем влиянии коры и подкорковых образований. Автор и его сотрудники установили определенную связь между световыми раздражениями и деятельностью спинного мозга. Эти влияния автор объясняет активированием нисходящей системы ретикулярной формации.

Все кратко изложенные результаты проводимых в Институте Маррея исследований свидетельствуют о том, что в этом Институте разрабатываются чрезвычайно актуальные вопросы современной нейрофизиологии.

Для решения поставленных задач в одинаковой степени используются как аналитические, так и синтетические принципы исследования. Такой правильный методологический подход в сочетании с методиками микроэлектродного отведения и нейрогистологических исследований повышает уровень и эффективность проводимых исследований в лабораториях Фессара.

В нейрофизиологической лаборатории Делла (Dell) в больнице Анри Руссель исследуются восходящие и нисходящие влияния ретикулярной формации, влияния коры головного мозга на активность ретикулярной формации на разные звенья зрительного анализатора и на активность вестибулярной системы. Этот довольно кропотливый опыт был продемонстрирован с убедительным результатом.

Южелэн (Hugelin) и другие сотрудники изучают отношения коры, ретикулярной формации и бульбарных функций — полисинхронический рефлекс открывания рта, электрическая активность диафрагмального нерва. Показано, что при повышении активности коры, т. е. при десинхронизации ЭЭГ, амплитуда электрических реакций п. phrenicus повышается. Такое же явление наблюдается при раздражении ретикулярной формации.

Бонвалле (Bonvallet) после исследований по влиянию коры на активность ретикулярной формации в настоящее время занимается проблемой выяснения функциональных взаимоотношений симпатической и парасимпатической систем при раздражении ретикулярной формации. Наблюдения показывают, что нарастающий эффект расширения зрачка при раздражении шейного симпатического нерва и сужение зрачка при раздражении ядра Якубовича Вестфаль-Эдингера видоизменяются, так как при раздражении ретикулярной формации резко нарастает тонус симпатической нервной системы.

После перерезки на уровне ретикулярной системы моста эти соотношения меняются в сторону снижения тонуса симпатической нервной системы. Следует отметить, что в настоящее время вопрос о соотношениях симпатической и парасимпатической

первой систем, значение их в электрической активности и мозговой деятельности вообще приобретает важное значение.

Сформулированы некоторые интересные положения о мозговом гомеостазисе — о роли симпатической и парасимпатической систем в этом гомеостазисе. В лаборатории Делла проводятся нейрофизиологические исследования по очень актуальным вопросам, имеющим важное значение для понимания нервных и гормональных механизмов деятельности высших отделов ц. н. с. Следует отметить, что часть сотрудников из лечащих врачей, работающих в клинике, выполняют работы, имеющие диагностическое значение. В этих работах Делл участвует в роли консультанта.

В исследованиях лаборатории Шеррера (Sherrer) при больнице Сальпетрerie проводятся экспериментальные исследования в области изучения формирования и характера вызванных нервных реакций в процессе онтогенеза животных. Реакция на свет у котят регистрируется уже через 48 часов после рождения. Но эта реакция отличается тем, что имеет очень длинный латентный период (250—300 мсек.). В дальнейшем, через 6, 12, 15 дней, латентный период сокращается.

При непосредственном раздражении зрительного нерва нервные реакции удаётся регистрировать с первых же часов. Разница лишь в латентном периоде и в том, что реакции обнаруживаются в супрасильвиевой извилине. Через 10—30 дней латентный период уменьшается и ответы сосредоточиваются в зрительной коре. Уменьшение латентного периода, появление позитивной фазы авторы связывают с миелинизацией нервных волокон.

Интерес представляют попытки изучить характер биопотенциалов мышц при различных формах артикуляции речи. Разработана прекрасная техника объективной регистрации.

Особенность лаборатории Шеррера заключается в том, что в ней, наряду с изучением вопросов большого теоретического значения на высоком уровне нейрофизиологических исследований, изучаются также вопросы прикладного значения; нейрохирурги, невропатологи, работающие в клинике, параллельно ведут экспериментальную работу.

Физиологические исследования, проводимые в руководимых Гасто (Gastaut) учреждениях (электрофизиологическая лаборатория на кафедре патологической анатомии Марсельского факультета медицины и электрофизиологическая лаборатория при Марсельской больнице), широко известны, поэтому нет необходимости подробно их излагать.

В лабораториях Гасто в настоящее время изучают вопросы аналитической деятельности коры, подкорковых образований в ответ на внешние раздражения, роль активирующих систем по отношению к различным зонам коры. Среди этих вопросов главное внимание обращается на характер, вариабильность вызванных потенциалов.

Большое значение придается аппарату фазотрон-IV, который позволяет произвести анализ вызванных потенциалов по различным каналам афферентных влияний и различных путей интеграции при множественном отведении биопотенциалов мозга. Аппарат позволяет регистрировать электрические процессы с амплитудой в 2—3 мкв. Главная задача этих исследований была сформулирована таким образом: хронографическое исследование функциональных свойств коры и подкорковых образований и топографическое изучение электрических явлений в указанных образованиях.

Удалось с помощью фазотрона-IV изучить вызванные потенциалы у человека. Доказано, что они имеют сложную природу: одна часть ответа — поздняя фаза вызванного потенциала является постоянной, так как каждый раз появлялась одинаковой формы, продолжительность и с одинаковым латентным периодом; ранняя фаза недостаточно изучена и данные противоречивы. Поздняя фаза состоит из 2 частей, противоположно направленных: 1-я — позитивная с латентным периодом около 70 мсек., 2-я — негативная с латентным периодом около 100 мсек. Поздняя фаза регистрируется по поверхности коры с максимальной амплитудой в затылочной области и меньшей амплитудой в передних отделах больших полушарий.

Интерес представляют также электрофизиологические работы, проводимые на детях. В лаборатории имеется прекрасно оборудованная комната-камера.

В психофизиологической лаборатории Паяра (Paillard) при Марсельском факультете науки проводятся сравнительно-физиологические исследования по изучению развития поведения животных и человека, изучаются моносинаптические рефлексы спинного мозга у человека, обнаружены новые факты по влиянию отделов ц. н. с. на рефлекторную деятельность спинного мозга.

В физиологических учреждениях Лиона представляет интерес лаборатория молодого физиолога Жюве (Jouvet). В этой лаборатории разрабатывается вопрос о механизмах физиологического сна у животных и человека. Допускается, что физиологический сон обуславливается состоянием двух систем. Первая система проявляется в феноменах синхронизации корковых и подкорковых волн. Эта система связана с неокортексом, который оказывает тормозящее влияние на активирующие системы ретикулярной формации. Причину сна можно объяснить возникновением разлитого торможения в понимании Павлова. При декортикации эта форма сна исчезает. Автор эту форму состояния сна квалифицирует как «неосон». Вторая система — ретикулярная формация вызывает «парадоксальную» фазу сна. При этом в коре наблюдается десинхронизация, сопровождаемая сомато-вегетативными явлениями. Эту

форму сна он наблюдал у животных хронических мезенцефалических и понтических, т. е. у децеребрированных. Этот сон, согласно автору, носит характер «археосна». Изучая сон у котят с момента их рождения, сотрудники Жюве установили, что сначала у котят наблюдается только вторая форма сна и лишь постепенно, по мере развития коры, возникает и первая форма сна. Жюве считает, что такой эволюционный подход устраняет разногласия в оценке механизма сна. Он думает, что этим путем можно подойти и к изучению проблемы сновидений.

В психиатрических клиниках проф. Барука (Baruck) и Делея (Deley) имеются хорошо оборудованные нейрофизиологические лаборатории. В этих клиниках имеются свои собственные физиологические лаборатории, где на животных изучают фармакодинамику тех или иных лечебных средств.

SOME INVESTIGATIONS CARRIED ON BY NEUROPHYSIOLOGICAL LABORATORIES IN FRANCE

By *A. I. Karamian*

Leningrad

ЮБИЛЕЙНЫЕ ДАТЫ

СЕМЕН МАКСИМИЛИАНОВИЧ ДИОНЕСОВ

(К 60-летию со дня рождения)

В 1961 г. исполнилось 60 лет со дня рождения проф. Семена Максимилиановича Дионесова.

В 1927 г. Семен Максимилианович окончил Военно-медицинскую академию. Научно-исследовательскую деятельность он начал студентом второго курса в лаборатории И. П. Павлова. Первую научную работу опубликовал в «Русском физиологическом журнале» в 1925 г. В дальнейшем, с 1927 по 1949 гг., работал в лабораториях, руководимых Л. А. Орбели. Позже заведывал кафедрами физиологии в медицинских институтах Фрунзе, Благовещенска, Ижевска, В настоящее время работает в Медицинском институте в г. Луганске.

За исследование «Роль гормонов в реакции желудка на болевое раздражение» в 1947 г. ему присвоена ученая степень доктора биологических наук.

В работах С. М. Дионесова в особенности уделялось внимание изучению влияния на организм болевых раздражений. Этому вопросу посвящена его монография «Боль» (1958). Ему принадлежит ряд работ по истории физиологии в России и СССР.

Дионесов являлся ответственным секретарем «Физиологического журнала им. И. М. Сеченова» в 1932—1950 гг. С. М. Дионесов член Коммунистической партии Советского Союза.

Желаем С. М. Дионесову дальнейших успехов в научно-исследовательской деятельности.

Группа сотрудников

S. M. DIONESOV

(on his 60-th birthday)

By a group of colleagues

АЛЕКСАНДР АЛЕКСЕЕВИЧ РОГОВ

(к 60-летию со дня рождения)

Доктор биологических наук проф. Александр Алексеевич Рогов родился в 1901 г. Всю свою жизнь он посвятил изучению сосудистых условных и безусловных рефлексов.

Еще студентом Ленинградского педагогического института им. А. И. Герцена А. А. Рогов увлекся идеями выдающегося физиолога К. М. Быкова и в течение многих лет работал под его руководством.

В первых работах А. А. Рогов (1929) охарактеризовал условия образования и свойства сосудосуживающих и сосудорасширяющих условных рефлексов. Дальнейшие его работы посвящаются изучению свойств сосудистых рефлексов в зависимости от уровня их замыкания в центральной нервной системе. Им показано, что сосудистые реакции, дуги которых замыкаются на уровне спинного мозга или подкорковых сосудодвигательных центров, носят примитивный характер, стереотипны и инертны. Сосудистые реакции, дуги которых замыкаются через кору больших полушарий, обладают разнообразием и подвижностью.

Результаты своих многолетних исследований А. А. Рогов обобщил в монографии «О сосудистых условных и безусловных рефлексах человека» (1951).

В связи с тем, что сосудистые условные рефлексы тонко отражают функциональные изменения в коре больших полушарий и подкорковых центрах, метод сосудистых

условных рефлексов был применен А. А. Роговым для изучения высшей нервной деятельности человека в норме и патологии.

В области изучения сосудистых условных рефлексов А. А. Рогов является высокоавторитетным исследователем.

Его работы последних лет посвящены изучению коркового внутреннего торможения в норме и патологии.

Свою научно-исследовательскую деятельность А. А. Рогов тесно сочетает с педагогической и общественной. Он был преподавателем Военно-морской медицинской академии и профессором Педагогического института им. А. И. Герцена. В настоящее время он возглавляет группу по изучению сосудистых рефлексов в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР.

В день шестидесятилетия А. А. Рогова пожелаем ему здоровья и успехов в дальнейшей творческой работе.

Группа учеников и сотрудников

A. A. ROGOV

(on his 60-th birthday)

By a group of colleagues

БОРИС ВЛАДИМИРОВИЧ ПАВЛОВ

(К 60-летию со дня рождения)

14 октября 1961 года исполнилось 60 лет со дня рождения и 33 года научной, педагогической и общественной деятельности заведующего Лабораторией сравнительной физиологии высшей нервной деятельности Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР Бориса Владимировича Павлова.

Борис Владимирович родился в г. Одессе. В начале 1920 года он добровольно вступил в Отряд особого назначения, в составе которого принимал участие в борьбе с бандами на Украине. В 1924 г., после демобилизации из Красной Армии, Борис Владимирович поступил в Одесский институт народного хозяйства, по окончании которого преподавал политическую экономию в должности доцента в ряде высших учебных заведений г. Одессы.

В 1931 г. Борис Владимирович поступил на биологический факультет Одесского Университета, по окончании которого был оставлен в аспирантуре при кафедре физиологии животных, руководимой проф. Е. И. Синельниковым. В этот период им было выполнено 8 экспериментальных исследований по сравнительной физиологии и по вопросам нервной и эндокринной регуляции процессов в органах и тканях.

В 1939 году, после защиты кандидатской диссертации, Борис Владимирович начал работать в Физиологическом институте им. акад. И. П. Павлова АН СССР, где под руководством акад. Л. А. Орбели в течение ряда лет проводил экспериментальные исследования по изучению влияния различных отделов симпатической нервной системы на высшую нервную деятельность собак. В 1951—1953 гг. Борис Владимирович выполнял обязанности ученого секретаря, а в 1955—1956 гг. — заместителя директора по научной части Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. С 1955 г. по настоящее время он заведует лабораторией сравнительной физиологии высшей нервной деятельности того же института. В течение многих лет Борис Владимирович сочетал научно-исследовательскую работу с преподаванием физиологии в высших учебных заведениях г. Одессы и Ленинграда, а в 1952—1955 гг. читал в качестве доцента курс физиологии высшей нервной деятельности человека и животных в Ленинградском государственном университете.

Перу Б. В. Павлова принадлежит около 60 работ. Особенно большой интерес представляют его исследования в области нервной регуляции сердечной деятельности у беспозвоночных, нервной трофики слизистой рта и кожи, влияния различных факторов (лучистой энергии, фармакологических веществ и т. п.) на высшую нервную деятельность животных, влияния выключения и повреждения разных отделов симпатической нервной системы на высшую нервную деятельность собак, взаимодействия сигнальных систем у человека в бодрственном и гипнотическом состояниях и при некоторых формах неврозов, сравнительной физиологии высшей нервной деятельности позвоночных и др.

Б. В. Павлов является активным общественным деятелем, выполняющим с большой добросовестностью, не щадя своего времени и сил, разнообразные общественные поручения.

В 1947 году Борис Владимирович вступил в ряды Коммунистической партии и с тех пор активно участвует в партийной жизни.

Б. В. Павлов обладает большими организаторскими способностями. При его активном участии был организован и успешно проведен ряд всесоюзных научных совещаний и конференций. В течение последних 11 лет, будучи членом Правления и ответственным секретарем Ленинградского физиологического Общества им. И. М. Сеченова, Борис Владимирович проводит большую научно-организационную работу в связи с деятельностью Общества.

Приятно отметить ряд личных качеств юбиляра. К их числу относятся его постоянная готовность к оказанию помощи товарищам, неизменная корректность, благожелательность и дружелюбность в обращении со всеми соприкасающимися с ним людьми, спокойная деловитость, уравновешенность и оптимизм. Благодаря этим своим качествам он пользуется симпатией и любовью со стороны студентов, сотрудников и широкого круга лиц, знающих его по научной и общественной работе и в жизни.

Б. В. Павлов находится в полном расцвете творческих сил. Искренне желаем ему хорошего здоровья и дальнейших творческих успехов на благо науки и нашей великой Родины.

Группа товарищей

B. V. PAVLOV

(on his 60-th birthday)

By a group of colleagues

НИКОЛАЙ НИКОЛАЕВИЧ ЯКОВЛЕВ

(к 50-летию со дня рождения)

Доктор биологических наук проф. Н. Н. Яковлев начал научную работу в 1931 г. в лаборатории Н. В. Веселкина в Естественно-научном институте им. П. Ф. Лесгафта. В этой лаборатории им были получены данные о значении инсулина для процессов фосфорилирования и уточнены взаимоотношения эндокринной (инсулин, адреналин) и нервной регуляции биохимических превращений углеводов в мышцах.

Исследования в области биохимии мышц привели Н. Н. Яковлева в 1938 г. в Ленинградский институт физической культуры, где под его руководством возникло новое направление функциональной биохимии — биохимия спорта.

Исследования этих лет позволили Н. Н. Яковлеву выдвинуть положение о специфичности биохимической адаптации организма в зависимости от характера мышечной деятельности. Обобщив многолетний опыт исследований по биохимии физических упражнений, Н. Н. Яковлев издал в 1955 г. книгу «Очерки по биохимии спорта», являющуюся во всей мировой литературе первой монографией в этой области. В 1957 г. совместно с А. В. Коробковым и С. В. Янанисом он выпустил вторую монографию «Физиологические и биохимические основы теории и методики спортивной тренировки», в которой были синтезированы данные биохимии, физиологии и педагогики в области физического воспитания и спорта.

На протяжении многих лет Н. Н. Яковлев большое внимание уделял вопросам питания при занятиях различными видами спорта. Результаты этих работ были обобщены в книге «Питание спортсменов».

Являясь авторитетным ученым теоретиком в области биохимии спорта, Н. Н. Яковлев всегда поддерживал теснейшую связь с практикой советского физического движения, в особенности в области рационального режима тренировки и питания спортсменов.

Н. Н. Яковлевым опубликовано свыше 170 научных работ по различным вопросам биохимии.

Много внимания он уделяет также воспитанию научной смены — под его руководством выполнено много кандидатских диссертаций. Кроме того, являясь заведующим кафедрой биохимии Государственного института физической культуры им. П. Ф. Лесгафта, он много сил уделяет подготовке педагогов по физическому воспитанию.

Свою научную работу Н. Н. Яковлев сочетает с общественной деятельностью; с 1961 г. он является членом редколлегии «Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова».

Поздравляем Николая Николаевича Яковлева и желаем ему доброго здоровья и дальнейших творческих успехов в научной, общественной и педагогической деятельности.

Группа товарищей и учеников

N. N. YAKOVLEV

(on his 50-th birthday)

By a group of colleagues

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
И. А. Барышников, Д. А. Бирюков, Н. В. Зимкин. XXII съезд КПСС и некоторые важные задачи физиологии	I
Е. Б. Сологуб. «Меченые ритмы» в предстартовой электроэнцефалограмме человека и механизмы формирования двигательного динамического стереотипа	3
Мэй - Лэй. Изменение динамики возникновения электрических реакций зрительного анализатора при гипоксии	11
А. Л. Бызов и О. Ю. Орлов. Источники электроретинограммы головных	16
И. В. Орлов. Материалы к электрофизиологической характеристике вестибулярного анализатора птиц	24
П. С. Бабкин. О кожно-мышечных и сухожильных рефлексах у обезьян	31
Б. Ф. Толкунов. Биоэлектрическая активность одиночных нейронов гипоталамуса при кратковременных сдвигах осмотического давления в бассейне внутренней сонной артерии и воротной вены печени	39
Зд. Мартинек. Изменения чувствительности околушных желез к пилокарпину после их денервации	47
Д. А. Бирюков, Е. А. Корнева, Т. П. Шляфер и М. И. Яковлева. О формировании рефлекторной регуляции деятельности сердца и дыхания животных в фило- и онтогенезе	55
А. М. Гурвич. Отражение терминальной деятельности дыхательного центра на электрограмме продолговатого мозга	64
И. А. Лапина. Секретция слезы при раздражении конъюнктивы глаза и слезистой полости рта	72
Р. О. Барсегян. Влияние биогенного стимулятора по Филатову на восстановление функций желудка после перерезки передней половины спинного мозга	76
И. П. Смирнов. О зависимости выделения уропепсина от экскреции пепсина в желудке	82
Б. Н. Ермолов. Влияние метилтиоурацила на молочную продуктивность и функцию щитовидной железы у коз	86
А. П. Гуль, О. Н. Савченко и Г. С. Степанов. Изучение эстрогенов в суточной моче крупного рогатого скота	91

Методика физиологических исследований

Г. М. Марголин. Методика изучения тонических рефлексов при раздражении различных органов чувств человека	95
А. И. Науменко и А. П. Матвеев. Регистрация объема вдыхаемого воздуха у человека в условиях барокамеры	97
М. С. Шнейдер и Н. С. Диденко. Автоматический отбор фракции альвеолярного воздуха на заданной глубине выдоха	99

Критика и библиография

Г. И. Косицкий. Рецензия на книгу И. А. Аршавского «Физиология кровообращения во внутриутробном периоде» (Медгиз, 1960)	104
В. Д. Глебовский и Д. П. Матюшкин. Рецензия на сборник «Моторно-висцеральные рефлексы в физиологии и клинике» (Пермь, Изд. ПМИ, 1960, стр. 285)	106

Научные съезды и конференции

В. Д. Глезер и Е. А. Радионова. Совещание по вопросам физиологии анализаторов (органов чувств)	108
А. И. Карамян. О некоторых научных исследованиях, проводимых в нейрофизиологических лабораториях Франции	111

Юбилейные даты

Группа сотрудников. Семен Максимилианович Дионесов (к 60-летию со дня рождения)	115
Группа учеников и сотрудников. Александр Алексеевич Рогов (к 60-летию со дня рождения)	115
Группа товарищей. Борис Владимирович Павлов (к 60-летию со дня рождения)	116
Группа товарищей и сотрудников. Николай Николаевич Яковлев (к 50-летию со дня рождения)	117

CONTENTS

	Page
I. A. Baryshnikov, D. A. Birukov, N. V. Zimkin. XXII CPSU congress and Some important problems of fisiological research	1
E. B. Sologub. Tagged rhythms of pre-starting preparedness in the human electroencephalogram, with reference to mechanisms of dynamic motor stereotype formation	3
Mei-Lei. Electrophysiologic studies of signal transmission speed in the visual analyser	11
A. L. Byzov and O. Y. Orlov. Sources of the retinogram in Cephalopoda	16
I. V. Orlov. Contribution to electrophysiologic characteristics of the vestibular analyser in birds	24
P. S. Babkin. Cutano-muscle and tendon reflexes in Primates	31
B. F. Tolkunov. Bioelectric activity of single hypothalamic neurones during brief changes of osmotic pressure within systems of internal carotid artery and portal vein of the liver	39
Zd. Martinek. Modified pilocarpine sensitivity of parotid glands after their denervation	47
D. A. Biriukov, E. A. Korneva, T. P. Shlafer and M. S. Yakovleva. Phylogenetic and ontogenetic patterns in development of reflex control over cardiac activity and respiration in animals	55
A. M. Gurvitch. Manifestation of the respiratory center's terminal activity in medulla oblongata electrogram	64
I. A. Lapina. Lacrimal secretion in response to stimulation of oculat conjunctiva and oral mucosa	72
R. O. Barsegian. Influence of Filatov's biogenic stimulator on restoration of gastric function following anterior hemisection of the spinal cord	76
I. P. Smirnov. Dependence of uropepsin elimination on gastric pepsin excretion	82
B. N. Yermolov. Influence of methylthiouracil on milk productivity and thyroid function in goats	91
A. P. Gul, O. N. Savtchenko and G. S. Stepanov. Investigation of daily urinary oestrogen in cattle	

Techniques of physiologic experimentation

G. M. Margolin. Infestigation of tonic reflexes to stimulation of different sense organs in humans	95
A. I. Naumenko and A. P. Matveev. Recording inspired air volume in human subjects in pressure chamber	97
M. S. Schneider and N. S. Didenko. Automatic alveolar air sampling at specified depth of expiration.	99

Reviews

G. I. Kositski. — «Physiology of antenatal circulation» by I. A. Arshavski	104
V. D. Glebovski and D. P. Matiushekin. — «Physiological and clinical aspects of visceromotor reflexes»	106

Scientific Events

V. D. Glezer and E. A. Radionova. Conference on physiology of analysers. (sense organs)	108
A. I. Karamian. Some investigations carried on by neurophysiological laboratories in France	111

Personalis

A Group of Colleagues. S. M. Dionesov (On his 60 th birthday)	115
A Group of Colleagues. A. A. Rogov (on his 60th birthday)	115
A Group of Colleagues. B. V. Pavlov (on his 60th birthday)	116
A Group of Colleagues. N. N. Yakovlev (on his 50th birthday)	117



ИСПРАВЛЕНИЯ

к № 11 «Физиологического журнала СССР» за 1961 г. к статье В. Георгиева,
в таблице, стр. 1382.

Напечатано						Должно быть					
1	80	105	6	0	—	1	80	105	6	0	+
17	125	135	20	+	+	17	125	135	20	+	++
18	115	105	сразу	—	—	18	115	105	сразу	—	—
19	120	135	сразу	+	+	19	120	135	сразу	+	++

Там же в статье Л. В. Итиной, на стр. 1397 10 строка снизу, напечатано:
на расстоянии 1 см; должно быть: 1 м.

ИСПРАВЛЕНИЯ

к № 12 «Физиологического журнала СССР» за 1961 г.

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
1476	В заголовке	Химпорепторторов	Химпорепторторов
1511	14 снизу	Лаллинт	Баллинт

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

В «Физиологическом журнале СССР им. И. М. Сеченова» публикуются экспериментальные исследования по актуальным вопросам физиологии человека и животных (преимущественно — общей и сравнительной физиологии нервной системы, физиологии двигательного аппарата, физиологии систем пищеварения, кровообращения, дыхания, экскреции, эндокринных желез), новые методические приемы исследования, статьи по общим вопросам истории физиологической науки, рецензии на новые учебники и монографии по физиологии, краткие отчеты о научных конференциях и съездах.

В журнале печатаются только статьи нигде не опубликованные. Рукопись должна иметь визу научного руководителя и направление от учреждения, где выполнялась работа. Название учреждения и город должны быть указаны в заголовке статьи после фамилии автора.

Размер статьи не должен превышать (с таблицами и списком литературы) 12 машинописных страниц. Для методических сообщений — не более 6 страниц. Рукописи большего размера, несогласованные с редакцией, будут возвращаться авторам.

Число рисунков не должно превышать 6, а число таблиц — 4. Фотоснимки должны быть присланы в 2 экземплярах. Один из них без надписей и цифр. На обороте рисунков должна быть четкая подпись автора и название статьи. Подписи к рисункам должны быть даны на отдельном листе. Каждый рисунок должен иметь свой заголовок и объяснение значений букв, цифр и кривых на рисунках. Все графы в таблицах и сами таблицы должны иметь заголовки; сокращение слов в таблицах не допускается.

К рукописи должен быть приложен список литературы, включающий только цитируемых авторов. В список включаются в алфавитном порядке сначала русские авторы, а затем иностранные. После названия журнала указываются том, №, страница, год. Например: Петрова Н. И., Физиолог. журн. СССР, 39, № 1, 144, 1953. Номер тома подчеркивается. После названия книги и диссертации указать стр., место издания и год. При ссылке на работы классиков необходимо еще указать первоначальный год издания трудов.

Рукописи направляются в Редакцию в 2 экземплярах. Один из них — первым машинописным экземпляром. Фамилии иностранных авторов в тексте статей должны даваться в русской, а при первом упоминании и в иностранной транскрипции. Работа русского автора, опубликованная на иностранном языке, включается в русский алфавит, причем пишется по-русски в круглых скобках перед иностранным написанием фамилии автора.

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-х месяцев. При отклонении статьи один экземпляр возвращается автору.

В конце статьи необходимо указать имя, отчество и фамилию автора, домашний и служебный адрес и телефоны.

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