

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 LI, № 8

АВГУСТ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1965

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, И. Т. Курцин**

Члены Редакционной коллегии:

**Бехтерева Н. П., Жуков Е. К., Закс М. Г., Зимкин Н. В., Кожевников В. А.,
Конради Г. П., Косицкий Г. И., Соловьев А. В., Черниговский В. Н.,
Шустин Н. А., Яковлев Н. Н.**

Отв. секретарь **В. Д. Глебовский**

Члены Редакционного совета:

Анохин П. К. (Москва)	Латманизова Л. В. (Ленинград)
Бабский Е. Б. (Москва)	Лашас В. Л. (Каунас)
Бакунц С. А. (Ереван)	Ливанов М. Н. (Москва)
Баранов В. Г. (Ленинград)	Маршак М. Е. (Москва)
Барышников И. А. (Ленинград)	Нарикашвили С. П. (Тбилиси)
Бериташвили И. С. (Тбилиси)	Никитин В. Н. (Харьков)
Булыгин И. А. (Минск)	Парин В. В. (Москва)
Ведяев Ф. П. (Ленинград)	Пегель В. А. (Томск)
Венчиков А. И. (Ленинград)	Петровский В. В. (Уфа)
Воронцов Д. С. (Киев)	Полосухин А. П. (Алма-Ата)
Гершуни Г. В. (Ленинград)	Сергиевский М. В. (Куйбышев)
Голиков Н. В. (Ленинград)	Серков Ф. Н. (Одесса)
Голодов И. И. (Ленинград)	Смирнов Г. Д. (Москва)
Грачев И. И. (Ленинград)	Солдатенков П. Ф. (Свердловск)
Гращенков Н. И. (Москва)	Сорохтин Г. Н. (Петрозаводск)
Данилов Н. В. (Ростов на Дону)	Старков П. М. (Краснодар)
Зубков А. А. (Кишинев)	Удельнов М. Г. (Москва)
Караев А. И. (Баку)	Хаятин В. М. (Москва)
Коган А. Б. (Ростов-на-Дону)	Юнусов А. Ю. (Ташкент)
Костюк П. Г. (Киев)	

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОДКОРКОВЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ЧЕЛОВЕКА С ХРОНИЧЕСКИ ВЖИВЛЕННЫМИ ЭЛЕКТРОДАМИ

Т. Г. Урманчеева и И. Н. Дьяконова

Лаборатория физиологии высшей нервной деятельности Института экспериментальной патологии и терапии АМН СССР, Сухуми и клиники нервных болезней и нейрохирургии Медицинского института, Ростов-на-Дону

В последние годы появилось довольно много работ, посвященных электрофизиологическому исследованию подкорковых образований человека (Spiegel, a. o., 1959; Майорчик, 1960; Grow a. o., 1961; Sem-Jacobson, 1961; Walter, Crow, 1961; Albe-Fessard a. o., 1962; Бехтерева с соавт., 1963, и др.).

Если в отношении биоэлектрической активности коры больших полушарий имеются известные критерии нормы и патологии, то этого нельзя сказать об электрической активности подкорковых образований. В настоящее время еще затруднительно интерпретировать глубинные записи биотоков, так как до сих пор недостаточно известно, какие из показателей этих записей следует принимать за выражение нормы и какие — за выражение патологии (Bates, 1961).

Настоящая работа посвящена электрофизиологическому обследованию вентро-латеральной группы ядер зрительного бугра и бледного шара у 5 больных с вживленными электродами, оперированных по поводу различных форм гиперкинезов.

МЕТОДИКА

Каждому больному было введено от 6 до 12 никромовых электродов. Электроды вводились либо пучками, либо в отдельности. Каждый электродный пучок состоял из 3—6 изолированных проволок сечением 0.1 см², склеенных вместе таким образом, что расстояние между свободными от изоляции кончиками составляло 2—3 мм. В тех случаях, когда вводился каждый электрод в отдельности, он находился в полиэтиленовой трубке диаметром около 1 мм и представлял собой проволоку сечением 0.2 мм².

Электроды вводились стереотаксическим аппаратом Фейрмана под рентгенографическим контролем. Определение места трепанационного отверстия, направления и глубины погружения электродов осуществлялось по Куперу (Cooper, 1959). Погружение электродных пучков и полиэтиленовых трубок с электродом производилось без направляющей иглы, что значительно уменьшало травму мозговой ткани по пути погружения электродов. Для фиксации электродов в трепанационное отверстие плотно укладывался костный фрагмент, затем выведенные части электродов в полиэтиленовых трубках дополнительно фиксировались при помощи швов к апоневрозу, выводились через кожный разрез и подшивались к коже. Отводящие концы электродов припаивались к переходной колодке, что давало возможность соединять их с соответствующей аппаратурой.

Колебания потенциалов отводились биполярно между соседними электродами каждого пучка, между электродами соседних пучков, а также между электродами, погруженными в отдельности в полиэтиленовых трубках. Электроды маркированы цифрами, причем счет их ведется снизу вверх (см. схемы на рисунках).

Электрическая активность регистрировалась восьмиканальным электроэнцефалографом «ГДР» или шестнадцатиканальным фирмы «Кайзер».

Электрическая стимуляция через те же электроды производилась либо прямоугольными импульсами при частоте 60 в 1 сек., либо синусоидальным током от звукового генератора ГЗ — 10 при частоте 60 и 200 гц. При стимуляции напряжение тока было 2—6 в при силе тока 0.5—2 ма. Каждое воздействие электрическим током продолжалось не более 10 сек. Электрофизиологическое обследование больных начинали через 10—20 дней после операции и вместе с терапевтическими воздействиями продолжали до 2 месяцев.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

У обследованных нами больных в покое электрическая активность вентро-латерального ядра зрительного бугра и бледного шара характеризовалась преимущественно колебаниями частотой 4—6 в 1 сек., наряду с которыми появлялись более медленные волны 2—3 в сек. и колебания частотой 8—12 в 1 сек. В некоторых случаях регистрировались и частые колебания порядка 18—24 в 1 сек. низкой амплитуды (рис. 1, А). Амплитуда и регулярность колебаний потенциалов в этих образованиях различна у разных больных. Также различны эти показатели в разных участках мозга у одного и того же обследуемого. Различие проявляется разницей амплитуды и регулярности того или иного типа колебаний. При этом в одних случаях наиболее высокими амплитуда и регулярность колебаний типа 4—6 в 1 сек. были в области бледного шара (рис. 2, А), в других — в вентро-латеральном ядре (рис. 3, А). Амплитуда фоновых колебаний в подкорке чаще была в пределах 20—50 мкв, но могла варьировать от 10 до 120 мкв. Периодически колебания частотой 4—6 в 1 сек. группировались, образуя веретена, как это имело место у больного Ч., в области вентро-латерального ядра (рис. 3, А).

У больного Г., оперированного по поводу двухстороннего паркинсонизма, в области бледного шара колебания частотой 4—5 в 1 сек. периодически достигали высокой синхронизации (рис. 4, А). Следует отметить, что характер исходной активности каждого пункта сохранялся в течение всего времени обследования (до 2 месяцев). Если изменения возникали, то они были обусловлены определенными воздействиями.

Различные адекватные раздражители, активизирующие внимание обследуемого, приводили к десинхронизации электрической активности подкорковых образований у всех больных (рис. 3, В), исключая больного Г., у которого синхронизированные колебания в бледном шаре не изменялись при этих воздействиях. В ответ на отдельные световые вспышки у больного Ч. в вентро-латеральном ядре возникали вызванные потенциалы (рис. 3, В). При действии ритмических световых мельканий у этого больного возникал только эффект включения, реакция усвоения отсутствовала.

У других больных в ответ на ритмические световые мелькания происходило некоторое увеличение регулярности преобладающего фонового ритма. Тактильные раздражения кожи поверхности плеча и предплечья вызывали в вентро-латеральном ядре появление групп медленных волн частотой 2—3 в 1 сек.

Электрическая стимуляция (пороговая сила 1—3 в) участков подкорки у обследуемых больных в большинстве случаев вызывала тот или иной двигательный эффект: смыкание век, прищуривание глаза, движение конечностей, сжатие пальцев кисти, повороты головы, сокращение мимической мускулатуры, мышц плечевого пояса и спины. Все эти двигательные акты возникали на стороне, противоположной раздражению, имели насильственный характер и тотчас же прекращались при выключении тока, не оставляя клинических проявлений. Однако при этом отмечались определенные изменения в электрической активности подкорковых образований. В раздражаемом и соседних участках подкорки происходило изменение амплитуды колебаний, а в ряде случаев появлялись более медленные волны. Так, у больной Д. после стимуляции вентро-латераль-

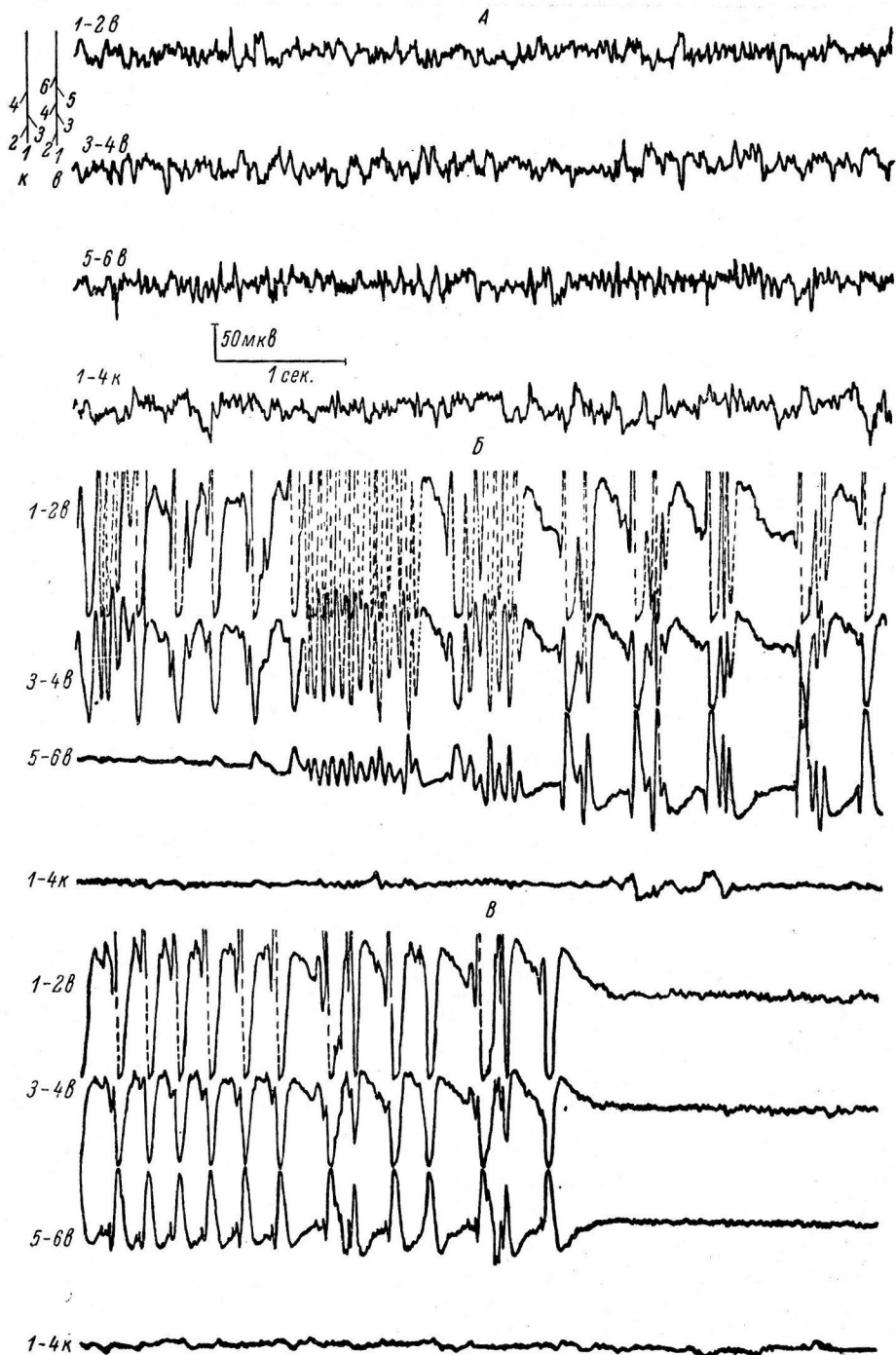


Рис. 1. Электрическая активность в разных участках вентро-латерального ядра и в коре больших полушарий. Больной О., 52 лет, оперирован по поводу спастического гемипареза с гиперкинезом типа тремора.

А — опыт от 10 V 1963 — фоновая активность; Б — опыт от 17 V 1963 — разряды последующие в подкорке после стимуляции через электроды 1 и 2; при этом больной испытывает легкую тошноту; В — через 5 сек. после Б — внезапное прекращение активности в подкорке.

Здесь и на всех последующих рисунках: а — вентро-латеральное ядро зрительного бугра; б — бледный шар; к — кора двигательной области.

Слева сверху — схема глубинных электродов. Цифрами обозначены номера электродов в каждом пучке.

ного ядра, вызывающего увеличение насильственных движений в контралатеральной руке, электрическая активность в подкорковых образованиях уменьшалась по амплитуде (рис. 2, Б), раздражение же бледного шара при отсутствии клинического эффекта сопровождалось развитием медленных волн высокой амплитуды в этом же образовании и сни-

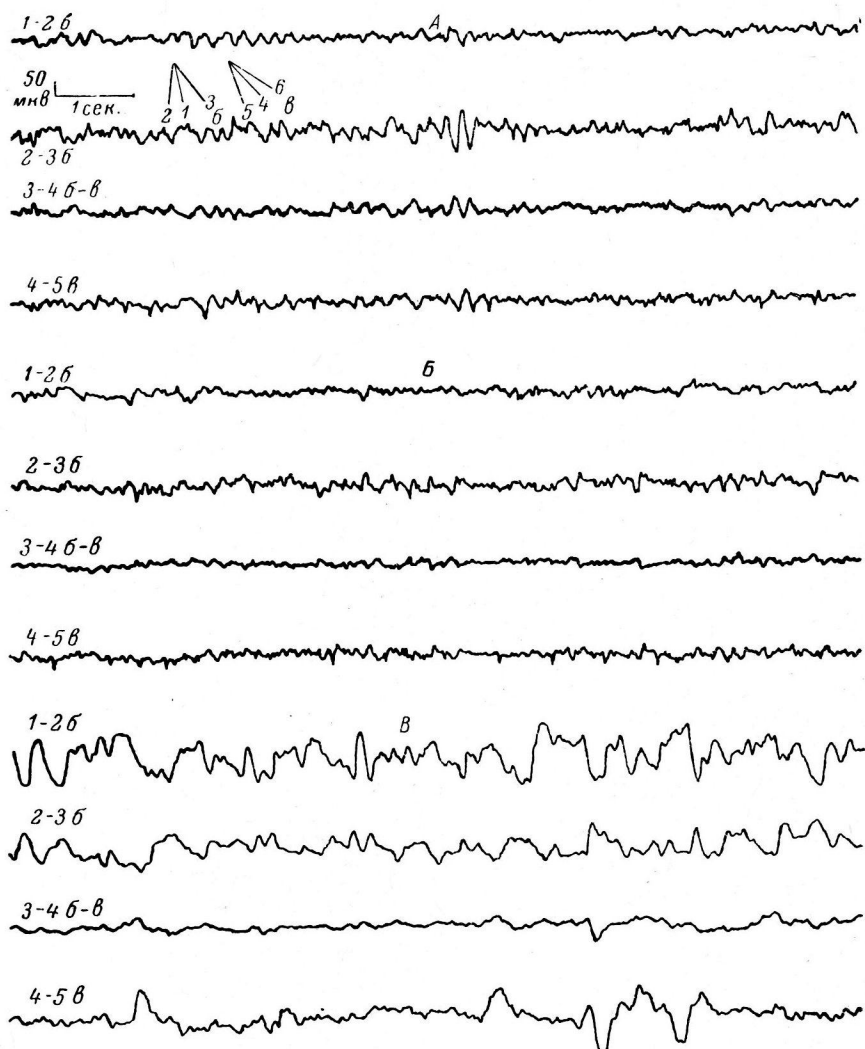


Рис. 2. Электрическая активность бледного шара и вентро-латерального ядра больной Д., 24 лет, оперированной по поводу двойного атетоза.

А — опыт от 8 VIII 1963 — фоновая активность; Б — уменьшение активности после стимуляции вентро-латерального ядра; В — развитие медленных волн в результате стимуляции бледного шара.

жением активности в вентро-латеральном ядре (рис. 2, В). Сходные результаты наблюдались и у Ч—о (рис. 3, Г, Д) и О. в результате стимуляции пунктов вентро-латерального ядра и бледного шара, вызывающих двигательные эффекты.

Описанные электрические изменения, соответствующие двигательным эффектам в ответ на стимуляцию определенных подкорковых структур, были кратковременными, они обычно исчезали через 5—20 сек. после выключения тока.

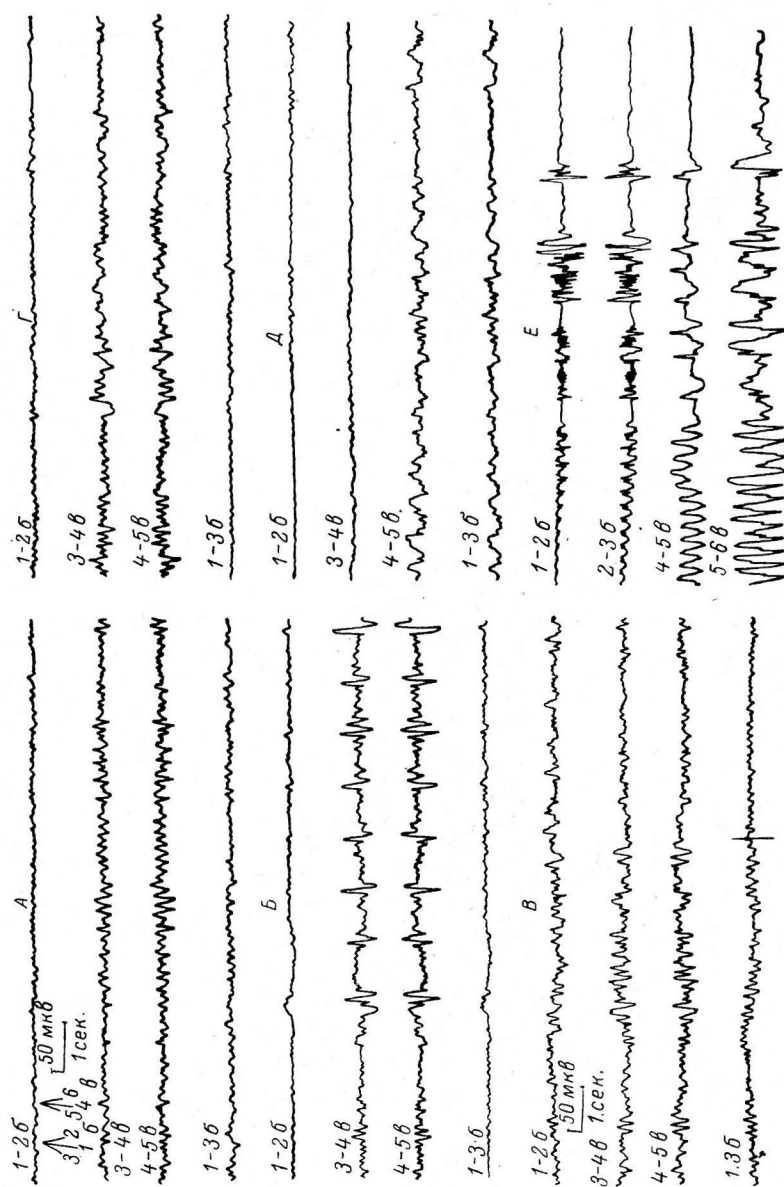


Рис. 3. Электрическая активность бледного шара и вентро-латерального ядра большого Ч-О, 15 лет, оперированного по поводу двойного атетоза.

А — опыт от 7 VIII 1963 — фоновая активность; Б — вызванные потенциалы на отдельные световые вспышки; В — десинхронизация активности при сосредоточении внимания; Г — вызванная частота — момент включения раздражителя; Д — появление более выраженных медленных волн в вентро-латеральном ядре в результате раздражения бледного шара; Е — преобладание медленных волн в одних участках подкорки и снижение активности в других в результате раздражения бледного шара; Ж — разряды последовательности в бледном шаре и вентро-латеральном ядре в результате раздражения бледного шара, при этом большой широко открытыми глазами напряженно смотрит в одну точку.

Раздражение бледного шара у больного Г. приводило к увеличению гиперкинеза (типа тремора) в руке. Этому соответствовала гиперсинхронизация активности в области бледного шара (рис. 4, Б). Во время болезненных ощущений в мышцах конечностей, развивающихся в результате стимуляции вентро-латерального ядра, в обследуемых участках появлялись группы очень частых импульсов на фоне медленных волн высокой амплитуды (рис. 5, Б). Резкие изменения в электрической активности

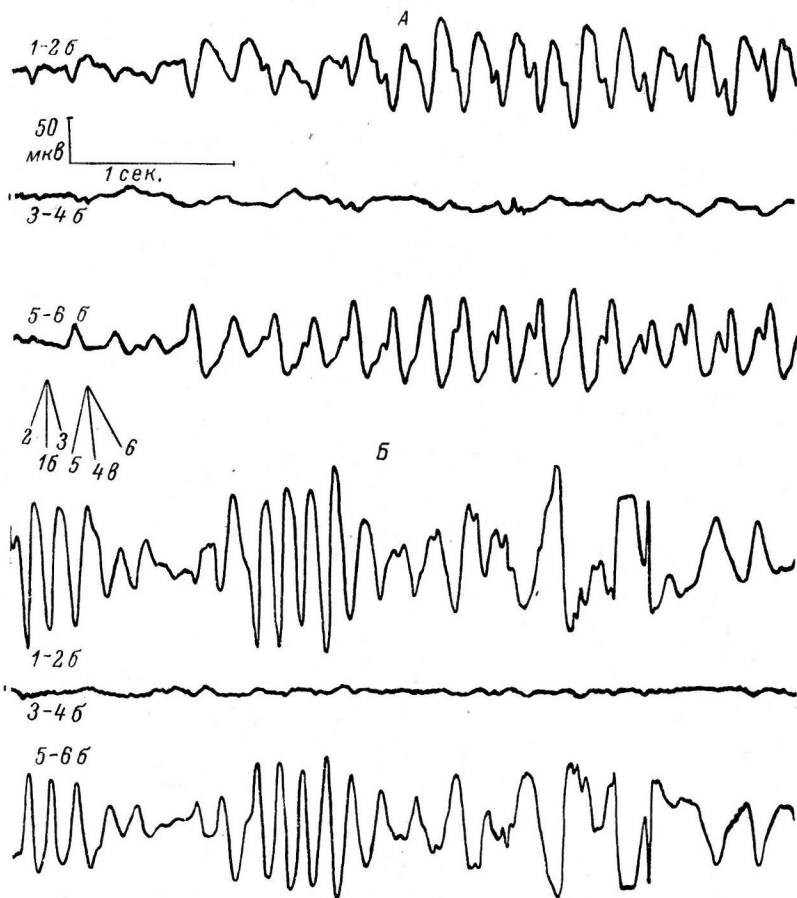


Рис. 4. Электрическая активность бледного шара больного Г., 50 лет, оперированного по поводу двойного паркинсонизма.

А — фоновая активность; Б — гиперсинхронизация активности во время усилившегося тремора в левой руке в результате раздражения бледного шара.

подкорковых образований наблюдались в результате раздражений, сопровождающихся сложными ощущениями и вегетативными реакциями. У больного О. после раздражения наиболее глубоко расположенного участка вентро-латерального ядра, вызывающего мелькание перед глазами, ощущение холода в желудке и чувство тошноты, в подкорковых отведениях развивалась чрезвычайно высокая активность. В одних случаях эта активность была представлена колебаниями частотой 9—10 в 1 сек., в других — 12—14 в 1 сек. с заостренными вершинами и очень высокой амплитудой (до 200—300 мкВ). Через 4—6 сек. после выключения эти колебания появлялись в виде отдельных групп по 3—4 волны в каждой, чередуясь с участками резко сниженной активности (рис. 1, Б). В некоторых случаях в конечном периоде реакции последствием возникали в виде однофазных растянутых импульсов с дополнительными быстрыми

колебаниями низкой амплитуды (рис. 1, *В*). Через 25—30 сек. гиперактивность внезапно прекращалась. Во время этой бурной активности в подкорковых образованиях происходило увеличение амплитуды колебаний основного ритма ЭЭГ в затылочном отведении, а в лобных отведениях появлялись участки регулярного ритма частотой 14 в 1 сек.

У больного Ч-о характерная реакция последствия развивалась в результате раздражения бледного шара, сопровождающегося чувством страха и стеснения в груди, а также покраснением лица и потоотделением.

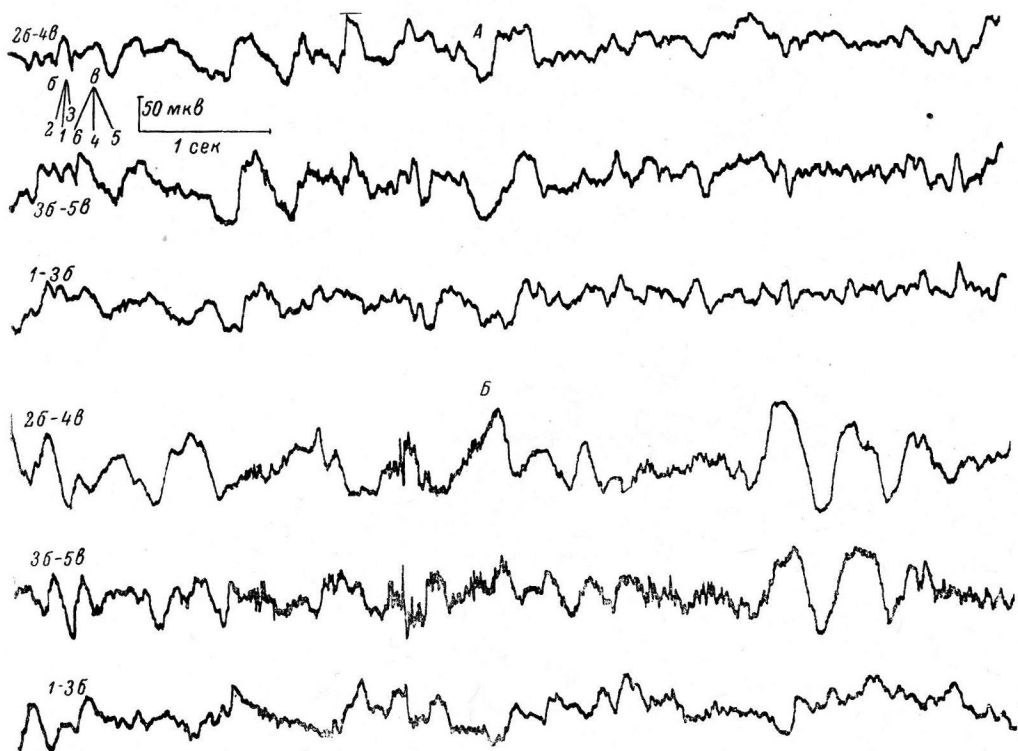


Рис. 5. Электрическая активность в бледном шаре и вентро-латеральном ядре больной Ч-ой, 15 лет, оперированной по поводу торзионной дистонии.

А — опыт от 11 VIII 1963 — фоновая активность; Б — увеличение амплитуды медленных волн и появление пачек частых импульсов после раздражения вентро-латерального ядра зрительного бугра.

Сразу же после выключения в области бледного шара регистрировались медленные волны с двухфазными пиками. После кратковременного угнетения активности почти до нуля возникали отдельные всплески колебаний с заостренными вершинами частотой до 12 в 1 сек. В вентро-латеральном ядре при этом наблюдался регулярный ритм 4 в 1 сек., а отдельным всплескам колебаний соответствовали неправильные медленные волны с двухфазными пиками (рис. 3, *Е*). Описанное последствие продолжалось в течение 17 сек. и сменялось резким снижением активности, которая затем постепенно восстанавливалась. Во время характерной электрической реакции последствия больные всегда сохраняли сознание и могли дать полный отчет о своем состоянии.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами материалы об активности подкорковых структур и эффектах раздражения бледного шара и вентро-латерального ядра зрительного бугра совпадают с данными других авторов, регистрировавших биопотенциалы из глубоких отделов мозга и наблюдавших результаты их стимуляции (Hayne a. o., 1949; Spiegel a. o., 1959; Майорчик, 1960; Hassler a. o., 1960; Mundinger, Potthoff, 1960; Umbach, 1961;

Alberts a. o., 1961; Gros a. o., 1962; Гильман и соавт., 1961; Н. П. Бехтерева и соавт., 1963, и др.).

Вместе с тем в настоящее время еще трудно окончательно решить вопрос, отражают ли эти колебания нормальную биоэлектрическую активность подкорковых структур, так как в подавляющем большинстве случаев записывалась активность при различных поражениях головного мозга. Однако биоэлектрическая активность подкорковых структур различных больных характеризовалась описанной выше картиной (исключая случаи эпилептических разрядов), причем, варьировали преимущественно амплитуда и регулярность тех или иных типов колебаний. Можно, по-видимому, считать, что во всяком случае ядра стрио-паллидарной системы и вентро-латеральная группа ядер зрительного бугра характеризуются, главным образом, колебаниями порядка 4—5—6 в 1 сек., наряду с которыми могут появляться волны 2—3 в 1 сек. и колебания 8—12 и 8—24 в 1 сек. (последние почти всегда очень низкой амплитуды). В пользу такого заключения говорит также тот факт в наших наблюдениях, что под влиянием некоторых адекватных воздействий происходили типичные изменения этой активности (десинхронизация, уменьшение амплитуды колебаний, появление группы медленных волн). Наблюдаемые нами переходящие изменения электрической активности подкорковых образований во время двигательных реакций, вызванных стимуляцией определенных пунктов вентро-латерального ядра и бледного шара, по-видимому, отражают пути взаимодействия и состояния этих структур при организации сложных двигательных актов. Разряды, сходные с наблюдаемыми нами у больных О. и Ч-о, многие исследователи отмечали, как результат раздражения образований лимбической системы у различных животных (Green, Shimamoto, 1953; MacLean, 1954; Harafuji, 1959; Goodfellow, Niemer, 1961; Шумилина, 1962, и др.), и связывали эту активность с эпилептическими приступами. Лихтенштейн, Марсал, Уолкер (Lichtenstein, Marshall, Walker, 1959), раздражая различные структуры мозга человека во время оперативных вмешательств, также пришли к заключению, что такие разряды последствия наиболее легко развиваются в результате воздействия на гиппокамп и миндалевидное ядро и широко распространяются на различные образования, в том числе и на бледный шар и хвостатое ядро. В хронических опытах на обезьянах характерная реакция последствия также наблюдалась нами (Урманчеева, 1963) в результате раздражения гиппокампа и некоторых других структур лимбической системы, а также бледного шара, но ни в одном случае эту активность нельзя было связать с эпилептическими приступами. Во время разрядов последствия в большинстве случаев обезьяны оставались неподвижными, тревожно озирались, иногда их охватывало состояние двигательного беспокойства. Мы не могли с уверенностью связать эту характерную активность с каким-либо определенным состоянием животного. Как показывают настоящие наблюдения, разряды последствия, развивающиеся в области бледного шара и вентро-латерального ядра, могут соответствовать определенным субъективным ощущениям, связанным с вегетативными реакциями (тошнота и ощущение холода в желудке, страх и ощущение стеснения в груди, сопровождающиеся расширением сосудов кожи и потоотделением). Кора, как было обнаружено при отведениях с поверхности черепа, в одних случаях вовлекалась в эту активность, в других она была свободна от разрядов последствия, хотя в ней и происходили определенные изменения.

Таким образом, результаты записи электрической активности во время реакций, вызванных стимуляцией обследуемых образований, показывают, что возникающим двигательным реакциям или субъективным ощущениям больного соответствуют определенные изменения в картине ЭЭГ как раздражаемого пункта, так и соседних образований, по-видимому, функционально связанных.

ВЫВОДЫ

1. Электрическая активность подкорковых образований человека характеризуется преимущественно колебаниями частотой 4—6 в 1 сек., наряду с которыми появляются колебания порядка 2—3, 8—12, 8—24 в 1 сек. Амплитуда колебаний чаще всего варьирует в пределах 25—70 мкв.

2. При стимуляции областей бледного шара и вентро-латерального ядра развиваются как определенные двигательные реакции, так и субъективные ощущения, иногда очень сложного характера, и вегетативные проявления.

3. Реакциям, вызванным стимуляцией бледного шара и вентро-латерального ядра, соответствуют определенные изменения в электрической активности этих образований.

ЛИТЕРАТУРА:

- Бехтерева Н. П., К. В. Грачев, А. Н. Орлова, С. Л. Яцук, Журн. невропатолог. и психиатр., 63, в. 1, 3, 1963.
Гильман И. М., И. М. Иргер, Е. Ю. Ривина, Ф. П. Ясиновская, Бюлл. экпер. биол. и мед., 52, 12, 3, 1961.

- Майорчик В. Е. Вопросы электрофизиологии и энцефалографии, 15. М.—Л, 1960.
- Урманчеева Т. Г., Матер. IV Всесоюзн. электрофизиол. конфер., 392, Ростов-на-Дону, 1963.
- Шумилина А. И., Бюлл. экспер. биол. и мед., 54, в. 11, 3, 1962.
- Albe-Fessard D., G. Arfel, G. Guiot, J. Hardy, G. Vourc, H. E. Hertrog, P. Alconard, P. Derome, Rev. Neurol., 106, 2, 89, 1962.
- Alberts W. W., E. W. Wright, G. Levin, B. Feinstein, M. Mueller, EEG a. clin. Neurophysiol., 13, № 1, 68, 1961.
- Bates J. A., V Intern. Congr. EEG a. clin. Neurophysiol., Excerpta Medica, № 37, 62, 1961.
- Cooper I. S., Proc. Roy. Soc. Med., 52, 1, 47, 1959.
- Goodfellow E. F., W. T. Niemer, EEG a. clin. Neurophysiol., 13, № 5, 710, 1961.
- Green J. D., T. Shimamoto, Arch. Neurol. Psychiat., 70, 687, 1953.
- Gros C., A. Roilgen, F. Serrats, Neurochirurgie, 8, 1, 3, 1962.
- Grow H. J., R. Cooper, D. G. Phillips, Journ. Neurosurg. Psychiat., 24, 353, 1961.
- Harafuji T., Folia psychiatr. et neurol. Japan, 13, № 1, 33, 1959.
- Hassler R., T. Riechert, F. Munding, W. Umbach, J. A. Ganglberber, Brain, 83, № 2, 337, 1960.
- Hayne R., R. Meyers, J. Knott, Journ. Neurophysiol., 12, 3, 185, 1949.
- Lichtenstein R. S., C. Marshall, A. E. Walker, Arch. Neurol., 1, № 3, 288, 1959.
- MacLean P. D., Journ. Neurosurg., 11, 29, 1954.
- Munding F., P. Potthoff, Arch. Psychiatr. u. Z. Neurol., 201, № 2, 151, 1960.
- Sem-Jacobson C. W., V Intern. Congr. EEG a. clin. Neurophysiol., Excerpta Medica, № 37, 81, 1961.
- Spiegel E. A., H. T. Wycis, H. W. Baird, E. G. Szekely, Proc. I Intern. Congr. Neurol-Surg., 5, 118, New York, Pergamon Press, 1959.
- Umbach W., Acta neuroveget., 23, № 1-2, 225, 1961.
- Walter G. W., H. J. Crow, V Intern. Congr. EEG a. clin. Neurophysiol., Excerpta Medica, № 37, 64, 1961.

Поступило 10 II 1964

ELECTROPHYSIOLOGICAL INVESTIGATION OF CERTAIN SUBCORTICAL FORMATIONS IN HUMANS WITH IMPLANTED ELECTRODES

By T. G. Urmancheeva and I. N. Diakonova

From the Laboratory for Physiology and Pathology of Higher Nervous Activity, Institute of Experimental Pathology and Therapy, USSR Acad. Med. Sci., Sukhumi, and the Department of Nervous Diseases and Neurosurgery, Medical Institute, Rostov-on-the-Don

ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ ЛИМБИЧЕСКОЙ КОРЫ МОЗГА КОШКИ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ БРЫЖЕЕЧНЫХ НЕРВОВ

Н. Н. Беллер и С. С. Мусящикова

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

За последнее время область медиальной поверхности коры головного мозга, так называемой лимбической коры, привлекает внимание многих исследователей. В хронических и острых экспериментах, выполненных как методом экстирпации отдельных участков коры, так и при стимуляции определенных корковых зон (цитоархитектонические поля 29, 24, 32), было показано, что лимбическая кора оказывает влияние на многие вегетативные функции. Ряд исследователей, применяя электрическое или химическое раздражение передней лимбической коры, обнаружили изменения со стороны дыхания и кровяного давления (lower, 1936; Smith, 1945; Kremer, 1947; Word, 1948; Kaada a. o., 1949, и др.). Большинство авторов указывает, что наблюдавшиеся ими изменения возникали при стимуляции передней области лимбической коры. Некоторые исследователи наблюдали нарушение температуры тела, зрачкового и кожно-гальванического рефлексов, потоотделения (Schowers, Crosby, 1958; Showers, 1959; Isamat, 1961). Экстирпация передних областей лимбической коры вызвала изменения интероцептивной условнорефлекторной деятельности на механическое раздражение кишечника (Айрапетьянц с соавт., 1960). После удаления поясной извилины наблюдалось снижение интероцептивных условных рефлексов с почечных лоханок и кишечника (Адам, 1957).

В ряде работ (Касьянов, 1949; Babkin, Kite, 1950; Babkin a. Speakman, 1950; Kaada, 1951; Slaan, Jasper, 1951) было показано, что лимбическая кора влияет на моторную деятельность желудочно-кишечного тракта, оказывая в основном тормозящее действие.

Выяснению характера эфферентных влияний на моторику кишечника посвящено исследование одного из нас (Беллер, 1962). Было показано, что при стимуляции передней лимбической области можно наблюдать либо тормозящее, либо возбуждающее влияние на моторику двенадцатиперстной и тонкой кишок. При этом возбуждающий или тормозящий эффект зависит от локализации раздражения в определенных зонах передней лимбической области. Кроме того, обнаружилось, что с некоторых, строго локализованных точек возникает наиболее четко выраженный эффект. Эти точки коры были определены как фокусы максимальной реакции.

Наряду с исследованиями эфферентной функции лимбической коры имеются данные, свидетельствующие о том, что эта корковая область имеет определенное значение и как афферентная зона внутренних органов. Э. С. Толмасская и Л. М. Дыкман (1962) и Н. Е. Василевская (1963) регистрировали изменения электрокортикограммы в лимбической коре при раздражении внутренних органов. Изменения вызванных потенциалов в лимбической коре при раздражении чревного нерва описаны В. Е. Деловым, Н. А. Адамович и А. Н. Боргест (1961). Исследованиями В. Н. Черниговского и С. М. Зарайской (1962) было показано, что при раздражении блуждающего нерва возникают биопотенциалы на поверхности *g. singuli*. Все эти данные говорят о том, что медиальная поверхность коры головного мозга несет также и функцию афферентного представительства внутренних органов. Вместе с тем исследованиями Амассиана (Amassian, 1951), Даунмена (Downman, 1951), Деля и Олсона (Dell, Olson, 1951), Ньюмена (Newman, 1952), Р. М. Кулланды (1957) и других было показано, что афферентное представительство внутренних органов располагается на латеральной поверхности мозга в первой и второй сомато-сенсорных зонах. Исследованиями С. С. Мусящиковой (1962) установлено, что представительство брыжеечных нервов располагается в проекционных сомато-сенсорных областях. Ответы, регистрируемые в этих зонах, представляют собой первичные ответы с латентным периодом 10—16 мсек. (пределы колебаний внутри проекционной зоны).

Между тем в исследованиях афферентной функции лимбической коры не получено данных, свидетельствовавших о том, что медиальная поверхность коры является проекционной зоной брыжеечных нервов.

Задачей настоящего исследования и явилось определение характера биопотенциалов, возникающих в лимбической коре при раздражении брыжеечных нервов, их возможная связь с установленными эфферентными фокусами максимальной реакции и, наконец, зависимость биопотенциалов медиальной поверхности коры с определенными проекционными зонами брыжеечных нервов на латеральной поверхности коры головного мозга.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на кошках весом 3.5—4.5 кг, наркотизированных внутривенным введением хлоралозы в дозе 80 мг/кг. Обнажалась медиальная и латеральная поверхность правого полушария, для чего перевязывался сагитальный синус и удалялась передняя часть левого полушария. Твердая мозговая оболочка снималась термокаутером. Доступ к окципитальной части лимбической коры осуществлялся путем раздвигания полушарий мозга. До начала опыта внутривенно вводился флукседил (12 мг/кг). Центральные концы брыжеечных нервов раздражались одиночными прямоугольными импульсами длительностью 0.2—0.5 мсек., амплитудой 1—6 в, при частоте 1 стимул в 1 сек. от стимулятора Neugovar.

Раздражения производились с интервалами 10 мин. Кортикальные потенциалы регистрировались в области передней супрасильвиевой борозды (в фокусе максимальной активности и возле него), в передней области лимбической коры (поля 32, 24), в средней части (поле 23) и в ее окципитальной части (поле 29). Потенциалы отводились униполярно пуговчатым серебряным электродом диаметром 0.2—0.3 мм к усилителю миокадиографа «Альвар» с линейной частотной характеристикой 5—5000 гц. Регистрация велась кинокамерой с экрана двухлучевого катодного осциллографа ОК-21. В работе учтены результаты 23 опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Раздражение брыжеечных нервов вызывало первичные ответы в первой и второй сомато-сенсорных областях коры мозга. Биоэлектрические реакции возникали в передних отделах лимбической коры, а также на поверхности средней и окципитальной частей. Потенциалы лимбической коры представляли чаще всего двухфазное колебание с начальной положительной волной (рис. 1). Вместе с тем в положительной фазе нередко имели место дополнительные колебания положительного и отрицательного знака, амплитудой меньше, чем основное колебание. Латентный период этих ответов варьировал в пределах 36—50 мсек., что в 2—3 раза больше латентного периода первичного ответа, регистрируемого во второй сомато-сенсорной зоне коры (см. таблицу и рис. 2). Длительность поло-

Величина биоэлектрических реакций лимбической и второй сомато-сенсорной зоны коры мозга кошки при раздражении брыжеечных нервов

Локализация отведения		Латентный период (в мсек.)	Амплитуда (в мкв)		Длительность (в мсек.)	
область коры	точка		положительная фаза	отрицательная фаза	положительная фаза	отрицательная фаза
Лимбическая кора	1	36	80	82	75	86
	2	50	91	87	62	97
	3	40	92	76	60	59
	4	39	90	82	58	71
	5	40	88	96	51	85
	6	38	72	80	48	90
	7	38	65	58	43	60
	8	42	69	201	58	70
	9	39	74	83	61	46
Вторая сомато-сенсорная зона . . .	1	11	68	105	18	55

жительной фазы составляла 43—75 мсек., в то время как длительность первичного ответа проекционной зоны была в пределах 18—30 мсек. Амплитуда первой положительной фазы не зависела от места расположе-

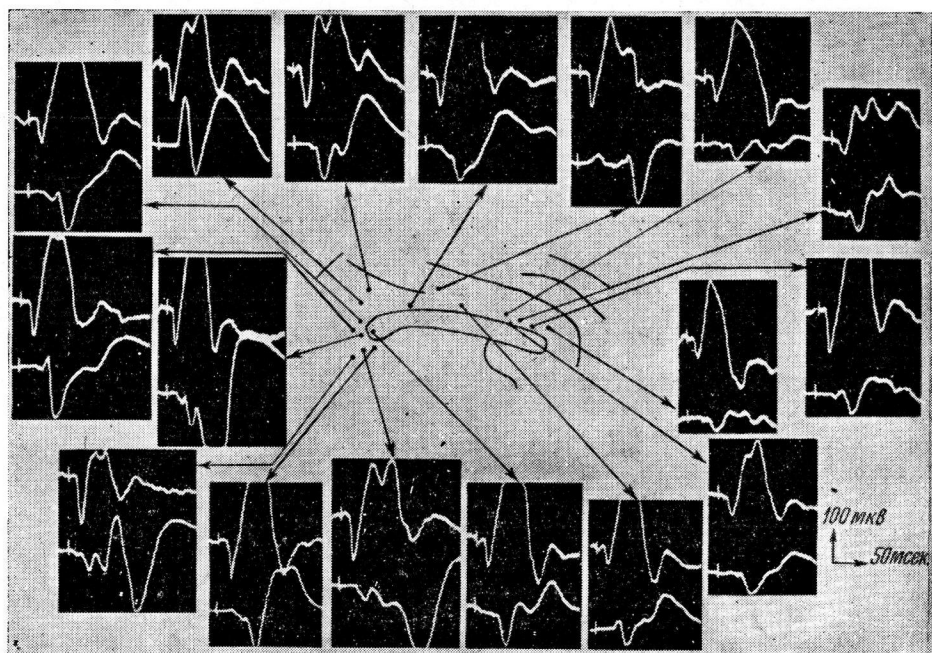


Рис. 1. Вызванные потенциалы второй сомато-сенсорной зоны (верхняя кривая на каждом кадре) и лимбической коры (нижняя кривая) при раздражении брыжеечных нервов одиночными импульсами длительностью 0.5 мсек., при силе 3 в и частоте 1 в 1 сек. (наркоз — хлоралоза, флакседил).

В центре — схема медиальной поверхности полушарий мозга кошки. Стрелками указаны потенциалы в соответствующих точках отведения от лимбической коры. Белая вертикальная линия — отметка раздражения.

ния электродов на поверхности лимбической коры. Регистрации потенциалов начинались обычно с передних отделов, а затем они отводились последовательно от средней и окципитальной областей лимбической коры. Несмотря на то что интервал между раздражением составлял 10 мин., ответные реакции при повторении уменьшались (как видно на рис. 1, в передних отделах коры ответы лимбической коры имели амплитуду большую, чем ответы в окципитальной области коры). Учитывая это обстоятельство, в дальнейшем мы стандартизировали условия отведения, избрав определенные точки, которые схематически изображены на рис. 2. Это позволило сопоставить результаты опытов и свести их в таблицу.

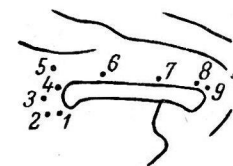


Рис. 2. Схема точек отведения для данных, приведенных в таблице.

Неустойчивость биоэлектрической реакции лимбической коры проявлялась еще и в том, что при смещении электрода на 1 мм по поверхности мозга изменялась не только величина ответов, но и их форма. Среди регистрируемых ответов не оказалось возможным выделить фокус максимальной активности, как это наблюдалось в зонах специфических проекций брыжеечных нервов.

Таким образом, биопотенциалы медиальной поверхности полушарий мозга характеризовались отсутствием фокуса максимальной активности,

отличием временных параметров (латентный период, длительность фаз), наличием дополнительных колебаний потенциала и непостоянством ответов, что существенно отличает их от первичных ответов проекционных зон. Более резкие различия между ними возникали при применении функциональных проб, когда изменялись сила и частота раздражения брыжеечных нервов. На рис. 3 приведены типичные ответы при изменении силы раздражения. Ответная реакция в лимбической коре появлялась при раздражении нервов напряжением в 4 в. С усилением раздражителя (до 10—12 в) амплитуда положительной фазы ответа на первый стимул

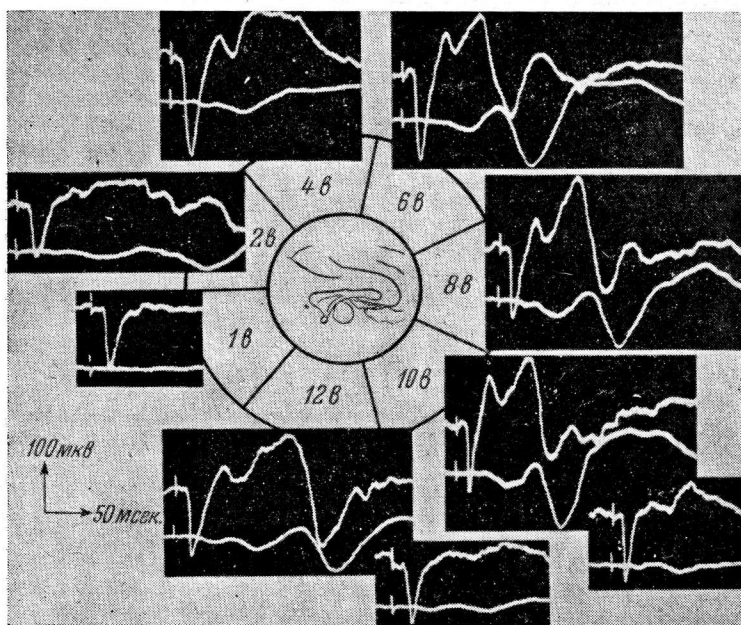


Рис. 3. Вызванные потенциалы второй сомато-сенсорной зоны (верхняя кривая) и лимбической коры (нижняя кривая) при изменении интенсивности раздражения брыжеечного нерва.

В центре круга — схема медиальной поверхности мозга (точкой обозначено место отведения). В секторах круга обозначено напряжение тока (в в). Против секторов 10—12 в первый кадр — ответ на первое раздражение, второй — на последний стимул.

увеличилась, в то время как на последующий стимул ритмического раздражителя наблюдалось постепенное снижение амплитуды ответов (на рис. 2 против 10—12 приведены 2 записи: 1 — ответ на первый стимул, 2 — на последний стимул ритмического раздражителя).

С применением различной частоты раздражения брыжеечных нервов обнаружались также отличия биопотенциалов, возникающих в лимбической коре, от первичных ответов специфических зон. В предыдущей работе (Мусящикова, 1963) было показано, что трансформация ритма первичных ответов проекционных зон коры при раздражении брыжеечных нервов наступает при 5 стимулах в 1 сек.

На рис. 4 изображены потенциалы, возникающие в двух точках лимбической коры при частоте раздражения 0.5—5 стимулов в 1 сек. Уменьшение амплитуды ответа наблюдалось при ритме 2 в 1 сек. (рис. 4, 3). При раздражении 5 в 1 сек. отчетливый потенциал возникал только на первый стимул при включении тока. Последующее урежение до исходной частоты раздражения 1—2 в 1 сек. не привело к полному восстановлению потенциала.

Проведенное сопоставление биоэлектрических реакций лимбической коры с первичными ответами специфических проекционных зон показало различие между ними по тем признакам, которые определяют тип ответа: первичный или вторичный. Во-первых, потенциалы лимбической коры распределяются по коре всей медиальной поверхности, и выделить фокус максимальной активности оказалось невозможным. Во-вторых, положительная фаза развивается медленнее и длится дольше, чем соответствующая фаза первичного ответа. И, наконец, биопотенциалы лимбической коры отличались неустойчивостью ответов к повторным одиночным раздра-

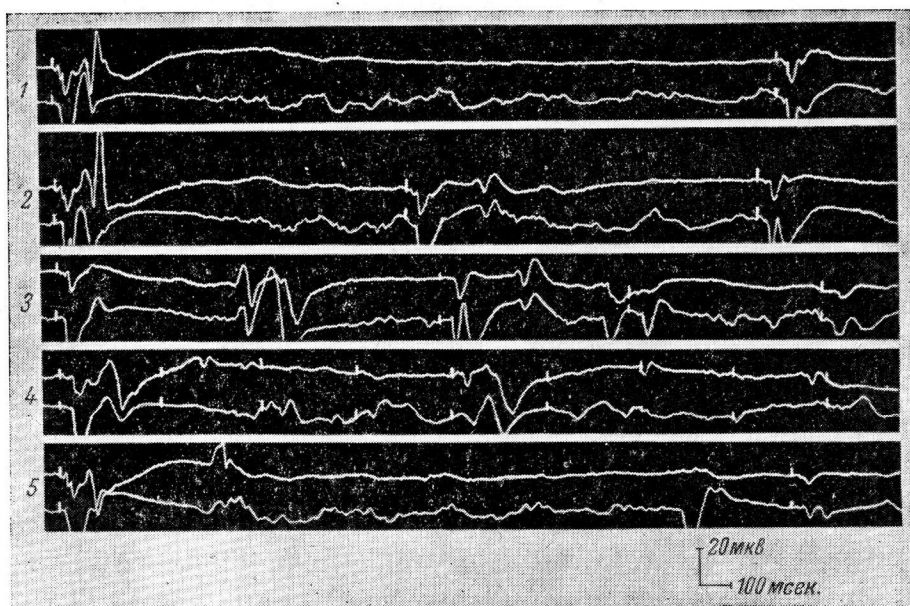


Рис. 4. Зависимость вызванных потенциалов передних отделов лимбической коры от частоты стимуляции брыжеечных нервов.

Верхняя запись — потенциалы переднего отдела, нижняя — окципитального отдела лимбической коры. 1 — вызванные потенциалы при частоте 1 стимул в 2 сек., 2 — 1 в 1 сек., 3 — 2 в 1 сек., 4 — 5 в 1 сек.; 5 — снова при частоте 1 в 2 сек.

жениям, а также к частым стимулам ритмического раздражителя. Лабильность ответов выявилась и при усилении раздражителя, в этих случаях постепенно убывала амплитуда ответа. Биоэлектрические реакции лимбической коры обнаружили избирательное отношение к наркотикам, они воспроизводились только при хлоралозном наркозе. Добавление нембутала даже в небольших дозах (5—6 мг/кг) к хлоралозе отрицательно сказывалось на течении этих реакций, в то время как первичные ответы в этих условиях в проекционных сомато-сенсорных зонах становились отчетливее. Таким образом, на фоне сниженной нембуталом общей активности коры ответы лимбической коры при раздражении брыжеечных нервов по основным признакам не могут быть отнесены к первичным ответам и напоминают реакции, которые в литературе известны как вторичные. К этой группе вызванных потенциалов, как известно, относят вторичные разряды Форбса и Морисона (Forbes, Morison, 1939), реакции, наблюдаемые при раздражении седалищного нерва, а также на звуковые и зрительные стимулы в опытах Пурпура (Purpura, 1955). По своим свойствам к вторичным ответам относятся и поздние реакции (Brazier, 1957), ассоциативные ответы (Albe-Fessard, Rougeul, 1958; Ascher, Buser, 1958; Buser a. o., 1959; Thompson a. o., 1963), ответы с длинной латенцией (Hirsch

а. о., 1961), а также первичные ответы (Баклаваджян, Арутюнян, 1962). Вторичные реакции, по данным указанных авторов, локализуются на латеральной поверхности средней супрасильвиевой извилины мозга при электрических раздражениях соматических нервов и при адекватной стимуляции органов слуха и зрения. Разные по названию реакции обладают некоторыми общими особенностями: 1) латентный период их больше, чем у первичных ответов, 2) они диффузно распределяются по поверхности указанных извилин коры, 3) неустойчивы к повторным раздраже-

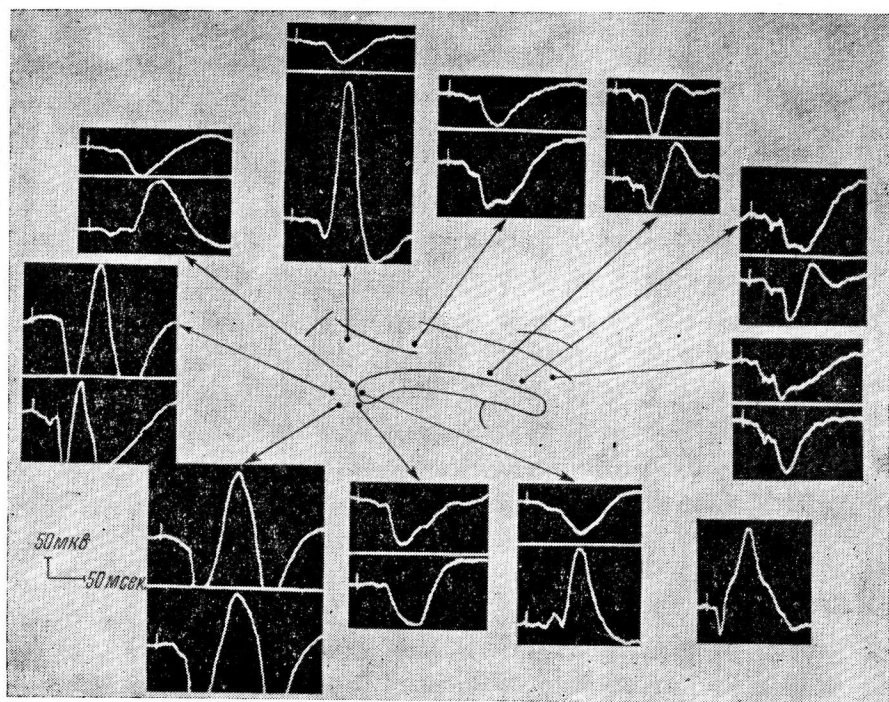


Рис. 5. Вызванные потенциалы лимбической коры мозга кошки до и после двухстороннего удаления первичных проекционных зон коры при раздражении брыжеечных нервов.

В центре — схема медиальной поверхности мозга. Стрелки направлены к кадру, зарегистрированному до операции, на соседнем с ним кадре — потенциал после операции. Правый нижний кадр показывает первичный ответ в сомато-сенсорной зоне коры.

ниям (легкая «утомляемость»), 4) вариабильностью формы ответов и наличием дополнительных колебаний. Нам представляется, что вызванные потенциалы, регистрируемые в лимбической коре при раздражении брыжеечных нервов, по этим признакам полностью соответствуют вторичным ответам. Вместе с тем В. Н. Черниговский и С. М. Зарайская (1962) при раздражении блуждающего нерва регистрировали биоэлектрические реакции лишь в ограниченном участке окципитальной части лимбической коры.

Естественным казался вопрос о наличии связи вызванных потенциалов лимбической коры с первичными ответами проекционных зон брыжеечных нервов. Возможно, что ответы лимбической коры являются следствием возбуждения проекционных зон и передаются по корково-корковым связям. Для проверки этого предположения была проведена серия опытов с удалением участков коры, в которых обнаружены проекции брыжеечных нервов вблизи *s. ansatus* и по ходу передней супрасильвиевой борозды. Удаление этих участков коры мозга производилось

двухсторонние. В части опытов после операции резко ухудшалось состояние животного, и на раздражение нервов не возникало потенциалов в лимбической коре. Результаты исследований в 6 опытах, в которых удалось наблюдать ответы, показали, что характер биопотенциалов лимбической коры и их параметры в основном сохранялись такими же, как и до удаления обеих проекционных зон (рис. 5). Имевшие место в ряде случаев некоторые ненаправленные изменения ответов, как-то уменьшение положительной фазы в отдельных пунктах отведения или изменение длительности течения фаз, мы склонны отнести за счет вариабельности ответов лимбической коры, о которой упоминалось выше.

Таким образом, результаты этих опытов не подтвердили предположения о прямой связи с первичными ответами проекционных зон коры. Наблюдаемые вторичные реакции, возникающие в лимбической коре при раздражении брыжеечных нервов, не зависят от проекционных зон коры. По-видимому, возбуждение достигает лимбической коры не по специфическим, а иным путям.

Полученные данные не позволяют установить связи между афферентным представительством брыжеечных нервов и началом эфферентных путей двигательной функции кишечника в лимбической коре.

ВЫВОДЫ

1. При одновременной регистрации вызванных потенциалов в корковой зоне проекции нервов и в лимбической коре было обнаружено различие ответов по латентному периоду, длительности положительной фазы, устойчивости к повторным раздражениям и по форме ответов. Латентный период последних ответов в коре в 2—3 раза больше латентного периода первичных ответов. Положительная фаза ответов лимбической коры длится 43—75 мсек., а ответов проекционных зон — 18—30 мсек.

2. При усилении раздражения брыжеечных нервов ответы лимбической коры увеличиваются. При большой силе раздражения ответ максимальной амплитуды наблюдался только на первый стимул.

3. Вызванные потенциалы в лимбической коре на раздражение брыжеечных нервов воспроизводятся при редких ритмах стимуляции. Трансформация ответных реакций наступает уже при 2 стимулах в 1 сек.

4. Обнаруженные различия между вызванными потенциалами лимбической коры и проекционными зонами кошки при раздражении брыжеечных нервов позволяют классифицировать ответы лимбической коры как вторичные реакции.

5. Двухстороннее удаление коры в области специфических проекций брыжеечных нервов не устраняет ответов лимбической коры при раздражении тех же нервов. По-видимому, возбуждение к лимбической коре распространяется не по специфическому проекционному пути.

ЛИТЕРАТУРА

- Адам Г., ДАН СССР, 113, № 3, 709, 1957.
 Айрапетьянц Э. Ш., Н. Е. Василевская, Т. С. Сотниченко, Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова АН СССР, 9, 261, 1961.
 Баклаваджян О. Г., С. А. Арутюнян, Физиолог. журн. СССР, 48, № 7, 806, 1962.
 Беллер Н. Н., Матер. Научн. конфер. по пробл. «Функциональные взаимоотношения между различными системами организма в норме и патологии», 355, Иваново, 1962.
 Василевская Н. Е., Матер. IV Всесоюзн. электрофизиолог. конфер., 75, Ростов-на-Дону, 1963.
 Делов В. Е., Н. А. Адамович, А. Н. Боргест, Физиолог. журн. СССР, 47, № 9, 1083, 1961.
 Касьянов В. М. В сб.: Проблемы высшей нервной деятельности, 233. М., 1949.
 Куланда К. М., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 43, № 5, 3, 1957.

- Мусящикова С. С., Матер. Научн. конфер. по пробл. «Функциональные взаимоотношения между различными системами организма в норме и патологии», 235, Иваново, 1962; ДАН СССР, 148, № 4, 979, 1963.
- Толмасская Э. С., Л. М. Дыкман, Журн. высш. нервн. деят., 12, в. 1, 161, 1962.
- Черниговский В. Н., С. М. Зарайская, ДАН СССР, 147, № 3, 742, 1962.
- Albe-Fessard D., A. Rougeul, EEG a. clin. Neurophysiol., 10, № 1, 131, 1958.
- Amassian V. E., Journ. Neurophysiol., 14, № 6, 433, 1951.
- Ascher P., P. Buser, Journ. Physiol. (Paris), 50, 129, 1958.
- Babkin B. P., W. C. Kite, Journ. Neurophysiol., 13, № 5, 321, 1950.
- Babkin B. P., T. J. Speakman, Journ. Neurophysiol., 13, № 1, 55, 1950.
- Brazier M. A. B., Acta physiol. et pharmacol. Neerl., 6, 692, 1957.
- Buser P., P. Borenstein, J. Bruner, EEG a. clin. Neurophysiol., 11, № 2, 305, 1959.
- Dell P., R. Olson, C. r. Soc. biol., 145, № 13-14, 1084, 1951.
- Downman C. B. B., Journ. Physiol., 113, № 4, 434, 1951.
- Forbes A., B. R. Morison, Journ. Neurophysiol., 2, № 2, 112, 1939.
- Hirsh J. F., R. E. Anderson, J. Calvet, J. Scherrer, Exper. Neurophysiol., 4, № 6, 562, 1961.
- Isamat F., Journ. Neurophysiol., 24, № 2, 176, 1961.
- Kaada B. B., Acta physiol. scand., suppl. 83, 1951.
- Kaada B. B., K. Pribram, I. Epstein, Journ. Neurophysiol., 12, № 5, 347, 1949.
- Kremer W. F., Journ. Neurophysiol., 10, № 5, 371, 1947.
- Newman P. P., Journ. Physiol., 116, № 2, 8 P, 1952.
- Purpura D. P., Journ. Neurophysiol., 18, № 3, 246, 1955.
- Showers M. J., Journ. compar. Neurol., 112, 231, 1959.
- Showers M. J., E. C. Crosby, Neurology, 8, 561, 1958.
- Sloan N., H. Jasper, EEG a. clin. Neurophysiol., 14, № 2, 132, 1951.
- Smith W. K., Journ. Neurophysiol., 8, № 4, 241, 1945.
- Tompson R. F., A. H. Johnson, J. J. Hoopes, Journ. Neurophysiol., 26, № 3, 343, 1963.

Поступило 3 III 1964

EVOKED POTENTIALS FROM THE LIMBIC CORTEX OF THE CAT IN RESPONSE TO MESENTERIAL NERVE STIMULATION

By N. N. Beller and S. S. Musiashchikova

From the Laboratory for General Physiology, I. P. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

ИНТЕРОЦЕПТИВНЫЕ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ КОРКОВЫЕ РЕАКЦИИ ДО И ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ СПИННОГО МОЗГА

И. А. Булыгин, К. А. Батулин и А. А. Запорожец

Институт физиологии АН БССР, Минск

Методом условных рефлексов установлено, что полная перерезка и даже значительное удаление (ниже второго грудного позвонка) спинного мозга у кроликов не исключает возможности безусловных интероцептивных влияний с мочевого пузыря на условные экстероцептивные рефлексы (Якимович, 1957), а также возможность образования интероцептивных условных рефлексов с мочевого пузыря и желудка и не ведет к исчезновению ранее выработанных интероцептивных условных рефлексов у кроликов и собак (Булыгин, 1959; Осипов, 1959а, 1959б; Булыгин, Якимович, Щанникова, 1960). Этим не только подтвержден вывод нашей лаборатории (Булыгин, 1959, 1961а; Булыгин, Зорина-Цикина, Кульвановский, 1957, 1959) о существовании так называемых окольных афферентных путей интероцептивных рефлексов, вступающих в спинной мозг в передних его отделах, но и установлено, что по указанным окольным путям может осуществляться функциональная связь интероцепторов с корой головного мозга.

Представлялось необходимым проверить этот вывод электроэнцефалографическим способом, дающим возможность прямо регистрировать корковые реакции. Нам казалось также, что сочетание перерезки спинного мозга с электроэнцефалографией даст возможность глубже понять ранее изученные нами и нашими сотрудниками (Булыгин, 1950а, 1950б, 1959, 1962; Якимович, 1957; Бань, 1959; Осипов, 1959а, 1959б; Дорожкин, 1962; Итина, 1962) закономерности взаимоотношений коркового возбуждения и торможения при интероцептивных влияниях на экстероцептивные условные рефлексы, а также с новой стороны подойти к спорным вопросам (Делов, 1949; Булыгин, 1959; Черниговский, 1960; Айрапетянц, 1960) локализации коркового представления интероцептивных рефлексов.

МЕТОДИКА

Работа выполнялась в острых опытах на кроликах. На электроэнцефалографе «Альвар» регистрировались биотоки лобных, теменных и затылочных зон при биполярном отведении. Расстояние между электродами было 6—8 мм. Учитывались биоэлектрические реакции этих зон на интероцептивное воздействие — механическое и химическое раздражение рецепторов мочевого пузыря и тощей кишки до и после полной перерезки спинного мозга. В опытах с раздражением рецепторов кишечника применялась также перерезка блуждающих нервов под диафрагмой.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

У животных с интактной нервной системой при всех применявшихся степенях растяжения мочевого пузыря наблюдается реакция десинхронизации, выражающаяся угнетением основного биоэлектрического ритма во всех трех отведениях (табл. 1). Реакция десинхронизации тем скорее наступает и тем больше выражена, чем сильнее растяжение пузыря (рис. 1).

Лишь в нескольких случаях самого слабого растяжения органа (10 мл воздуха в баллоне) наблюдались явления усиления основного биоэлектрического ритма. При более сильных растяжениях указанного явления не отмечалось.

После перерезки спинного мозга на границе грудного и поясничного отделов, т. е. выше вступления в него основных афферентных путей мочевого пузыря, интероцептивные влияния на электрическую корковую активность сохраняются, хотя и претерпевают существенные изменения (рис. 2, табл. 1). В этом случае реакция десинхронизации наблюдается

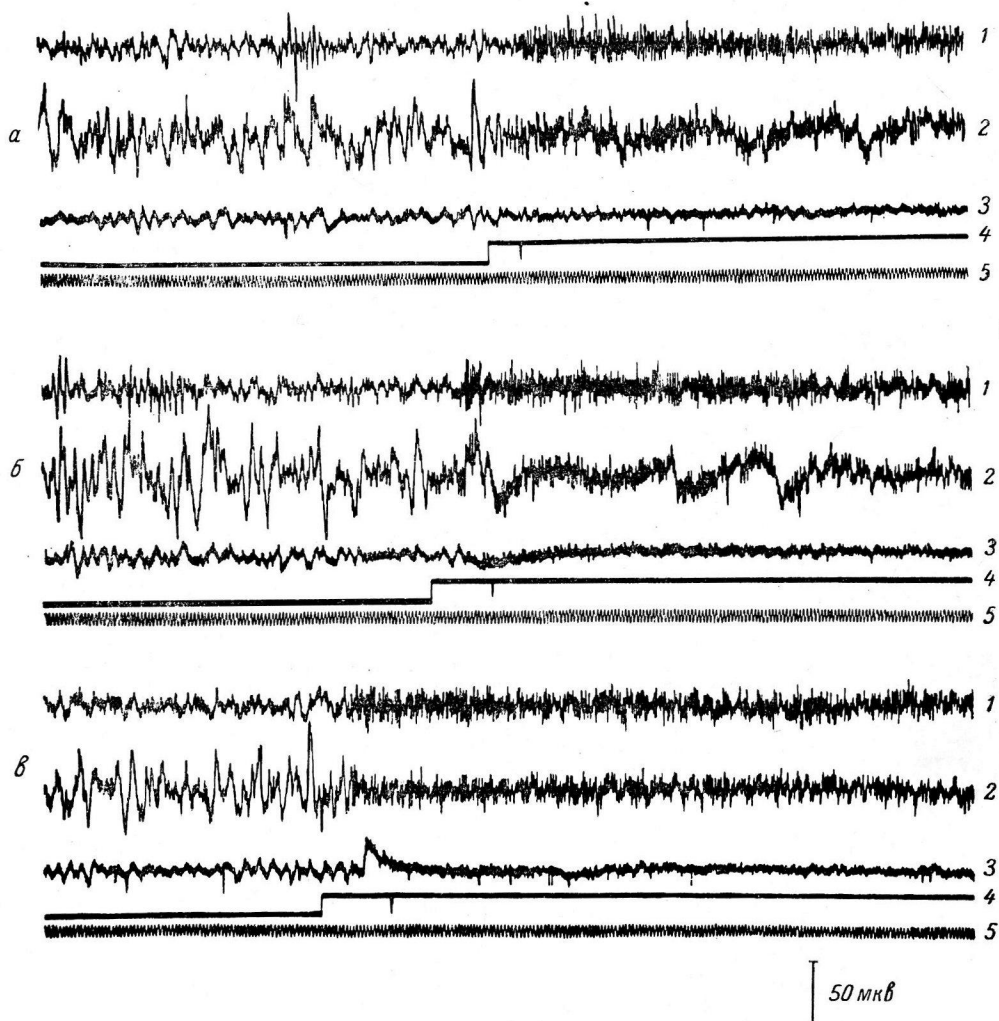


Рис. 1. Изменения ЭЭГ у животных с интактной нервной системой при растяжении мочевого пузыря резиновым баллоном, заполненным различным количеством воздуха (а — 10, б — 30, в — 50 мл).

1 — ЭЭГ лобной, 2 — теменной, 3 — затылочной области; 4 — отметка растяжения мочевого пузыря; 5 — отметка времени (1/20 сек.).

значительно реже и слабее выражена, чем в контроле. Отмечается она преимущественно при наиболее сильных растяжениях органа (рис. 2, в, г). Вместе с тем резко увеличивается количество случаев, сопровождающихся усилением под влиянием интероцептивных импульсов электрических колебаний основного коркового ритма, обычно ослабевающего после перерезки спинного мозга (рис. 2, а, б, в). Если до перерезки спинного мозга было отмечено лишь 5 таких случаев из 231 и только при наиболее слабом растяжении мочевого пузыря, то после перерезки — 66 случаев из 633. При этом они отмечались не только при слабых (чаще всего), но и при сильных растяжениях (табл. 1).

Таблица 1

Влияние растяжения мочевого пузыря на изменение основного коркового ритма (знак плюс — усиление, знак минус — ослабление, ноль — без изменений) в ЭЭГ кролика до и после перерезки спинного мозга

Место отведения биотоков	Серия опытов	Степень растяжения мочевого пузыря (в мл)										Итого		
		10		30		50		70		всего проб	в том числе			
		+	—	+	0	+	—	+	0					
Лобное	До перерезки	2	16	15	8	—	15	8	—	79	2	46	31	
Теменное		—	15	16	5	—	17	7	—	80	—	52	28	
Затылочное		1	12	13	9	1	12	10	2	72	3	35	34	
Лобное	После перерезки	1	5	41	38	—	4	42	5	189	16	16	157	
Теменное		6	11	40	39	9	8	34	8	224	36	50	138	
Затылочное		9	6	40	46	5	9	35	8	220	34	32	154	

Таблица 2

Влияние растяжения тощей кишки на изменение основного коркового ритма (знак плюс — усиление, знак минус — ослабление, ноль — без изменений) в ЭЭГ кролика до и после перерезки спинного мозга

Место отведения биотоков	Серия опытов	Степень растяжения кишки (в мм рт. ст.)										Итого		
		40—50		60—70		80		90—100		всего проб	в том числе			
		+	—	+	0	+	—	+	—					
											+	0		
Лобное	{ До перерезки }	1	9	4	5	—	7	—	3	45	1	29	15	
Теменное		2	9	3	4	—	6	—	3	45	2	29	14	
Затылочное		2	6	6	7	—	8	—	1	45	2	23	20	
Лобное	{ После перерезки }	—	—	—	5	2	5	—	4	49	2	9	38	
Теменное		—	—	—	5	4	5	—	9	49	7	14	28	
Затылочное		—	—	1	4	2	7	3	6	49	6	13	30	

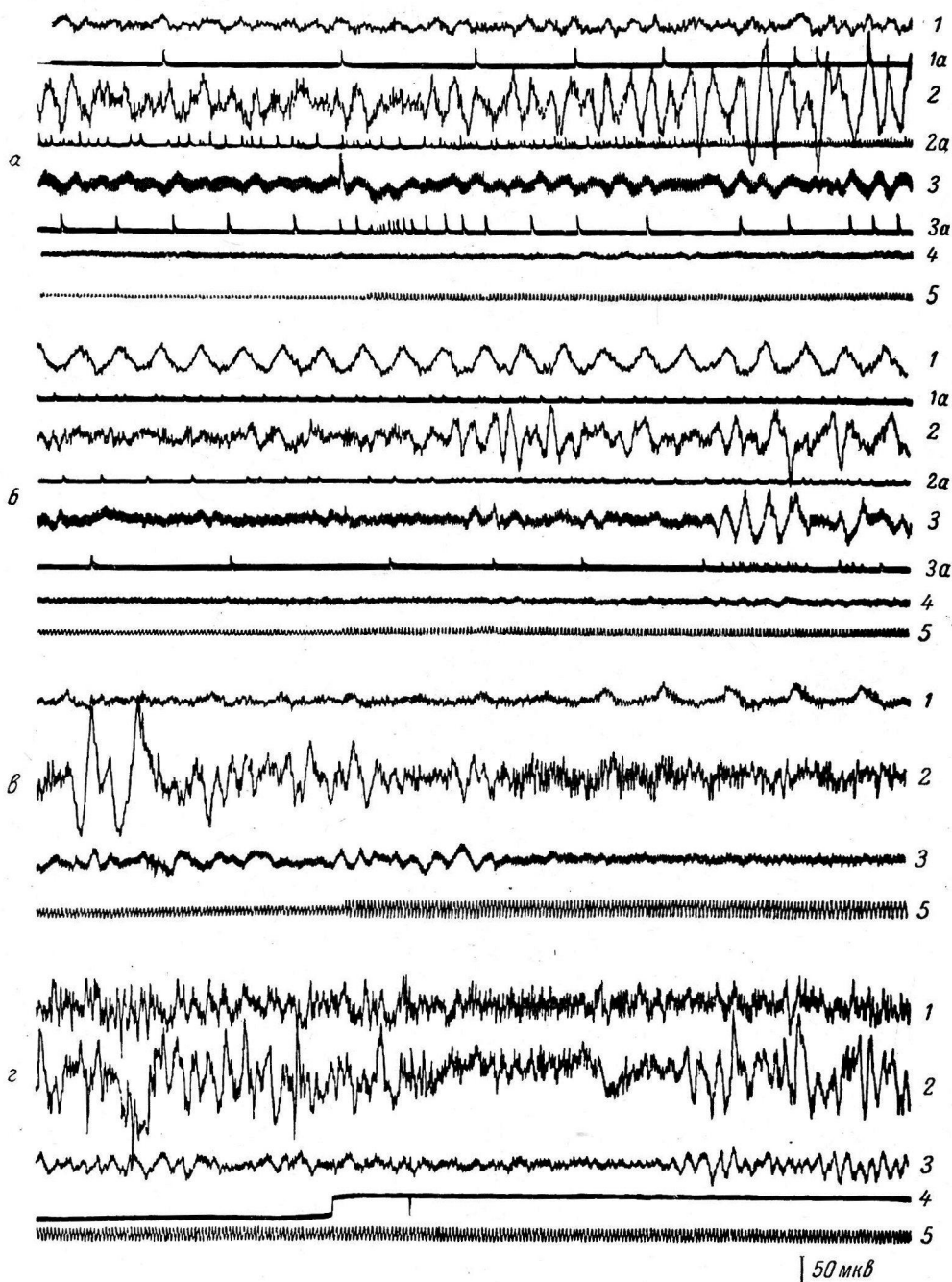


Рис. 2. Изменения ЭЭГ кролика с перерезанным спинным мозгом при растяжении мочевого пузыря резиновым баллоном, заполненным различным количеством воздуха (а — 10, б — 50, в, г — 70 мл).

1 — лобное, 2 — теменное, 3 — затылочное отведения, под ними в некоторых фрагментах приводятся записи интегратора биотоков соответствующей области (1а, 2а, 3а). Отметка interoceptive раздражения в верхних фрагментах обозначена перемещением колебаний отметки времени. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

В целом же после перерезки спинного мозга значительно возрастает количество неэффективных проб, особенно при лобном отведении (табл. 1), т. е. после выключения основных афферентных и восходящих путей мочевого пузыря интероцептивные влияния с этого органа на кору ослабевают, причем наиболее резко на ее лобные отделы. Аналогичная картина отмечалась в опытах с растяжением баллоном тощей кишки кролика (табл. 2, рис. 3).

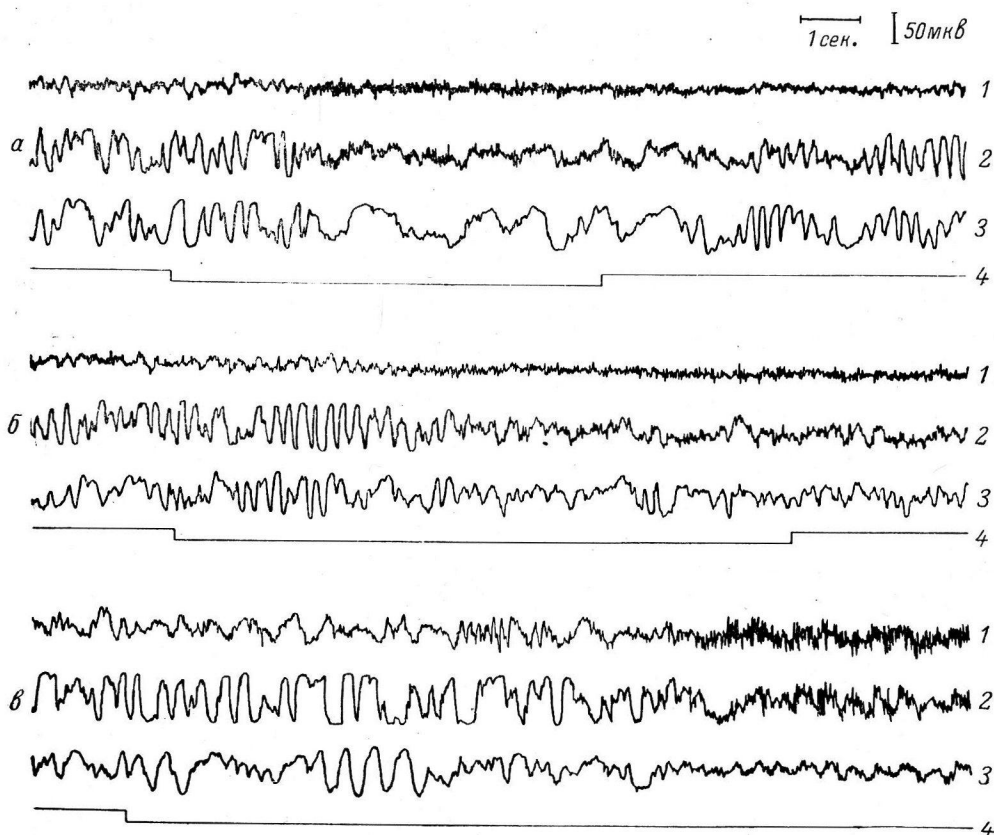


Рис. 3. Изменения ЭЭГ при растяжении тощей кишки баллоном, заполненным воздухом.

а — у кролика с интактной нервной системой, давление в кишке 70 мм рт. ст.; б — после перерезки блуждающих нервов под диафрагмой, давление в кишке 70 мм рт. ст.; в — после дальнейшей перерезки спинного мозга на уровне D_3 , давление в кишке 100 мм рт. ст.

В этом случае у животных с интактной нервной системой под влиянием раздражения интероцепторов также чаще всего (29 проб из 45) отмечаются явления десинхронизации и лишь в отдельных пробах (2 из 45) — явления усиления основного биоэлектрического ритма.

После перерезки спинного мозга в области третьего грудного позвонка (т. е. выше уровня вступления в мозг основных афферентных проводников тощей кишки) интероцептивные десинхронизирующие влияния на биоэлектрическую корковую активность также сохраняются, но резко ослабевают: они наблюдаются значительно реже, чем в контроле, и слабее выражены. Особенно нарушаются интероцептивные влияния на лобные зоны коры. Наряду с ослаблением явлений десинхронизации после перерезки спинного мозга увеличивается количество случаев, характеризующихся усилением основного биоэлектрического коркового ритма под влиянием интероцептивных импульсов.

Необходимо отметить, что отдельная перерезка блуждающих нервов под диафрагмой заметно не изменяет биоэлектрического эффекта, вызываемого растяжением тощей кишки в контроле. Равным образом не изменяется указанный ослабленный эффект, наблюдаемый после перерезки спинного мозга, если к ней затем присоединяется перерезка блуждающих нервов под диафрагмой (рис. 3).

Нами изучалось также влияние на электрическую корковую активность химического раздражения серозной и слизистой оболочек мочевого пузыря и тощей кишки. В качестве раздражителей применялись растворы ацетилхолина 10^{-3} и 1%-й раствор соляной кислоты, имеющие темпера-

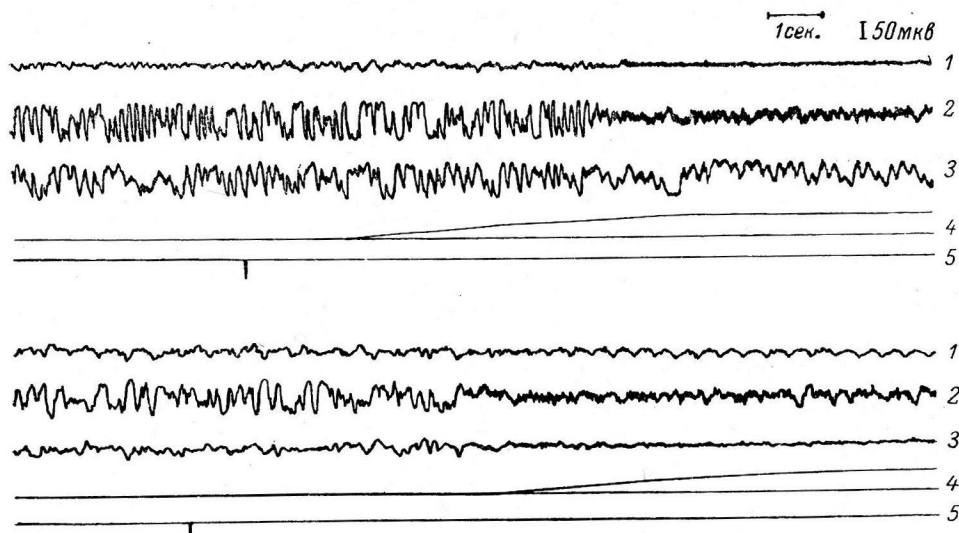


Рис. 4. Изменения ЭЭГ кролика с интактной нервной системой после нанесения на серозную оболочку мочевого пузыря фильтровальной бумажки, смоченной в 1%-м растворе соляной кислоты.

1 — лобное, 2 — теменное, 3 — затылочное отведения ЭЭГ; 4 — механограмма мочевого пузыря; 5 — вертикальной черточкой отмечено химическое раздражение его серозной оболочки. Остальные объяснения в тексте.

туру тела. В контрольных опытах и пробах на эти же interoceptive поля наносился физиологический раствор, имеющий температуру тела.

Наблюдения показали, что в условиях острого опыта у животного с интактной нервной системой раздражение слизистой оболочки мочевого пузыря и кишечника указанными растворами, как правило, не сопровождается изменением биоэлектрической корковой активности.

Иная картина отмечается при раздражении серозной оболочки. Прикладывание к этой поверхности фильтровальной бумажки (1×4 см), смоченной в физиологическом растворе, в очень редких случаях ведет к изменению биоэлектрической активности. Это отмечалось в 11 случаях из 101 при нанесении раствора на серозную оболочку мочевого пузыря. Интересно то, что в 7 случаях эти изменения выражались усилением основного коркового ритма, а в 4 случаях — слабо выраженной десинхронизацией во всех отведениях. Чаще же всего эффекты отсутствовали.

При нанесении на серозную оболочку такой же бумажки, смоченной в растворах кислоты или ацетилхолина, довольно регулярно (около 50% испытанных проб) отмечаются сдвиги биоэлектрической активности, чаще всего выражающиеся явлениями десинхронизации во всех отведениях (рис. 4).

Как видно на рис. 4 и как это показывают другие ЭЭГ, указанная биоэлектрическая реакция наступает через значительно более длительный латентный период и менее продолжительна, чем при растяжении

мочевого пузыря и кишки (рис. 1 и 4). Так, если при растяжении она в большинстве случаев наступала через 1—2 сек. и лишь в редких случаях через 3—5 сек., то при химическом раздражении серозной оболочки указанных внутренних органов она появлялась, как правило, через 3—6 сек.

Представляет интерес сопоставление биоэлектрической корковой реакции и сокращений мочевого пузыря, регистрировавшихся с применением специальных датчиков параллельно на осциллограмме. В ответ на раздражение серозной оболочки мочевого пузыря раствором кислоты наблюдались несколько комбинаций ответов: в одних случаях отмечалась лишь реакция сокращения мочевого пузыря, в других — только изменения ЭЭГ, а в третьих имели место и корковая и периферическая реакции. При последней комбинации нередко появление сокращения мочевого пузыря

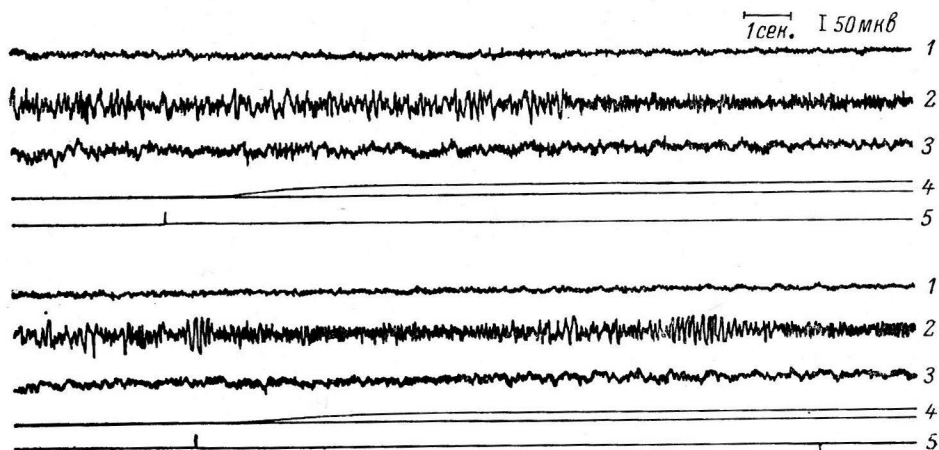


Рис. 5. Изменения ЭЭГ кролика с интактной нервной системой под влиянием раздражения электрическим током периферического конца нервов мочевого пузыря.

Обозначения те же, что и на рис. 4.
Остальные объяснения в тексте.

предшествовало изменениям ЭЭГ (рис. 4, *верхняя часть*); в других случаях, наоборот, изменения ЭЭГ наступали раньше реакции мочевого пузыря (рис. 4, *нижняя часть*), а иногда они появлялись одновременно.

Аналогичная картина отмечалась в опытах, в которых описанные корковая и местная (органная) реакции вызывались раздражением периферического конца перерезанного нервно-сосудистого пучка одной стороны (веточки тазовых и подчревных нервов другой стороны оставались интактными) электрическим током: в одних случаях раздражение нервов вначале вызывало сокращение мочевого пузыря, затем следовали явления десинхронизации коркового ритма, в других, наоборот, раньше наступали изменения ЭЭГ, а затем местная реакция органа (рис. 5). Были и такие комбинации, при которых ответ был в мочевом пузыре и не отмечался в коре, и наоборот. Интересно то обстоятельство, что при слабом наркозе чаще наблюдались корковые реакции, реже реакции мочевого пузыря; при более глубоком наркозе, наоборот, более регулярными были двигательные реакции пузыря, менее регулярными — корковые реакции.

После перерезки спинного мозга на отмеченных уровнях биоэлектрические корковые реакции, вызываемые химическим раздражением рецепторов серозной оболочки мочевого пузыря и кишки, хотя и сохраняются, но оказываются резко ослабленными. В этом случае (так же как у животных с интактной нервной системой) эффект слабее выражен, чем при растяжении названных полых органов.

Однако, как и в экспериментах с растяжением, в этих опытах после перерезки спинного мозга больше всего ослабевали и исчезали интероцептивные эффекты в лобных долях коры. Так, если до перерезки спинного мозга эффекты в лобных долях отмечались в 47% случаев раздражения серозной оболочки мочевого пузыря 1%-м раствором соляной кислоты, в теменных долях в 51% случаев, в затылочных долях в 44% случаев, то после перерезки спинного мозга соответственно — в 23, 47 и в 32% случаев.

В этой связи уместно отметить и тот факт, что у животных с интактным спинным мозгом при углублении наркоза раньше всего ослабевают и чаще всего исчезают интероцептивные биоэлектрические ответы в лобных долях, в сравнении с долями теменными и затылочными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования установлено, в согласии с литературными данными (Толмасская, 1948; Делов, 1949; Dell, 1952, и др.) и нашими предыдущими наблюдениями (Булыгин, Батурин, 1961), что раздражение интероцепторов сопровождается прежде всего явлениями десинхронизации. Возможность появления и степень выраженности ее зависят от ряда факторов и прежде всего от раздражаемого рецептивного поля (слизистая или серозная оболочка полых внутренних органов), от силы и качества раздражителей интероцепторов (растяжение, химическое раздражение серозной оболочки, раздражение нерва), от глубины наркоза. При этом из применявшихся нами раздражителей наиболее эффективным было растяжение органов, затем химическое раздражение рецепторов их серозной оболочки сильными растворами соляной кислоты и ацетилхолина и практически неэффективными были в таких же условиях острого опыта химические раздражения их слизистой оболочки. Последнее находится в полном соответствии с нашими другими физиологическими данными, говорящими о существовании разных типов интероцептивных реакций, берущих начало в различных интероцептивных полях организма, характеризующихся неодинаковой афферентной иннервацией (Булыгин, 1959).

Выключение основных афферентных путей интероцептивных рефлексов с мочевого пузыря и тощей кишки перерезкой спинного мозга на соответствующих указанных выше уровнях не исключает возможности интероцептивных влияний на биоэлектрическую корковую активность. Это подтверждает наш прежний вывод о том, что функциональная связь интероцепторов с корой больших полушарий головного мозга может осуществляться по так называемым окольным или дополнительным афферентным путям. Однако эта связь оказывается более слабо выраженной, чем в контроле, т. е. до перерезки спинного мозга. Интероцептивные десинхронизирующие влияния на корковую биоэлектрическую активность в этих условиях резко ослабевают и наблюдаются значительно реже, чем до перерезки спинного мозга. Важно то, что после перерезки спинного мозга биоэлектрические интероцептивные реакции различных зон коры страдают не одинаково. Больше всего ослабевают и чаще всего исчезают после этого реакции лобных долей. Отсюда следует, что основные афферентные пути указанных внутренних органов более тесно функционально связаны с лобными долями коры, в то время как пути окольные относительно шире представлены в теменных и затылочных зонах.

Нам кажется, что эти наблюдения открывают дополнительные возможности для изучения локализации коркового представительства интероцептивных рефлексов. Вместе с тем они дают основание полагать, в согласии с данными и представлениями П. К. Анохина (1958), С. П. Нарикашвили (1959) Амаस्याна и Уоллера (Amassian, Waller, 1962) и др., что ретикулярная формация, обуславливающая явления десинхронизации (Мэгун, 1960), отвечает не диффузно-монотонно на любое афферентное воздействие. Она по-разному включается в реакцию в зависимости не только от раздражаемого рецептивного поля, но и от раздражения различных групп афферентных волокон, идущих от одного и того же рецептивного поля, в нашем случае мочевого пузыря или кишечника, и образующих их основные и дополнительные афферентные пути.

Представляет определенный интерес то обстоятельство, что до перерезки спинного мозга наряду с явлениями десинхронизации лишь в редких случаях отмечались явления усиления основного биоэлектрического коркового ритма. Эти явления имели место чаще всего при наиболее слабых и адекватных раздражениях интероцепторов. После перерезки спинного мозга количество такого рода усиливающих влияний при растяжении мочевого пузыря и кишки значительно возрастает. Это объясняется прежде всего выключением основных афферентных путей указанных внутренних органов и резким ослаблением интероцептивной импульсации, текущей в ц. н. с. по оставшимся окольным путям, а также функциональными особенностями последних. Имеет, по-видимому,

значение и изменение исходного уровня основной биоэлектрической активности, который после перерезки спинного мозга обычно понижается. На этом пониженном фоне ослабленная интероцептивная импульсация увеличивает амплитуду колебаний основного ритма, протекающего с частотой 2—5 в 1 сек.

Сопоставление описанных выше фактов изменения интероцептивных биоэлектрических эффектов после перерезки спинного мозга с нашими предыдущими наблюдениями, касающимися интероцептивных влияний на условнорефлекторную деятельность при различной силе раздражения интероцепторов, приводит к заключению, что описанные явления усиления основного коркового ритма связаны с повышением возбудимости коры головного мозга и усилением ее условнорефлекторной деятельности, тогда как явления десинхронизации — не только с повышением, но и чаще всего с понижением ее возбудимости, сопровождаемой понижением величины условных рефлексов. Другими словами, вопреки распространенным представлениям, десинхронизация является выражением не только активации корковой деятельности, но и ее торможения, являющегося оборотной стороной или одной из своеобразных форм возбуждения (Введенский, 1951).

Последнее находится в согласии с представлениями Джаспера (1962), рассматривающего активирующее действие восходящей ретикулярной системы на кору мозга как «реорганизацию пространственных типов возбуждения или торможения, поддерживающихся в сети дендритов коры». По его мнению, в данном случае «в большей или меньшей степени здесь имеют место оба процесса», т. е. возбуждения и торможения.

Приведенные нами наблюдения, касающиеся влияния раздражения периферических концов нервов мочевого пузыря (одной стороны) на электрическую корковую активность, могут быть оценены на основе развиваемых нами представлений о кольцевых и цепных механизмах кортико-висцеральных взаимоотношений (Булыгин, 1961б), требующих специального рассмотрения.

ВЫВОДЫ

1. Степень десинхронизации коркового ритма, вызываемой интероцептивными воздействиями, зависит от качества раздражителей интероцепторов, а также от раздражаемого рецептивного поля.

2. После перерезки спинного мозга, выключающей основные афферентные пути интероцептивных рефлексов, интероцептивные влияния на биоэлектрическую корковую активность по оставшимся окольным путям сохраняются, хотя и заметно ослабевают. Изменяется также характер указанных влияний. Больше всего при этом страдают биоэлектрические корковые реакции лобных областей.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., Журн. выпш. нервн. деят., 10, № 3, 360, 1960.
 Амасьян В. Е., Н. З. Уоллер. Ретикулярная формация мозга. Международн. симпозиум, 72. Медгиз, М., 1962.
 Анохин П. К. Электроэнцефалографический анализ условного рефлекса. Медгиз, 1958.
 Бань Н. С., Тр. Инст. физиолог. АН БССР, 3, 83, 1959.
 Булыгин И. А., Бюлл. экспер. биолог. и мед., 29, № 2, 25, 1950а; 30, № 8, 122, 1950б; Исследование закономерностей и механизмов интероцептивных рефлексов. Изд. АН БССР, Минск, 1959; в сб.: Вопросы кортико-висцеральных взаимоотношений и в. н. д., 26. Минск, 1961а; ДАН БССР, 5, № 11, 520, 1961б; Изв. АН БССР, серия биолог. наук, № 2, 71, 1962.
 Булыгин И. А., К. Ф. Зорина-Цикина, М. П. Кульвановский. ДАН БССР, 1, № 3, 126, 1957; Физиолог. журн. СССР, 45, № 1, 7, 1959.
 Булыгин И. А., Р. А. Якимович, З. Д. Щанникова, Журн. выпш. нервн. деят., 10, № 1, 130, 1960.
 Введенский Н. Е., Избр. произв., 1, 1950; 2, 1951.
 Делов В. Е. Тр. ВММА, 77, 117, 1949.
 Джаспер Г. Г. Ретикулярная формация мозга. Международн. симпозиум, 286. Медгиз, М., 1962.
 Дорожкин Ю. Н., Матер. I Съезда Белорусск. физиолог. общ., 72, Минск, 1962.
 Итун Л. В., Матер. I Съезда Белорусск. физиолог. общ., 85, Минск, 1962.
 Мэгуа Г. Бодрствующий мозг. Изд. ИЛ, М., 1960.
 Нарикашвили С. П., IX Съезд Всесоюзн. общ. физиолог., биохимик. и фармаколог., 3, 37, Минск, 1959.
 Осипов Б. Ф., Тр. Инст. физиолог. АН БССР, 3, 71, Минск, 1959а; Матер. Научн. сесс. Инст. физиолог. АН БССР, 164, Минск, 1959б.

- Толмасская Э. С., Бюлл. exper. биол. и мед., 26, № 6, 413, 1948.
Черниговский В. Н. Интероцепторы. Медгиз, М., 1960.
Якимович Р. А., Изв. АН БССР, серия биол. наук, № 1, 145, 1957.
Dell P., Journ. Physiol. (Paris), 44, 471, 1952.

Поступило 6 XII 1963

INTEROCEPTIVELY INDUCED ELECTROCORTICAL RESPONSES BEFORE AND
AFTER SPINAL SECTION

By *I. A. Bulygin, K. A. Baturin and A. A. Zaporozhets*

From the Institute of Physiology, BSSR Acad. Sci., Minsk

ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССА АВТОРЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ МОЗГА МЕТОДОМ ФОТОСТИМУЛЯЦИИ С ОБРАТНОЙ СВЯЗЬЮ

П. В. Бундзен

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

В последнее время значительно возрос интерес к изучению регуляторных функций нервной системы и, в частности, механизмов саморегулирования корой больших полушарий своего функционального состояния.

Важное значение регуляции функционального состояния коры мозга в качестве подготовительного механизма рефлекторной деятельности было установлено в опытах П. С. Купалова (1952, 1955), И. В. Данилова (1955), Н. А. Костенецкой (1960) и др.

Особое место в нейрофизиологических исследованиях занимает изучение механизмов авторегуляции деятельности ц. н. с., позволяющих мозгу в процессе приспособительной деятельности сохранять относительную стабильность функционального состояния (Davis, 1950; Зимкина, 1961; Paulson, 1961; Dell, 1964; Hugelin, 1964).

Как показали исследования А. Г. Поворинского (1961) и Малхоллэнд и Раннэлс (Mulholland, Runnals, 1962, 1964), наиболее целесообразным для изучения механизмов саморегуляции, по-видимому, следует признать применение метода функциональных нагрузок с использованием обратной связи.

В данной работе была поставлена задача выяснить основные особенности динамики процесса авторегуляции функционального состояния мозга. С этой целью нами была применена методика самостимуляции мозга человека с одновременным частотным анализом ЭЭГ.

МЕТОДИКА

В отличие от обычной триггерной фотостимуляции особенностью использованной методики является применение инерционного фильтра в системе обратной связи. Это позволяет изменять характеристику самостимуляции в зависимости от среднего уровня электрической активности в частотных диапазонах различных ритмов ЭЭГ.

Для регуляции работы стимулятора мы пользовались реакцией «блокады» α -активности, возникающей под действием светового раздражителя.

Блок-схема установки представлена на рис. 1. Отведение биотоков производилось биполярно от теменно-затылочных и теменно-височных областей правого и левого полушария. С выхода усилителя 1 сигнал подавался на систему частотно-избирательных фильтров 2, а и интегратора 3. Выпрямленное напряжение с фильтра, настроенного на частоту 11 ± 2 гц, поступало на релейный блок 2, б и цепь лампы-стимулятора 5. Запись исследования производилась при помощи восьмиканального чернилопишущего энцефалографа 4.

Порог срабатывания стимулятора в условиях настоящего исследования устанавливался 5—10 мкв сигнала 11 ± 2 гц. Подавление α -активности при вспышке лампы-стимулятора (лампа накаливания 100 вт, расположенная в 150 см от глаз испытуемого) приводило к автоматическому выключению раздражителя. Восстановление α -активности в ЭЭГ испытуемого выше порога срабатывания стимулятора вызывало повторе-

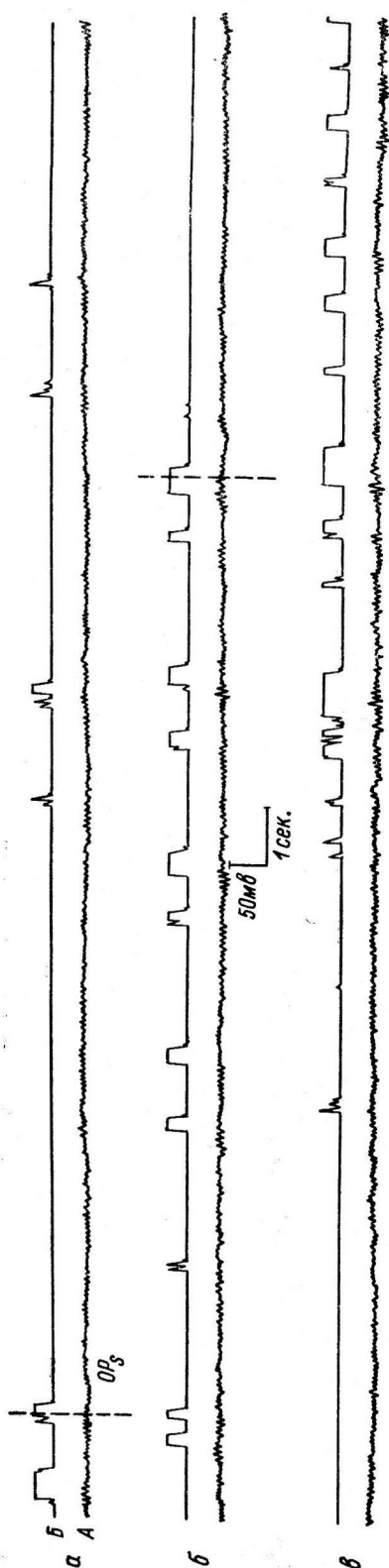


Рис. 2. Запись процесса стимуляции (а, б, е).

А — ЭЭГ зашлюбно-теменное отведение слева; Б — отметка работы стимулятора. Вертикальные прерывистые линии — начало и конец цикла стимуляции.

спектре ЭЭГ возникает главным образом за счет уменьшения количества α -активности (рис. 3, II, б).

В то же время достоверное изменение частотного спектра, выражающееся в снижении активности по всем анализируемым частотам, наблюдается только в начале стимуляции. Последующие изменения в количестве активности происходят в основном в границах спонтанных колебаний.

Более детальный анализ показывает, что в каждом цикле самостимуляции на фоне стойкого сохранения величины относительного сдвига частотного спектра в сторону быстрой активности можно отметить периодичность изменений быстрой и медленной активности (рис. 4). Причем параллельное увеличение активности в частотных диапазонах α - и β -ритмов на определенном уровне нарастания активности нарушается. Это выражается в снижении количества медленной активности, несмотря на дальнейшее нарастание быстрой активности. Обращает на себя внимание факт, что указанная закономерность проявляется только в тех случаях, когда количество быстрой активности увеличивается не менее чем на 25—35% исходного уровня и тем самым выходит из зоны спонтанных колебаний β -активности. Данную закономерность можно проследить на графике (рис. 4, II), показывающем взаимоотношение быстрой и медленной форм активности во время стимуляции у испытуемого М. (исследование 2 VI 1964).

Интересно отметить, что фаза уменьшения количества α -активности также строго ограничена зоной спонтанных колебаний, в данном случае — нижней границей зоны частотного диапазона α -ритма.

Характер динамических отношений быстрой и медленной форм активности у здоровых представлен на рис. 5, где отчетливо выявляется наличие нелинейной зависимости в изменении этих форм активности в циклах самостимуляции.

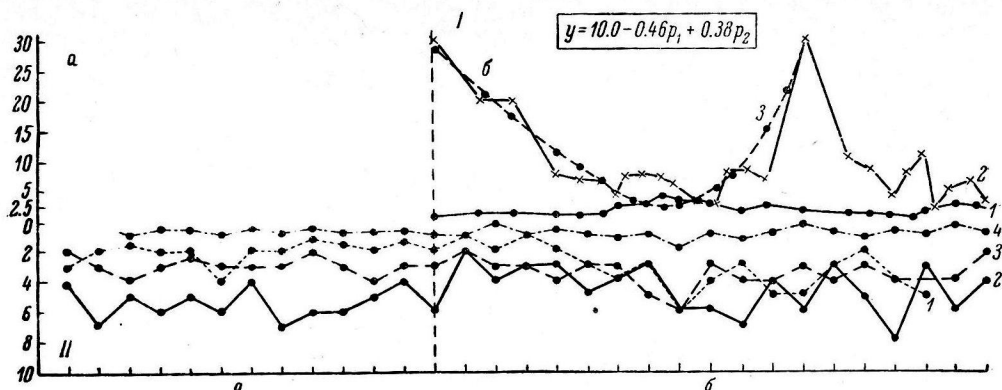


Рис. 3. Изменение длительности периодов горения лампы-стимулятора и периодов выключенного света у здорового испытуемого М. в течение процесса самостимуляции.

На I, б: 1 — длительность периодов горения лампы-стимулятора (высписки α -ритма); 2 — длительность периодов выключенного света («блокада» α -ритма); 3 — расчетная длительность периодов выключенного света («блокада» α -ритма). По оси абсцисс на I и II — отметка времени (5 сек.). По оси ординат — величина периодов выписки α -ритма и «блокады» α -активности (в см). На II — спектрохронограмма: а — до включения системы обратной связи; б — в течение процесса самостимуляции. 1 — $\Delta\theta$ -активность; 2 — α -активность; 3 — β -активность; 4 — γ -активность. По оси ординат — количество активности (в мкв/сек.).

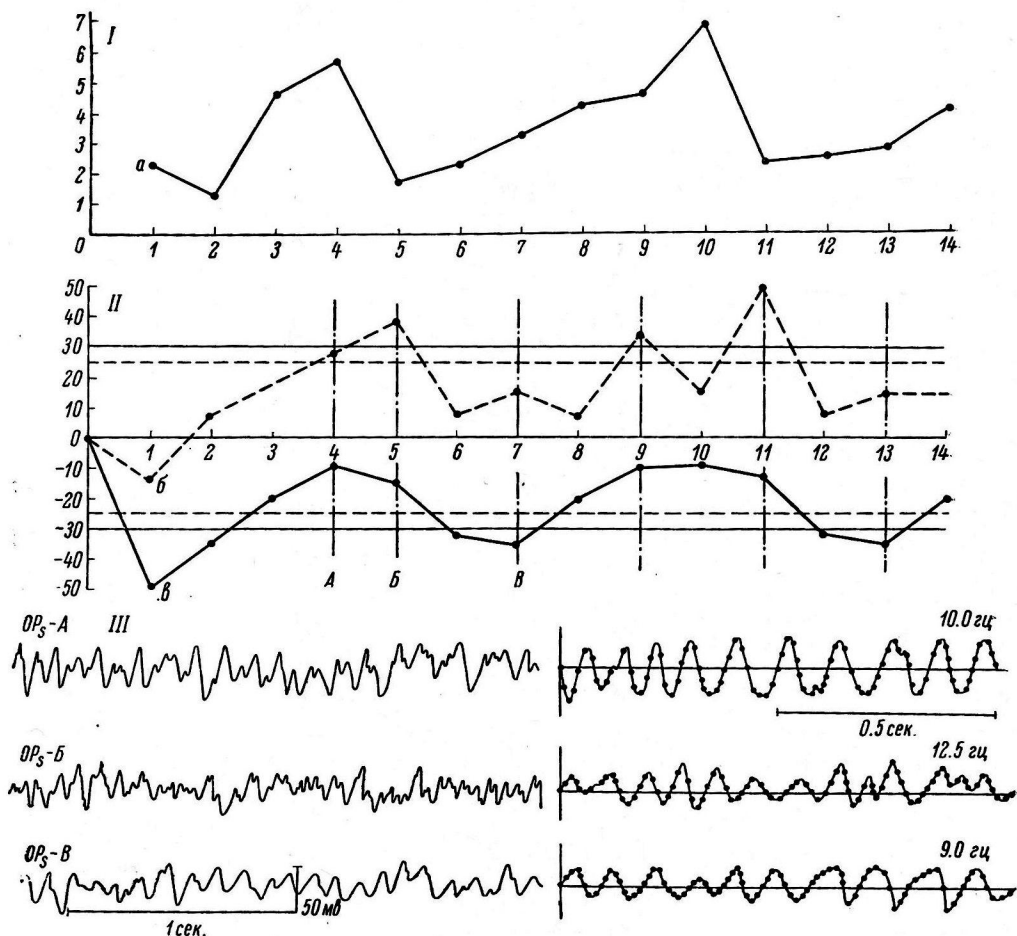


Рис. 4. Изменение мощности потока афферентной импульсации в процессе самостимуляции (I, а) и изменение количества быстрой и медленной активности в ЭЭГ испытуемого в процессе стимуляции (II, б, в) и ЭЭГ периодов (III, А, Б, В и их автокоррелограммы).

По оси ординат на I: значение величины условного коэффициента J, на II — изменение количества активности (в % к среднему уровню фоновой активности, принятой за нулевой уровень). Горизонтальные сплошные и пунктирные линии ограничивают зону спонтанных колебаний уровня α - и β -активности в «фоновой» ЭЭГ. б — изменение количества β -активности; в — изменение количества α -активности. По оси абсцисс на I и II — отметка времени (15 сек.).

В отличие от здоровых испытуемых у больных психастенией под воздействием стимуляции наблюдаются резкие изменения спектрохронограммы как по энергетическому уровню, так и по положению максимума частотного спектра.

Сравнение частотных спектров ЭЭГ до и после процесса стимуляции показывает, что особенно глубоко депрессируется α -активность. Одновременно с этим имеет место увеличение быстрой активности в частотных диапазонах β и γ -ритмов, количество

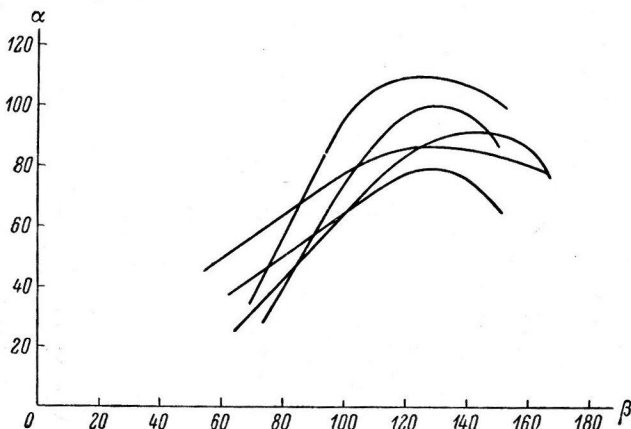


Рис. 5. Характер динамических отношений быстрой и медленной активности в цикле самостимуляции у 5 здоровых испытуемых.

По оси ординат — изменение количества α -активности (в %, средний фоновый уровень активности принят за 100 %); по оси абсцисс — изменение количества β -активности (в %).

которой в течение процесса стимуляции постоянно выходит за верхние границы зон спонтанных колебаний.

Строгой периодичности в реализации колебаний быстрой и медленной активности, а также характерных динамических взаимоотношений этих форм активности, обнаруженных у здоровых, выявить у больных психастенией нам не удалось.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования показывают, что у здоровых в процессе самостимуляции наблюдается относительно стабильное сохранение энергетических уровней частотных спектров ЭЭГ в границах спонтанных колебаний.

Исключение составляет начало стимуляции, когда в ЭЭГ имеет место генерализованная блокада всех ритмов. Последнее, как свидетельствует ряд известных в настоящее время наблюдений, по-видимому, указывает на снижение уровня лабильности и возбудимости клеток коры головного мозга (Chatfield а. о., 1961; Голиков, 1956; Майорчик, 1964).

Специального внимания заслуживает тот факт, что стабилизация характеристик частотных спектров ЭЭГ в ходе дальнейшей стимуляции обеспечивается квазиритмическими колебаниями быстрой и медленной активности.

Принимая во внимание результаты экспериментальных исследований Н. В. Голикова (1956), А. Г. Копылова (1956) и др., можно думать о непосредственной зависимости указанных колебаний активности от изменений лабильности и возбудимости нервных клеток коры, возникающих под влиянием афферентной импульсации. В связи с этим нарастание α - и β -активности в ЭЭГ испытуемых после периода подавления спонтанной активности, очевидно, следует рассматривать как результат повышения уровня лабильности и реактивности нервных клеток коры по сравнению с начальным периодом стимуляции (Антонова, 1954; Майорчик, 1956; Новикова, 1964, и др.).

Однако за фазой параллельного нарастания быстрой и медленной активности следует период, характеризующийся нелинейностью изменений этих форм активности. Причем, как показывают данные автокорреляционного анализа, в этот период (рис. 4, II, III, период B) отмечается также увеличение частоты α -ритма.

Как свидетельствуют литературные данные (Голиков, 1960; Адамович, 1956, и др.), указанная закономерность, по всей вероятности, связана с тем обстоятельством, что способность нервных клеток развивать местное пульсирующее возбуждение, проявлением которого является медленная активность, резко выражена при относительно более низком уровне функциональной лабильности по отношению к оптимуму лабильности для импульсных разрядов. В результате этого на определенном этапе самостимуляции увеличение энергии потока афферентной импульсации,¹ повышая уровень лабильности нервных клеток, приводит к снижению количества медленной активности при дальнейшем нарастании быстрой активности (рис. 4, Г).

В то же время (ввиду наличия обратной связи в системе мозг-стимулятор) падение количества медленной активности (α -активности) вызывает уменьшение потока афферентной импульсации. Последнее, по-видимому, в свою очередь приводит к снижению уровня активации корковых клеток, создавая тем самым условия для нарастания их реактивности и повторения цикла самостимуляции.

Таким образом, относительно стабильное сохранение параметров раздражимости и возбудимости нервных клеток коры головного мозга в пределах физиологической нормы, очевидно, достигается постоянным регулированием уровня их функциональной лабильности.

В литературе широкое распространение получило мнение о связи процесса автостабилизации функционального состояния мозга с деятельностью тормозных механизмов коры и подкорковых образований, функционирующих по принципу отрицательных обратных связей (Block, Bonvallet, 1961; Симонов, 1963; Koella, Ferry, 1963; Hugelin, 1964).

Связь реакций «блокады» и всплеск α -активности с деятельностью активирующих и синхронизирующих структур ствола мозга (Анохин, 1958; Moruzzi, 1960; Россин, Цанкетти, 1960) заставляет думать, что и в условиях самостимуляции регуляция функционального уровня нервных клеток осуществляется при непосредственном участии неспецифических влияний со стороны подкорковых структур.

Основной причиной нарушения саморегуляции функционального состояния мозга у больных психастенией, очевидно, является резкое ослабление у этих больных внутреннего регулирующего торможения (Бундзен, 1964), оказывающего корректирующее влияние на деятельность подкорковых образований (Купалов, 1955; Adey a. o., 1957; Jouvet, Michel, 1959).

ВЫВОДЫ

1. Ведущее значение в стабилизации функционального состояния мозга в условиях самостимуляции имеет циклически протекающее изменение биоэлектрической активности нервных клеток коры головного мозга.
2. Процесс автостабилизации функционального уровня коры головного мозга осуществляется при непосредственном участии неспецифических влияний со стороны подкорковых структур и неразрывно связан с регулированием афферентного потока.
3. Нарушение процесса саморегуляции головного мозга при некоторых формах патологии обусловлено ослаблением кортикофугального контроля над деятельностью активирующих структур ствола мозга.

¹Для оценки энергии потока афферентной стимуляции нами был введен условный коэффициент J , равный: $J = i(t_1 + t_2 + \dots + t_n)$, где i — мощность источника стимуляции, $(t_1 + t_2 + \dots + t_n)$ — общая длительность воздействия раздражителя за 15 сек. процесса стимуляции.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамович В. А. В сб.: Вопросы теории и практики электроэнцефалографии, 109. Л., 1956.
- Анохин П. К. Электроэнцефалографический анализ условного рефлекса. М., 1958.
- Антонова И. Г., Конфер. по итог. н.-иссл. работы ИЭМ АМН СССР за 1953 г., Тез. докл., 4, Л., 1954.
- Бундзен П. В., Конфер. молод. ученых ИЭМ АМН СССР, Тез. докл., 6, Л., 1964.
- Бундзен П. В., Я. И. Маграчев, Д. Н. Меницкий, В. С. Рысев, III Всесоюз. конфер. по мед. радиоэлектрон., Тез. докл., 20, М., 1964.
- Голиков Н. В. В сб.: Вопросы теории и практики электроэнцефалографии, 3. Л., 1956; в сб.: Проблемы физиологии и патологии в. н. д., 71. М., 1960.
- Данилов И. В., Журн. выпш. нервн. деят., 5, 4, 534, 1955.
- Зимкина А. М., Тр. ЛНИИ эксперт. трудоспособн. и организ. труда инвалидов, в. 7, 3, М., 1961.
- Копылов А. Г. В сб.: Вопросы теории и практики электроэнцефалографии, 96. Л., 1956.
- Костенецкая Н. А. В сб.: Проблемы физиологии и патологии в. н. д. 9. М., 1960.
- Купалов П. С., Журн. выпш. нервн. деят., 2, 4, 457, 1952; 5, 2, 157, 1955.
- Майорчик В. Е., Журн. выпш. нервн. деят., 6, 4, 612, 1956; в сб.: Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы, 289. М., 1964.
- Новикова Л. А. В сб.: Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы, 265. М., 1964.
- Поворинский А. Г., Тр. ЛНИИ эксперт. трудоспособн. и организ. труда инвалидов, в. 7, 80, М., 1961.
- Росси Дж. Р., А. Цанкетти. Ретикулярная формация ствола мозга. М., 1960.
- Симонов П. В. В сб.: Нервные механизмы условнорефлекторной деятельности, 127. М., 1963.
- Adey W. R., S. P. Segundo, R. V. Livingston, Journ. Neurophysiol., 20, 1, 1957.
- Bloch V., M. Bonvallet, Science, 13, 270, 1961.
- Chatfield P., C. Lyman, D. Purpura, EEG a. clin. Neurophysiol., 3, 225, 1951.
- Davis H., EEG. a. clin. Neurophysiol., 2, 3, 243, 1950.
- Dell P. In: Brain mechanisms, 82, Amsterdam, 1964.
- Hugelin A. In: Brain mechanisms, 105, Amsterdam, 1964.
- Jouvet M., F. Michel, Journ. Physiol., 51, 489, 1959.
- Koella W. P., A. Ferry, Science, 142, 3592, 44, 1963.
- Moruzzi G., EEG a. clin. Neurophysiol., Suppl., 13, 232, 1960.
- Mulholland T., S. Runnals, EEG a. clin. Neurophysiol., 14, 847, 1962; 17, 371, 1964.
- Paulson G., Dis. nerv. Syst., 22, 12, 667, 1961.

Поступило 28 XI 1964

INVESTIGATION INTO THE PROCESS OF AUTOREGULATION OF BRAIN FUNCTIONAL STATE BASED ON FEEDBACK PHOTIC STIMULATION METHOD

By P. V. Bundzen

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

УДК 612.822.3

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА УСРЕДНЕННОГО СПОСОБА
ОТВЕДЕНИЯ БИОПОНЕНЦИАЛОВ*Е. В. Гливенко, Т. А. Королькова, Г. Д. Кузнецова, Т. И. Лучкова,
Р. С. Трубникова*Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии АН СССР и Институт
электронных управляющих машин, Москва

Используемые при классическом монополярном способе различные референтные точки (ухо, макушка, челюсть, нос и др.) не вполне удовлетворяют исследователей, так как каждая из них может иметь собственные колебания потенциала. Усредненный способ отведения (Goldmann, 1950; Offner, 1950; Thiry, Farina, 1953, и др.) был попыткой получить улучшенную референтную точку путем объединения значительного количества беспорядочно расположенных точек через равные сопротивления (порядка 1—2 Мом). Считалось, что таким способом можно взаимно погасить их активность и получить достаточно постоянный нулевой уровень потенциала. Однако уже сами авторы, предложившие этот метод, указывали, что ноль под «усредненным» электродом достигается не всегда и что применять этот способ регистрации нужно с осторожностью. Но доказательства этого положения приводились только в общем виде.

Целью данной работы было сравнение и оценка результатов, полученных с помощью классического монополярного и усредненного способов отведения в физиологических условиях. Такую оценку можно было осуществить, сравнивая показатели пространственной корреляции биопотенциалов различными способами отведения. При этом оценивали возможные искажения, вносимые каждым из отведений.

МЕТОДИКА

Работа выполнена на 15 кроликах электроэнцефалоскопической методикой (Ливанов, Ананьев, 1960). У всех подопытных животных при помощи электроэнцефалоскопа на 50 отведений биопотенциалы отводились от дорсальной поверхности левого полушария. Применялся как монополярный, так и усредненный способ отведения потенциалов. В первом случае индифферентный электрод располагался на носовых костях или на ухе. Во втором случае потенциал каждой точки коры измерялся по отношению к среднему уровню потенциала под остальными электродами. Схема подключения электродов на вход усилителей при монополярном и усредненном способах отведения дана на рис. 1.

Регистрация с экрана электроэнцефалоскопа велась при помощи кинокамеры со скоростью съемки 24 кадра в 1 сек. При обработке материала мы измеряли амплитуду потенциала на каждом кадре с точностью до 8 мкв.

Далее оценивались взаимосвязи биопотенциалов каждого отведения со всеми остальными за выбранный отрезок времени. Критерием взаимосвязи служило совпадение в каждой паре отведений направления изменений потенциала от момента к моменту (т. е. совпадение знака первой производной потенциала по времени). Количество совпадений знаков первой производной давало нам приближенное значение корреляции выбранной пары отведений.

Минимальная продолжительность анализируемых отрезков записи потенциалов была 1.5 сек. Подсчет количества совпадений знака первой производной для всех возможных пар отведений производился на электронной счетной машине М-2 в ИНЭУМ

(более подробное изложение методики приведено в статье Гливенко, Королькова, Кузнецова, 1962).

В результате анализа мы каждый раз получали табулограмму, состоящую из чисел, количество которых подсчитывается по формуле числа сочетаний C_n^2 , где n — число отведений. На основании полученной табулограммы строились кривые распределения, характеризующие состояние взаимосвязей, существующих в коре в данный отрезок времени. После общей оценки коркового взаимодействия проводился анализ пространственного его распределения по коре. Дальнейшая работа состояла в подробном сравнении показателей корковых взаимосвязей, получаемых при различных способах отведения биопотенциалов.

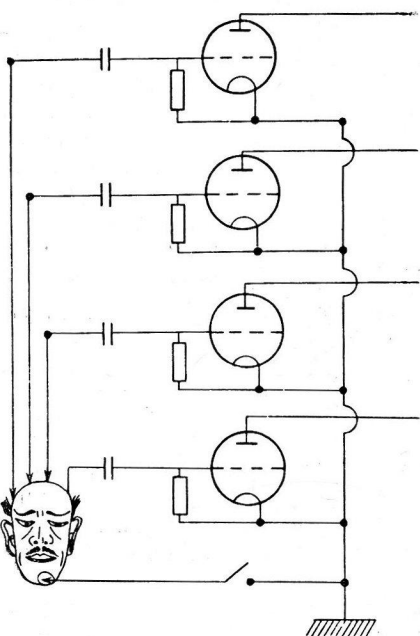


Рис. 1. Схема подключения электродов на вход усилителей электроэнцефалографа при монополярном и усредненном способах отведения биопотенциалов. При разомкнутом ключе осуществляется отведение потенциалов усредненным способом, при замкнутом — монополярным (по Ливанову и Ананьеву, 1960).

Разница имела место как при сравнении коротких отрезков записей потенциалов, так и при описанном выше методе получения средней корреляции за большие отрезки времени. В то же время картины, полученные при каждом из этих отведений, оказывались постоянными как в одном и том же опыте, так и в целом ряде опытов (если физиологические условия сохранялись неизменными).

Разница в результатах, полученных монополярным и усредненным способами отведения, показана на рис. 2, а, б. На рис. 2, б приведены интегральные кривые, построенные на основании кривых распределения, приведенных на рис. 2, а. На рис. 2 видно, что разница этих двух кривых распределения является достоверной. Эта систематическая разница наводила на мысль о наличии искажения в том или другом способе отведения. Из рис. 2 видно, что наиболее отчетливым отличием является большая степень корреляции при монополярном отведении. С чем это может быть связано? Прежде всего мы предположили, что искаженную картину дает монополярное отведение. Большее положительное взаимодействие при монополярном способе отведения может быть результатом влияния потенциала, возникающего под индифферентным электродом. Этот потен-

Так как прибор не позволял регистрировать биоэлектрическую активность обоими способами отведения биопотенциалов одновременно, мы чередовали съемки при монополярном и усредненном способах отведения. Например, из 10 отрезков пленки, снятых в опыте, все четные были сняты при монополярном способе, а нечетные — при усредненном.¹ Затем вычислялась средняя корреляция всех монополярных и усредненных отрезков отдельно. Средние данные, полученные разными способами отведения, сравнивались между собой. Это, как нам кажется, позволило избежать ошибок, которые могли бы вкратце в анализ за счет кратковременных изменений взаимосвязей в коре.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Из опытов на 15 кроликах было проанализировано 56 отрезков записей, в которых биопотенциалы регистрировались усредненным способом, и 50 отрезков, зарегистрированных монополярно. На основании такого материала мы имели возможность сравнить и оценить эти два способа отведения.

В результате проведенного анализа оказалось, что у одного и того же кролика данные, полученные монополярным и усредненным способами отведения, всегда были различны. Эта раз-

¹ Интервалы между соседними съемками были не более 1 мин.

циал скажется на каждом из отведений, увеличивая их сходство и сдвигая в силу этого всю кривую распределения вправо по оси абсцисс. Отсюда при наличии влияния с референтной точки максимум независимых точек на кривой распределения должен неизбежно сместиться вправо по сравнению с максимумом на теоретической кривой распределения¹

(рис. 2, а). В фоновых кривых распределения такие сдвиги максимума при монополярном отведении встречались относительно редко, и каждый раз, переставляя индифферентный электрод, можно было добиться исчезновения этого сдвига. Это свидетельствовало о том, что найдена хорошая референтная точка. Однако и в этом случае была отчетливо видна большая степень взаимодействия при монополярном способе отведения.

Совпадение максимумов независимых точек на кривых распределения

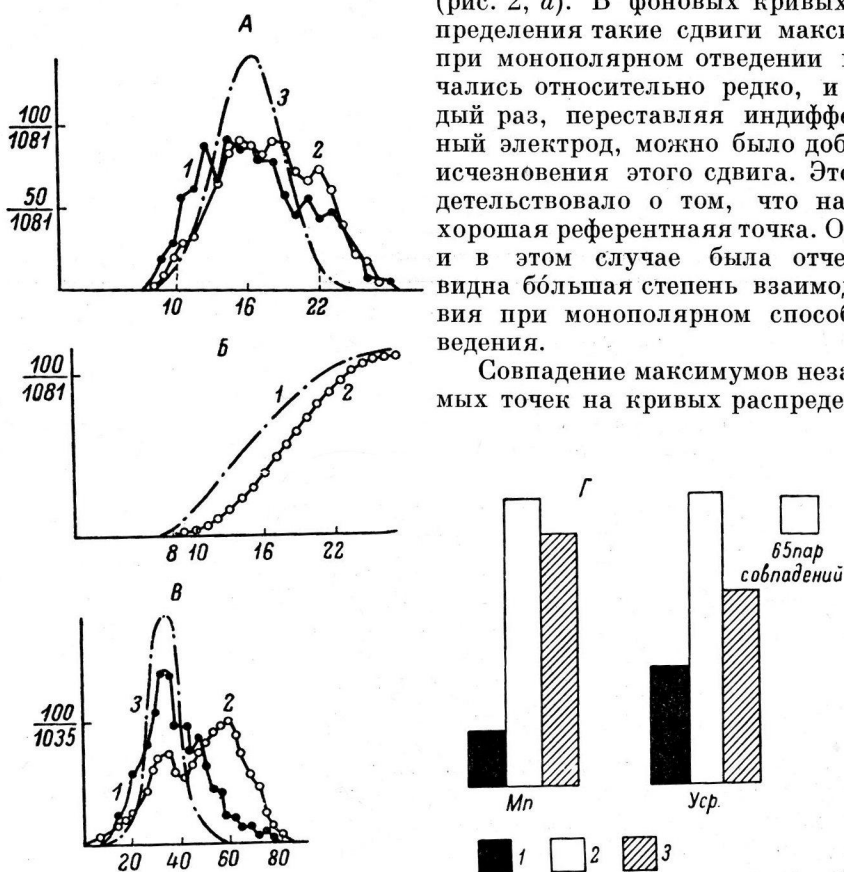


Рис. 2. Кривые распределения, отражающие общий уровень корковых взаимосвязей при разных способах отведения (А), интегральные, построенные на их основе (Б, В). Г — гистограммы, построенные на основании кривых распределения, приведенных на А.

По оси абсцисс: на А — проценты, характеризующие степень корреляции пар отведений, дающих данную корреляцию, на Б, В — степень сходства пар отведений (в%). По оси ординат — количество пар отведений, дающих данный процент сходства. 1 — усредненный способ отведения, 2 — монополярный, 3 — теоретическая кривая. Экспериментальные кривые построены по результатам анализа 5 отрезков (по 1.5 сек.) записей биопотенциалов. Вертикальными штрихами на Б даны интервалы доверия, по Колмагорову. А, Б — кролик № 2, В — кролик № 1. Мп — монополярное отведение, Уср. — усредненное отведение, 1 — сектор отрицательных взаимосвязей; 2 — сектор независимых пар отведений, 3 — сектор положительных взаимосвязей. Вверху справа — масштаб рисунка.

(рис. 2, В) при обоих способах отведения с максимумом на теоретической кривой распределения исключает возможность объяснить наличие большей степени положительного взаимодействия при монополярном способе отведения влиянием с референтной точки. В этом случае надо искать другое объяснение для данного явления. Мы предположили, что искаженными являются результаты, полученные усредненным способом отведения. За счет чего здесь могут возникнуть искажения?

¹ Теоретическая кривая распределения построена для случая, когда все отведения работают независимо друг от друга.

Отводя потенциалы усредненным способом с ограниченной поверхности коры (до 1 см²), Лилли (Lilly, 1954) указывал, что при этом регистрируется не потенциал, являющийся общим для всех усредняемых точек, а только то, чем отличаются процессы, протекающие под электродами. М. Н. Ливанов (1956) показал, что в таких условиях опыта усредненный способ отведения искажает истинную картину распределения биопотенциалов за счет того, что он может срезать разлитой процесс, синхронно протекающий под всеми электродами. В этом случае «усредненный» электрод не является «нулевым», так как потенциалы всех точек изменяются достаточно синхронно и на «усредненном» электроде не происходит взаимного погашения колебаний потенциала. В результате получается случай биполярного отведения, когда под обоими электродами идут в основном синфазные процессы. Прибор в этом случае регистрирует только то, чем они отличаются друг от друга.

То же самое явление имеет место, когда единым ритмическим процессом охвачена почти вся кора. Это удастся, например, наблюдать на ранних стадиях генерализации условного рефлекса. И тогда искажение, вносимое усредненным способом отведения, будет заключаться в срезании синхронного процесса. Результат отведения каждой точки по отношению к потенциалу под «усредненным» электродом зависит от соотношения её собственной амплитуды потенциала с амплитудой потенциала под «усредненным» электродом, т. е. точно так же, как и при биполярном способе отведения.

Поскольку потенциал, возникающий под «усредненным» электродом, неизбежно влияет на результат регистрации, необходимо было его зарегистрировать и оценить в реальных физиологических условиях. Для этого потенциал 46 электродов, объединенных через соответствующие сопротивления, был замерен по отношению к хорошей референтной точке, качество которой было специально проверено. Такие опыты были проведены на 3 кроликах. Во всех случаях при таком отведении получали отчетливые колебания потенциала порядка 20—100 мкв.

Отсутствие «нуля» под «усредненным» электродом при отведении от больших территорий мозга объясняется тем, что в большинстве случаев мозг работает системно. В наших условиях опыта мы никогда не наблюдали беспорядочной работы всех участков коры. Наоборот, мы всегда имели дело с группами точек, работающих в едином рабочем темпе. Если эти группы достаточно велики, создаваемый ими потенциал не компенсируется потенциалом остальных точек. Его-то мы и регистрируем на «усредненном» электроде. Одним срезанием, однако, не исчерпываются все искажения, наблюдаемые при усредненном способе отведения. На рис. 3 видно, что при разных способах отведения наблюдается различное расположение по коре участков как с низкой, так и с высокой взаимосвязью.

На 4 кроликах был проведен подробный анализ такого перемещения участков с различной степенью корреляции. Для этого кривые распределения были разделены на 3 сектора (точки с отрицательным взаимодействием — *сектор 1*; независимые точки — *сектор 2* и точки с положительным взаимодействием — *сектор 3*). Гистограммы на рис. 2, Г показывают, что величина этих секторов при разных способах отведения различна.

Для того чтобы выяснить, как изменялось выражение взаимосвязи каждой анализируемой пары отведений при смене способа регистрации, было подробно прослежено, какие пары отведений сохраняли свое положение в определенном секторе гистограммы при обоих способах отведения и какие его изменяли.

Результаты анализа демонстрируются на таблице (рис. 4). Из данных таблицы видно, что переходы из *сектора 1* в *сектор 2* всегда невелики. Переход же из 1 в 2, из 2 в 1 и из 3 в 2 всегда значительно превосходит случайные величины. У некоторых кроликов достоверным является также

переход из 1 в 3. В последних случаях мы несомненно имеем направленные изменения.

Рассмотрим подробно, за счет чего происходит такое перераспределение. Переход из 3 сектора во 2-ой, как показано выше, очевидно, связан со срезанием единого общего процесса под всеми электродами. Наличие значительного по величине перехода из 2-го в 1-й сектор свидетельствует о том, что при усредненном способе отведения возникает группа отрицательно взаимосвязанных точек, которой не было при монополярном способе отведения.

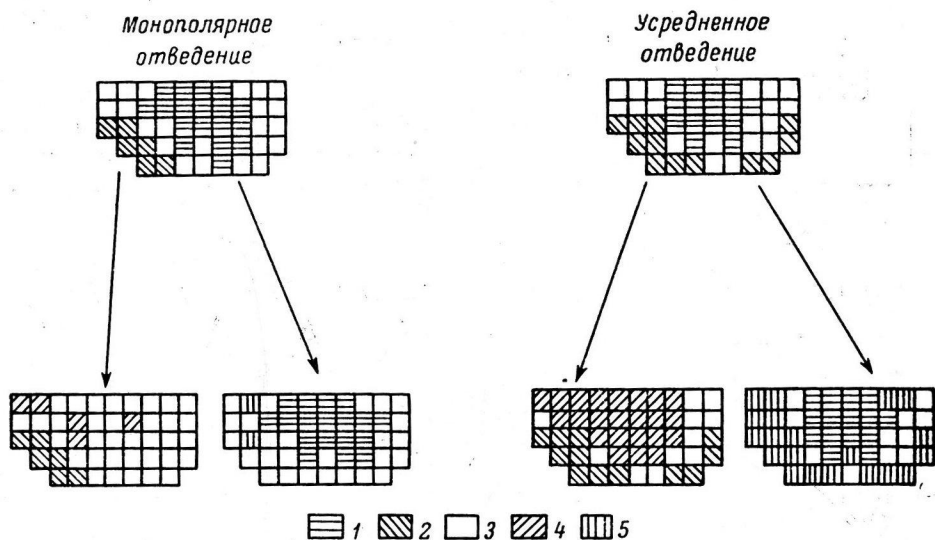


Рис. 3. Пространственные картины корреляционных отношений при разных способах отведения. Кролик № 5, опыт № 1, средние данные за 3 отрезка.

В верхних контурах полушарий дано топографическое расположение по коре 2 структур с высокой внутренней взаимосвязью. В нижних контурах показано взаимоотношение каждой из этих 2 структур с остальными точками коры. 1 — первая структура; 2 — вторая структура; 3 — точки, независимые от данной структуры; 4, 5 — участки коры, работающие в противофазе к данной структуре.

Для того чтобы понять причины появления такой отрицательной взаимосвязи, рассмотрим более простой случай. Голдман (Goldmann, 1950), Оффнер (Offner, 1950), Тире и Фарина (Thiry, Farina, 1953) наблюдали при усредненном способе отведения появление артефактных контрфазных колебаний потенциала. Эти колебания наблюдались в том случае, когда под одним из электродов возникало высокоамплитудное колебание, не компенсируемое потенциалом остальных электродов. В этом случае на «усредненном» электроде отсутствовал «ноль». Из схемы подключения электродов и расчетов следует, что этот некомпенсированный потенциал будет сказываться на всех отведениях в виде колебаний, противофазных к локальному высокоамплитудному потенциалу. Величина их может быть рассчитана по формуле $\frac{A}{N}$, где A — амплитуда локального высокоамплитудного колебания, а N — количество отведений. Авторы считали, что при достаточно большом количестве электродов (до 20) высокоамплитудное локальное колебание даст во всех остальных отведениях незначительные контрфазные колебания, которыми можно пренебречь.

Рассмотрим, что получилось в наших условиях опыта. Если под одним из 50 активных электродов возникает потенциал до 400 мкв, то из формулы следует, что на всех остальных отведениях он скажется в виде колебания с амплитудой до 8 мкв. Так как точность измерения была равна 8 мкв,

это не должно отразиться на результатах анализа. Если же локальное колебание потенциала будет больше 400 мкв, то оно неизбежно повлияет на результат анализа.

Такой случай наблюдался в опытах И. Н. Книпст (неопубликованные), когда у кролика 25 электродов располагались на коре и 25 были вживлены в подкорку. При усредненном способе отведения под одним из корковых электродов постоянно регистрировались высокоамплитудные колебания потенциала (порядка 500—600 мкв). Анализ корреляционных отношений показал, что данная точка работала в противофазе с основной массой точек коры и подкорки. Постоянное наличие высокоамплитудного колебания и контрфазных

Сектор	Кролик 2	Кролик 5
	22 1	13 3
	123 46	136 61
	3 147	98 189

Рис. 4. Характер перехода каждой пары отведения из одного сектора взаимодействия в другой, при смене монополярного способа отведения на усредненный.

Объяснения в тексте.

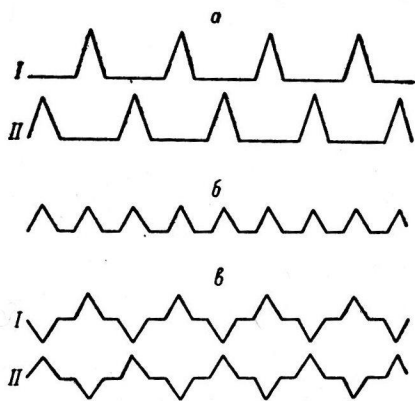


Рис. 5. Схема, иллюстрирующая один из сложных случаев искажений, возникающих при усредненном отведении.

a — два самостоятельных процесса (I, II), записанные при монополярном отведении; *б* — потенциал, регистрируемый на «усредненном» электроде; *в* — те же два процесса, что и на *a*, но записанные усредненным способом отведения.

ему артефактных колебаний на большинстве остальных отведений неизбежно приводило к появлению артефактного сходства этих отведений между собой.

Предположим теперь, что колебания потенциала большой амплитуды возникают не под одной, а под двумя синхронно действующими точками. Для того чтобы этот потенциал сказался в противофазе на остальных отведениях, достаточно, если он будет иметь вольтаж в пределах 250—300 мкв (действительно по формуле $\frac{A \cdot 2}{N}$).

Далее представим себе, что синхронные колебания потенциала возникают под значительной группой электродов (10—15). Тогда на «усредненном» электроде будет регистрироваться потенциал, равный $\frac{A \cdot n}{N}$, где *n* — число участков коры, действующих синхронно.

К чему это приведет при усредненном способе отведения? В группе синхронно действующих точек мы получим уменьшение амплитуды колебаний. Если среди них имеются точки, в которых синхронный процесс

выражен слабо (имеет малую амплитуду), то эти точки станут независимыми по отношению к рассматриваемой синхронной группе, т. е. размер такой группы уменьшится. В зависимости от амплитуды потенциала этих точек они могут перейти теперь либо в *сектор 2*, либо в *сектор 1*. Осталь-

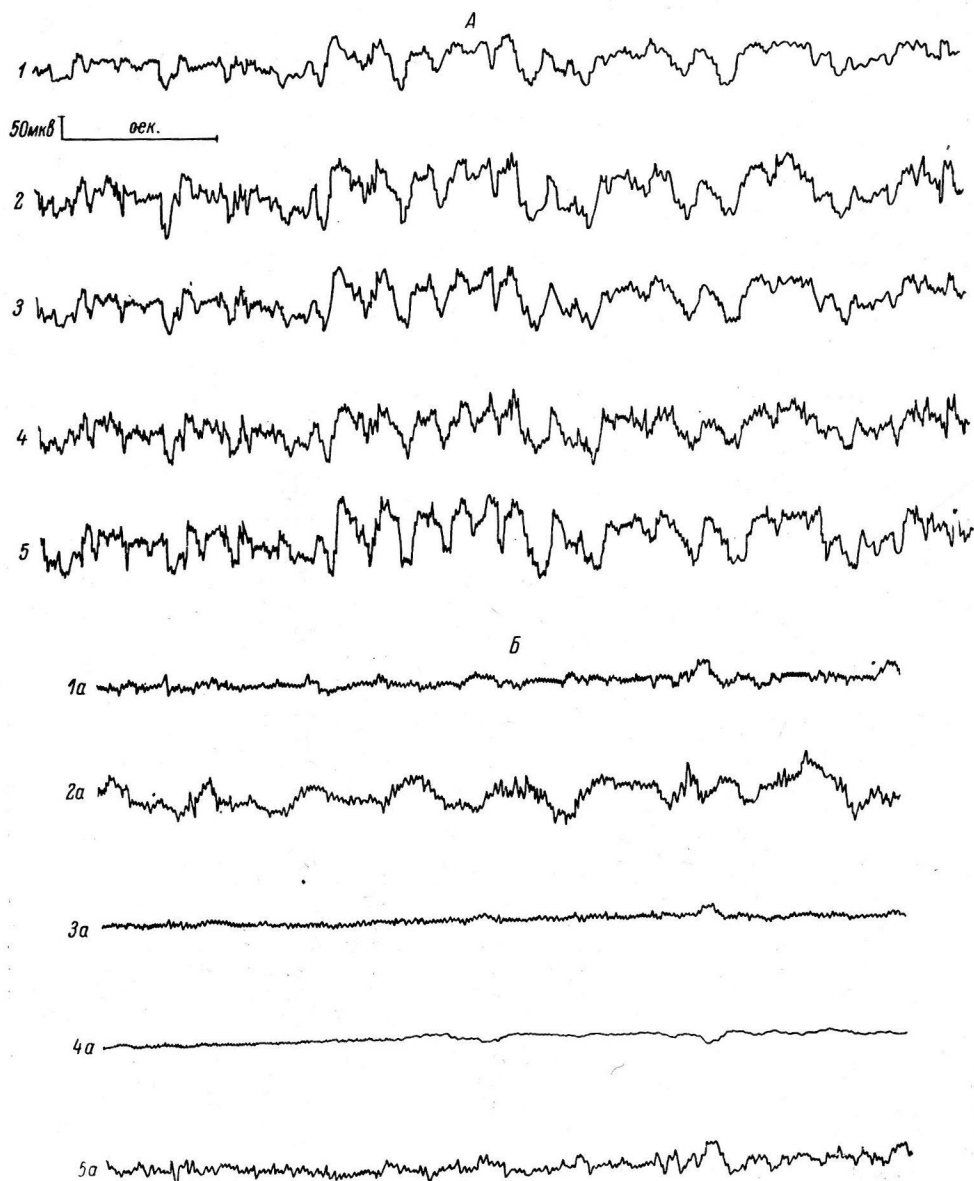


Рис. 6. ЭЭГ кролика, записанные на электроэнцефалографе «Альвар».

А, 1—5 — монополярные отведения с индифферентным электродом на носу; Б, 1а, 3а—5а — те же отведения, но при усредненном способе отведения; 2а — запись потенциала на усредненном электроде по отношению к индифферентному носовому электроду, качество которого предварительно проверено.

ные точки, не входящие в синхронно работающую структуру, окажутся контрфазными по отношению к ней. Они-то и дадут основное увеличение *сектора 1*. С другой стороны, в силу того, что на этих точках регистрируется потенциал с «усредненного» электрода, они окажутся теперь синхронными между собой. Так, по нашему мнению, следует понимать процесс перехода из *сектора 2* в *сектор 3*.

В реальных условиях может встретиться еще более сложный случай, когда в коре существуют две синхронные, одинаковые по размеру и независимые друг от друга группы точек. Тогда потенциал под «усредненным» электродом будет складываться из потенциала одной и потенциала другой групп. Поясним это на рис. 5. В этом случае при усредненном способе отведения произойдут перераспределения, имеющие мало общего с реальными отношениями, существующими в этот момент в коре. Могут встретиться также случаи существования не 2, а большего числа структур, среди которых будут как независимые, так и контрфазные.

Кроме обработки электроэнцефалоскопического материала, у одного из подопытных кроликов был проведен анализ ЭЭГ, зарегистрированных на двадцатиканальном электроэнцефалографе «Альвар», в схеме которого специально предусмотрено усреднение 40 отводимых точек. В этом случае наблюдались те же типы искажений, что при работе с электроэнцефалоскопом. На рис. 6, А, Б приведена одна из таких записей. Особенно отчетливо на ней видно срезание при усредненном способе отведения общего для данной группы точек процесса.

Изложенный выше материал показывает, что усредненный способ отведения в реальных физиологических условиях вносит существенные искажения в записи биопотенциалов, которыми нельзя пренебрегать. Введенный с целью получить улучшенную референтную точку, этот способ в действительности оказывается случаем биполярного отведения. Тем самым он не оправдывает тех надежд, которые возлагали на него предложившие его авторы. Стоит ли им все-таки пользоваться? Физиолога обычно интересует, с одной стороны, характеристика активности каждой точки мозга в отдельности, а с другой — соотношение активности различных точек мозга между собой.

Весь изложенный материал показывает, что при изучении взаимосвязи между отдельными точками мозга усредненным способом отведения пользоваться нецелесообразно. Однако и для исследования процессов, протекающих в каждой точке мозга в отдельности, его нужно применять с осторожностью. Им можно, конечно, пользоваться для обнаружения локальных высокоамплитудных колебаний, когда исследователь хорошо знает их форму. Тогда все артефактные колебания могут быть легко отброшены при визуальном анализе, как об этом писал уже Голдман (Goldmann, 1950). Однако для оценки биоэлектрической активности многих точек на больших территориях мозга (при исследовании потенциального рельефа мозга) усредненный способ отведения применять уже нельзя, особенно в том случае, если этот анализ сопряжен с обработкой на электронной счетной машине. В последнем случае нельзя предусмотреть и сообщить машине все те искажения, которые могут возникнуть и которые она должна отбросить.

В ряде случаев усредненный способ отведения потенциалов может все же оказать весьма важную помощь. Так, например, целесообразно применение его для контроля качества референтной точки при монополярном способе отведения. В случае сдвига максимума независимых точек на кривой распределения при монополярном способе отведения усредненный способ поможет разобраться, связан ли этот сдвиг с общим повышением синхронности или с влиянием потенциала референтной точки. В первом случае при усредненном отведении должна регистрироваться низкоамплитудная активность (см. выше). Во втором случае при усредненном способе отведения будет регистрироваться активность нормального вольтажа. Однако надо отдавать себе отчет, что и при таком контроле не всегда можно отделить эти два случая друг от друга, например, при сниженной биоэлектрической активности и при плохой референтной точке или в случае одновременного существования широкого синхронного процесса в мозгу и наличия влияния с референтной точки.

В заключение следует отметить, что проведенная оценка усредненного способа отведения стала возможной только благодаря объединению электроэнцефалоскопической методики с электронной вычислительной техникой. Это дало нам в руки необходимый для анализа большой статистический материал.

ВЫВОДЫ

1. При проведении оценки усредненного способа отведения биопотенциалов на электроэнцефалоскопическом материале, проанализированном на электронной счетной машине М-2, показаны различные типы искажений, вносимых этим способом отведения в распределение потенциалов по коре (срезание общего синхронного процесса, возникновение артефактных контрфазных и артефактных синхронных групп точек).

2. Причиной искажений, возникающих при усредненном способе отведения, является то, что в силу системной работы мозга в физиологических условиях под «усредненным» электродом обычно не достигается нулевой уровень потенциала.

3. Конкретные картины искажения зависят от соотношения величины потенциала под «усредненным» электродом и величины и характера потенциала каждой данной точки мозговой поверхности.

4. Усредненный способ отведения в большинстве случаев не может быть рекомендован в качестве самостоятельного способа отведения в эксперименте или клинике. Однако в ряде случаев он может быть использован как вспомогательный метод.

ЛИТЕРАТУРА

- Гливенко Е. В., Т. А. Королькова, Г. Д. Кузнецова, Физиол. журн. СССР, 48, № 4, 384, 1962.
Ливанов М. Н. В сб.: Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем. Тбилиси, 1956.
Ливанов М. Н., В. М. Ананьев. Электроэнцефалоскопия. М., Медгиз, 1960.
Goldmann D., EEU a. clin. Neurophysiol., 2, 209, 1950.
Lilly J., Am. Journ. Physiol., 176, № 3, 493—504, 1954.
Offner F., EEU a. clin. Neurophysiol., 2, 213, 1950.
Thiry S., M. Farina, Rev. Neurol., 88, № 5, 356, 1953.

Поступило 12 XI 1963

PHYSIOLOGICAL EVALUATION OF AVERAGING PROCEDURE OF BIOPOTENTIAL DERIVATION

By E. V. Glivenko, T. A. Korolkova, G. D. Kuznetsova, T. I. Luchkova and
R. S. Trubnikova

From the Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, USSR Acad Sci.,
and the Institute of Electronic and Controlling Machines, Moscow

ОСОБЕННОСТИ ПОТЕНЦИАЛОВ ДЕЙСТВИЯ ШЕЙНОГО СИМПАТИЧЕСКОГО СТВОЛА И ВЕРХНЕГО ШЕЙНОГО СИМПАТИЧЕСКОГО ГАНГЛИЯ У КОШЕК И КРОЛИКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

М. А. Елишина

Лаборатория развития вегетативной нервной системы Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР, Ленинград

На основании исследований Бишопа и Хейнбеккера (Bishop, Heinbecker, 1932), Экклса (Eccles, 1935, 1937), Кэннона и Розенблюта (Cannon, Rosenbluth, 1937), Бронка и др. (Bronk a. o., 1938), В. С. Шевелевой (1955, 1956, 1961), А. И. Шаповалова (1960), Д. А. Харкевича (1962) и др., к настоящему времени уже установлены основные характеристики биоэлектрических потенциалов, возникающих при проведении возбуждения в преганглионарных волокнах и симпатических ганглиях на фоне раздражения преганглионарного ствола.

Все указанные исследования проводились в основном на верхнем шейном симпатическом ганглии взрослых кошек.

Задачей нашей работы было рассмотрение особенностей проведения возбуждения в шейном симпатическом нерве и верхнем шейном симпатическом ганглии при раздражении преганглионарного ствола стимулами различной частоты, силы и длительности у кошек и кроликов в постнатальном онтогенезе, начиная с первого дня после рождения.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на кошках и кроликах (под нембуталовым наркозом), начиная с первого дня после рождения, ежедневно до момента прозревания, затем на котятках и крольчатах 1—1.5 месяца и на взрослых животных. У всех животных препаровался верхний шейный симпатический ганглий и подходящий к нему преганглионарный ствол. В дистальной части преганглионарный ствол перерезался и протягивался во влажную камеру, где помещался на раздражающих и отводящих серебряных электродах, вмонтированных в стенку камеры. На ганглии устанавливались легкие подвесные серебряные или вольфрамовые электроды. Раздражение преганглионарного ствола производилось прямоугольными стимулами длительностью от 0.02 до 1 мсек., с различной частотой (от 1 до 150 в 1 сек.), при различной силе раздражения (от 0.1 до 9 в). Регистрация биопотенциалов преганглионарного ствола и верхнего шейного симпатического ганглия после предварительного усиления производилась на шлейфном осциллографе МПО-2 и на катодном осциллографе.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Потенциалы у кошек. Регистрация потенциалов действия преганглионарного ствола и ганглия на фоне раздражения преганглионарного ствола одиночными стимулами у новорожденных, у месячных и у взрослых кошек показала, что в различных возрастных группах потенциалы очень различаются по скрытому периоду возникновения. Скрытый период возникновения потенциалов действия в преганглионар-

ном стволе новорожденных животных (первых 10 дней) составляет 25—18 мсек., у животных 1—1.5 месяца — 10—12 мсек., у взрослых — до 1 мсек. Скрытый период возникновения потенциалов действия в верхнем шейном симпатическом ганглии новорожденных животных составляет 40—20 мсек., у животных 1—1.5 месяца — 20—17 мсек., у взрослых 17—10 мсек. (рис. 1). У 1—1.5-месячных животных при раздражении преганглионарного ствола регистрируется часто не одно отрицательное колебание, а несколько, что связано, очевидно, с существованием в этом возрасте в преганглионарном стволе волокон, проводящих возбуждение с различной скоростью (Hursh, 1939).

Определяя скорость проведения возбуждения по преганглионарному стволу, мы нашли, что у котят первых дней жизни она составляет 0.5—0.8 м/сек., у котят 1—1.5 месяца для основной группы волокон — 5—6 м/сек., тогда как у взрослых кошек она достигает, как известно, 25 м/сек.

Потенциалы действия в преганглионарном стволе и в ганглии у взрослых кошек возникают при длительности раздражающих стимулов в 0.02—0.05 мсек. при силе раздражения в 2—3 в (рис. 2, А, а). У котят 1—1.5 месяца при такой длительности раздражающих стимулов для вызова потенциалов действия необходимо значительное повышение силы раздражения — до 5—6 в. Максимальные по амплитуде потенциалы действия в преганглионарном стволе и в ганглии у взрослых кошек и у котят 1—1.5 месяца регистрируются в основном, при длительности раздражающих стимулов в 0.1 мсек., силой 1—3 в.

У котят первых дней жизни максимальные потенциалы действия преганглионарного ствола и ганглии были зарегистрированы нами только при значительно большей длительности раздражающих стимулов — до 0.3—0.5 мсек. и при значительно большей силе раздражения, чем у взрослых животных. Раздражающие стимулы с длительностью в 0.1 мсек. (даже при большой силе раздражения — до 7—8 в) вызывают едва заметный потенциал только в преганглионарном стволе; в ганглии же потенциалов действия в условиях использованного усиления отмечено при этом не было (рис. 2, Б, а).

Исследование значения фактора частоты у взрослых кошек показало, как это было отмечено и другими авторами, что при повышении частоты раздражения преганглионарного ствола до 50 в 1 сек. в нем возникают постоянные по амплитуде и синхронные с ритмом раздражения потенциалы действия. Частота 80—100 в 1 сек. ведет к появлению альтернирующего ритма. В верхнем шейном симпатическом ганглии кошек оптимальная частота раздражения, при которой воспроизводятся синхронно с ритмом раздражения постоянные по амплитуде потенциалы действия

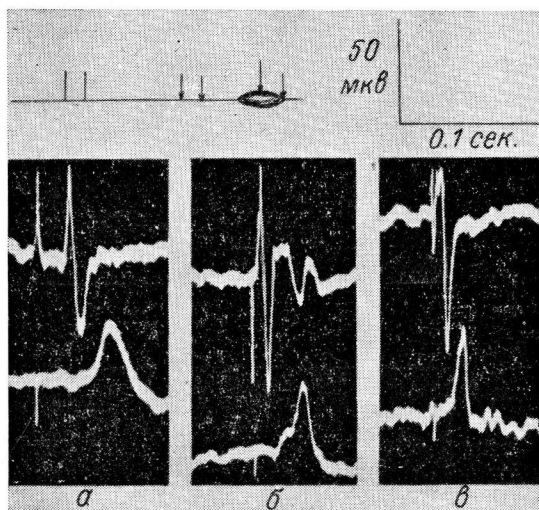


Рис. 1. Одиночные потенциалы действия преганглионарного ствола (верхняя кривая) и верхнего шейного симпатического ганглия (нижняя кривая): котенка 2 суток (а), 1.5 месяцев (б), взрослой кошки (в).

Параметры раздражения: а — 0.5 мсек., 7 в; б — 0.1 мсек., 3 в; в — 0.1 мсек., 2 в.

Схемы на этом и следующих рисунках обозначают место раздражения преганглионарного ствола и верхнего шейного симпатического ганглия.

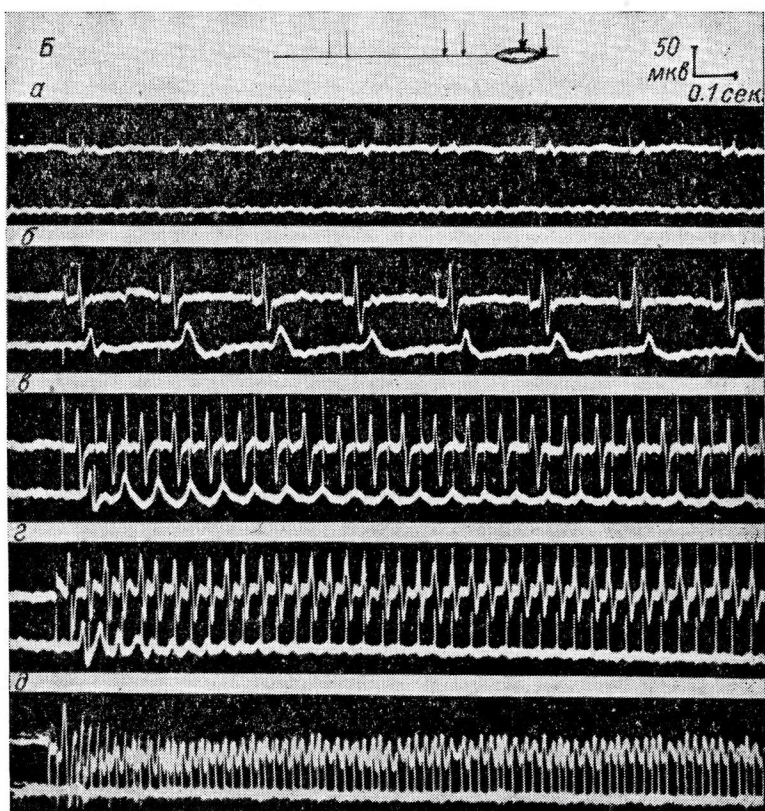
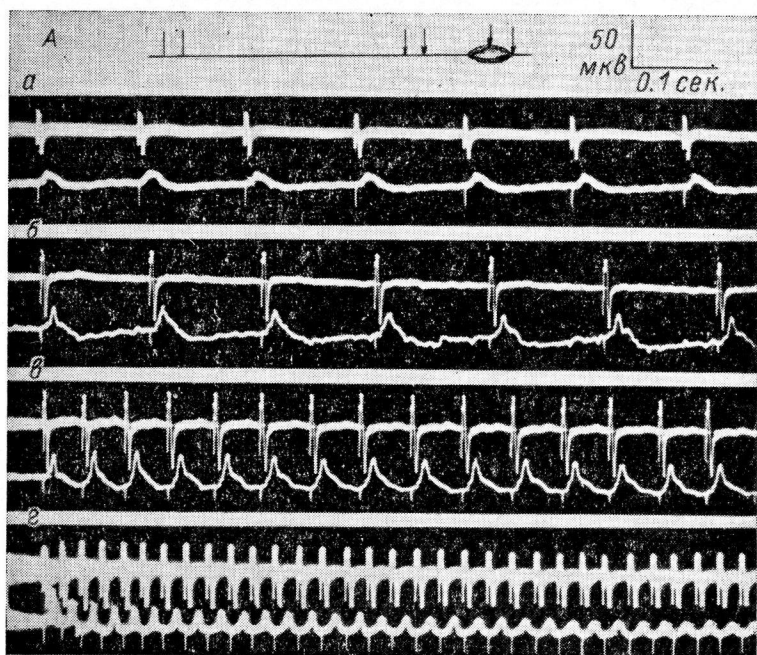


Рис. 2. Потенциалы действия преганглионарного ствола (верхняя кривая) и верхнего шейного симпатического ганглия (нижняя кривая) взрослой кошки (А) и котенка 2 суток (В).

Параметры раздражения на А: а — 5 в 1 сек., 0.02 мсек., 2.5 в; б — 5 в 1 сек., 0.1 мсек., 2 в; в — 20 в 1 сек., 0.1 мсек., 2 в; г — 50 в 1 сек., 0.1 мсек., 2 в. На В: а — 5 в 1 сек., 0.1 мсек., 7 в; б — 5 в 1 сек., 0.5 мсек., 7 в; в — 15 в 1 сек., 0.5 мсек., 7 в; г — 30 в 1 сек., 0.5 мсек., 7 в; д — 50 в 1 сек., 0.5 мсек., 7 в.

ганглия, не превышает 30 в 1 сек. Повышение частоты раздражения до 50—60 в 1 сек. ведет сначала к резкому снижению амплитуды потенциалов действия ганглия и затем к нарушению синаптической передачи (рис. 2, А, б, в, г).

У котят 1—1.5 месяца частота раздражения преганглионарного ствола, при которой синхронно возникают постоянные по амплитуде потенциалы действия, составляет для преганглионарного ствола не более 20—25 в 1 сек., а для ганглия не более 15 стимулов в 1 сек. Повышение частоты раздражения до 40 стимулов в 1 сек. у котят в этом возрасте ведет к резкому снижению амплитуды потенциалов в преганглионарном стволе, а при частоте 60 в 1 сек. наступает нарушение проведения по преганглионарному стволу. В ганглии нарушение передачи импульсов наблюдается при частоте 20 в 1 сек.

У котят первых 2 дней жизни оптимальной частотой раздражения, при которой синхронно воспроизводятся в преганглионарном стволе потенциалы действия с неизменной амплитудой, является частота 15—20 в 1 сек. При частоте 30 в 1 сек. наступает постепенное снижение амплитуды потенциалов действия преганглионарного ствола, а при частоте 50 в 1 сек. воспроизводится полноценным только первый потенциал. В ганглии синхронно с частотой раздражения, постоянными по амплитуде, потенциалы воспроизводятся только при 5—10 стимулах в 1 сек. Увеличение частоты раздражения до 15 в 1 сек. быстро вызывает снижение амплитуды потенциалов действия с последующим нарушением синаптической передачи импульсов (рис. 2, Б, б, в, г, д).

Рис. 3 отражает динамику развития нарушения передачи импульсов в ганглии котенка 2 дней жизни при раздражении преганглионарного ствола стимулами различной частоты. Как видно на рис. 3, стимуляция до 5 в 1 сек. вызывает потенциалы действия в ганглии с латентным периодом в 40 мсек. и длительностью протекания в 30 мсек., т. е. общим периодом процесса возбуждения в 70 мсек. При увеличении частоты раздражения до 15 в 1 сек. поступление каждого нового импульса происходит через 65 мсек., таким образом, время, через которое поступает каждый

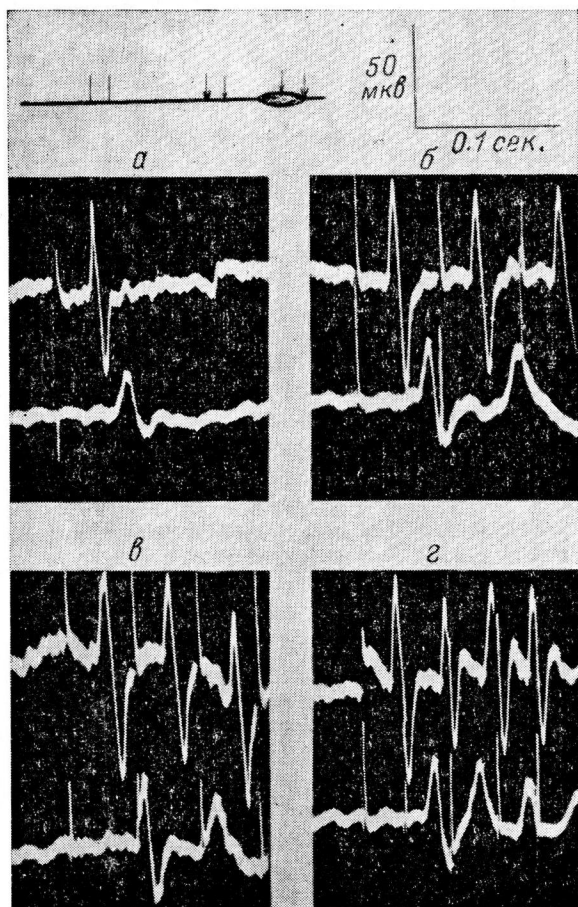


Рис. 3. Потенциалы действия преганглионарного ствола (верхняя кривая) и верхнего шейного симпатического ганглия (нижняя кривая) котенка 2 суток.

Параметры раздражения: 7 в, 0.5 мсек.; а — 1 в 1 сек., б — 15 в 1 сек., в — 20 в 1 сек., г — 30 в 1 сек.

новый стимул, короче времени протекания процесса возбуждения. Еще большее несоответствие времени поступления каждого нового стимула с временем, необходимым на протекание всего периода возбуждения, происходит при частотах 20 и 30 в 1 сек., когда импульсы поступают через каждые 50 и 30 мсек.

Потенциалы у кроликов. Потенциалы действия шейного симпатического ствола и верхнего шейного симпатического ганглия при раздражении преганглионарного ствола различными по силе, частоте и длительности стимулами можно зарегистрировать у кроликов с первого дня постнатального развития. Так же как и у кошек, потенциалы действия ствола и ганглия у крольчат в раннем периоде постнатального развития

отличаются от потенциалов действия у взрослых кроликов по скрытому периоду возникновения. Латентный период потенциалов действия преганглионарного ствола у крольчат первых 10 дней жизни до прозревания составляет 25—16 мсек., у взрослых кроликов — 3—1 мсек. Латентный период потенциалов действия верхнего шейного симпатического ганглия у новорожденных крольчат составляет 50—30 мсек., тогда как у взрослых кроликов он обычно не превышает 15—7 мсек. (рис. 4).

Определение скорости проведения возбуждения по преганглионарным волокнам показало, что у крольчат в ранний период постнатального развития до прозревания (до 10 дней) она составляет 0.5—1.2 м/сек., у взрослых же кроликов она достигает 20 м/сек.

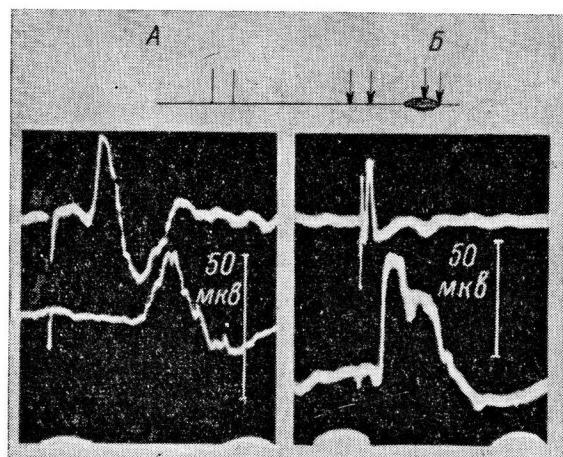


Рис. 4. Одиночные потенциалы действия преганглионарного ствола (верхняя кривая) и верхнего шейного симпатического ганглия (нижняя кривая) крольченка 7 суток (А) и взрослого кролика (В).

Параметры раздражения: А — 0.5 мсек., 4.25 в;
В — 0.1 мсек., 2.25 в.

Исследуя значение факторов силы, частоты и длительности раздражающих стимулов для возникновения потенциалов в симпатическом стволе и в ганглии у кроликов, мы установили, что у взрослых кроликов, так же как у взрослых кошек, эти потенциалы могут быть зарегистрированы при длительности раздражающих стимулов в 0.02—0.05 мсек., при силе раздражения — 6—4 в. Максимальные по амплитуде потенциалы действия в преганглионарном стволе и в ганглии у них при раздражении в 2—3 в регистрируются при длительности стимула в 0.1 мсек. (рис. 5, А, а).

У крольчат первых дней жизни максимальные по амплитуде потенциалы действия как в преганглионарном стволе, так и в ганглии могут быть зарегистрированы лишь при большей длительности раздражающего стимула — до 0.4—0.5 мсек. при силах раздражения в 3—4 в. Длительность раздражающих стимулов в 0.1 мсек., даже при значительном увеличении силы раздражения до 8 в, у крольчат 7—8 суток вызывает очень незначительные по амплитуде потенциалы действия (рис. 5, В, а).

У взрослых кроликов максимальной частотой раздражения, при которой в преганглионарном стволе полностью воспроизводились постоянные по амплитуде потенциалы действия, была частота 50—60 в 1 сек.; при

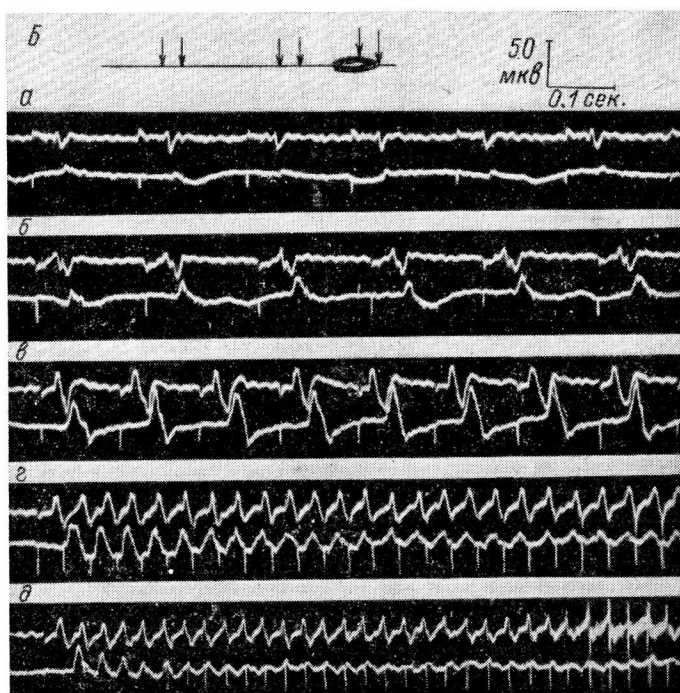
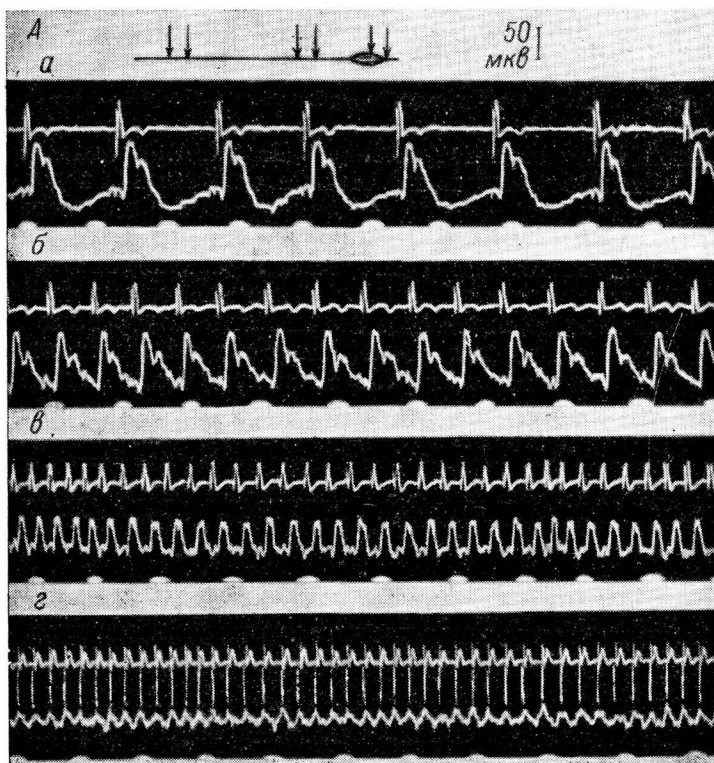


Рис. 5. Потенциалы действия преганглионарного ствола (верхняя кривая) и верхнего шейного симпатического ганглия (нижняя кривая) взрослого кролика (А) и кролика 7 суток (Б).

Параметры раздражения на А: а — 8 в 1 сек., 0.1 мсек., 2.25 в; б — 20 в 1 сек., 0.1 мсек., 2.25 в; в — 40 в 1 сек., 0.1 мсек., 2.25 в; г — 60 в 1 сек., 0.1 мсек., 2.52 в. На Б: а — 5 в 1 сек., 0.1 мсек., 8.5 в; б — 5 в 1 сек., 0.3 мсек., 8.5 в; в — 8 в 1 сек., 0.5 мсек., 4.25 в; г — 20 в 1 сек., 0.5 мсек., 4.25 в; д — 30 в 1 сек., 0.5 мсек., 4.25 в. Отметка времени — 0.1 сек.

частоте 100—120 в 1 сек. наступает нарушение проведения по преганглионарному стволу.

Оптимальной частотой раздражения для ганглия является частота в 20 в 1 сек.; дальнейшее повышение частоты раздражения ведет к резкому снижению амплитуды потенциалов ганглия, а затем и к нарушению передачи импульсов (рис. 5, А).

У крольчат первых 10 дней жизни частота раздражения, при которой могли быть зарегистрированы как в преганглионарном стволе, так и в ганглии постоянные по амплитуде потенциалы, синхронные с частотой раздражения, была значительно ниже, чем у взрослых животных. Увеличение частоты раздражения до 15—20 в 1 сек. вело к снижению амплитуды потенциалов, и далее, при частоте 30 в 1 сек. наступало постепенно нарушение проведения по преганглионарному стволу. Частота, при которой воспроизводились потенциалы действия ганглия без снижения амплитуды, составляла 5—10 стимулов в 1 сек.; повышение ритма раздражения до 15 в 1 сек. вызывало уже нарушение передачи импульсов в ганглиях (рис. 5, Б).

Сопоставление данных, полученных на кошках и кроликах — двух различных представителях незрелорождающихся животных, показывает, что изменения, происходящие в раннем онтогенезе в проведении импульсов по шейному симпатическому стволу и в ганглии, у них в основном однотипны и, очевидно, являются общими для незрелорождающихся животных.

Низкая скорость проведения импульсов в шейном симпатическом стволе кошек и кроликов в ранний период постнатального развития связана с особенностями строения волокон, составляющих ствол. Согласно данным В. С. Шевелевой (1962в, 1964), преганглионарные волокна у новорожденных кроликов являются безмякотными, тогда как у взрослых кроликов большая часть их уже миелинизирована. По данным Хирша (Hirsh, 1939), у новорожденных котят все волокна шейного преганглионарного ствола относятся по скорости проведения возбуждения к группе С, т. е. также являются безмякотными, и только постепенно в процессе постнатального развития скорость проведения по ним изменяется.

Полученные нами данные показывают, что в постнатальном онтогенезе у незрелорождающихся животных (у кроликов и кошек) имеют место определенные закономерно протекающие изменения в скрытом периоде возникновения возбуждения в преганглионарных волокнах и в частоте с которой потенциалы действия воспроизводятся без изменения, синхронно с частотой раздражения.

Наши данные в отношении наличия возрастных особенностей вызванных потенциалов могут быть сопоставлены с данными В. С. Шевелевой (1962а, 1962б, 1962в, 1963), Н. В. Шиллинг (1961, 1963), А. И. Селивы (1963а, 1963б, 1963в) в отношении развития фоновой и рефлекторной биоэлектрической активности ганглиев и нейрогуморальной регуляции возбуждения в их синапсах. Те и другие данные подчеркивают факт эволюции функции симпатических ганглиев в онтогенезе.

ВЫВОДЫ

1. Потенциалы действия преганглионарного ствола и верхнего шейного симпатического ганглия у кошек и кроликов в различные возрастные периоды различаются по скрытому периоду возникновения, который составляет у взрослых животных в случае потенциалов действия преганглионарного ствола — 1—3 мсек., в случае верхнего шейного симпатического ганглия — 10—7 мсек. У животных первых 10 дней жизни скрытый период возникновения потенциалов действия преганглионарного ствола — 25—16 мсек., а для верхнего шейного симпатического ганглия — 50—40 мсек.

2. Скорость проведения возбуждения по волокнам шейного симпатического ствола у незрелорождающихся животных (кошек и кроликов) в первые 10 дней жизни составляет 0.5—1.2 м/сек., тогда как у взрослых особей она достигает 20—25 м/сек.

3. У взрослых кошек и кроликов частота тетанического раздражения, при которой синхронно с ритмом раздражения воспроизводятся без изменения амплитуды потенциалы действия преганглионарного ствола и ганглия, составляет для первого 50—60 в 1 сек., для второго 20—25 в 1 сек.

У котят и крольчат первых дней жизни без изменения амплитуды синхронно с ритмом раздражения воспроизводятся в преганглионарном стволе импульсы с частотой 15—20 в 1 сек., а в ганглии — 5—10 в 1 сек.

ЛИТЕРАТУРА

- Селивра А. И., Физиолог. журн. СССР, 49, № 5, 558, 1963а; ДАН СССР, 148, № 6, 1425, 1963б; В сб.: Электрофизиология нервной системы, 342. Ростов-на-Дону, 1963в.
- Харкевич Д. А. Ганглионарные средства, М., 1962.
- Шаповалов А. И., Физиолог. журн. СССР, 46, № 2, 185, 1960.
- Шевелева В. С., ДАН СССР, 102, № 1, 193, 1955; Изв. АН СССР, № 6, 54, 1956; Межнейронная передача возбуждения в симпатических ганглиях. Л., 1961; ДАН СССР, 142, № 1, 249, 1962а; № 2, 493, 1962б; Физиолог. журн. СССР, 48, № 9, 1051, 1962в; ДАН СССР, 149, № 6, 1468, 1963; В сб.: Эволюция функций, 161. М.—Л., 1964.
- Шиллинг Н. В., Тез. III Научн. совещ. по эволюц. физиолог., посвящ. пам. Л. А. Орбели, Л., 1961; Физиолог. журн. СССР, 49, № 10, 1181, 1963.
- Bishop G. H., A. Heinbecker, Am. Journ. Physiol., 119, 100, 1932.
- Bronk D. W., S. S. Tower, D. Y. Solandt, M. G. Larrabee, Am. Journ. Physiol., 122, 1, 1938.
- Cannon W. B., A. Rosenblueth, Am. Journ. Physiol., 119, 221, 1937.
- Eccles J. C., Journ. Physiol., 85, 179, 1935; 91, 1, 1937.
- Hursh J. B., Am. Journ. Physiol., 127, 131, 140, 1939.

Поступило 25 VII 1963

ONTOGENETIC FEATURES OF ACTION POTENTIALS FROM CERVICAL
SYMPATHETIC TRUNK AND UPPER CERVICAL SYMPATHETIC GANGLION
IN CATS AND RABBITS

By M. A. Yelshina

From the Laboratory of Vegetative Nervous System Development, I. M. Sechenov
Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Leningrad

СУБСТАНЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В НЕРВНОЙ ТКАНИ ПРИ ИСТЕРИОЗИСЕ

Л. Г. Мороз

Лаборатория физиологии клетки Государственного университета им. А. А. Жданова, Ленинград

Явление истериозиса (Введенский, 1912) заключается в том, что длительная тетанизация одного из чувствующих нервов приводит животное в особое состояние, характеризующееся повышенной возбудимостью нервных центров. В ряде работ довольно подробно изучены функциональные изменения, возникающие в организме при истериозисе (Ветюков, 1941, 1949, 1957; Андриайнен, 1951; Айрапетянц, 1957; Полякова, 1960).

Целью настоящей работы явилось исследование методом прижизненного окрашивания субстанциональных свойств нервных клеток спинальных ганглиев и нервных волокон лягушки при истериозисе. Этот метод с успехом применялся для изучения субстанциональных изменений в различных тканях при действии раздражителей на целый организм (Левин, 1952; Жирмунский, 1955а, 1955б; Романов, 1956).

МЕТОДИКА

Работа проводилась в осенне-зимний и весенний периоды 1961—1962 гг. Опыты ставились на спинальных лягушках. Длительной тетанизации подвергался малоберцовый нерв правой конечности, пробным нервом служил малоберцовый нерв левой конечности. Тетанизация и измерение порогов производились при помощи индукционной катушки Дюбуа-Реймона, питаемой батареей в 3 в. Сила раздражения применялась на 4—5 см выше пороговой. Состояние истериозиса регистрировалось по падению порога возбудимости пробного малоберцового нерва. Тетанизация прекращалась через час после начала повышения возбудимости, а так как повышение возбудимости у разных животных начиналось в разные сроки от начала тетанизации, то время раздражения варьировало от 1 до 5 часов. Падение порогов при этом составляло в среднем 8—10 см индукционной катушки. Контролем служила спинальная лягушка, одинаковой величины с опытной, у которой были также отпрепарованы малоберцовые нервы и время от времени измерялся порог возбудимости левого малоберцового нерва. После прекращения тетанизации у лягушек быстро вскрывался позвоночный канал и извлекались VIII—IX пары спинальных ганглиев с нервами и корешками, а также отпрепаровывались и отрезались седалищные нервы. Извлеченные ганглии очищались от соединительнотканной оболочки под контролем лупы. Окрашивание производилось в течение 20 мин. нейтральным красным (0.1%-й), далия фиолетовым (0.025%-й), фуксином кислым (0.1%-й). Растворы приготавливались на жидкости Рингера. Краситель быстро проникал в нервные клетки, равномерно прокрашивая всю массу ганглиев без признаков паранекроза.

Чтобы проверить, проникал ли краситель в нервные волокна были поставлены контрольные опыты: нерв окрашивался в течение 20 мин. нейтральным красным, после чего с нерва снималась оболочка и нервные волокна просматривались под микроскопом, а также из них производились вытяжки красителя. Под микроскопом в большинстве случаев нервные волокна выглядели бесцветными, однако вытяжки получались окрашенными, что свидетельствовало о том, что краситель прокрашивал также и нервные волокна. Окрашенные ганглии споласкивались в растворе Рингера, отрезались от нервов и корешков и опускались в пробирки с равным объемом подкисленного спирта для экстракции красителя. Тетанизируемые и пробные ганглии помещались

в разные пробирки, а так как вытяжки из двух ганглиев были слабые, то в каждую пробирку помещалось по 8—10 ганглиев, полученных в 4—5 опытах.

Окрашенные нервы также очищались от обрывков ткани и от каждого нерва отрезался участок длиной в 1 см. В каждую пробирку с 1 см³ подкисленного спирта помещалось по 4—5 отрезков нервов. Ганглии и нервы контрольной лягушки также отпрепаровывались, окрашивались и из них производились вытяжки красителя, которые колориметрировались на электрофотоколориметре или колориметре Пульфрика. Количество связанного красителя выражалось в условных экстинкциях с поправкой на вес ($\frac{\text{экст.}}{\text{вес}} \cdot 100$). Также вычислялось в процентах изменение сорбции красителя

в опытных ганглиях и нервах по отношению к контролю, принятому за 100% ($\frac{0}{k} \cdot 100$).

Полученные данные обрабатывались статистически по методу Стюдента—Фишера и вычислялась α -вероятность разности между средними величинами сорбции красителя в опыте и контроле.

Так как после выключения тетанизации возбудимость пробного нерва очень быстро возвращалась к исходной величине, а окрашивание производилось лишь через 5—6 мин. после прекращения тетанизации, то, очевидно, регистрировались лишь остаточные изменения субстрата. Поэтому параллельно был применен метод качественной оценки состояния ганглиев по реакции гранулообразования, причем окрашивание производилось непосредственно в процессе развития истериозиса. Для этой цели краситель инъецировался в брюшную полость опытной и контрольной лягушек в количестве 0.3—0.4 мл 0.5%-го нейтрального красного на 1 г веса животного. После того как у лягушки развивалось состояние истериозиса, ганглии опытной и контрольной лягушек извлекались, просматривались под микроскопом (20×90), и отмечался фон окраски, а также интенсивность гранулообразования, которая оценивалась по трехбалльной системе.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Всего проведено 7 серий экспериментов. Прежде всего была поставлена контрольная серия, в которой сравнивалась сорбционная способность ганглиев и нервов правой и левой стороны у одного и того же животного при измерении в течение 4—5 часов порогов одного из малоберцовых нервов. Результаты этой серии показали, что различий в сорбционной способности ганглиев и нервов разных сторон контрольного животного нет. Так, сорбция красителя ганглиями правой стороны равнялась 14.4 ± 0.6 , а левой — 14.3 ± 0.5 , отклонение 3.5%; сорбция красителя нервами правой и левой стороны совпадала и составляла 21.0 ± 1.0 .

При развитии истериозиса было замечено, что падение порогов пробного малоберцового нерва происходит в ряде случаев не одинаково. Как правило, очень быстро, через 25—30 мин. тетанизации, истериозис развивался у животных, выдержанных перед опытом при комнатной температуре (16—18°) в течение 5—6 дней. Наоборот, у животных, содержавшихся в холоде (0—8°), истериозис развивался очень медленно. Повышение возбудимости начиналось только после 2—3 часов тетанизации, и к концу тетанизации пороги падали на 11—12 см шкалы индукционной катушки. Пороги пробного нерва контрольных лягушек в течение 4—5 часов не изменялись. Таким образом, по характеру развития истериозиса животных можно было разделить на две группы, которые, как оказалось, отличаются и по способности контрольных ганглиев связывать красители. Сорбция красителя (в условных единицах) ганглиями лягушек I группы составляла 14.4; а II группы — 12.4. Разница между сорбционной способностью ганглиев I и II групп лягушек статистически оправдана (степень достоверности 0.996). Следующим этапом работы было исследование изменений сорбционной способности нервной ткани в результате истериозиса у этих двух групп животных.

Сорбционная способность ганглиев лягушек первой группы после развития истериозиса представлена в табл. 1. Как видно, сорбция у этой группы животных при развитии истериозиса снижалась тетанизируемыми ганглиями на 10%, пробными на 24%. Разница между пробными и тетанизируемыми ганглиями, равная 14%, является статистически достоверной.

Т а б л и ц а 1

Сорбция красителей спинальными ганглиями контрольной и тетанизруемой лягушек
Среднее из 5 опытов

Ганглии	I группа				II группа				0.1%-й фуксин кислый	
	0.1%-й нейтральный красный				0.025%-й дальца фиолетовый					
	экстинкция вес	α	$\frac{0}{k} \cdot 100$	α	экстинкция вес	α	$\frac{0}{k} \cdot 100$	α	экстинкция вес	$\frac{0}{k} \cdot 100$
Контрольные . .	14.4±0.5	—	100							
Тетанизируемые .	12.9±0.6	0.962	90	100	12.4±0.4	—	100	38.0±2.0	46.0±2.4	100
Пробные	11.0±0.7	0.998	76	129	16.6±0.9	0.996	116	49.0±4.8	46.5±2.5	101
				116	14.8±0.2	0.996		44.0±1.4	46.5±2.7	101

Т а б л и ц а 2

Сорбция красителей седальными нервами контрольной и тетанизруемой лягушек

Группа лягушек	Нервы	0,1%-й нейтральный красный				0,1%-й нейтральный красный				0,1%-й фуксин кислый			
		1-я серия				2-я серия							
		экстинкция вес	α	$\frac{0}{k} \cdot 100$		экстинкция вес	α	$\frac{0}{k} \cdot 100$		экстинкция вес	α	$\frac{0}{k} \cdot 100$	
I {	Контрольные	21±1,5	—	100		24±1,2	—	100		—	—	—	—
	Тетанизируемые	21±1,5	0,5	0		24±0,3	0,5	0		—	—	—	—
	Пробные	18,6±1,4	0,916	88		25±1,6	0,715	104		—	—	—	—
II {	Контрольные	19±2,0	—	100		24±1,3	—	100		67±3,7	—	100	100
	Тетанизируемые	25,8±2,1	0,975	131		35±1,2	0,999	146		70±2,0	0,746	104	104
	Пробные	23,7±1,1	0,966	123		32±1,2	0,998	133		64±3,7	0,746	96	96

Результаты исследования гранулообразования ганглиев лягушек I группы при окраске их *in situ* во время развития истериозиса показали, что в контрольных ганглиях хорошо выражено гранулообразование, гранулы равномерно распределены на фоне легкой диффузной розовато-оранжевой окраски. Ядра не просматриваются. Между тетанизируемыми и контрольными ганглиями разницы не наблюдается, хотя количественная оценка дала уменьшение сорбции на 10%. В нервных клетках пробных ганглиев гранулообразование выражено слабее и фон более светлый, чем в контрольных ганглиях. Следовательно, результаты качественного исследования ганглиев при окраске их в целом организме подтверждают результаты количественного исследования сорбционной способности ганглиев, а именно: при развитии истериозиса у животных, выдержанных при комнатной температуре и обладающих высокими значениями экстинкций контрольных ганглиев, сорбция красителя ослабляется, причем ослабление происходит как за счет ослабления гранулообразования, так и диффузной окраски.

Количество сорбированного основного красителя (нейтрального красного и далия фиолетового) ганглиями II группы животных в состоянии истериозиса увеличивается: тетанизируемыми — на 28—29%, пробными ганглиями на 16—17%; в сорбционной способности тетанизируемых и пробных ганглиев имеется статистически оправданная разница в 13% (табл. 1).

Исследование нервных клеток под микроскопом показало, что в состоянии истериозиса и в тетанизируемых, и в пробных ганглиях гранулообразование усилено по сравнению с контролем, а фон приобретает яркий малиновый оттенок. Увеличение связывания красителей в данном случае нельзя отнести только за счет усиления гранулообразования, так как повышение сорбции наблюдалось и при окрашивании основным диффузным красителем — далия фиолетовым.

Исследование сорбционной способности седалищных нервов лягушек (табл. 2) проводилось либо одновременно с исследованием ганглиев (первая серия), либо отдельно (вторая серия). В первом случае окраска нервов производилась через 5—6 мин. после прекращения тетанизации, во втором через 1—2 мин. При развитии истериозиса у I группы животных не обнаружено изменений в связывании красителей ни в первой, ни во второй серии опытов. У II группы животных наблюдалось значительное увеличение сорбции красителя нервами от 23 до 46%. Кроме того, отмечалась асимметрия в поглощении красителя тетанизируемыми и пробными нервами: так же как и ганглии, пробные нервы связывают краситель меньше, чем тетанизируемые.

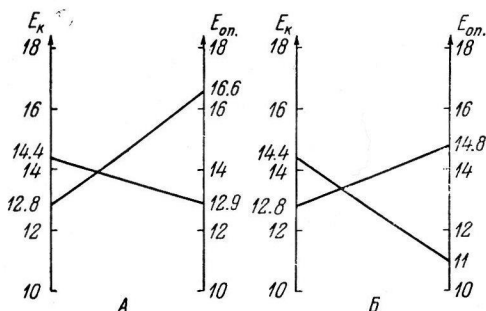
При окраске кислотным красителем не обнаружено изменений в связывании его нервами.

Таким образом, результаты количественного и качественного исследования сорбционной способности нервных клеток спинальных ганглиев лягушек показало, что при развитии истериозиса в зависимости от исходного функционального состояния животных сорбция красителя может как уменьшаться, так и увеличиваться. В результате тетанизации высокий исходный уровень сорбции ганглиев уменьшается. Низкий исходный уровень определяет повышение связывания красителя при истериозисе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сорбционная способность нервных клеток спинальных ганглиев изучалась в ряде работ. В этих работах имеются указания как на усиление сорбции красителя, так и на ослабление в зависимости от силы и частоты раздражения (Зараковский, Левин, 1953; Лев, 1959), времени, прошедшего после раздражения (Романов, 1948), а также исходного функционального состояния животных (Лев, Розенталь, 1958; Лев, 1959; Филатова, 1961; Розенталь, Филатова, 1962).

В работе А. А. Льва и Д. Л. Розенталя (1958) для характеристики исходного функционального состояния использовалась величина экстинкций контрольных ганглиев, другим показателем функционального состояния служило изменение порогов нерва в результате раздражения. Различие исходного функционального состояния достигалось содержанием животных в разных условиях. При этом оказалось, что животные, которые содержались при комнатной температуре, обладали высокими значениями экстинкций контроля, а раздражение ослабляло у них окрашиваемость ганглиев. Наоборот, лягушки, которые содержались в холодной проточной воде, обладали низкими исходными значениями экстинкций, раздражение же усиливало сорбционную способность их ганглиев. Такие же результаты в опытах на спинальных ганглиях крыс получены были Д. Л. Розенталь и К. А. Филатовой (1962). При этом увеличение или уменьшение сорбции красителя происходило так, что уровень сорбции в результате



Изменение сорбции красителя ганглиями лягушки при истерииозисе в зависимости от исходного уровня окраски контрольных ганглиев.

А — изменение сорбции красителя тетанизируемыми ганглиями, Б — пробными ганглиями. По оси ординат слева — значения экстинкций контроля $E_{эк}$; справа — значения экстинкций опыта — $E_{оп}$. Стрелками соединены величины экстинкций контрольных и опытных ганглиев каждой серии опытов. Графики построены на основании данных табл. 1 и 2.

не сорбционной способности ганглиев идет дальше некоторого среднего уровня сорбции (см. рисунок). На рисунке изображены направления изменений связывания красителей тетанизируемыми (А) и пробными (Б) ганглиями при истерииозисе в зависимости от исходного сорбционного уровня контроля.

Сорбционная способность нервных волокон в условиях проведения нервных импульсов изучалась рядом авторов. Б. П. Ушаков (1950), Н. В. Головина (1955) обнаружили усиление связывания красителей при возбуждении на безмякотных нервных волокнах беспозвоночных. Д. Н. Насонов и И. П. Суздальская (1957) получили при раздражении усиление окрашиваемости седалищного нерва лягушки основными красителями. В соответствии с приведенными выше материалами по окрашиваемости нервов во время электрической стимуляции и мы наблюдали усиление сорбции нейтрального красного в результате длительного раздражения, но в несколько иных экспериментальных условиях, а именно в условиях более адекватного раздражения, особенно нервов пробной стороны.

Из литературы известно, что при самых разнообразных экспериментальных воздействиях на целый организм изменяется связывание красителей многими тканями (Насонов, 1962). И в наших опытах было обнаружено изменение сорбционной способности нервной ткани в результате длительного болевого воздействия на целый организм.

Таким образом, полученный экспериментальный материал соответствует литературным данным: самые различные воздействия, как например, длительная тетанизация нерва, приводящая нервные центры в состояние повышенной возбудимости, вовлекают в ответную реакцию ткани организма, вызывая в них определенные физико-химические изменения, регистрируемые с помощью витальной окраски.

ВЫВОДЫ

1. Как показало изучение изменения сорбции витальных красителей ганглиями и нервами лягушки при истерииозисе, сорбционная способность ганглиев, имеющих высокий исходный уровень сорбции, при истерииозисе снижается. В этих ганглиях наряду с ослаблением окраски общего фона ослабляется способность к гранулообразованию.

2. Сорбционная способность ганглиев, имеющих низкий исходный уровень сорбции, при истериозисе повышается, усиливается гранулообразование, появляется малиновый оттенок окраски.

3. Связывание красителя нервами при развитии истериозиса увеличивается лишь в группе животных, подвергавшихся длительной тетанизации.

4. Ганглии и нервы тетанизируемой стороны связывают краситель в большем количестве, чем ткани пробной стороны.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., Физиолог. журн. СССР, 43, № 12, 1117, 1957.
Андриайнен О. А. Истериозис, по Введенскому, у теплокровных животных, Дисс. Л., 1951.
Введенский Н. Е. (1912), Собр. соч., 4, 325, 1953.
Ветюков И. А. (1913). Тр. ВММА, 4, 194, 1941; Уч. зап. ЛГУ, серия биол., 16, 252, 1949; Тр. Научн. конфер., посв. пам. Н. Е. Введенского, 110, Вологда, 1957.
Головина Н. В., Физиолог. журн. СССР, 41, № 6, 822, 1955.
Жирмунский А. В., ДАН СССР, 100, 4, 793, 1955а; Физиолог. журн. СССР, 41, № 6, 447, 1955б.
Зарковский Г. М., С. В. Левин, Физиолог. журн. СССР, 39, № 1, 81, 1953.
Лев А. А., Биофизика, 4, в. 2, 144, 1959.
Лев А. А., Д. Л. Розенталь, Биофизика, 3, в. 4, 413, 1958.
Левин С. В. Бюлл. exper. биол. и мед., 33, № 4, 36, 1952.
Насонов Д. Н. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. Л., 1962.
Насонов Д. Н., И. П. Суздальская, Физиолог. журн. СССР, 41, 437, 664, 1957.
Полякова Н. Н. В сб.: Нервная система, 2. Л., 1960.
Розенталь Д. Л., К. А. Филатова, Физиолог. журн. СССР, 48, № 12, 1498, 1962.
Романов С. Н., ДАН СССР, 61, № 5, 909, 1948; Реакция нервных клеток на действие неадекватных и адекватных раздражителей. Автореф. дисс. Л., 1956.
Ушаков Б. П. ДАН СССР, 71, № 1, 205, 1950.
Филатова К. А., Цитология, 3, 1, 91, 1961.

Поступило 23 XI 1963

SUBSTANTIONAL CHANGES IN NERVE TISSUE ASSOCIATED TO HYSTERIOSIS

By *L. G. Moroz*

From the Laboratory for Cellular Physiology, Leningrad University, Leningrad

ИЗМЕНЕНИЕ НАПРЯЖЕНИЯ КИСЛОРОДА В МЫШЦЕ СЕРДЦА ПРИ ПОДЪЕМАХ НА ВЫСОТУ И ПРИ ДЕЙСТВИИ УСКОРЕНИЯ

Е. А. Коваленко и В. И. Корольков

Москва

Динамика напряжения кислорода в мышце сердца до настоящего времени изучена недостаточно. Только в последние годы появились работы, в которых приводятся данные об изменениях напряжения кислорода в мышце сердца при создании местной ишемии, моделирующей развитие инфарктов миокарда (Sayen a. o., 1951, 1958; Сапожкая, 1963). В исследовании М. Е. Райскиной, З. Т. Самойловой, М. Я. Ходас (1963) показаны интересные особенности изменения напряжения кислорода в мышце сердца при действии адреналина и норадреналина. Однако в перечисленных работах, так же как и по методу, предложенному М. Я. Ходас, Л. Б. Шимелиович, М. Е. Райскиной, З. Т. Самойловой (1963), определение pO_2 в миокарде проводилось только в остром эксперименте.

В литературе мы не нашли указаний на определение напряжения кислорода в тканях сердца в условиях хронического опыта. Между тем методика хронического опыта имеет несомненные преимущества, так как позволяет проводить исследования почти на интактном животном без существенных искажений, которые вносит операция. Особенно это относится к исследованиям при подъеме в барокамере и действии ускорений, когда вскрытие грудной клетки и установление датчиков на сердце вносит существенные помехи в проведение опыта.

Задачей наших исследований было определение парциального напряжения кислорода в мышце сердца при подъеме на высоту и при действии ускорения в условиях хронического эксперимента.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на собаках с предварительно вживленными в мышцу сердца полярографическими электродами.

Операция вживления датчиков состояла в следующем. В условиях строгой асептики под морфино-гексеналовым наркозом в 5-м межреберье слева вскрывалась грудная клетка. В полость перикарда через вскрытие вводилось 5–10 мл 2%-го новокаина. В переднюю стенку левого желудочка вкалывался двойной полярографический электрод, состоящий из плексигласовой пластинки с вделанными в нее двумя платиновыми иглами диаметром 0.3–0.5 мм и длиной 4–5 мм. Поверхность игл тщательно изолировалась, кроме торцевой части. После погружения игл в мышцу пластинка подшивалась к миокарду двумя швами. Провода от датчика выводились под кожей на шею животного. Рана послойно зашивалась. В послеоперационном периоде вводились антибиотики, швы снимались на 6–7-й день. Через 10–12 дней после операции проверялась работа электродов при дыхании животных кислородом. Из двух электродов, вживленных в мышцу сердца, выбирался один, обладающий наибольшей чувствительностью к изменению парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе.

Определение напряжения кислорода велось полярографическим методом в относительных единицах. За 100% принималась величина напряжения кислорода в мышце сердца при дыхании воздухом до проведения эксперимента. Применявшаяся схема полярографической установки приведена в работе Е. А. Коваленко (1961а, 1961б). В качестве регистрирующего прибора использовался высокостабильный усилитель постоянного тока с чернилопишущей приставкой. Анодным неполяризующимся электродом служила хлорсеребряная клипса, закрепляемая на ухе животного.

Опыты начинали проводить через 10–12 дней после операции. Одновременно с непрерывной регистрацией напряжения кислорода велась запись ЭКГ в трех стандартных отведениях, а также регистрировались частота и глубина дыхания (при помощи угольного датчика, включенного в мостовую схему).

Подъемы в барокамере проводились со скоростью 40 м/сек. на высоты до 12 км. Действие перегрузок изучалось при вращении животных на центрифуге. Перегрузки от 2 до 12 *g* создавались в течение 3 мин. Всего было проведено на 7 собаках 64 подъемы в барокамере и 30 вращений на центрифуге.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Перед подъемами животные помещались в барокамеру, и производилась запись исходных данных. Напряжение кислорода в миокарде (передняя стенка левого желудочка) в исходном состоянии до подъема находилось на постоянном уровне в течение длительного периода времени (до 1—2 часов). В большинстве опытов отмечались лишь небольшие колебания pO_2 , частота которых соответствовала частоте сердечных сокращений и не превышала 3—5% от среднего уровня. Частота сердечных сокращений в исходном состоянии в среднем составляла 145 в 1 мин. при колебаниях от 84 до 180. На ЭКГ в исходном периоде наблюдалась дыхательная синусовая аритмия, полиморфность зубца *T*, небольшое смещение отрезка *ST* выше и ниже изоэлектрической линии; все эти изменения характерны для нормальных ЭКГ собак, что было показано рядом исследователей (Burnes, Mann, 1931; Сапов, 1955; Fabre a. o., 1955; Хомазюк и соавт., 1960; Попков, Черняков, 1963). В норме зубец R_2 колебался в пределах 1.0—1.8 мв. Зубец T_2 варьировал в широких пределах: был положительным, отрицательным и даже двухфазным. Интервал *PQ* отличался большей стойкостью и колебался в пределах 0.07—0.11 сек., а интервал *QT* — 0.19—0.20 сек. Систолический показатель находился в пределах от 42 до 51%. Частота дыхания в исходном периоде составляла в среднем 28 в 1 мин.

По мере подъема на высоту (рис. 1) во всех опытах происходило снижение напряжения кислорода, которое составляло на высотах 2, 4, 6 км соответственно 93.45 ± 0.23 , 85.35 ± 1.16 , $77.45 \pm 1.9\%$ от исходного, а во время краткого пребывания на этих высотах к концу 2-й мин. достигало 85.22 ± 3.8 , 72.98 ± 4.8 , $63.68 \pm 4.5\%$. В это же время происходило увеличение частоты сердечных сокращений до 191 в 1 мин. (при колебании от 102 до 246), а дыхания до 44 в 1 мин. На ЭКГ отмечалось уменьшение величины зубцов P_2 и R_2 ; зубец T_2 часто становился двухфазным. Интервалы *PQ* и *QRS* почти не изменялись, а интервал *QT* находился в пределах 0.15—0.20 сек. Систолический показатель незначительно увеличивался от 46 до 53%. Хотя на высотах до 6 км снижение напряжения кислорода в мышце сердца происходило на 23—36% от исходного уровня, резко выраженных признаков кислородного голодания животного еще не отмечалось. При таком снижении pO_2 в мышце сердца не происходит и значительных нарушений сердечной деятельности, о чем свидетельствуют небольшие изменения на ЭКГ.

При подъемах на высоты 8 и 12 км (рис. 3) наступало дальнейшее снижение напряжения кислорода в мышце сердца, которое составляло соответственно 67.05 ± 2.7 и $52.65 \pm 6.4\%$ от исходного, а к концу 2-й мин. пребывания на этих высотах равнялось 48.15 ± 6.8 и $42.75 \pm 7.4\%$. Пульс урежался и достигал 45 в 1 мин. (рис. 2). Одновременно с этим на ЭКГ происходило нарушение синусового ритма, исчезновение зубца *P* во всех отведениях, уменьшение зубца R_2 до 0.3—0.5 мв, резкое увеличение зубцов *S* и *T*, причем последний мог увеличиваться как в электроположительную, так и в электроотрицательную стороны до 1.5 мв; наблюдалось также небольшое увеличение интервала *QT* — до 0.19—0.23 сек. На связь изменений интервала *QT* с влиянием гипоксии указывал М. Орновский (1959). Систолический показатель уменьшался до 23—30%. В ряде опытов появлялись желудочковые экстрасистолы. В это же время происходило урежение дыхания, появлялись периодические типы дыхания и даже остановка его. Начиная с высоты 10 км у животных отмечалось двигатель-

ное возбуждение, сменявшееся судорогами, после которых наступало резкое угнетение.

Как видно, на высотах 8—12 км происходят резкие гипоксические расстройства. При снижении pO_2 в мышце сердца до 48.15—42.75% наблюдаются четко выраженные изменения пульса и ЭКГ, что свидетельствует о резких изменениях сердечной деятельности. Особенно большие изменения сердечной деятельности и общего состояния организма животных отмечаются к концу 2-й мин. пребывания на высоте 12 км.

После 1.5—2-минутного пребывания на высоте 12 км для сохранения жизни животных производился быстрый (в течение 5—10 сек.) спуск на землю. Сразу после спуска напряжение кислорода поднималось с 42.75 ± 7.4 (12 км) и $48.15 \pm 6.8\%$ (8 км) соответственно до 55.15 ± 5.0 и $67.15 \pm 6.6\%$. Через 1 мин. pO_2 составляло 78.5 ± 4.2 и $79.9 \pm 5.4\%$, а через 5 мин. 89.9 ± 3.2 и $91.3 \pm 3.7\%$. В течение 1-й мин. после спуска еще отмечалось снижение вольтажа зубцов P и R , увеличение зубцов S и T во всех отведениях (рис. 2). Систолический показатель был равен 42—45%. Через 10—15 мин. pO_2 в мышце сердца и ЭКГ полностью восстанавливались.

Обращает на себя внимание, что в период восстановления pO_2 в мышце сердца не только не превышает исходного уровня, а в течение 5—10 мин. не достигает его, в отличие от условий кислородного снабжения мозга, когда после спуска с этих же высот у собак отмечается резкое увеличение напряжения кислорода по сравнению с исходным уровнем (Коваленко, 1961б). По-видимому, в этом заключается одна из особенностей регионарного снабжения мышцы сердца кислородом в постгипоксическом периоде. Очевидно, что после перенесенной гипоксии

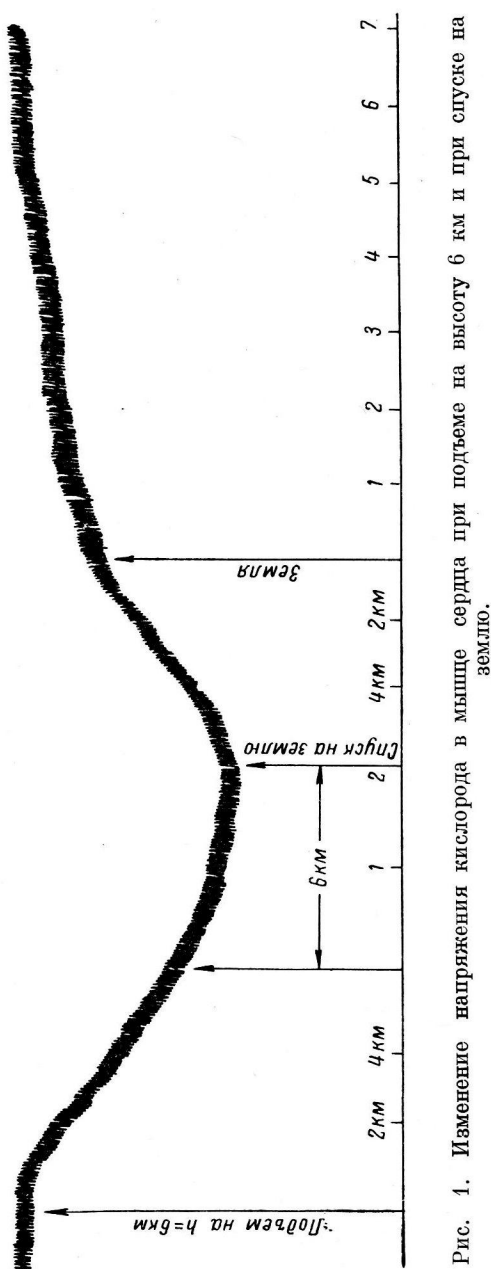


Рис. 1. Изменение напряжения кислорода в мышце сердца при подъеме на высоту 6 км и при спуске на землю.

при быстрой ликвидации кислородной задолженности (прежде всего мозга) возможно функционирование сердца в условиях неполного восстановления напряжения кислорода в миокарде.

Однако возможно и другое объяснение этого факта. В постгипоксический период, когда происходит ликвидация кислородной задолженности организма, сердечная деятельность значительно усилена, а это приводит к резкому повышению потребления кислорода, и уровень его напряжения

в мышце сердца остается пониженным. В дальнейшем по мере полной ликвидации кислородной задолженности pO_2 в миокарде постепенно достигает исходного уровня.

В следующей серии опытов изучалось напряжение кислорода в мышце сердца при вращении животных на центрифуге, когда, как известно, развиваются выраженные циркуляторные расстройства. В начале вращения животных при перегрузке в поперечном направлении до 4g, как пра-

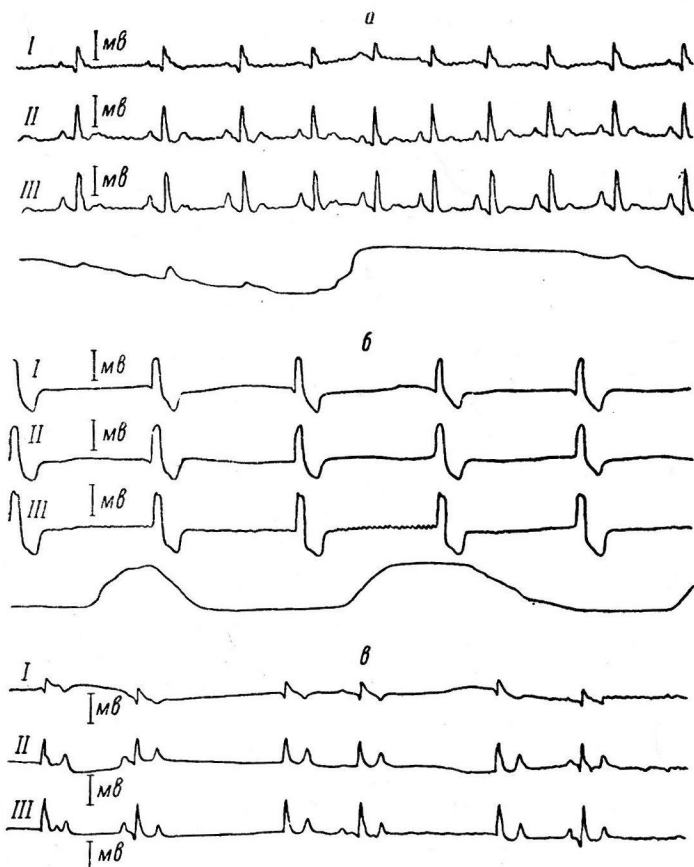


Рис. 2. ЭКГ собаки Березка в трех стандартных отведениях (I, II, III).

Положение — лежа на животе. Скорость протяжки ленты 6 см/сек.
а — исходная ЭКГ перед подъемом на высоту; б — ЭКГ на высоте 12 км, 2-я мин.; в — ЭКГ через 1 мин. после спуска на землю.

вило, наблюдалось повышение pO_2 в миокарде до 110% от исходного уровня (рис. 4). Во время плато действия перегрузок происходило снижение напряжения кислорода до исходного уровня.

При действии перегрузок величиной 6, 8, 10 и 12g повышение pO_2 в миокарде в начале перегрузки становилось тем менее выраженным, чем больше была перегрузка. На 1-й мин. плато перегрузок в 6, 8, 10 и 12g pO_2 составляло соответственно 90,1, 87, 83, 79%, а к концу 3-й мин. снижалось еще больше и составляло соответственно 87, 85, 72 и 63% от исходного (рис. 5). Одновременно на ЭКГ происходило снижение вольтажа зубцов P_2 и R_2 и резкое увеличение вольтажа зубцов S_2 и T_2 . Увеличивалась частота пульса и дыхания. Если частота сердечных сокращений в исходном состоянии была 130—150 в 1 мин., то во время действия перегрузки в 12g она достигала 260—300, а частота дыхания увеличивалась с 20—24 до 42—50 в 1 мин. После прекращения действия перегрузки на-

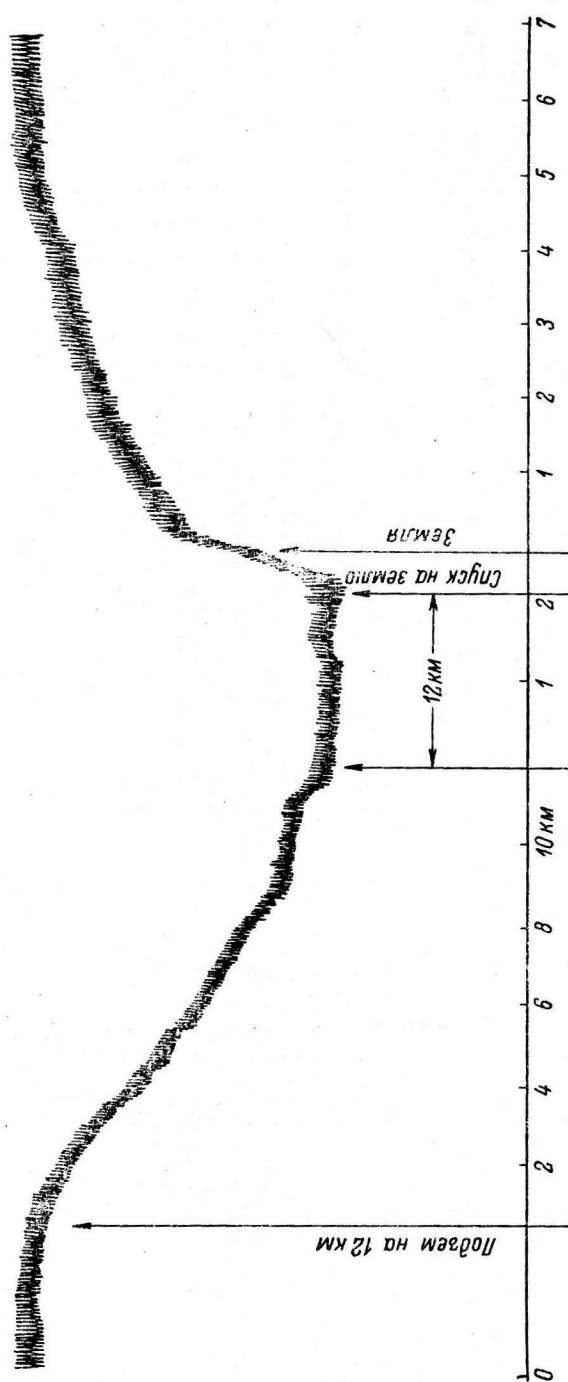


Рис. 3. Изменение напряжения кислорода в мышце сердца при подъеме на высоту 12 км и при спуске на землю.
Цифры по оси абсцисс справа — время (в мин.).

пряжение кислорода в мышце сердца возвращалось к исходному уровню в течение 1—3 мин. В это же время происходила нормализация ЭКГ; частота сердечных сокращений и дыхания возвращалась к исходному уровню на 3—5-й мин.

В отдельных опытах изучалось изменение напряжения кислорода в мышце сердца при действии перегрузок в направлении голова—таз. В этих случаях отмечалось более резкое повышение pO_2 в миокарде в начале вращения и более выраженное его падение во время плато перегрузок, которое достигало при перегрузках в 2, 6, 12 g на 1-й мин. соответственно 137.4, 113, 108%, а на 3-й мин. 103.6, 78.5, 56.5%.

Как видно из приведенных данных, напряжение кислорода в мышце сердца при действии перегрузок в начале вращения в большинстве опытов

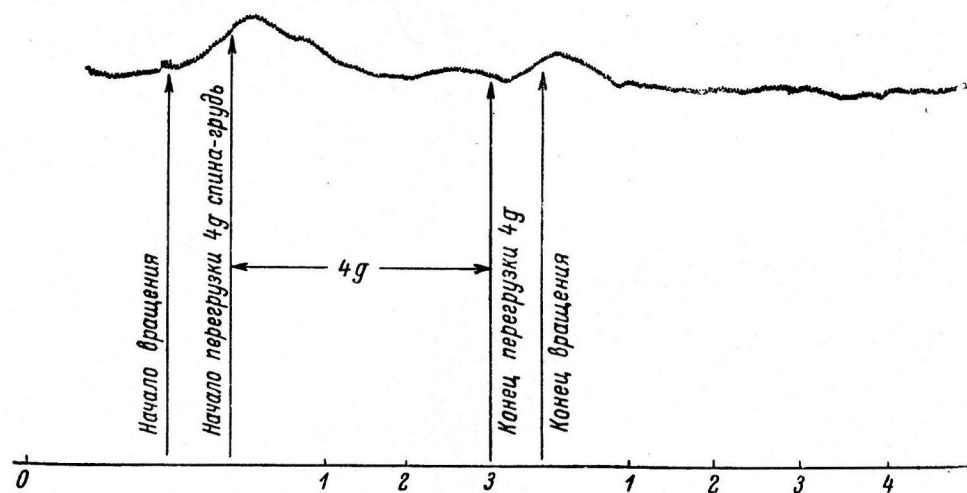


Рис. 4. Изменение напряжения кислорода в мышце сердца при перегрузке 4 g, действующей в поперечном направлении.

По оси абсцисс — время (в мин.).

превышало исходный уровень, а по мере действия перегрузки происходило снижение pO_2 , тем большее, чем больше была величина перегрузки и чем продолжительнее ее действие. Первоначальный подъем pO_2 в мышце сердца при действии перегрузок может свидетельствовать о включении мощных компенсаторных механизмов, обеспечивающих достаточно высокий уровень кислородного снабжения сердца в тех случаях, когда ему приходится преодолевать циркуляторные нарушения, резкое увеличение гидростатического давления и сил гравитации, вызванных действием перегрузки. Интересно, что выраженность компенсаторных реакций, направленных на повышение кислородного снабжения сердца при действии небольших по величине перегрузок (2—4g), может создавать условия, когда уровень напряжения кислорода в сердце выше, чем в обычных условиях, а по мере увеличения величины перегрузки и ее продолжительности происходит срыв компенсаторных механизмов, обеспечивающих кислородное снабжение сердца.

Если сравнить снижение напряжения кислорода в мышце сердца при действии перегрузок и подъемах на высоты, то в первом случае глубина падения pO_2 в миокарде меньше, чем при подъемах и пребывании на высотах. Для более детального сравнения величины падения напряжения кислорода в мышце сердца при действии поперечных перегрузок и снижении парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе на тех же животных перед вращением на центрифуге производилось измерение pO_2 миокарда при дыхании газовой смесью, содержащей 5% O_2 , при которой

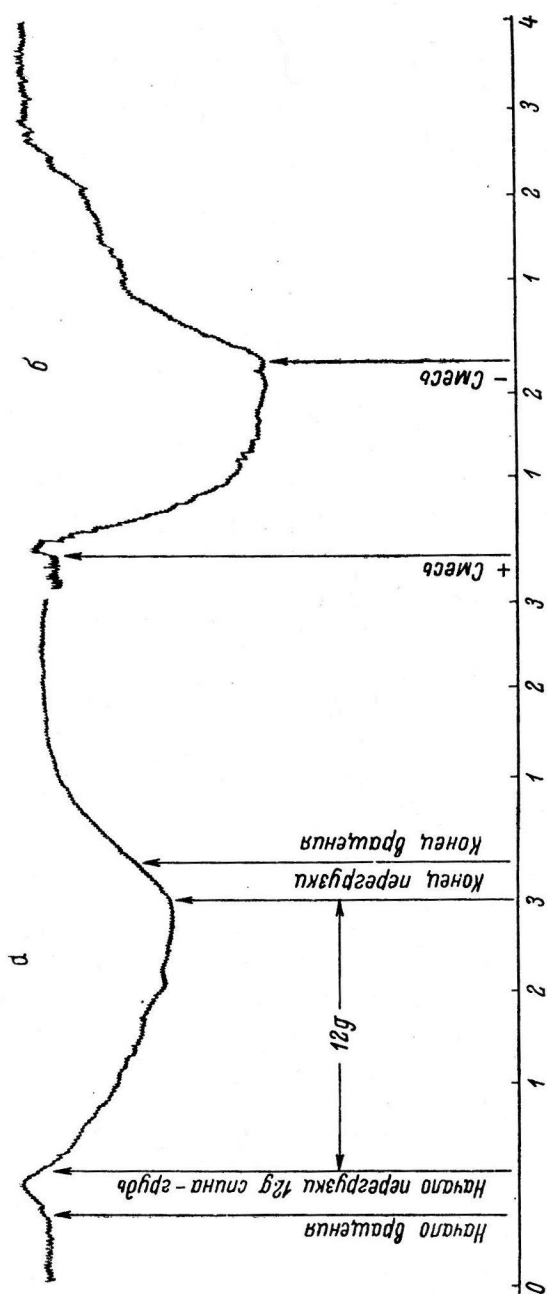


Рис. 5. Изменение напряжения кислорода в миокарде при перегрузке 12 g, действующей в поперечном направлении (а) и при вдыхании гипоксической газовой смеси, содержащей 5,6% O₂ (б).

развивается выраженная гипоксия. Оказалось, что при дыхании этой смесью PO_2 в миокарде снижается до 54% от исходной величины, а при действии поперечных перегрузок величиной в 10—12g происходило снижение только до 63% (рис. 5). Следовательно, циркуляторные расстройства, вызванные перегрузками, не дают столь резкого изменения напряжения кислорода в мышце сердца, как это было при гипоксии того же животного, вызванной вдыханием газовой смеси с низким содержанием кислорода.

ВЫВОДЫ

1. Определение напряжения кислорода в мышце сердца полярографическим методом в условиях хронического эксперимента позволяет более детально изучить особенности кислородного снабжения миокарда при развитии различных видов гипоксии.

2. При подъеме животных на высоты 2, 4, 6 км и во время краткого пребывания на них происходит падение напряжения кислорода в мышце сердца соответственно до 85.22 ± 3.8 , 72.98 ± 4.8 , $63.68 \pm 4.5\%$ от исходного уровня. Однако при этом еще не отмечается резко выраженных гипоксических расстройств и мало изменяется характер ЭКГ.

3. При подъеме на высоты 8 и 12 км и во время краткого пребывания на них происходит снижение напряжения кислорода в мышце сердца соответственно до 48.15 ± 6.8 и $42.75 \pm 7.4\%$. При этом наблюдаются резкие гипоксические расстройства и возникают выраженные нарушения ЭКГ.

4. При вращении животных на центрифуге в начале действия перегрузок отмечается повышение PO_2 в мышце сердца, сменяющееся его падением. При действии перегрузок в поперечном направлении величиной в 2 и 4 g на 3-й мин. вращения наблюдалось возвращение PO_2 к исходному уровню, а при действии перегрузок величиной в 6, 8, 10, 12 g PO_2 в мышце сердца соответственно падало до 87, 85.6, 72 и 63% исходной величины.

5. При действии перегрузок в направлении голова—таз на 3-й мин. вращения наблюдалось еще более выраженное падение PO_2 в мышце сердца: при перегрузке в 6 g — до 78.5%, а при перегрузках 12 g — до 56.5%.

ЛИТЕРАТУРА

- Коваленко Е. А., Пат. физиолог. и exper. терап., № 2, 66, 1961a; Физиолог. журн. СССР, 47, № 9, 1135, 1961b.
- Орновский М., Доклад на II Всемирн. конгр. по авиац. мед. Рим, 27—31 октября 1959.
- Попков В. Л., И. Н. Черняков. В сб.: Авиационная и космическая медицина. М., 1963.
- Райскина М. Е., З. Т. Самойлова, М. Я. Ходас, Пат. физиолог. и exper. терап., № 2, 19, 1963.
- Саноцкая Н. В., Физиолог. журн. СССР, 49, № 2, 223, 1963.
- Сапов И. Я., Бюлл. exper. биол. и мед., 40, № 9, 26, 1955.
- Ходас М. Я., Л. Б. Шимелиович, М. Е. Райскина, З. Т. Самойлова, Пат. физиолог. и exper. терап., № 2, 73, 1963.
- Хомазюк А. И., В. Г. Жданенко, А. А. Мойбенко, Физиолог. журн. СССР, 46, № 3, 347, 1960.
- Burnes A., F. C. Mann, Am. Herrs Journ., 7, 477, 1931.
- Fabre H., R. Fabre, J. Linguette, Arch. malad. eocur et vaisseaus, 48, 673, 1955.
- Sayen J. J., W. F. Sheldon, O. Horwitz, P. T. Kuo, G. Peirce, H. F. Ziusser, J. Mead, Journ. Clin. Invest., 30, 9, 932, 1951.
- Sayen J. J., W. F. Sheldon, G. Peirce, P. T. Kuo, Circul. Ref., 6, 6, 779, 1958.

Поступило 21 I 1964

CHANGES IN MYOCARDIAL OXYGEN TENSION WITH ALTITUDE AND ACCELERATION

By E. A. Kovalenko and V. I. Korolkov
Moscow

ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ГЕМОДИНАМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У СОБАК, КОШЕК И КРОЛИКОВ

М. И. Гуревич, М. М. Повжитков и Т. Мансуров

Лаборатория физиологии кровообращения Института физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

В литературе встречаются весьма противоречивые данные в отношении величин основных гемодинамических показателей у различных лабораторных животных. У отдельных исследователей создаются в связи с этим свои собственные критерии «нормы», часто не находящие подтверждения в работах других авторов при других условиях опыта. Это объясняется не только тем, что исследования гемодинамики проводятся с помощью различных методов, а и тем, что исследования ведутся на различном исходном фоне: наркоз, вскрытие грудной клетки, травматичные подготовительные мероприятия и др. (Mendlovitz a. o., 1937; Holman a. o., 1938; Schnorger a. o., 1958; Wegria a. o., 1958; Пища, Хаммер, 1960; Remington, Baker, 1961; Повжитков, 1962). Многие исследователи пользуются для определения таких показателей гемодинамики, как минутный объем крови, время кровотока и объем циркулирующей крови, различными методами, в связи с чем встречаются определенные трудности при сопоставлении полученных показателей и создании общего представления о состоянии гемодинамики организма, так как ошибки, связанные с неточностью каждой из применяемых методик, могут суммироваться.

Применение методики разведения индикатора (Hamilton a. o., 1948) открывает возможность изучения ряда важнейших гемодинамических показателей с помощью одного методического приема.

Целью нашей работы явилось исследование основных гемодинамических показателей у различных экспериментальных животных в условиях, максимально ограничивающих неблагоприятное влияние на гемодинамику факторов, связанных с разнообразием методик и условиями эксперимента.

МЕТОДИКА

Исследования проведены на собаках, кошках и кроликах. С помощью метода разведения Т-1824 в модификации для экспериментальных исследований, описанной ранее (Гуревич и др., 1962; Повжитков, 1962), изучались: минутный и систолический объем сердца, время кровотока, масса циркулирующей крови. Среднее артериальное давление измерялось прямым методом в одной из магистральных артерий при помощи электроманометра. Ритм сердечной деятельности подсчитывался по электрокардиограмме. Общее периферическое сопротивление сосудов (ОПС) рассчитывалось по формуле

$$\text{ОПС} = \frac{\text{АД}_{\text{ср.1332}}}{\text{Д}} \cdot \text{дин. сек.} \cdot \text{см}^{-5},$$

где АД_{ср.} — среднее артериальное давление, Д — дебит сердца (в мл в 1 сек.), 1332 — коэффициент для перевода относительных единиц сопротивления в единицы системы CGS.

В опытах на 57 беспородных собаках весом от 10 до 30 кг под морфинно-хлоралозным (морфин — 0.25 см³ 1%-го раствора на 1 кг веса подкожно, хлоралоза — 80 мг на 1 кг веса внутривенно) или морфинно-небуталовым (морфин — 0.25 см³ 1%-го раствора на 1 кг веса подкожно, небутал — 20 мг на 1 кг веса внутривенно) наркозом гемодинамические показатели изучались с помощью регистрации кривой разведения синьки Эванса (Т-1824) в проточной кювете, вставленной в разрез бедренной артерии. 1%-й раствор синьки Эванса (0.5 мг на 1 кг веса) вводился в бедренную вену.

В опытах на 43 кроликах весом 1.5—2.5 кг применялся нембуталовый наркоз (20 мг на 1 кг веса внутривенно). Синька Эванса в 0.1%-м или 0.25%-м растворе в количестве 0.25 мг на 1 кг веса вводилась в яремную вену: кривая разведения индикатора регистрировалась в сонной артерии.

На 46 кошках весом от 2.0 до 4.5 кг исследования проводились под нембуталовым наркозом (45—50 мг нембутала на 1 кг веса внутрибрюшинно); 0.1%-й раствор Т-1824 (0.3 мг на 1 кг веса) вводился в бедренную вену, кривая разведения регистрировалась в сонной артерии.

Гемодинамические показатели рассчитывались на 1 м² поверхности тела [сердечный индекс (СИ), систолический индекс (Сист. инд.)] или на 1 кг веса тела (масса циркулирующей крови — МЦК). Для собак поверхность тела рассчитывалась по формуле

$$ПТ = 0.112 \sqrt[3]{(\text{вес в кг})^2};$$

для кошек и кроликов по формуле

$$ПТ = 0.125 \sqrt[3]{(\text{вес в кг})^2}.$$

Полученные данные обрабатывались вариационно-статистическим методом (Ойвин, 1960).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами данные об основных гемодинамических показателях у собак представлены в табл. 1. Мы не отметили статистически значимого отличия в гемодинамических показателях у собак, находящихся под морфинно-нембуталовым и морфинно-хлоралозным наркозом. Однако при

Т а б л и ц а 1

Величины основных гемодинамических показателей у собак

Статистические показатели	Артериальное давление (в мм рт. ст.)	Ритм (в 1 мин.)	Сердечный индекс (в л/м ² · мин.)	Систолический индекс (в мл/м ²)	Объем циркулирующей крови (в мл/кг)	Время кровотока (в сек.)	Общее периферическое сопротивление сосудов (в дин. сек. · см ⁻⁵)
<i>n</i>	57	57	57	57	57	57	57
<i>M</i> ±	119	97	2.6	27.3	81	14	5588
<i>σ</i> ±	10.6	19	0.69	2.38	9.35	2.8	1706
<i>m</i> ±	1.5	2.5	0.09	0.31	1.24	0.37	239.2

сравнении величин минутного объема сердца у собак одинакового веса и одного возраста оказалось, что при морфинно-нембуталовом наркозе сердечный выброс несколько ниже, чем при морфинно-хлоралозном. Объяснение этого факта, по-видимому, следует искать в неблагоприятном влиянии нембутала на сократительную способность миокарда.

Проведенные нами исследования объема циркулирующей крови показали, что у собак он составляет около 8.1%, у кошек 5.5%, у кроликов 5.9% веса животного. Литературные данные, касающиеся этого показателя у собак, противоречивы (Gregersen, 1950; Schnorrer a. o., 1958; Remington, Baker, 1961). Результаты наших исследований близки к данным авторов, пользовавшихся методом разведения индикатора (Gregersen, 1950; Remington, Baker, 1961).

Сравнение литературных данных о величине общего периферического сопротивления сосудов у экспериментальных животных представляет особые трудности, так как многие исследователи пользуются при этом различными условными единицами. Для расчета общего периферического сопротивления сосудов у исследованных животных мы пользовались еди-

ницами системы CGS (дин. сек. $\cdot$ см⁻⁵), что, по мнению ряда авторов (Унггерс, 1957; Парин, Меерсон, 1960) наиболее целесообразно.

Основные гемодинамические показатели у кошек, как видно из данных табл. 2, существенно отличаются от соответствующих показателей у собак. Так, у кошек среднее артериальное давление обычно более вы-

Таблица 2

Величины основных гемодинамических показателей у кошек

Статистические показатели	Артериальное давление (в мм рт. ст.)	Ритм (в 1 мин.)	Сердечный индекс (в л/м ² $\cdot$ мин.)	Систолический индекс (в мл/м ²)	Объем циркулирующей крови (в мл/кг)	Время кровотока (в сек.)	Общее периферическое сопротивление сосудов (в дин. сек. $\cdot$ см ⁻⁵)
<i>n</i>	46	46	41	41	40	46	41
<i>M</i> $\pm$	135	146	1.2	8.3	55	5	39841
σ $\pm$	15.4	15.1	0.31	2.2	3.9	1.5	9491.4
<i>m</i> $\pm$	2.3	2.2	0.05	0.3	0.6	0.2	1483

сокое (135 ± 2.3 мм рт. ст.). Общее периферическое сопротивление сосудов значительно выше, чем у собак ($39\,841 \pm 1483$ дин. сек. $\cdot$ см⁻⁵), в то время как сердечный и систолический индексы, а также объем циркулирующей крови более низкие (1200 ± 50.0 мл/м² $\cdot$ мин., 8.3 ± 0.3 мл/м² и 55 ± 0.6 мл/кг соответственно).

У кроликов (табл. 3) среднее артериальное давление несколько ниже, чем у собак и кошек (107 ± 1.4 мм рт. ст.), сердечный индекс близок по

Таблица 3

Величины основных гемодинамических показателей у кроликов

Статистические показатели	Артериальное давление (в мм рт. ст.)	Ритм (в 1 мин.)	Сердечный индекс (в л/м ² $\cdot$ мин.)	Систолический индекс (в мл/м ²)	Объем циркулирующей крови (в мл/кг)	Время кровотока (в сек.)	Общее периферическое сопротивление сосудов (в дин. сек. $\cdot$ см ⁻⁵)
<i>n</i>	43	43	37	37	42	41	37
<i>M</i> $\pm$	107	258	1.1	4.03	59	3.3	41845
σ $\pm$	9.2	18.5	0.3	1.42	15	0.21	10376
<i>m</i> $\pm$	1.4	2.8	0.05	0.23	2.3	0.03	1729

величине к сердечному индексу кошек, систолический индекс значительно ниже, чем у собак и кошек (4.03 ± 0.23 мл/м²). Объем циркулирующей крови и общее периферическое сопротивление сосудов у кошек и кроликов различаются незначительно.

Известно, что одной из основных характеристик функционального состояния сердечно-сосудистой системы является поддержание определенной величины кровяного давления в различных отделах сосудистой системы. Относительное постоянство уровня артериального давления является одним из факторов, обеспечивающих оптимальный уровень обменных процессов в различных условиях существования организма. Уровень среднего артериального давления, как показал еще И. П. Павлов, является

одним из наиболее стабильных гемодинамических показателей. Для обеспечения оптимального уровня артериального давления у различных животных в процессе эволюции сложилась тесная функциональная и структурная связь центральных и периферических аппаратов, регулирующих деятельность сердечно-сосудистой системы.

Анализ гемодинамических показателей у нормальных собак, кошек и кроликов позволил выявить некоторые особенности, характеризующие деятельность сердечно-сосудистой системы этих животных. Так, у собак минутный объем крови более чем в 2 раза, а систолический объем крови более чем в 3 раза выше, чем у кошек (в расчете на 1 м² поверхности тела), а общее периферическое сопротивление сосудов в несколько раз ниже. У кроликов минутный объем крови в 2.5 раза, а систолический объем в 6 раз меньше, чем у собак; общее периферическое сопротивление сосудов, так же как у кошек, почти в 7 раз выше, чем у собак.

По-видимому, в поддержании уровня артериального давления у кошек и кроликов состояние сосудистого тонуса имеет более существенное значение, чем у собак, у которых уровень артериального давления в большей степени поддерживается сократительной способностью миокарда. Одним из важных механизмов обеспечения достаточного минутного объема крови при невысоком ударном объеме у кошек и кроликов является относительно частый ритм сердечных сокращений.

Описанные особенности гемодинамических показателей у наиболее широко используемых в эксперименте лабораторных животных представляют определенный интерес для понимания закономерностей функционирования системы кровообращения у этих животных в физиологических условиях и должны приниматься во внимание при анализе экспериментальных данных. Естественно, эти особенности гемодинамики должны учитываться и при моделировании тех или иных заболеваний сердечно-сосудистой системы в эксперименте.

ЛИТЕРАТУРА

- Гуревич М. И., М. Е. Квитницкий, Н. Г. Кочемасова, М. М. Повжитков, М. Н. Левченко, Врач. дело, 11, 20, 1962.
 Ойвин И. А., Патолог. физиолог. и exper. терап., 4, 4, 76, 1960.
 Павлов И. П., Полн. собр. тр., 1, 46, Изд. АН СССР, М., 1960.
 Парин В. В., Ф. З. Меерсон. Очерки клинической физиологии кровообращения. Медгиз, М., 1960.
 Пиша З., Й. Хаммер. В сб.: Современные проблемы кардиологии, 238. М., 1960.
 Повжитков М. М., Физиолог. журн. УССР, 8, 5, 693, 1962.
 Уиггерс К. Динамика кровообращения. Изд. ИЛ, М., 1957.
 Gregersen M. I., Am. Journ. Physiol., 163, 517, 1950.
 Hamilton W. F., R. L. Riley, A. M. Attayah, A. Cournand, A. Himmelstein, R. P. Noble, J. W. Remington, D. W. Richards, N. C. Wheeler and A. C. Witham, Am. Journ. Physiol., 153, 309, 1948.
 Holman D. V. and J. H. Page, Am. Heart. Journ., 16, 321, 1938.
 Mendlowitz M., G. Schauer and L. Gross, Am. Heart. Journ., 13, 664, 1937.
 Remington J. W., C. H. Baker, Circul. Res., 9, 60, 1961.
 Schnorrer M., M. Hubka, J. Rostolny, J. Simkovic, Acta physiol., Polonica, 9, 4, 495, 1958.
 Wegria R., C. W. Frank, Wang Hsuch-Hwa and J. Lammerrant, Circul. Res., 6, 5, 624, 1958.

Поступило 7 III 1964

CHARACTERISTICS OF PRINCIPAL HAEMODYNAMIC INDICES IN DOGS, CATS AND RABBITS

By M. I. Gurevich, M. M. Povzhnikov
 and T. Mansurov

From the Laboratory for Circulatory Physiology, A. A. Bogomoletz Institute of Physiology
 Kiev

РОЛЬ ВЕРХНИХ ШЕЙНЫХ СИМПАТИЧЕСКИХ УЗЛОВ В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕКРЕТОРНОГО АППАРАТА ЖЕЛУДКА У ЩЕНКОВ

Д. М. Гзгзян

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

Функциональная связь шейной части симпатического нерва и секреторного аппарата желудка очень мало изучена. А. М. Воробьев (1937) установил, что на секреторную деятельность желез желудка распространяются нервные влияния не только по чревным нервам, но и со стороны верхнегрудной части пограничного симпатического тяжа (*g. stellatum*). Характер этого влияния тормозной и противоположен характеру влияния на секреторную деятельность желудка со стороны чревных нервов. Было показано, что у взрослых собак после экстирпации верхних шейных симпатических узлов (Лепорский, 1940) происходит упорный сдвиг в работе желудка, нарушается сложнорефлекторная фаза секреции, т. е. укорачивается латентный период, резко снижается секреторный период желудка, изменяются кислотность и ферментативная активность сока.

Подводя итог работам по изучению органов желудочно-кишечного тракта, Л. А. Орбели (1941) допускал возможность истинного регулирующего влияния симпатического нерва через органы шеи и головы на работу пищеварительного тракта.

Исходя из этих представлений Л. А. Орбели о регулирующем значении шейного симпатического нерва в деятельности желудочно-кишечного тракта, мы задались целью выяснить роль верхних шейных симпатических узлов в секреторной деятельности желудка в онтогенезе у щенят, учитывая, что в имеющейся литературе сведения по данному вопросу отсутствуют.

МЕТОДИКА

Работа проведена на щенках в хроническом опыте. 7 щенкам (из них 3 контрольных) была наложена фистула желудка по Басову и произведена эзофаготомия. Другие 6 (3 контрольных) имели изолированный желудочек по Павлову. Исследования велись с 19-го дня рождения и до 5—6-месячного возраста. Изолированный желудочек выкраивался из фундальной части желудка, в него вставлялась металлическая или из органического стекла небольшая трубка для собирания желудочного сока. Удаление верхних шейных симпатических узлов производилось одномоментно и двухмоментно. Эта операция экстирпации узлов производилась после предварительного введения в кровь 0.01 мг гистамина.

В качестве возбудителей секреторного аппарата желудка применялись молоко, мясо и гистамин. Длительность опытов не превышала 3 часов. Кислотность желудочного сока определялась методом титрования децинормальным раствором едкого натрия, а переваривающая способность сока — по методу Метта.

Под опытом было 13 щенков обоего пола, на них поставлено 356 опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Секреция натошак. У контрольных щенят, за редким исключением, опыты по изучению действия пищевых и фармакологических веществ начинались с нулевого фона. В каждом опыте определялся латентный период секреции. Для молока он равнялся 4—12 мин., для мяса и гистамина — соответственно от 6 до 9 и от 9 до 12 мин. У щенков же после экстирпации верхних шейных симпатических узлов всегда наблюдалась секреция желудочного сока натошак; в результате этого опыты с применением раздражителей начинались на фоне спонтанной секреции, и латентный период начала секреции устанавливать не удавалось.

С ростом симпатэктомированных щенков секреция натошак увеличивается. К месячному возрасту она составляет около 5 мл, в течение второго месяца она составляла в среднем 8 мл, а у более старших мы наблюдали секрецию желудочного сока натошак от 11 до 13 мл за час (рис. 1).

В обычных опытах в течение часа устанавливался фон спонтанной секреции, после чего производилось мнимое кормление или подкожное введение фармакологических веществ и наблюдалась дальнейшая секреция, которая составляла 0.1—0.2 мл сока за 15 мин.

Ранее нами было установлено (Гзгзян, 1963), что в раннем постнатальном периоде развития и у интактных щенят иногда наблюдается спонтанная секреция. Экстирпацией верхних шейных симпатических узлов как бы создаются условия, в которых секреторные клетки желудка ведут себя так, как это наблюдается на ранних стадиях развития организма. Механизм этого явления пока еще остается загадочным. Можно предположить, что оно обусловлено влияниями каких-то физиологически активных веществ, а может быть и хроническим изменением функции высших вегетативных центров в связи с удалением верхних шейных симпатических узлов, в результате чего нарушается симпатическая иннервация гипоталамуса.

Влияние пищевых раздражителей. Известно, что мясо и молоко являются не одинаковыми по силе раздражителями и вы-

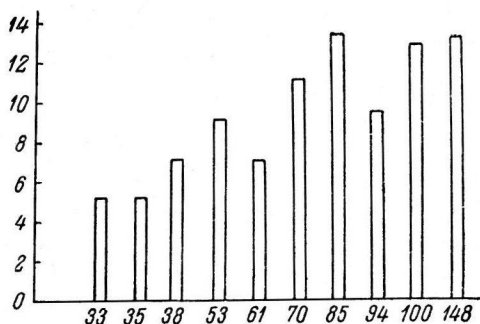


Рис. 1. Секреция натошак у эзофаготомированных щенят после экстирпации верхних шейных симпатических узлов.

По оси абсцисс — возраст (в днях); по оси ординат — секреция желудочного сока (в мл).

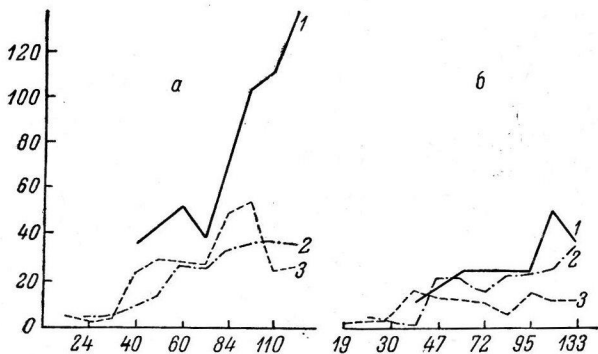


Рис. 2. Секреция желудочного сока на мясо, молоко и гистамин у контрольных (а) и у щенят после экстирпации верхних симпатических узлов (б).

1 — мясо (за 3 часа опыта); 2 — молоко (за 3 часа опыта); 3 — гистамин (за 1 час опыта).

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

зывают различную желудочную секрецию. Таким же образом эти раздражители действуют на секреторный аппарат желудка растущего интактного организма. У контрольных щенят при мнимом кормлении (5-минутном) или при скормливанием им мяса наблюдается обильное выделение желудочного сока с максимумом отделения в 1-м часу. Секреция постепенно снижается и к 3-у часу сходит на нет. Было выяснено, что с возрастом интенсивность сокоотделения постепенно увеличивается. Так, на-

пример, у 3-месячного щенка за опыт выделяется в 1.5—3 раза больше сока, чем у щенят 1¹/₂ месячного возраста. У более старших секреция еще больше (рис. 2, а).

На молоко секреция начинается сравнительно позже, общее количество сока за опыт меньше, чем на мясо, но возрастные особенности сохраняются (рис. 2, а).

После экстирпации верхних шейных симпатических узлов произошли существенные изменения в секреторной деятельности желудка, хотя пищевая возбудимость по-прежнему была хорошей. Как видно на рис. 2, б, интенсивность секреции на мясо и молоко во всех возрастных периодах

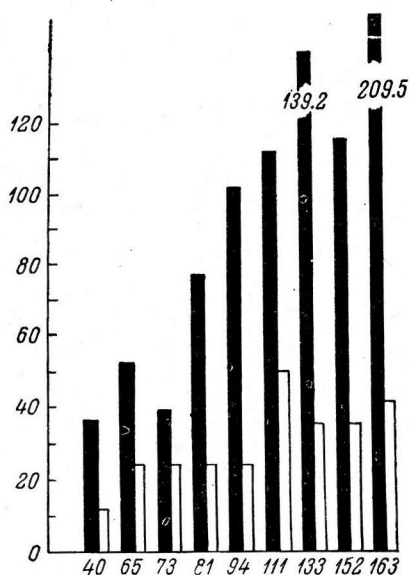


Рис. 3. Секреция желудочного сока на мясо у контрольных (черные столбики) и после экстирпации верхних шейных симпатических узлов (белые столбики).

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

резко снижена. При этом ход секреторной кривой не нарушен, т. е. в 1-м часу секреция на мясо больше, чем в последующие часы опыта. До 3-месячного возраста мясо в разные опытные дни вызывает почти одинаковую секрецию желудочного сока (рис. 3). Получается впечатление, что после экстирпации верхних шейных симпатических узлов потеряна способность адекватно реагировать на действующий раздражитель. Следует также отметить, что и возрастной фактор при этом не играет какой-либо роли. Видно, что и в более старшем возрасте, если и наблюдается увеличение отделения желудочного сока на мясо, то оно весьма незначительно.

В опытах с молоком после удаления верхних шейных симпатических узлов валовое количество желудочного сока также меньше, чем у контрольных щенят. Однако эта разница менее выражена, чем при секреции на мясо. До месячного возраста существенной разницы уловить не удастся. В остальных возрастных периодах секреция ниже, чем у контрольных на 30—50% (рис. 4, а). Монотонность ответной реакции секреторного аппарата в различные опытные дни также проявляется, но в меньшем

количестве случаев, чем это наблюдалось в опытах на мясо. Как видно на рис. 4, а, у 44-, 56- и 89-дневных щенят на раздражитель выделяется примерно одинаковое количество желудочного сока. Кроме того, в некоторых опытах молоко вызывало ббльшую секрецию желудочного сока, чем мясо (рис. 2, б). Это показывает, что произошло нарушение регуляторных механизмов, обеспечивающих секреторный процесс. Надо думать, такая деятельность секреторного аппарата объясняется не тем, что молоко стало более сильным раздражителем, чем мясо, а нарушением баланса между возбуждительным и тормозным процессами в ц. н. с. после удаления верхних шейных симпатических узлов. Такую парадоксальную ответную реакцию наблюдали Э. А. Асратян (1930), Б. В. Павлов (1954) и другие при изучении деятельности ц. н. с. после экстирпации верхних шейных симпатических ганглий.

Влияние гистамина. Солянокислый гистамин вводили под кожу из расчета 0.0429 мг на 1 кг веса. У контрольных щенят разных возрастов после введения гистамина наблюдалось неодинаковое выделение желудочного сока. До месячного возраста отмечается небольшая и почти одинаковая секреция в разные опытные дни. У 1.5—2.5-месячных щенят выделение желудочного сока повышается, интенсивность секреции со-

ставляет примерно 20—30 мл (эзофаготомированные щенки) сока за час. У более старших (до 3.5 месяца) происходит дальнейшее повышение секреции на гистамин (30—50 мл сока за час). Позднее устанавливается новый уровень ответной реакции секреторных клеток слизистой желудка на гистамин — примерно 20 мл за час (рис. 4, б).

После двухсторонней экстирпации верхних шейных симпатических узлов реакция секреторного аппарата желудка на гистамин заметно изменилась, но эти изменения происходят в более поздние периоды постнатального развития щенков. Исчезла наблюдаемая у контрольных животных зависимость реакции на гистамин от возраста. Анализируя полученные данные, можно видеть, что гистамин в течение первых 20—25 дней вызывает примерно такую же секрецию, какую мы наблюдаем и у контрольных щенков. Складывается впечатление, что в этом возрастном периоде

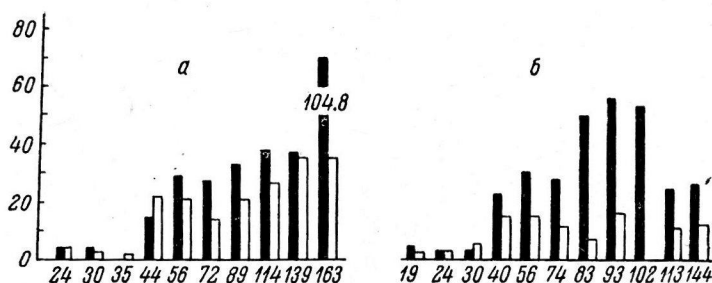


Рис. 4. Секреция желудочного сока на молоко (а) и гистамин (б) у контрольных (черные столбики) и у щенят после операции верхних шейных симпатических узлов (белые столбики).

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

реакция желез желудка на гистамин мало зависит от наличия центральных влияний. Иначе обстоит дело в более позднем периоде развития. Как видно на рис. 4, б, секреция на гистамин протекает на резко сниженном уровне. Это обстоятельство дает нам право предполагать, что в этом возрасте качество реакции на гистамин определяется наличием контроля со стороны высших центров, десимпатизация которых резко изменяет характер секреции на гистамин. Возможно, что эти изменения возникают в результате нарушения адапционно-трофического влияния нервной системы на клетки секреторного аппарата желудка. Показателем этого являются кислотность желудочного сока и его переваривающая способность.

При сравнении данных, полученных нами на щенках контрольных и с удаленными верхними шейными симпатическими узлами, видно, что особенно заметные изменения качественного состава сока произошли в опытах, в которых раздражителями служили молоко и гистамин.

У ганглиотомированных щенков кислотность и переваривающая способность сока на молоко и гистамин во все возрастные периоды (до 6 месяцев), особенно до 3-месячного возраста, выше, чем у контрольных животных. Так, например, переваривающая способность желудочного сока после ганглиотомии в среднем на молоко равняется 4.6 мм и на гистамин 3.6 мм, тогда как у контрольных щенков она равняется соответственно — 3.2 и 2.3 мм.

Эти экспериментальные данные также свидетельствуют о том, что после экстирпации верхних шейных узлов происходит нарушение регуляции трофики, вследствие чего интимные процессы в секреторном аппарате на более или менее продолжительное время изменяются.

Подытоживая все вышеизложенное, мы видим, что в постнатальном развитии функции секреторного аппарата желудка принимают участие верхние шейные симпатические узлы. Возникает вопрос, каким образом осуществляется это влияние? Анатомо-морфологические сведения об иннервации желудка говорят об отсутствии прямых связей с верхними шейными симпатическими узлами. Однако известно, что симпатические импульсы к органам желудочно-кишечного тракта проводятся не только по чревным нервам. Из верхних грудных сегментов спинного мозга выходят преганглионарные симпатические волокна, которые заканчиваются в шейных и звездчатом ганглиях. Постганглионарные волокна по блуждающему и диафрагмальному нервам входят в брюшную полость и иннервируют органы желудочно-кишечного тракта (Воробьев, 1937; Ильина, 1946).

В опытах на собаках А. М. Воробьев (1949) показал, что симпатические волокна, вступающие в стволы блуждающего нерва через *ansaes wiesseii* со стороны *g. stellatum*, оказывают влияние на секреторную и моторную функции желудка. Известно также, что из верхних шейных симпатических узлов получают иннервацию эндокринные железы (аденогипофиз и щитовидная железа), а также головной мозг. Таким образом, наблюдавшиеся нами при удалении верхних шейных симпатических узлов нарушения секреции желудочного сока могли вызываться как в результате непосредственного перерыва волокон, иннервирующих железы, так и опосредовано, вследствие десимпатизации эндокринных желез или вегетативных центров. Последнее обстоятельство, вероятно, имеет особо важное значение.

После удаления симпатических узлов изменяется функциональное состояние высших вегетативных центров и их регулирующее влияние на деятельность секреторного аппарата желудка. Такое толкование подкрепляется данными, полученными на собаках при изучении секреторной и двигательной функций желудка после разрушения и раздражения гипоталамической области мозга (Гзгзян, 1953; Богач и сотр., 1959; Асатиани, 1963, и др.). Полученные существенные изменения сложнорефлекторной регуляции секреторного процесса желудка и химического состава сока говорят об участии шейных симпатических узлов в развитии секреторной деятельности желудка в онтогенезе.

ВЫВОДЫ

1. После удаления верхних шейных симпатических узлов у щенят: а) нарушается сложнорефлекторная фаза желудочной секреции, б) отмечается усиленное выделение кислого желудочного сока натощак, в) уменьшается интенсивность отделения желудочного сока, г) повышается его ферментативная активность и кислотность.

2. Можно предположить, что механизм этих изменений связан как с прямым нарушением симпатической иннервации желудка, так и с изменением функционального состояния эндокринных желез и гипоталамических центров в результате их десимпатизации.

ЛИТЕРАТУРА

- Асатиани А. В. О роли некоторых структур ствола мозга в секреторной деятельности желудка. Автореф. дисс. Тбилиси, 1963.
 Асратян Э. А., *Арх. биол. наук*, 30, в. 2, 243, 1930.
 Богач П. Г., В. П. Глаголев, В. А. Губкин, А. И. Емченко, А. Ф. Косенко, В. Г. Томиленко, В. А. Цыбенко. Тез. докл. IX Всесоюз. съезда физиолог., биохим. и фармаколог., 1, 87. М.—Минск, 1959.
 Воробьев А. М., Тр. VI Всесоюз. съезда физиолог., 235, Тбилиси, 1937; Тез. докл. на сессии, посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, 15, Киев, 1949.
 Гзгзян Д. М., Сб. рефер. науч. раб. ВМА им. Кирова за 1950 г., 2, Л., 1953; *Физиол. журн. СССР*, 49, № 10, 1230, 1963.
 Ильина В. И., Сб. раб. по морфол. автоном. нервн. сист., 194, М., 1946.
 Лепорский Н. Н., VIII Совещ. по физиол. пробл., 34, Л., 1940.
 Орбели Л. А., *Клин. мед.*, 19, в. 6, 3, 1941.
 Павлов Б. В., Тез. докл. на Науч. сессии ЛГУ, 25, 1954.

Поступило 21 I 1964

RÔLE OF UPPER CERVICAL SYMPATHETIC GANGLIA IN GASTRIC SECRETION OF PUPPIES

By D. M. Gzgzyan

From the I. M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology
and Biochemistry, Leningrad

О СЕКРЕЦИИ ПОДЪЯЗЫЧНОЙ СЛЮННОЙ ЖЕЛЕЗЫ
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА¹

Л. М. Орлов

Кафедра анатомии и физиологии сельскохозяйственных животных
Сельскохозяйственного института им. С. М. Кирова, Омск

Слюноотделению сельскохозяйственных животных посвящено много работ. В настоящее время у домашних животных наиболее изученной является секреция околоушных слюнных желез.

Достаточными сведениями мы располагаем и о секреции подчелюстных слюнных желез. Деятельность подчелюстных желез у сельскохозяйственных животных изучалась: Шейнертом и Траутманом (Scheunert, Trautmann, 1921), Варнаке (Warnacke, 1933), Васманом (Wassman, 1934), Тараненко (1937), Овечкиным (1959), Орловым (1960, 1962) и др.

В связи с тем, что выводные протоки подчелюстной и подъязычной слюнных желез открываются в ротовую полость на голодной бородавке очень близко друг от друга (1—2 мм), раздельное выведение хронических выводных протоков этих желез затруднено. Большинство авторов выводили оба протока вместе, и, по существу, изучалась деятельность обеих слюнных желез. До сего времени мы не располагаем достоверными сведениями о топографии, иннервации и кровоснабжении подъязычной слюнной железы у крупного рогатого скота. Не выяснена также секреция подъязычной слюнной железы и ее роль в процессах пищеварения у крупных жвачных животных.

В данном сообщении представлен материал о секреторной деятельности подъязычной железы.

МЕТОДИКА

При исследовании секреции подъязычной слюнной железы нами было использовано 5 животных крупного рогатого скота в возрасте от 6 месяцев до 1 года. Всем животным в межчелюстное пространство выводилась голодная бородавка с двумя, рядом расположенными отверстиями выводных протоков левых подъязычной и подчелюстной слюнных желез. Затем проток подчелюстной слюнной железы перерезался на уровне сосудистой вырезки нижней челюсти. Концы перерезанного протока перевязывались, или аборальный конец выводился наружу и подшивался к коже. Через один—полтора месяцам двум из оперированных животных накладывались фистулы на рубец, сычуг и двенадцатиперстную кишку. Слюна собиралась по общепринятой методике.

Всего нами поставлен 101 опыт и осуществлено более 500 наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Секреция подъязычной слюнной железы на пищевые и отвергаемые раздражители. В этом разделе приводятся сводные данные о слюноотделении подъязычной слюнной железы на кормовые и отвергаемые вещества. Результаты наблюдений представлены в табл. 1.

Данные табл. 1 говорят о том, что величина слюноотделения подъязычной слюнной железы зависит от вида раздражителя и его физико-химических свойств.

¹ Должено на Научной конференции Омского сельскохозяйственного института. Омск, 10 мая 1962 г.

Таблица 1

Секретия подъязычной слюнной железы на кормовые и отвергаемые раздражители

Вид раздражителя	Количество раздражителя	Латентный период секреции (в сек.)			Количество слюны (в мл)		
		от	до	средний	от	до	среднее
Отруби пшеничные	0.5 кг	Тотчас	120	23	1.5	3.8	2.7
Комбикорм	0.5 »	»	120	20	1.4	3.4	2.6
Сено	0.5 »	»	30	15	1.4	3.0	1.8
Силос кукурузный	0.5 »	»	Тотчас	Тотчас	1.3	3.0	1.8
Овес	0.5 »	»	180	33	0.5	1.7	1.3
Свекла, турнепс	0.5 »	»	60	12	0.3	1.0	0.6
Морковь	0.5 »	»	60	13	0.3	1.1	0.7
Картофель	0.5 »	»	30	6	0.2	0.5	0.4
Вода	100 мл	»	Тотчас	Тотчас	0.1	0.2	0.1
Кристаллы NaCl	10 г	»	30	6	0.2	1.3	0.8
Кристаллы двууглекислой соды	10 »	»	30	7	0.4	1.0	0.6
0.5%-й раствор HCl	100 мл	»	60	15	0.1	1.0	0.4
10%-й раствор двууглекислой соды	100 »	»	Тотчас	Тотчас	0.2	0.5	0.3
10%-й раствор NaCl	100 »	»	»	»	0.1	0.2	0.2
Содержимое сычуга	100 »	»	180	45	0.1	0.5	0.2
Содержимое рубца	100 г	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
Песок	50 »	»	»	»	»	»	»

Слюноотделение на отвергаемые вещества так же зависит от вида и концентрации раздражителя. Содержимое желудочно-кишечного тракта оказывает тормозящее влияние на секрецию подъязычной слюнной железы. В некоторых опытах натошак применялось поддразнивание животного тем или иным кормовым раздражителем в течение 1 мин. В этом случае, как правило, наблюдается слюноотделение подъязычной железы.

Раздражение механо-, баро- и химиорецепторов слизистой оболочки рубца, сычуга и двенадцатиперстной кишки не вызывает слюноотделения из подъязычной слюнной железы.

Деятельность подъязычной слюнной железы в течение суток. Нами проведено 5 суточных опытов. Результаты опытов показали резко выраженный прерывный характер секреции подъязычной слюнной железы. Основное количество слюны выделяется в период приема корма (рис. 1).

В остальное время суток, т. е. вне приема корма, секреция подъязычной железы наблюдается в жвачные периоды, незначительное слюноотделение отмечается при облизывании животными губ, поверхности тела, различных предметов (стена, станок, пол и т. д.), а также при актах глотания.

Наблюдая за слюноотделением на одном животном с выведенным протоком обеих подъязычных желез, мы пришли к заключению, что эти железы работают синхронно. Правая железа за сутки выделяет 56 мл, а левая — 56.7 мл (протокол № 84 от 14 III 1962, теленок Огурец 549), общее количество слюны у теленка в возрасте 6—11 месяцев средним за сутки составляет от 104 до 114 мл. Общее количество слюны, выделенное одной подъязычной железой за сутки, распределяется следующим образом: за жвачные периоды выделяется 15.7 мл, в течение приема корма 17.5 мл, воды 1.5 мл, на облизывание губ, лизание, пожевывание и т. д. отделяется 16.9 мл, на условно-натуральные раздражители 0.5 мл, итого 52.1 мл (протокол № 44 от 26 IV 1961, теленок Казбек 483).

Функциональные соотношения в работе подъязычной и подчелюстной слюнных желез. Опыты

проводились на двух телятах с выведенными у каждого отдельно протоками подъязычной и подчелюстной слюнных желез. Уровень секретии подчелюстной железы, как показали наши наблюдения, значительно выше уровня секретии подъязычной железы.

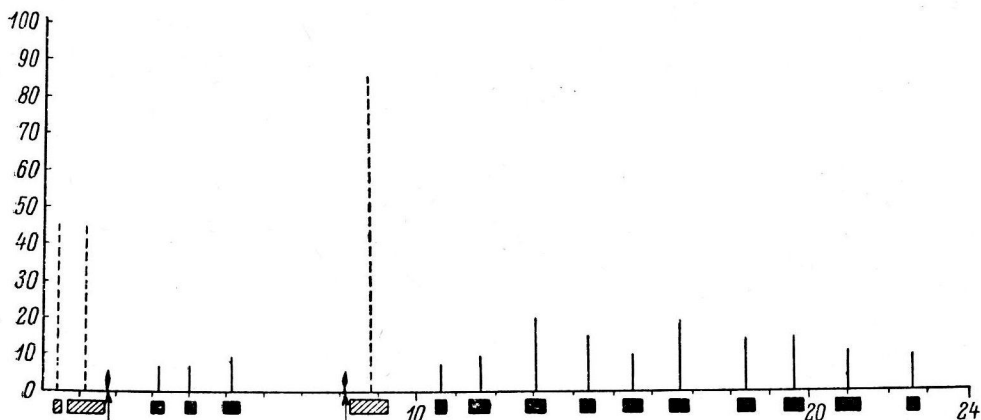


Рис. 1. Суточное отделение слюны подъязычной слюнной железой при кормлении и во время жвачки.

По оси ординат — количество выделенной слюны в мл за сутки). По оси абсцисс — время (в часах). Под осью абсцисс: черные значки — периоды жвачки, штриховка — периоды еды, стрелки — питье воды.

В табл. 2 представлены сводные данные о деятельности подъязычной и подчелюстной слюнных желез у одного и того же животного с двумя отдельными протоками желез.

Деятельность обеих желез на целый ряд раздражителей протекает не одинаково. Так, вода является раздражителем подчелюстных желез (на 100 мл воды выделяется 5 мл слюны) и не вызывает реакции со стороны

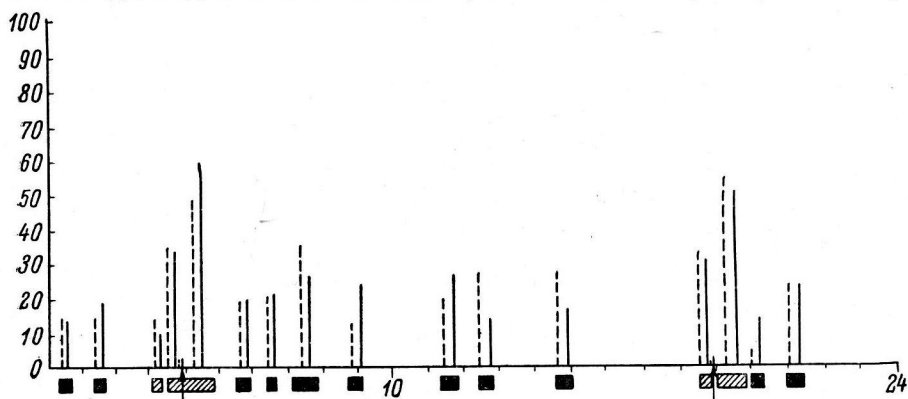


Рис. 2. Суточное отделение слюны правой и левой подъязычной железами при кормлении и во время жвачки.

Сплошные вертикальные линии — левая, прерывистые — правая подъязычные железы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

подъязычной железы. Механические и химические раздражители, нанесенные на слизистую оболочку желудочно-кишечного тракта, не вызывают секретии как подъязычных, так и подчелюстных слюнных желез.

Подъязычная и подчелюстная железы, как правило, отвечают секретией на раздражители, применяемые со стороны слизистой оболочки ротовой полости. По данным литературы и нашим исследованиям, можно

Таблица 2

Соотношение в деятельности подязычной и подчелюстной слюнных желез у крупного рогатого скота

Вид раздражителя	Количество раздражителя	Латентный период секреции (в сек.)						Количество слюны (в мл)					
		подязычная железа			подчелюстная железа			подязычная железа			подчелюстная железа		
		от	до	средний	от	до	средний	от	до	средний	от	до	средний
Отруби пшеничные .	0.5 кг	Тотчас	120	23	Тотчас	Тотчас	Тотчас	1.5	3.8	2.7	30	113	63
Комбикорм	0.5 »	»	120	20	»	»	»	1.4	3.4	2.6	27	85	42
Сено	0.2 »	»	30	15	»	»	»	0.5	1.0	0.8	5	40	24
Овес	0.5 »	»	180	33	»	»	»	0.5	1.7	1.3	10	45	23
Свекла, турнепс . .	0.5 »	»	60	12	»	»	»	0.3	1.0	0.6	5	16	11
Картофель	0.5 »	»	30	6	»	»	»	0.2	0.5	0.4	5	14	11
Вода	100 мл	»	Тотчас	Тотчас	»	»	»	0.1	0.2	0.1	4	6	5
Кристаллы NaCl . .	10 г	»	30	6	»	»	»	0.2	1.3	0.8	7	15	11
Кристаллы двууглекислой соды	10 »	»	30	7	»	»	»	0.4	1.0	0.6	5	15	10
0.5%-й раствор HCl .	100 мл	»	60	15	»	»	»	0.1	1.0	0.4	2	14	10
10%-й раствор двууглекислой соды .	100 »	»	Тотчас	Тотчас	»	»	»	0.2	0.5	0.3	4	11	6
10%-й раствор NaCl	100 »	»	»	»	»	»	»	0.1	0.2	0.2	4	7	5
Содержимое сычуга .	100 »	»	180	45	»	»	»	0.1	0.5	0.2	1	3	1
Содержимое рубца .	100 »	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
Песок	50 г	»	»	»	Тотчас	30	10	»	»	»	1	5	3

заклЮчить, что подъязычная и особенно подчелюстная железы принимают участие в процессах, протекающих в ротовой полости, обеспечивая подготовку пищевого кома к проглатыванию. Основная роль в этом процессе принадлежит подчелюстной железе. Подъязычные железы обеспечивают

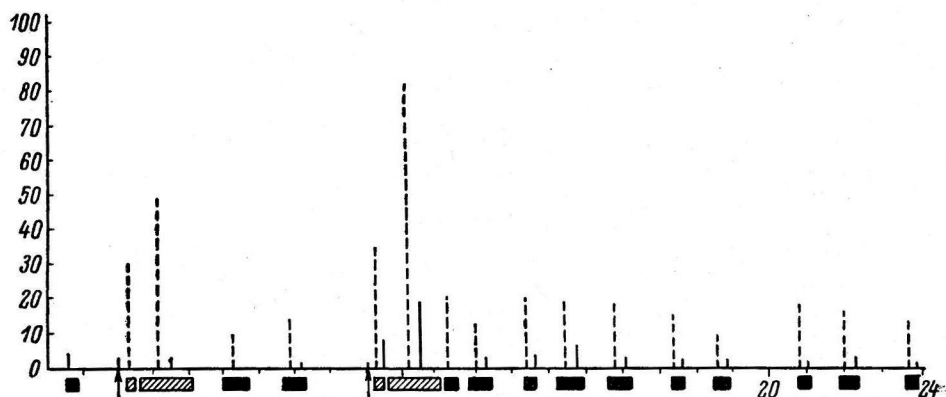


Рис. 3. Секретия подъязычных желез после денервации одной из них (левой).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

главным образом окончательное формирование и хорошее ослизнение пищевого кома перед глотанием.

О работе подъязычных желез до и после денервации одной из них. Наблюдения за отделением слюны из обеих

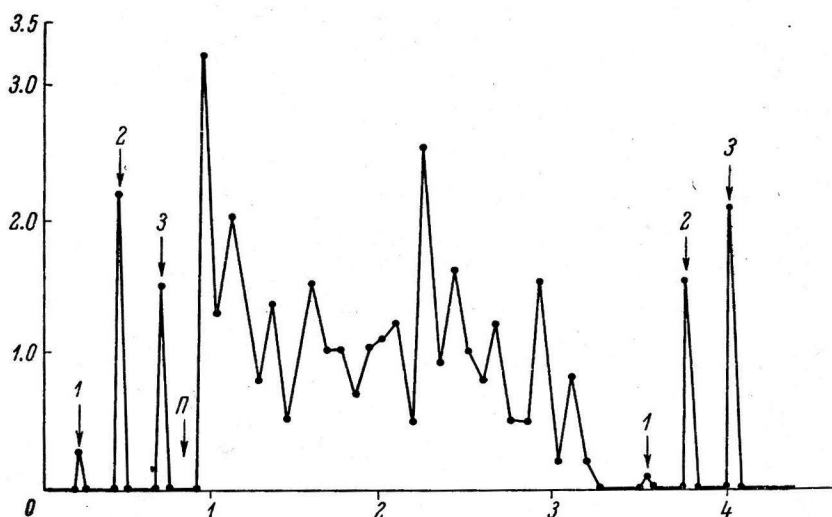


Рис. 4. Влияние пилокарпина на деятельность подъязычной железы.

П — введение пилокарпина; 1 — поддразнивание сеном; 2 — еда сена, 3 — дача 10 г NaCl. По оси абсцисс каждое деление 1 час.

Обозначения по оси абсцисс и ординат те же, что и на рис. 1.

подъязычных желез показало, что обе железы работают одновременно, с одинаковой скоростью образования и выделения слюны (рис. 2).

Устранение из ротовой полости слюны обеих подъязычных желез не вызывает каких-либо нарушений со стороны пищеварения и общего состояния здоровья. Животное остается веселым, имеет хороший аппетит, охотно принимает любой корм, не теряет упитанности и веса тела.

После перерезки секреторного нерва подъязычной железы последняя вначале резко уменьшает (рис. 3) секрецию, а в последующем деятельность денервированной железы прекращается.

Денервированная подъязычная железа на все виды раздражителей (условно-натуральные, безусловные пищевые, отвергаемые), а также на жвачные периоды не реагирует. Денервация одной подъязычной железы не вызывает каких-либо заметных нарушений в жизнедеятельности организма и не оказывает влияния на секреторную деятельность интактной железы.

Влияние пилокарпина и атропина на секрецию подъязычной слюнной железы. Пилокарпин,

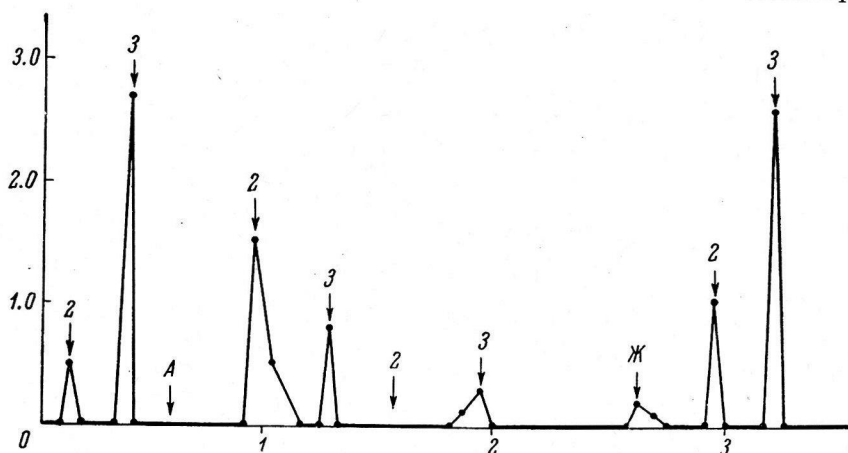


Рис. 5. Влияние атропина на деятельность подъязычной слюнной железы.

А — введение атропина; Ж — период жвачки.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

введенный подкожно в дозе 0.5 мг на 1 кг веса, вызывает незначительное слюноотделение из подъязычной слюнной железы. Латентный период секреции равен 30—60 сек., редко больше. Отделение слюны продолжается в течение часа.

Увеличение дозы пилокарпина до 2 мг на 1 кг веса вызывает обильное слюноотделение; латентный период в среднем составляет 3 мин. Отделение слюны продолжается от 2—15 мин. до 2 ч. 25 м. и составляет более 50% суточной секреции подъязычной слюнной железы.

Безусловные, условно-натуральные, а также отвергаемые раздражители, наносимые в период действия пилокарпина, не вызывают увеличения секреции подъязычной слюнной железы.

Жвачные процессы в период пилокарпиновой секреции не наблюдались (рис. 4).

Атропин в дозе 0.5 мг на 1 кг веса, введенный под кожу, постепенно уменьшает, а в последующем, через 60—70 мин., прекращает секрецию подъязычной слюнной железы на воздействие безусловных и условно-натуральных раздражителей.

Полное восстановление секреции подъязычной слюнной железы, жвачных периодов, аппетита и приема корма происходит через 2—2 ч. 15 м. от момента введения атропина (рис. 5).

ВЫВОДЫ

1. Секреция подъязычной железы у крупного рогатого скота протекает прерывно. Условно-натуральные, безусловные пищевые и отвергаемые раздражители вызывают слюноотделение из подъязычной железы.

Количество слюны зависит от вида раздражителя и его физико-химических свойств.

2. Жвачные периоды сопровождаются слюноотделением подъязычной железы. В течение одного жвачного периода у животного в возрасте 6—8 месяцев выделяется в среднем 1 мл слюны.

3. Содержимое рубца и сычуга не вызывает со стороны слизистой ротовой полости секреции подъязычной железы. Применение этих раздражителей в период деятельности железы прекращает слюноотделение.

4. Раздражение механо-, баро- и химиорецепторов рубца, сычуга и двенадцатиперстной кишки не вызывает слюноотделения из подъязычных слюнных желез.

5. Парные подъязычные железы работают синхронно; общее количество слюны у животного за сутки в возрасте 6—11 месяцев в среднем составляет от 104 до 114 мл, а одной железы от 51 до 56 мл.

6. а) Пилокарпин (в дозе 2 мг на 1 кг веса), введенный подкожно, вызывает слюноотделение, которое продолжается от 130 до 145 мин. За этот промежуток времени выделяется от 30 до 36 мл слюны, что составляет более 50% суточной секреции подъязычной железы. б) Атропин (в дозе 0,5 мг на 1 кг веса), введенный подкожно, как правило, уменьшает, а в последующем прекращает секрецию подъязычной слюнной железы.

7. Подъязычная железа выделяет в течение суток в 5—6 раз меньше слюны, чем подчелюстная слюнная железа.

8. Денервированная подъязычная железа прекращает свою деятельность на все виды раздражителей.

9. Устранение из ротовой полости слюны обеих подъязычных желез не вызывает каких-либо нарушений со стороны пищеварения и общего состояния животного.

ЛИТЕРАТУРА

- Б л о х Э. Л., Физиолог. журн. СССР, 27, в. 2, 200, 1939.
О в е ч к и н А. С., Тр. Омск. ветерин. инст., 9, Омск, 1959.
О р л о в Л. М., Тр. Омск. с.-х. инст. им. С. М. Кирова, 40, 1960; Тез. докл. Науч. конф. зоотехн. факульт., Омск. с.-х. инст. им. С. М. Кирова, Омск, 1962.
П а в л о в Ф. С., Физиолог. журн. СССР, 27, в. 1, 86, 1939; Сб. рефер. Научн. конф. Омск. ветерин. инст., 1, Омск, 1940.
Т а р а н е н к о Г. А., Усп. зоотехн. наук, 4, в. 3, 1937.
Ф о м и н Д. А., Физиолог. журн. СССР, 30, в. 4, 1941.
Scheunert, Trautmann, Pflug. Arch., 192, 33, 1921.
W a r n a s k e K. Zur secretion der glandula mandibularis der Ziege. Diss. Hnonover, 1933.
W a s s m a n n O. Zur secretion der glandula mandibularis des Pferdes. 1934.

Поступило 20 XII 1963

SUBLINGUAL SALIVARY GLAND SECRETION IN CATTLE

By L. M. Orlov

From the Department of Anatomy and Physiology of Farm Animals,
S. M. Kirov Agricultural Institute, Omsk

РОЛЬ ЗАДНЕКОРЕШКОВОЙ ИННЕРВАЦИИ В МОТОРНОЙ
ФУНКЦИИ ЖЕЛУДКА В ОНТОГЕНЕЗЕ У ЩЕНКОВ

Н. А. Галицкая

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

Среди многочисленных факторов, участвующих в регуляции моторной функции желудка, существенная роль принадлежит афферентному и эфферентному звену заднекорешковой иннервации. Волокна этой иннервации вместе с секреторными и сосудодилатирующими проходят в составе чревных и блуждающих нервов (Irwing a. o., 1937; McSwiney, Suffolk, 1938; Ильина, 1960). Физиологическими экспериментами ряда авторов (Steinach, 1895; Кен-Кюре, 1935; Мещеряков, Коротков, 1953; Уткина, 1956, 1958; Аристова, 1959; Кузнецов, Сингатулин, 1959; Заикина, 1962) показано, что наряду с повышением тонуса раздражение задних корешков вызывает усиление сокращений желудка. Р. В. Уткина (1956, 1958, 1960) наблюдала после деафферентации желудка у собак атонию и угнетение сокращений. Основываясь на этих данных, можно считать достоверным участие заднекорешковой иннервации в моторной функции желудка. Известно также, что в постнатальный период моторная функция желудка претерпевает изменения. Установлено, что частота автоматии, пороги чувствительности к фармакологическим веществам и интенсивность метаболизма имеют этапность в развитии. Для каждого возраста характерен свой градиент автоматии, и с развитием организма возникает периодика сокращений (Коштоянц, Митрополитанская, 1934, 1935; Морачевская, 1941, 1953; Музыкантов, 1943; Белевская, 1958). По данным М. Б. Тетяевой, Д. М. Гзгзяна, Е. М. Гажала и Т. Т. Каракулиной (1962), периодика устанавливается примерно к 5 месяцам.

Данная работа предпринята для изучения роли заднекорешковой иннервации в развитии регуляторных механизмов двигательной деятельности желудка в онтогенезе. Л. А. Орбели (1935) высказал предположение о возможности «возврата» деятельности органа к начальным стадиям онтогенетического развития в условиях нарушения иннервационных механизмов. Исходя из его представлений, мы сделали попытку проследить процесс формирования нервно-гуморального механизма и его нарушение после заднекорешковой денервации желудка. С этой целью двигательная деятельность желудка исследовалась в различные возрастные периоды с последующей перерезкой задних корешков или удалением спинномозговых узлов.

МЕТОДИКА

Опыты ставили на 18 щенках в возрасте от 18 дней до 4 месяцев при различных функциональных состояниях организма, вызванных болевыми, фармакологическими и пищевыми раздражителями. Вначале у intactных щенков устанавливались особенности состояния двигательной деятельности желудка. Затем производилась (в возрасте до 4 месяцев) перерезка задних корешков или удаление спинномозговых узлов в области D_6 — D_{10} и даже D_{11} . Большое количество узлов удалять не удастся, так как щенки быстро погибают. Другие авторы (Уткина, и др.) удаляли такое же количество узлов, указывая, что заднекорешковая иннервация желудка осуществляется среднегрудными сегментами спинного мозга (Хейман, 1953).

Изучение двигательной деятельности желудка проводилось обычным баллонографическим методом; параллельно от мышц фундальной части желудка отводились биопотенциалы, посредством электрогастрографа системы ЭГС-3 (Собакин, 1953, 1954). Болевое раздражение производилось от индукционной катушки или от генератора импульсов ГИС-2. Раздражения подбирались такой силы, чтобы они вызывали сильную болевую реакцию. Раздражение выбритых участков передних лап производилось через электроды 0.5×0.5 см в течение 1 мин. Фармакологические вещества применялись в следующей дозировке: питуитрин 1.5—2 млн ед. на 1 кг веса, адреналин 0.02 мл/кг. Все опыты ставились с 9 ч. 30 м. утра на голодавших в течение 18 часов щенках. Они привыкали к станку и даже без лямок лежали на нем спокойно.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Автоматическая деятельность желудка у щенков до 40 дней жизни может продолжаться час-полтора и больше, иногда сменяясь покоем. Поздние периоды покоя удлиняются. В полном соответствии с данными М. Б. Тетяевой, Д. М. Гзгзяна, Е. М. Гажала, Т. Т. Каракулиной (1962), у щенков не удалось выявить каких-либо закономерностей в чередовании деятельности и покоя. В покое отводятся биопотенциалы с незначительной частотой (2—4 в 1 мин.), с большой длительностью (6—18 сек.) и с малой амплитудой негативного и позитивного компонентов (от 0.1 до 1.6 мв). С появлением двигательной деятельности биоэлектрическая активность возрастает (частота 3—6 в 1 сек., длительность 3—12 сек., амплитуда позитивного и негативного компонентов от 1 до 4 мв). Но в раннем возрасте двигательная деятельность и биоэлектрическая активность у щенков еще



Рис. 1. Двигательная деятельность желудка у щенка в возрасте 1 месяца 23 дней.

Сверху вниз здесь и на следующих рисунках: механограмма; отметка времени — 30 сек.; синхронная с механограммой электрогастрограмма.

хаотичны (рис. 1). Например, на протяжении опыта длительностью в 4 ч. 38 м. краткие периоды покоя у щенка неоднократно сменялись деятельностью (покой — 5 мин., деятельность 50 мин., покой 5 мин., деятельность 1 ч. 33 м. и т. д.). Позитивный и негативный компоненты амплитуды биопотенциалов в покое были от 0.3 до 1.2 мв, а при деятельности доходили до 2.5 мв. Частота импульсов при покое была 2—3 раза в 1 мин., а длительность от 8 до 12 сек. Во время деятельности импульсы возникали с большей частотой, но были менее длительны.

Особенности двигательной деятельности желудка после заднекорешковой денервации исследовались на фоне болевых раздражений. В раннем возрасте, когда еще не сформировалась нервно-гуморальная регуляция, реакция на боль могла быть иной, чем в более позднем возрасте.

М. П. Бресткин (1936), С. М. Дионесов (1936) и С. С. Серебренников (1939), нанося болевое раздражение собакам, наблюдали уменьшение секреции и объясняли это тем, что раздражение афферентных нервов вызывает через ц. н. с. усиление выхода в кровь гипофизарных гормонов. Они вызывали сужение сосудов желудка и вследствие этого уменьшение сокоотделения. Такое же значение имеет и выделяющийся при боли адреналин. Л. А. Орбели (1941) указывает, что органы внутренней секреции влияют на работу пищеварительного тракта, в частности, под влиянием совместного воздействия питуитарных гормонов и адреналина происходят изменения моторной деятельности, сходные с теми, которые наступают под влиянием боли. Исходя из этих данных, мы изучали наряду с болевым раздражением влияние питуитрина и адреналина на моторную деятельность желудка. На 18-м дне жизни нанесение болевого раздражения, даже сильного, не сопровождается торможением двигательной деятельности и угнетением биоэлектрической активности мышц желудка. Начиная с 40-го дня, наступает переходный этап в реакции желудка на болевое раздражение. В этом возрасте при обычной силе болевого раздражения торможение двигательной деятельности и изменения биоэлектрической активности отсутствуют и наблюдаются только при значительной силе

раздражения. Позднее болевое раздражение обычной силы всегда сопровождается торможением двигательной деятельности и угнетением биоэлектрической активности.

После перерезки задних корешков или удаления спинномозговых узлов у щенков, в отличие от взрослых собак (Уткина, 1956), не наблюдалось атонии и угнетения двигательной деятельности, а у некоторых же даже появлялось учащение сокращений желудка. Болевое раздражение, как и в раннем этапе онтогенеза, не сопровождалось торможением двигательной деятельности и угнетением биоэлектрической активности. Через полтора месяца после операции эффект в начале опыта был неустойчив, а затем в ответ на боль появлялось торможение сокращений и угнетение биоэлектрической активности. На рис. 2 представлены результаты опы-

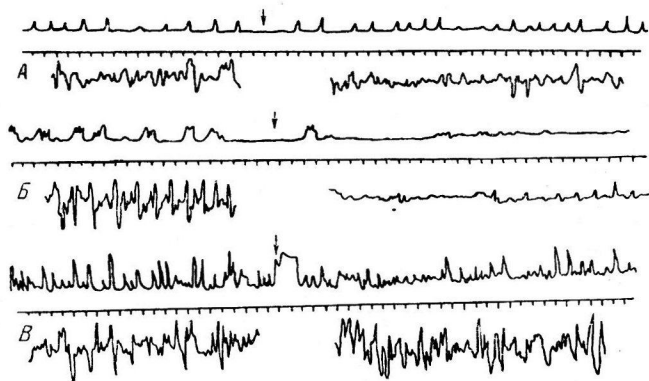


Рис. 2. Влияние болевого раздражения у щенков различного возраста и в разные сроки после заднекорешковой денервации.

А — щенок 1 месяца 9 дней; Б — щенок 2 месяцев 14 дней; В — через 30 дней после операции. Стрелки — момент нанесения болевого раздражения.

тов с болевым раздражением, типичные для интактных щенков раннего возраста и для животных с заднекорешковой денервацией желудка. У щенка в возрасте 1 месяц 9 дней в ответ на болевое раздражение нет торможения, у щенка же в возрасте 2 месяца 14 дней развивается длительное торможение. Через 30 дней после операции заднекорешковой денервации желудка, так же как у интактного щенка в раннем возрасте, торможение не развивается. Биоэлектрическая активность остается без изменений, если болевое раздражение не сопровождается торможением моторики. У щенка в 1 месяц 9 дней биоэлектрическая активность не изменяется. В возрасте 2 месяцев 14 дней уменьшаются позитивный и негативный компоненты амплитуды и длительность импульсов. Через 30 дней после заднекорешковой денервации желудка при нанесении болевого раздражения биоэлектрическая активность не изменяется. В более отдаленные послеоперационные сроки болевое раздражение всегда сопровождается торможением и соответствующим угнетением биоэлектрической активности.

В ответ на введение питуитрина тормозная реакция в процессе онтогенеза появляется постепенно. В раннем онтогенезе (18—25 дней жизни) торможение при введении питуитрина совсем не развивается. В 40 дней после некоторого периода неустойчивых эффектов наблюдалось угнетение или торможение двигательной деятельности. С 40-го по 92-й день введение питуитрина вызывало длительное торможение сокращений и угнетение биоэлектрической активности мышц желудка. На рис. 3 приводятся опыты с питуитрином, типичные для щенков в возрасте 1 месяца 25 дней. После введения питуитрина затормаживается двигательная деятельность и уг-

нетаются биоэлектрическая активность мышц желудка со снижением позитивного и негативного компонентов амплитуды и длительности позитивных импульсов. После заднекорешковой денервации желудка (до 40 дней), производимой у щенков до 4-месячного возраста, введение питуитрина, так же как у щенков раннего возраста, не сопровождалось торможением двигательной деятельности и угнетением биоэлектрической активности. Постепенно, с удлинением послеоперационного срока, введение питуитрина начинает сопровождаться торможением двигательной деятельности и угнетением биоэлектрической активности мышц желудка. Типичные для раннего послеоперационного срока кривые, записанные до и после введения питуитрина у щенка через 1 месяц 4 дня после операции, представлены на рис. 4. После введения питуитрина торможение двигательной деятельности и угнетение биоэлектрической активности мышц отсутствуют. Позднее, спустя 30—40 дней, при введении питуитрина начинает развиваться торможение двигательной деятельности и угнетение биоэлектрической активности.

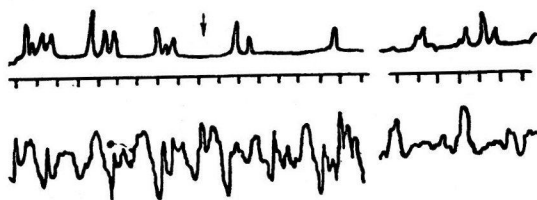


Рис. 4. Влияние питуитрина на двигательную деятельность желудка после операции через 1 месяц 4 дня.

Стрелка — момент введения питуитрина.

и котят показала, что в процессе онтогенеза повышается реактивность мускулатуры желудка к адреналину. М. Б. Тетяева и соавт. (1962) отмечают, что эффекты от адреналина на двигательную деятельность у щенков в раннем возрасте весьма разнообразны и трудно поддаются обобщению. Адреналин может совсем не действовать или вызывать положительный и двухфазный эффект. Авторы у щенков до 6-месячного возраста в большом проценте опытов наблюдали тормозное влияние.

Нами также отмечена неоднородность эффектов, но, вполне соглашаясь с этими авторами, можно при строгом разграничении возрастных изменений отметить, что более регулярный тормозной характер ответов наблюдается с 35-го до 40-го дня жизни, а до этого адреналин не действовал или вызывал возбуждающий эффект. В хроническом эксперименте нами

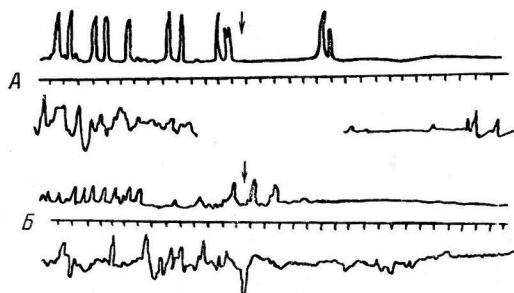


Рис. 3. Влияние питуитрина и адреналина на двигательную деятельность желудка у щенков до операции.

А — щенок 1 месяца 25 дней; Б — щенок 2 месяцев 12 дней. Стрелка на А — момент введения питуитрина, на Б — адреналина.

Раздражение чревного нерва после заднекорешковой денервации также вызывает положительный эффект, и Р. В. Уткина делает вывод, что функциональные взаимоотношения симпатической иннервации и мышечной системы желудка зависят в какой-то мере от влияния заднекорешковой иннервации. Она указывает, что со временем (через 3—4 месяца) адреналин снова вызывает угнетение сокращений. С. Э. Бельская (1958) на изолированных желудках щенков

показано, что в процессе онтогенеза тормозная реакция на адреналин появляется постепенно. У щенка в возрасте 18 дней введение адреналина не сопровождается изменением сокращений и биоэлектрической активности мышц желудка. Позднее тормозная реакция появляется после некоторого периода, причем она может быть очень незначительной по силе и краткой по времени. В некоторых случаях торможение отсутствует, и может появиться учащение сокращений. К 30—40-у дню начинает превалировать тормозной эффект. От 40-го до 86-го дня введение адреналина

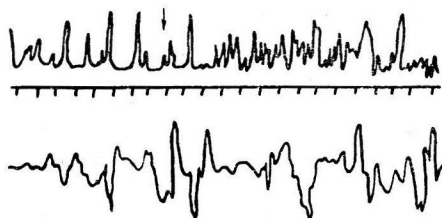


Рис. 5. Влияние адреналина на двигательную деятельность желудка через 22 дня после операции.

Стрелка — момент введения адреналина.

сопровождается уже отчетливым торможением и угнетением биоэлектрической активности мышц. На рис. 3 видно, что у щенка в возрасте 2 месяца 12 дней адреналин вызывает торможение сокращений и угнетение биоэлектрической активности мышц желудка. На рис. 5 приводится опыт, типичный для щенка на 22-й день после заднекорешковой денервации желудка. На рис. 5 видно, что после введения адреналина торможение не развилось и, наоборот, появилось учащение сокращений (что согласуется с наблюдениями Уткиной) и усиление биоэлектрической активности. Наблюдалось также увеличение частоты негативных и позитивных импульсов, а также длительности и амплитуды негативных компонентов биопотенциалов. По мере удлинения послеоперационного срока реакция на адреналин начинает изменяться подобно тому, как это было прослежено в онтогенезе. В ответ на введение адреналина так же сначала появляется угнетение, а начиная с 40-го дня полное торможение сокращений и снижение биоэлектрической активности мышц желудка. На основании всех изложенных экспериментальных данных можно прийти к заключению, что в процессе онтогенеза нервно-гуморальная регуляция двигательной деятельности развивается не сразу. При нанесении болевого раздражения и введении питуитрина и адреналина у щенков до 40-го дня жизни отсутствует характерная для более взрослых животных тормозная реакция, появляющаяся к 40-му дню жизни. Заднекорешковая денервация желудка вызывает исчезновение уже установившейся тормозной реакции на боль, питуитрин и адреналин.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что на ранних стадиях онтогенеза в желудке смена покоя и деятельности возникает нерегулярно. Превалирующей является автоматическая деятельность, возможно, обусловленная местной иннервацией. На этой стадии развития ее трудно затормозить, применяя даже такие сильные раздражители, как боль, питуитрин и адреналин, вызывающие у более взрослых щенков угнетение или полное прекращение сокращений и резкое снижение биоэлектрической активности мышц желудка. Следовательно, в процессе онтогенеза нервно-гуморальная регуляция двигательной деятельности развивается не сразу и у щенков до 40-дневного возраста отсутствует тормозная реакция на эти раздражители, характерная для более взрослых животных. Лишь по мере созревания системы афферентной и эфферентной иннервации устанавливаются полноценные связи между спинальными центрами и желудком. К 40 дням жизни, после некоторого периода неустойчивых эффектов появляется тормозная реакция двигательной деятельности на боль, питуитрин, адреналин, выражающаяся в прекращении сокращений и угнетении биоэлектрической активности мышц желудка. К этому можно добавить, что подобные закономерности выявляются не только на примере постепенного появления тормозной реакции двигательной деятельности, но аналогичные явления наблюдаются и в постнатальный период развития почечной деятельности (Николенко, 1957; Гинединский, 1963). В раннем возрасте не только такой раздражитель, как боль, не вызывает рефлекторной реакции на двигательную деятельность желудка, но так же отсутствует рефлекторное торможение сокращений при дразнении пищи и «мнимом» кормлении.

Угнетающее влияние «многого» кормления на двигательную деятельность развивается постепенно (Тетяева, с соавт., 1962). Также постепенно появляется тормозная реакция на болевой синдром. В настоящее время мы не располагаем достаточным материалом для объяснения всех изложенных экспериментальных данных. Но то, что у щенков более старшего возраста после заднекорешковой денервации наблюдается «возврат» к ранним этапам онтогенеза, может говорить о том, что обнаруженные нами факты обусловлены недостаточным созреванием нервных связей. Кратковременность нарушений при перерезке или удалении спинномозговых узлов в области D_6 — D_{10} (даже D_{11}) объясняется, вероятно, наличием большой зоны перекрытий (Григорьева, 1949; Ильина, 1960), существующей для заднекорешковой иннервации; восстановление иннервационного механизма происходит, вероятно, за счет этого. Р. В. Уткина (1960) показала, что тормозная реакция на адреналин восстанавливается после заднекорешковой денервации через 3—4 месяца. У молодых щенков восстановление тормозной реакции на боль, питуитрин и адреналин происходит значительно быстрее.

Отмеченные нами закономерности находятся в соответствии с представлениями Л. А. Орбели (1935) об эволюции нервно-мышечной функции.

ВЫВОДЫ

1. У щенков в раннем возрасте (до 40 дней) отмечается ряд особенностей двигательной деятельности желудка. Смена покоя и деятельности желудка происходит через самые различные интервалы времени с превалированием автоматической деятельности. Биопотенциалы от мышц желудка можно зарегистрировать как во время движений желудка, так и при покое. Болевое раздражение не сопровождается торможением двигательной деятельности и изменением биоэлектрической активности мышц желудка. Подкожное введение питуитрина в дозе 1.5—2 млн единиц на 1 кг веса щенка и адреналина 0.02 мг/кг не вызывают торможения двигательной деятельности и снижения биоэлектрической активности мышц желудка.

2. После 30—40-го дня жизни болевое раздражение, питуитрин и адреналин, после некоторого периода неустойчивых эффектов, вызывают торможение двигательной деятельности и резкое снижение биоэлектрической активности мышц желудка.

3. После перерезки задних корешков или удаления спинномозговых узлов в области D_6 — D_{10} (иногда D_{11}), как и на более ранних этапах онтогенеза, в ответ на болевое раздражение, введение питуитрина и адреналина не развивается торможения двигательной деятельности и угнетения биоэлектрической активности мышц желудка. Через полтора месяца после заднекорешковой денервации желудка, спустя некоторый период неустойчивых эффектов, болевое раздражение, питуитрин и адреналин начинают вызывать торможение двигательной деятельности и угнетение биоэлектрической активности мышц желудка.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристова В. В., Сб. научн. раб. Ярославск. мед. инст., в. 22, 111, Ярославль, 1959.
- Беленькая С. Э., Матер. по эволюц. физиолог., 3, 3, 22, 1958.
- Бресткин М. П., Физиолог. журн. СССР, 20, в. 4, 790, 1936.
- Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. Изд. АН СССР, М., 1963.
- Григорьева Т. А., Усп. соврем. биол., 28, № 4, 1949.
- Дионесов С. М., Физиолог. журн. СССР, 20, в. 6, 792, 1936.
- Заикина М. Г., Матер. Научн. конфер. по пробл. «Функциональные взаимоотношения между различными состояниями организма в норме и патологии», Иваново, 1962.
- Ильина В. И. Строение и реактивные свойства систем внутренних органов. М., 1960.
- Кен-Кюре, Сов. невропатолог., психиатр. и психогиг., 4, 146, 1935.
- Коштыянец Х. С., Р. Л. Митрополитанская, Физиолог. журн. СССР, 17, в. 6, 1309, 1934; 19, в. 3, 682, 1935.
- Кузнецов Е. И., Р. Г. Сингатулин, Сб. научн. раб. Ярославск. мед. инст., в. 22, 108, 1959.

- Мещеряков А. М., А. Г. Коротков, Физиолог. журн. СССР, 39, № 4, 448, 1953.
- Морачевская Е. В., Физиолог. журн. СССР, 30, в. 6, 681, 1941; 39, № 4, 437, 1953.
- Музыкантов А. А., Бюлл. экспер. биол. и мед., 15, в. 3, 688, 1943.
- Николенко Е. А. В кн.: Материалы по эволюционной физиологии, 2, 151. Л., 1957.
- Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Л., 1935; Клини. мед., 19, № 6, 1941.
- Собакин М. А., Бюлл. экспер. биол. и мед., 36, в. 9, 76, 1953; 38, в. 12, 63, 1954.
- Серебренников С. С., Физиолог. журн. СССР, 27, в. 3, 4, 1939.
- Тетяева М. Б., Д. М. Гзгзян, Е. М. Гажала, Т. Т. Каракулина, Физиолог. журн. СССР, 48, № 7, 864, 1962.
- Уткина Р. В. Физиолог. журн. СССР, 42, № 12, 1059, 1956; 44, № 8, 736, 1958; Тр. Научн. конфер. по пробл. физиолог. и патолог. пищевар., Арх. Мед. инст., Иваново, 1960.
- Хейман Ф. Б., Вопр. морфолог. перифер. нервн. сист., в. 2, 69, 1953.
- Irving J., B. Swiney, S. Suffolk, Journ. Physiol., 89, № 1-4, 92, 1937.
- McSwiney B. A., S. Suffolk, Journ. Physiol., 93, № 13, 104, 1938.
- Steinach F., Pflüg. Arch., 60, 593, 1895.

Поступило 5 I 1954

ONTOGENETIC STUDY ON THE RÔLE OF POSTERIOR ROOT INNERVATION IN GASTRIC MOTILITY IN PUPPIES

By *N. A. Galitskaia*

From the I. M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology
and Biochemistry, Leningrad

О ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОЦЕНКЕ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ

Г. С. Катинас

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

Многочисленные исследования органов движения позвоночных показали тесную связь между строением и деятельностью скелетных мышц. Эта связь отчетливо проявляется в экспериментах с изменением нагрузок (Красуская, 1923; Siebert, 1928; Hoffmann, 1938; Ковешникова, 1951; Бодрова, 1958, 1959); функциональные факторы влияют на нормальное развитие мускулатуры после рождения (Alder a. o., 1958; Катинас, 1959a, 1959b; Яковлева, 1959); в сравнительно-морфологическом ряду тоже прослеживается зависимость строения отдельных мышечных групп от особенностей локомоторных актов животных, что в свою очередь определяется их образом жизни, их экологией (Касьяненко, 1953, 1958; Никольская, 1954; Бодрова, 1963; Катинас, 1963a; Яковлева, 1963). Влияние функциональных особенностей сказывается не только на строении непосредственно мышечной ткани, но и на строении сосудов, питающих мышцы (Катинас, 1957, 1963b), а также моторных нервных окончаний (Ковешникова, 1954; Яковлева, 1954).

Хотя подобных фактов накопилось очень много, конкретные механизмы, при помощи которых реализуется формообразующая роль функции, во многом не ясны. В самых общих чертах они представляются следующим образом: в процессе эволюции изменения организмов затрагивают сначала поведенческие реакции особей, затем распространяются на функции отдельных систем и органов и, наконец, могут завершаться преобразованием морфологической структуры органов (Смирнов, 1957; Хозацкий, 1957; Бей-Биенко, 1959).

Перестройка структуры тоже происходит, видимо, постепенно. Мы имели возможность исследовать строение скелетных мышц передней конечности у 10 видов семейства беличьих (*Sciuridae*), обитающих в различных условиях среды. Оказалось, что степень межвидовых различий, выраженная через коэффициент вариации, больше для показателей, характеризующих внутреннюю структуру мышц, чем для показателей, характеризующих их внешнюю форму.

В то же время данные биомеханики дают основание полагать, что именно внутренняя структура мускулов наиболее тесно связана с их функциональными свойствами. Обычно считается, что амплитуда укорочения коррелирована с длиной мышечных пучков, сила — с физиологическим поперечником мышцы, скорость — с перистостью мускула, а выносливость — со степенью развития соединительнотканых образований (Лесгафт, 1902; Strasser, 1908; Fick, 1910; Беритов, 1925; Ухтомский, 1927; Ковешникова, 1940; Касьяненко, 1947; Benninghoff, Rollhäuser, 1952; Ernst, 1963). Эти заключения основаны, как правило, не на прямых опытах, а на приложении общих физических закономерностей к деятельности живой системы, причем некоторые положения являются спорными (см. Гамбарян, 1960). Единственная известная нам работа по прямой проверке связи силы мышц с их физиологическим поперечником выполнена М. В. Лебедевой и М. Б. Тетяевой (1936) и содержит ряд методических неясностей.

Достоверно установить корреляции между функциональными и морфологическими особенностями мышц очень важно, так как это не только способствовало бы решению ряда теоретических вопросов, но и позволило бы по морфологическим признакам достаточно объективно судить о функциональных свойствах как крупных мышечных групп, так и отдельных мускулов, причем не только в нормальных, но и в измененных условиях деятельности. Для оценки функциональных свойств скелетных мышц существует очень много методов, поэтому в задачу данной работы входило выбрать и проверить приемы, которые позволили бы количественно и по возможности разносторонне оценивать деятельность скелетных мышц. В качестве объекта исследования был избран локтевой сгибатель кисти лабораторной крысы. Движения передних конечностей этих животных очень разнообразны, и можно было ожидать проявления ряда свойств, которые обеспечивают потребность в широкой градации и дифференцированности движений.

МЕТОДИКА

Функциональные свойства локтевого сгибателя кисти определялись у 24 животных, наркотизированных внутривенно уретаном (0.2 г на 100 г веса тела). Раздражение перерезанного локтевого нерва осуществлялось прямоугольными импульсами длительностью 0.5 мсек. Дистальный конец сухожилия мускула соединялся с рычагом регистрирующего прибора. Вся мышца оставалась под кожей, кровоснабжение ее не нарушалось. Через рычаг тяга передавалась на емкостной датчик, импульсы с которого поступали на осциллограф и вызывали отклонение луча, пропорциональное напряжению мускула в изометрическом режиме сокращения. Длина и исходное напряжение мышцы могли изменяться.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для определения силы сокращения мускула строились две кривые: длина—напряжение и величина раздражения—напряжение.

Чтобы получить кривую длина—напряжение, мышца постепенно растягивалась ступенями по 0.25 мм. Запись производилась без горизонтальной развертки процесса. При этом на снимке регистрировался вертикальный отрезок; уровень его нижнего конца соответствовал силе исходной тяги мышцы (без раздражения), а длина — силе сокращения в ответ на одиночный импульс (рис. 1, А, В). В итоге определялась оптимальная длина мускула, при которой сила сокращения являлась наибольшей.

Для построения кривой раздражение—напряжение постепенно увеличивалась, начиная с пороговой, величина раздражения; напряжение мышцы ступенчато нарастало [как это и описано в основных руководствах (Беритов, 1959)]. Сопоставление ряда опытов показало, что на этой кривой можно выделить 4 участка (рис. 1, В). При величине раздражения, превышающей пороговую до 2 раз, напряжение мускула увеличивается очень быстро, достигая 50—60% максимально возможного. Далее, до величины раздражения, превосходящей пороговую в 8—10 раз, напряжение мышцы нарастает медленнее, достигая 80% и более максимально возможного. На третьем участке нарастание напряжения мышцы еще более замедляется, и при силе раздражения, превосходящей пороговую 8—20 раз и более, достигается максимум. Зная величину максимального напряжения при данной длине мускула, легко было рассчитать и максимальное напряжение при оптимальной длине. После достижения максимума напряжение мышцы уменьшалось (4-й участок кривой), что соответствовало проявлению пессимума силы раздражения.

При сходной постановке опыта с межреберными мышцами и диафрагмой кошки В. Д. Глебовский (1961а) наблюдал на кривой лишь 2 участка. Видимо, наличие нескольких участков свидетельствует, что разные нервно-мышечные единицы (н. м. е.) не только имеют разный порог возбуждения, но и пессимум силы раздражения проявляется у них не сразу, и таким образом можно говорить об уровне пессимума силы отдельных групп н. м. е. В локтевом сгибателе крысы существует, видимо, не менее трех таких групп, дыхательные же мышцы и диафрагма более однородны по своему составу; это можно поставить в связь с их более однообразной деятельностью по сравнению с мышцами передней конечности.

Хорошо известно, что в составе скелетных мышц различаются «тонические» и «фазические», «быстрые» и «медленные» н. м. е. Они отчетливо выявляются у низших позвоночных, вопрос же о свойствах н. м. е. у млекопитающих еще не может считаться окончательно разработанным. Е. К. Жуков (1956) считает, что в составе мышц млекопитающих следует различать и фазические, и тонические, и промежуточные волокна, Р. Гранит (1957) разделяет точку зрения, что тонические волокна встречаются у них только в составе мышечных веретен. Кушинский, Люльман, Хефке и Мушолл (Kuschinsky, Lüllmann, Hoefke, Muscholl, 1956) вообще не нашли каких-либо физиологических различий во времени сокращения и в реакции на ацетилхолин между разными мышцами белой крысы.

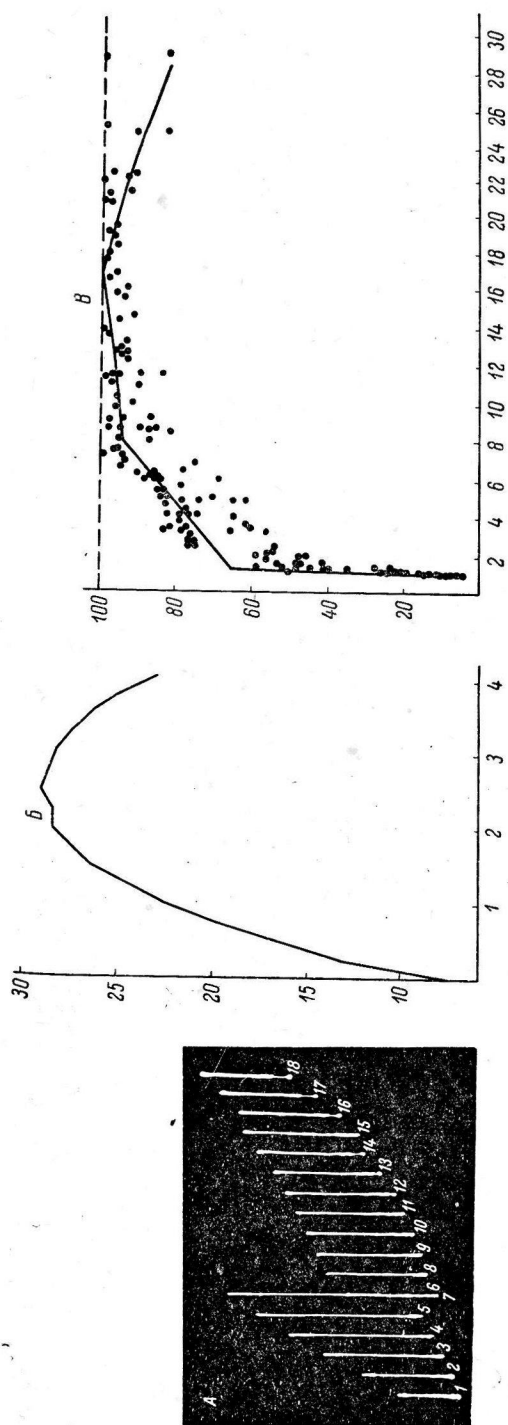


Рис. 1. Определение силы сокращения локтевого сгибателя кисти.

А — регистрация сокращений на фотогенке при растяжении мускула от 0 до 1.25 до 4 мм (8—18; чувствительность прибора уменьшена в 2 раза). Б — кривая длина—напряжение; по оси абсцисс — растяжение мускула (в мм); по оси ординат — напряжение (в г). В — зависимость напряжения мышцы от силы раздражения; по оси абсцисс — сила раздражения (по сравнению с пороговой), по оси ординат — напряжение мускула (максимальное принято за 100 %).

Мы попытались выявить в составе локтевого сгибателя кисти н. м. е., различающиеся по временным параметрам сокращения. При одиночном сокращении напряжение мускула изменялось не равномерно, а волнами (рис. 2, *а—д*). В зависимости от величины раздражения время развития максимального напряжения тоже не оставалось неизменным. Создается впечатление, что в этом проявляется напряжение мышечных волокон, которые имеют разную скорость сокращения и различный уровень пессимума силы. Так, при переходе от кривой 2 к кривой 3 напряжение возрастало преимущественно за счет волокон со скоростью сокращения около 20 мсек., при переходе от кривой 4 к кривой 5 — около 30, а при переходе к кривой 6 — около 15 мсек.

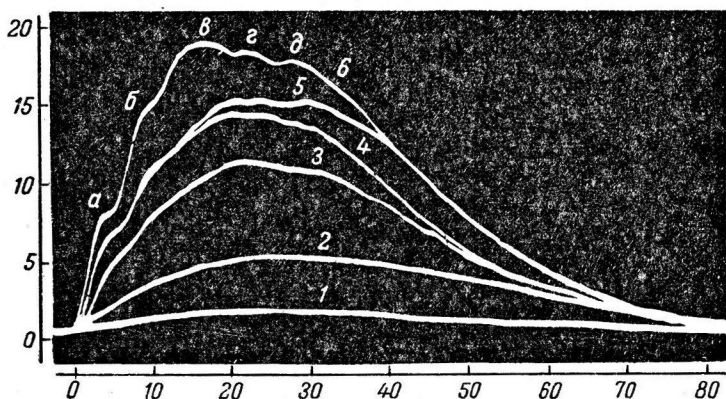


Рис. 2. Прирост напряжения локтевого сгибателя кисти с увеличением силы раздражения.

По оси абсцисс — время (в мсек.); по оси ординат — напряжение мускула (в г).
Остальные объяснения в тексте.

Чтобы выявить эти соотношения более точно, в 5 опытах были измерены ординаты кривых одиночного сокращения через 0.75—1.5 мсек. развертки процесса. Изменение напряжения мышцы ($\delta_P = \frac{P_2 - P_1}{P_1}$) было сопоставлено с изменением величины раздражения ($\delta_U = \frac{U_2 - U_1}{U_1}$). При $\frac{\delta_P}{\delta_U} = 1$ прирост напряжения мышцы соответствовал приросту величины раздражения.

На рис. 3 представлены кривые одиночного сокращения, записанные в одном опыте. Сопоставление кривых *а* и *б* показало, что прирост напряжения мышцы был почти одинаковым в любое время после начала сокращения и превышал прирост силы раздражения в 11—12 раз. При раздражениях, превышающих пороговые в несколько раз, четко проявлялась неодинаковая степень прироста напряжения мускула в разные фазы развития сокращения. Внешне кривые одиночного сокращения мало отличались друг от друга (рис. 3, *в, г*), но анализ измерений показал, что период развития сокращения (влево от стрелки) можно разделить по крайней мере на 3 этапа, которые отличаются друг от друга величиной реакции и совпадают с разверткой процесса 0—7, 7—15 и 15—27 мсек.

Прирост напряжения мышцы на первом этапе замедляется уже при раздражениях, превышающих пороговое в 1.2—1.5 раза, а при раздражениях, превышающих пороговое в 1.8—2.0 раза, можно было видеть проявление пессимума силы. На втором и третьем этапе заметное ослабление прироста напряжения наступало при раздражениях, превышающих по силе пороговые в 2—3 раза, а при раздражении, превышающем пороговое

в 7—10 раз, здесь тоже мог наблюдаться пессимум силы раздражения. Таким образом, самые «быстрые» н. м. е. имели наименьший уровень пессимальной реакции. Реакция н. м. е., проявляющаяся на втором участке кривой, отличалась неустойчивостью, это явствовало из резких колебаний прироста напряжения мышцы и соответствовало волнам на исходных кривых одиночного сокращения. Число волн достигало 5—6. Видимо, в пределах трех основных групп, различаемых по уровню пессимальной реакции, в свою очередь существуют н. м. е. с различной скоростью сокращения. Это согласуется с данными В. Д. Глебовского (1961б), который в составе двигательных нервных α - и β -волокон выделил несколько подгрупп.

3 основные группы н. м. е. выявлялись не только при одиночных, но и при тетанических раздражениях локтевого сгибателя кисти. Сочетая различную силу и частоту раздражения, можно получить волнообразный тетанус, описанный Н. Е. Введенским (1886). А. М. Гоциридзе (1962) выделил несколько форм волнообразного тетануса, указав, что его природа неясна, хотя, несомненно, протекание его «зависит от степени пессимальности не прямой тетанизации мышцы». Нам представляется, что отдельные волны тетануса являются проявлением реакции групп н. м. е., различающихся между собою по порогу возбуждения, уровню пессимума силы раздражения, по скорости реакции и, возможно, по функциональной подвижности. В отличие от А. М. Гоциридзе, работавшего с амфибиями, мы наблюдали, что волнообразный тетанус проявляется отчетливее всего при низкой частоте раздражения (рис. 4, А, Б) и длительной тетанизации. При длительной тетанизации функциональная подвижность н. м. е. меняется, и они друг за другом включаются в работу. С увеличением частоты раздражения это время уменьшается, волны тетануса развиваются скорее и, придвигаясь к началу сокращения, начинают маскировать друг друга. При частоте раздражения свыше 60—90 импульсов в 1 сек. они исчезают и вновь могут проявляться при пессимальных частотах раздражения свыше 200—500 импульсов в 1 сек. (рис. 4, В). Таким образом, разные н. м. е. отличаются друг от друга и по пессимальной частоте раздражения.

О скоростных качествах мускула мы судили по частоте раздражения, при которой проявляется суперпозиция одиночных сокращений, по частоте, при которой зубчатый тетанус становится сплошным, и по оптимальной частоте раздражения, при которой напряжение мышцы становится мак-

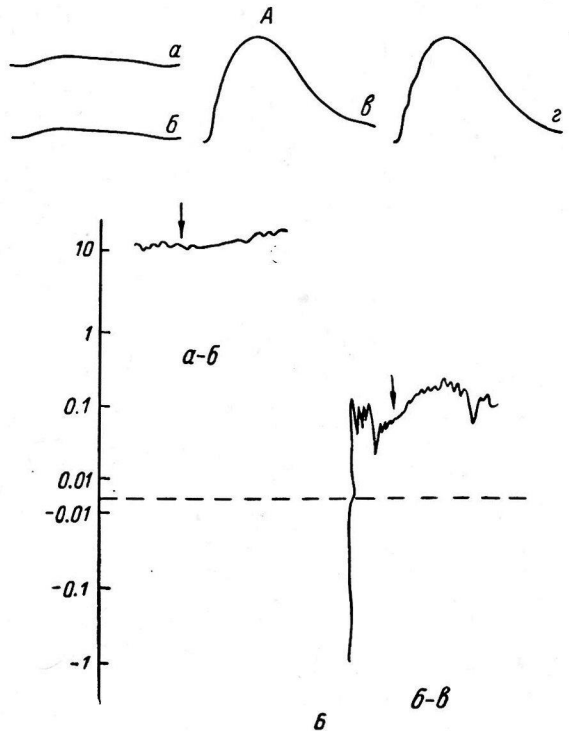


Рис. 3. Реакция разных волокон локтевого сгибателя кисти на пороговую силу раздражения (а), на силу раздражения, превышающую пороговую на 5% (б), в 5 (в) и 7 (г) раз.

А — кривые одиночного сокращения; Б — отношение прироста напряжения мускула к приросту силы раздражения (по оси ординат) в различные фазы сокращения мышцы (по оси абсцисс), каждый график является результатом сравнения двух последовательных кривых одиночного сокращения. Стрелки — момент наибольшего напряжения мышцы.

симальным. У локтевого сгибателя кисти суперпозиция сокращений проявлялась при 12 импульсах в 1 сек., а оптимальная частота составляла 135 (рис. 5); при этой же частоте, а иногда и при несколько большей, зубчатый

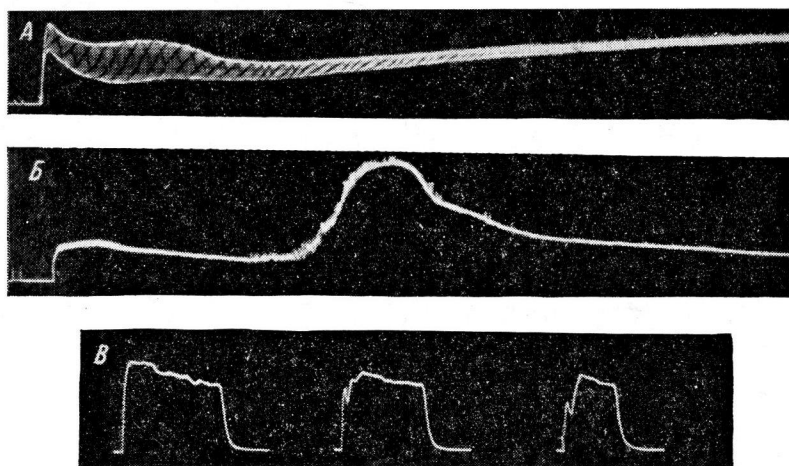


Рис. 4. Волнообразный тетанус при раздражении лучевого сгибателя кисти с частотой 18 (А), 40 (Б), 475, 700 и 1000 (В) импульсов в 1 сек.

Сила раздражения превышает пороговую соответственно в 5, 4 и 3.4 раза.

тетанус переходил в сплошной. При раздражениях свыше 200 импульсов в 1 сек. начинал проявляться пессимум частоты раздражения.

Каждому тетаническому раздражению в опыте предшествовало одиночное, и величина напряжения при тетанусе выражалась в единицах, кратных величине одиночного сокращения. По величине тетануса в указанных единицах и максимальному напряжению при одиночном сокращении определялась абсолютная, или полная сила мышцы, т. е. предельное напряжение, которое она может развить при оптимальной частоте раздражения. Это напряжение равнялось 200—300 г.

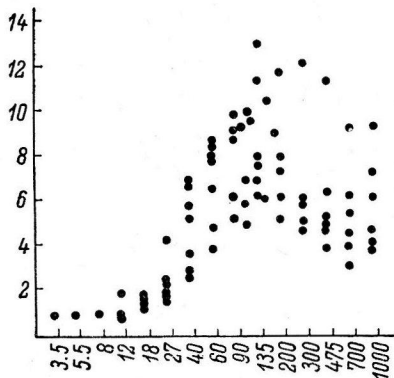


Рис. 5. Максимальное напряжение локтевого сгибателя кисти при разной частоте раздражения.

По оси ординат — единицы, кратные величине одиночного сокращения; по оси абсцисс — частота импульсов в 1 сек.

Указанные пробы позволяют давать достаточно точную количественную характеристику любой скелетной мышце и сопоставлять особенности нервно-мышечных приборов различных отделов аппарата движения одного животного или сходных отделов аппарата движения у разных животных как в нормальных условиях, так и после различных экспериментальных вмешательств. Проба с ацетилхолином для выявления тонических и тетанических н. м. е. (Rückert, 1930; Жуков, 1956, и др.) нами не применялась. Природа ацетилхо-

линовой контрактуры мышцы и ее нормального сокращения, видимо, не одинаковы (Самосудова, Франк, 1962), нас же интересовали в первую очередь свойства нормальной мышцы. Другой способ выявления тонических н. м. е., а именно исследование расслабления мышцы после короткого тетанического раздражения не дал для локте-

вого сгибателя кисти крысы положительных результатов: расслабление после такого раздражения протекало не дольше, чем после одиночного. Кроме того, в мускулах конечностей достаточно высоко организованных млекопитающих трудно ожидать наличия типичных тонических н. м. е. Можно думать, что выявление нескольких групп н. м. е. в локтевом сгибателе кисти крысы свидетельствует о неоднородности свойств в пределах фазических структур.

ВЫВОДЫ

1. Для характеристики полной силы скелетной мышцы необходимы: регистрация кривой длина—напряжение; регистрация кривой величина раздражения—напряжение, сравнение напряжения при тетанусе при оптимальной частоте раздражения с напряжением при одиночном сокращении.

2. Для характеристики скоростных качеств мышцы могут служить: время развития максимального напряжения после одиночных раздражений разной величины; частота, при которой проявляется суперпозиция сокращений; оптимальная частота раздражения; частота перехода зубчатого тетануса в сплошной.

3. Для выявления фазических н. м. е. с различными функциональными особенностями удобно проводить сравнение кривых одиночного сокращения, полученных при разной силе раздражения, и анализ волнообразного тетануса.

4. В составе локтевого сгибателя кисти крысы выявлено не менее 3 групп н. м. е., различающихся по порогу возбуждения, уровню пессимума силы раздражения, скорости сократительной реакции и, возможно, по функциональной подвижности.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я., Журн. общ. биол., 20, 5, 351, 1959.
 (Беритов И. С.) Beritoff I., Pflug. Arch., 209, 763, 1925; Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной системы, 1. М., 1959.
 Бодрова Н. А., Арх. анатом., гистол. и эмбриол., 35, 6, 84, 1958; 37, 12, 45, 1959; 45, 12, 51, 1963.
 Введенский Н. Е. (1886), Полн. собр. соч., 2, Л., 1951.
 Гамбарян П. П. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. Ереван, 1960.
 Глебовский В. Д., Физиол. журн. СССР, 47, № 4, 427, 1961a; № 10, 1267, 1961b.
 Гоциридзе А. М. В кн.: Проблемы лабильности, парабоза и торможения, 82. М., 1962.
 Гранит Р. Электрофизиологические исследования рецепции. М., 1957.
 Жуков Е. К. Исследование о тонусе скелетных мышц. Л., 1956.
 Касьяненко В. Г. Аппарат движения и опоры лошади. Киев, 1947; Зоол. журн., 32, 749, 1953; Тр. VI Всесоюз. съезда анатомов, гистолог. и эмбриол., 85, Харьков, 1958.
 Катинас Г. С., Изв. Акад. педагог. наук РСФСР, 94, 161, 1957; Тр. III Научн. конфер. по возрастной морфолог., физиол. и биохим., 476, М., 1959a; в кн.: Возрастная морфология и физиология, 102. М., 1959b; Матер. докл. Всесоюз. научн. конфер., посвящ. 90-летию Казанск. ветеринарн. инст., 765, 1963a; Арх. анатом., гистол. и эмбриол., 45, 8, 67, 1963b.
 Ковешникова А. К., Изв. Естественнаучн. инст. им. Лесгафта, 23, 245, 1940; Изв. Акад. педагог. наук РСФСР, 35, 19, 1951; Изв. Естественнаучн. инст. им. Лесгафта, 26, 190, 1954.
 Красуская А. А., Изв. инст. им. Лесгафта, 6, 97, 1923.
 Лебедева М. В., М. Б. Тетяева, Изв. Естественнаучн. инст. им. Лесгафта, 20, 167, 1936.
 (Лесгафт П. Ф.) Lesshaft, P., Anat. Hefte, 66, 31, 1902.
 Никольская В. Н. Особенности строения конечностей некоторых млекопитающих в связи с лазающим образом жизни. Автореферат дисс. Л., 1954.
 Самосудова Н. В., Г. М. Франк, Биофизика, 7, 4, 411, 1962.
 Смирнов П. К., Вестн. ЛГУ, 21, 106, 1957.
 Ухтомский А. А. (1927), Собр. соч., 3, Л., 1952.

- Хозацкий Л. И., Вестн. ЛГУ, 21, 155, 1957.
Яковлева Е. С., Изв. Естественнаучн. инст. им. Лесгафта, 26, 208, 1954; Арх. анатом., гистолог. и эмбриолог., 37, 12, 35, 1959; 44, 5, 117, 1963.
Alder A. B., G. W. C. Crawford, R. G. Edwards, Proc. Roy. Soc., B, 148, 931, 207, 1958.
Benninghoff A., H. Rollhäuser, Pflüg. Arch., 254, 527, 1952.
Ernst E. Biophysics of the Striated Muscle. Budapest, 1963.
Fick R. Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. Jena, 1910.
Hoffmann A., Z. mikr.-anat. Forsch., 43, 595, 1938.
Kuschinsky G., H. Lüllmann, W. Hoefke, E. Muscholl, Anat. Anz., 103, 116, 1956.
Rückert W., Pflüg. Arch., 226, 323, 1930.
Siebert W., Z. klin. Med., 109, 350, 1928.
Strasser H. Lehrbuch der Muskel- und Gelenkmechanik, 1. Berlin, 1908.

Поступило 13 III 1964

ON FUNCTIONAL EVALUATION OF SKELETAL MUSCLES

By *G. S. Katinas*

From the Department of Comparative Physiology and Pathology,
Institute of Experimental Medicine, Leningrad

ЗНАЧЕНИЕ ДВИГАТЕЛЬНОЙ ЗАДАЧИ
ПРИ РИТМИЧЕСКОЙ РАБОТЕ РАЗЛИЧНОЙ ТЯЖЕСТИ

Д. П. Букреева, Л. И. Переслени

Лаборатория физиологии труда Научно-исследовательского института
физического воспитания и школьной гигиены АПН РСФСР, Москва

Исследования, проведенные на человеке, выполняющем работу различного характера, неизменно показывают, что во время работы (при трудовых операциях или спортивных упражнениях) все параметры движения чрезвычайно вариативны: сила удара, скорость замаха и удара (Бернштейн, 1923, 1924; Косилов, Фарфель, 1938; Любомирский, 1963) при работе молотком; скорость и число шагов при беге (Фрейберг, 1961); усилие при опиловке (Персон, 1958) и т. д.

Значительная изменчивость всех параметров движения, даже в таких автоматизированных движениях, как ходьба и бег, заставляет задуматься о ее биологической целесообразности. Исследования М. А. Алексеева, М. С. Залкинда и В. М. Кушнарева (1962), проведенное на человеке, с решением задачи выбора, основанного на вероятностном подкреплении двигательных реакций, а также В. И. Варшавского, И. П. Воронцовой и М. Л. Цейтлина (1962) на модели стохастического автомата позволяют считать, что изменчивость различных параметров организма отражает активный поиск правильного решения поставленной перед объектом задачи. Значение двигательной задачи при любой форме активности организма особенно четко сформулировано в последних работах Н. А. Бернштейна (1961, 1962).

Предметом настоящего исследования является выявление соотношения длительности различных компонентов ударного движения и их вариативности при выполнении двигательной задачи — работать в ритме сигналов метронома.

МЕТОДИКА

Исследование проводилось на 14 испытуемых. Изучаемое модельное движение представляло собой удар по платформе «ударником» различного веса (150, 350, 650, 830, 1170, 1570 г). «Ударник» состоял из ручки и навинчивающегося на нее основания цилиндрической формы. Форма «ударника» позволяла ограничить движение кистью, поэтому изучаемое ударное движение осуществлялось перемещением руки в локтевом суставе. Перед испытуемым ставилась двигательная задача — работать в ритме сигналов метронома, поддерживая амплитуду удара по возможности постоянной. Сигналы метронома подавались через наушники с частотой 30, 90, 150 и 210 в 1 мин. Испытуемый работал «ударником» любого из указанных выше весов в каждом ритме на протяжении 15—75 сек.

Регистрация движения в локтевом суставе производилась потенциометрическим методом. Схема включения потенциометра ($R=400$ ом) в наших опытах позволяла регистрировать изменение угла на 0.5° . Механограмма регистрировалась на фотобумаге шлейфом 50 ма с собственной частотой колебаний 2500 гц при скорости протяжки 16 см в 1 сек. Изменение угла на 0.5° отклоняло луч гальванометра на 1—3 мм (ток, согласно схеме включения, изменялся по параболической кривой). Корпус «рабочего» потенциометра прикреплялся неподвижно к одной бранше, а движок его — к другой. Бранши приклеивались к плечу и предплечью клеолом и дополнительно фиксировались резиновыми лентами. Сопротивление второго потенциометра, включенного в схему, также составляло 400 ом. Применявшаяся нами методика регистрации механограммы позволила анализировать каждое движение с точностью до 5 мсек.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 приведен отрезок ленты с записью механограммы движения. При анализе экспериментального материала определялась длительность четырех компонентов ударного движения: 1 — пауза, отрезок времени от

момента окончания удара до начала сгибания; 2 — сгибание или замах; 3 — плато, отрезок времени от момента окончания сгибания до начала разгибания; 4 — разгибание—удар.

Средние данные длительности ударного движения и его компонентов

Груз (в г)	Ритм сигналов (в 1 мин.)	Компоненты движения												Период движе- ния (в мсек.)
		пауза			сгибание			плато			разгибание			
		σ	M (в мсек.)	$\pm m$	σ	M (в мсек.)	$\pm m$	σ	M (в мсек.)	$\pm m$	σ	M (в мсек.)	$\pm m$	
150	30	331	520	± 43	185	685	± 24	248	470	± 32	71	210	± 9	1925
	90	28	65	± 4	43	275	± 6	54	100	± 7	26	160	± 3	635
	150	19	55	± 2.5	9	150	± 1	24	55	± 3	19	105	± 2.5	405
	210	16	40	± 2	14	100	± 2	16	45	± 2	19	95	± 2.5	305
350	30	214	305	± 28	340	790	± 44	284	495	± 36	79	200	± 10	1860
	90	21	70	± 3	28	275	± 4	48	100	± 6	27	155	± 4	630
	150	13	50	± 2	27	160	± 3.5	17	60	± 2	16	105	± 2	400
	210	10	35	± 1	18	105	± 2	17	45	± 2	15	95	± 2	315
650	30	172	165	± 19	216	670	± 26	336	630	± 43	95	280	± 11	1865
	90	19	70	± 2	34	250	± 3	45	130	± 6	20	155	± 2	650
	150	12	55	± 1	40	120	± 4.5	20	70	± 3	14	105	± 1.5	395
	210	18	45	± 2	15	65	± 2	21	55	± 3	20	80	± 2	280
830	30	69	90	± 9	172	1040	± 22	179	455	± 23	68	265	± 9	1850
	90	16	65	± 2.5	44	275	± 6	37	100	± 5	33	150	± 4	620
	150	14	45	± 2.0	25	150	± 3	17	60	± 2	15	100	± 2	390
	210	14	35	± 2	20	95	± 3	14	55	± 2	14	85	± 2	295
1170	30	58	80	± 7.5	290	885	± 38	350	605	± 45	100	370	± 14	1885
	90	26	65	± 3	40	280	± 5	51	115	± 7	25	125	± 3	640
	150	14	60	± 2	22	160	± 3	19	60	± 2	25	80	± 3	390
	210	13	60	± 2	26	90	± 3	14	55	± 2	21	85	± 3	310
1570	30	17	70	± 2	248	1025	± 32	250	480	± 32	75	240	± 10	1845
	90	22	65	± 3	55	280	± 7	44	110	± 6	29	140	± 4	625
	150	21	40	± 3	41	165	± 5	18	65	± 2	24	105	± 3	405
	210	13	40	± 2	28	100	± 4	19	55	± 2	19	95	± 2.5	315

В таблице приведены средние данные (из 60—80 случаев), отражающие длительность (в мсек.) всех четырех компонентов ударного движения

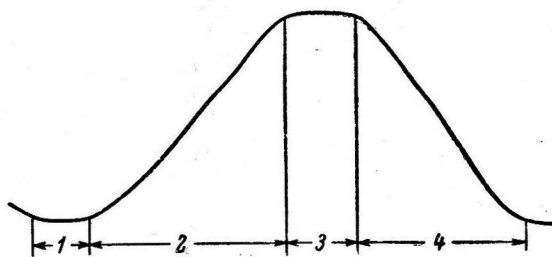


Рис. 1. Механограмма движения руки испытуемого С. (13 лет) в локтевом суставе при работе «ударником» весом 650 г в ритме 90 в 1 мин. 1 — пауза; 2 — сгибание; 3 — плато; 4 — разгибание.

при различном ритме работы с разными грузами. Двигательная задача перед испытуемыми оставалась всегда одной и той же — работать в ритме сигналов метронома. Приведенные в таблице цифры, отражающие величины σ , среднюю арифметическую длительность отдельных компонентов M и ошибку средней m , дают возможность судить о том, что достоверность всех средних величин высока даже в тех случаях, когда σ достигает 350.

На рис. 2 представлены графики, отражающие изменение длительности отдельных компонентов движения в зависимости от ритма работы. При работе «ударниками» разного веса длительность всех компонентов закономерно уменьшается в зависимости от ритма работы. Эта закономер-

ность в изменении длительности компонентов движения наиболее отчетливо выявляется в фазе сгибания. Так, при переходе от работы в ритме 30 раз в 1 мин. к работе в ритме 90 раз в 1 мин. длительность сгибания

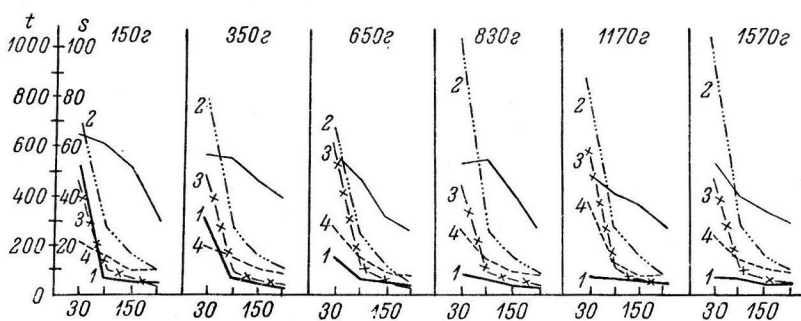


Рис. 2. Изменение средней длительности различных компонентов движения в зависимости от задаваемого ритма при работе с разным отягощением.

1 — пауза; 2 — сгибание; 3 — плато; 4 — разгибание. Тонкая линия — амплитуда движения. По оси абсцисс — темп ударов метронома в 1 мин.; по оси ординат: t — длительность компонентов движения (в мсек.); S — амплитуда движения (в мм).

уменьшается с 685 до 275 мсек. — в два с половиной раза; последующие ее изменения не столь велики: при работе в ритме 150 и 210 раз в 1 мин. длительность сгибания становится равной 160 и 100 мсек. (груз 150 г).

При работе с другими грузами эти величины иные, но всегда изменения при переходе от ритма 30 к ритму 90 раз в 1 мин. значительно больше, чем при переходе от ритма 90 к 150 и 210 раз в 1 мин. Длительность паузы в отличие от других компонентов изучаемого движения закономерно меняется в зависимости от груза, с которым работают испытуемые. При замене ритма 30 раз в 1 мин. (груз 150 г) на ритм 90 раз в 1 мин. пауза укорачивается с 520 до 65 мсек., т. е. на 455 мсек. Последующее укорочение, вплоть до ритма 210 раз в 1 мин., незначительно: с 65 до 40 мсек. При работе «ударником» весом 350 г в ритме 30 и 90 раз в 1 мин. пауза укорачивается с 305 до 70 мсек. — на 235 мсек. вместо 455. При работе в тех же ритмах «ударником» весом 650 г — со 165 до 70 мсек. (на 95 мсек.). При работе с грузами 830, 1170 и 1570 г пауза сводится к минимуму и колеблется около 60—80 мсек.

Семейство кривых, отражающих изменение длительности составляющих ударное движение, при работе с разными грузами обладает большим подобием. Специфическая и повторяющаяся форма кривых, особенно сгибания и плато, заставляет задуматься о роли этих компонентов в выполнении двигательной задачи.

Выражением двигательной задачи является длительность периода между сигналами метронома. Испытуемый должен таким образом распределить во времени все фазы движения, чтобы в сумме они составили заданную длительность периода движения.

При ритме 30 раз в 1 мин. эта длительность равна 2000 мсек., при ритме 90 — 670 мсек., при ритме 150—400 мсек. и при 210—280 мсек. На рис. 3 приведена кривая, соответствующая такому изменению длитель-

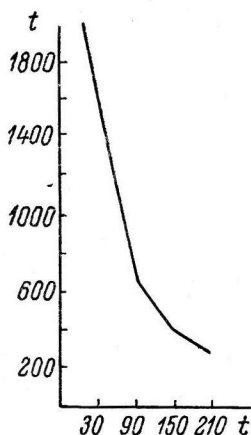


Рис. 3. Изменение периода движения с увеличением ритма сигналов метронома (интегральная кривая).

По оси абсцисс — темп ударов метронома в 1 мин.; по оси ординат — время периода движения (в мсек.).

ности. Она представляет собой интегральную кривую, которая стремится воспроизвести испытуемый, выполняющий двигательную задачу — работать в ритме сигналов метронома (30, 90, 150, 210 раз в 1 мин.).

При сопоставлении формы кривых, отражающих изменение длительности отдельных компонентов ударного движения, с формой интегральной кривой, отражающей стоящую перед испытуемым двигательную задачу, прежде всего обращает на себя внимание, что кривая изменения длительности фазы сгибания наиболее полно повторяет форму сравниваемой кривой. Изменение длительности плато при увеличении частоты движений, правда несколько в меньшей степени, также приближается к форме интегральной кривой. Кривые изменения длительности паузы и разгибание чаще не имеют характерного излома, который наблюдается при переходе от ритма 30 к ритму 90 раз в 1 мин.

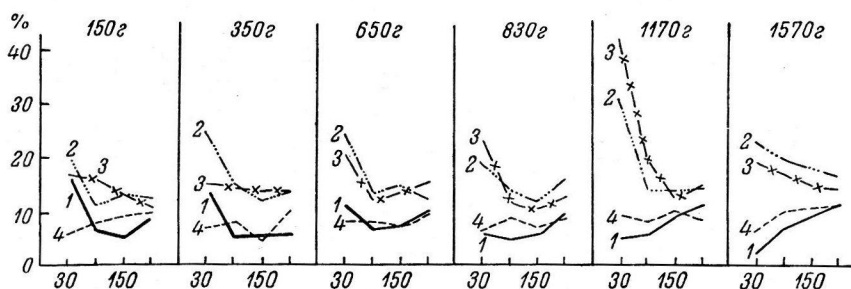


Рис. 4. Изменение среднего размаха колебаний компонентов ударного движения в зависимости от ритма при работе с разным отягощением.

По оси абсцисс — темп ударов метронома в 1 мин.; по оси ординат — средний размах колебаний длительности компонентов ударного движения (в %).
Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Нельзя не обратить внимания и на тот факт, что характерная форма кривых сгибания и плато наблюдается при работе как с малым грузом (150 г), так и при работе с грузом, превышающим его в 10 раз (1570 г), т. е. для выполнения данной двигательной задачи — работать в ритме сигналов метронома — не имеет значения тяжесть «ударника». Задача, стоящая перед испытуемыми, выполняется при любой, применяемой нами в эксперименте, тяжести работы. Однако некоторые различия в построении движений по мере увеличений груза все же существуют. Как уже было сказано выше, в этих условиях прогрессивно уменьшается длительность паузы. С увеличением груза пауза почти выключается из формирования нужного периода движения. По-видимому, ее роль в выполнении двигательной задачи невелика. Фаза разгибания также играет небольшую роль в формировании нужного периода работы, особенно при малом весе ударника; перед этим действием стоит другая задача: произвести удар значительной силы. Однако по мере увеличения трудности работы с нарастанием груза и этот компонент вовлекается в выполнение основной двигательной задачи. Об этом говорит тот факт, что кривые, отражающие изменение длительности фазы разгибания, с увеличением груза начинают приобретать характерный излом и форму, напоминающие интегральную кривую. При грузе 1570 г все компоненты движения, кроме паузы, принимают участие в формировании требуемого периода движения. В условиях работы с этим грузом даже амплитуда движения принимает участие в выполнении двигательной задачи, несмотря на то, что испытуемые, как и в других случаях, должны были поддерживать ее на постоянном уровне. В условиях работы с меньшими грузами изменения амплитуды, как видно из графиков, носит случайный характер. Таким образом, длительность различных компонентов движения и изменения их при работе

в различном ритме зависят от стоящей перед испытуемым двигательной задачи.

В таблице в последней графе приведены средние длительности периодов движения при различных условиях работы. Обращает на себя внимание тот факт, что независимо от груза длительность периода ударного движения сохраняется примерно на одном и том же уровне в условиях работы в одном ритме.

При ритме 30 раз в 1 мин. период движения в условиях работы с разными грузами меняется в пределах от 1845 до 1925 мсек. Разница между минимальной и максимальной длительностью периода равна 80 мсек., что составляет 4% от максимальной величины. При ритмах 90 и 150 сигналов в 1 мин. длительность периода при работе с разными грузами также меняется в пределах 4%, и только при ритме 210 раз в 1 мин. различие в длительности периодов движения увеличивается до 8%. Приведенные цифры показывают, что средняя длительность периода движения поддерживается (согласно двигательной задаче) в узком диапазоне времени вне зависимости от тяжести «ударника». В то же время при ритмах 30 и 90 раз в 1 мин., несмотря на постоянство длительности периода движения, испытуемые работают с некоторым опережением сигналов метронома. При ритме 150 раз в 1 мин. они запаздывают по отношению к сигналам метронома. Запаздывание составляет в среднем 5% от длительности периода метронома. При работе с частотой 210 раз в 1 мин. запаздывание увеличивается до 15%. Наилучшим образом удается воспроизвести частоту сигналов 210 раз в 1 мин. в условиях работы с грузом 650 г. При работе с этим грузом происходит вовлечение всех компонентов в формирование необходимой длительности периода движения (рис. 2): форма кривых всех компонентов напоминает интегральную кривую. Основываясь на высказываниях Н. А. Бернштейна (1961) о значении для выполнения движения таких пассивных трудно учитываемых сил, как силы тяжести, инерция, реактивные силы и силы отдачи, можно сказать, что при грузе 650 г, по-видимому, удастся наилучшим образом учесть особенности всех пассивных сил и тем самым наилучшим образом выполнять двигательную задачу.

Материалы, полученные в наших экспериментах, посвященных роли двигательной задачи в установлении определенной длительности различных компонентов движения в заданных условиях работы, показали, что выполнение этой двигательной задачи обеспечивается главным образом длительностью сгибания и плато и в меньшей степени длительностью разгибания и паузы.

Мысль Н. А. Бернштейна (1961) о том, что сформированный двигательный навык не может представлять собой стойкой эффекторной формулы, так как сущность двигательной координации состоит в непрерывном прилаживании эффекторных стимулов к изменяющимся динамическим условиям, представляется нам чрезвычайно важной и интересной. Имеющиеся в литературе данные, приведенные выше, а также многие другие подтверждают правильность высказанного Н. А. Бернштейном положения.

Анализ полученного нами материала с точки зрения изменчивости длительности каждого компонента от движения к движению при работе в разных ритмах с различными грузами дал возможность выявить, во-первых, что длительность любого компонента все время меняется (рис. 4) и, во-вторых, что больше всего варьирует длительность сгибания и плато.

Из приведенных графиков отчетливо видно, что из всех компонентов ударного движения наибольшей изменчивостью при любом грузе во всех ритмах работы «ударником» обладают сгибание и плато, т. е. те компоненты, кривые которых (рис. 2) ближе всего приближались к форме интегральной кривой.

Следовательно, параметрам, которые являются ведущими в выполнении двигательной задачи — работать в ритме сигналов метронома — присуща и наибольшая изменчивость.

На основании приведенного материала можно сказать, что выбор нужных временных параметров ударного движения связан с постоянным поиском необходимых динамических соотношений.

При рассмотрении данных таблицы обращает на себя внимание значительное уменьшение вариантности (σ) всех показателей с переходом от ритма 30 к ритму 90 раз в 1 мин. Закономерное уменьшение вариативности при более высоких ритмах работы «ударником» объясняется, по-видимому, тем, что больший интервал между сигналами позволяет испытуемому произвольно и постоянно искать наилучшие временные соотношения параметров движений. Укорочение интервала ставит испытуемого в более жесткие условия работы и тем самым затрудняет возможность произвольного поиска. В этих условиях резко падает вариативность всех показателей. При более высоких ритмах работы выбор оптимальных условий для осуществления двигательной задачи обеспечивается помимо воли испытуемого.

М. А. Алексеев, М. С. Залкинд и В. М. Кушнарев (1962) в специальных опытах показали, что более легкую работу при вероятностном подкреплении, равном единице, испытуемые решают с большим трудом, чем задачи с вероятностным подкреплением, меньшим единицы. Авторы приходят к выводу, что чем труднее задача, тем больше сконцентрирован объект на ее решении, тем меньше он позволяет себе «вольностей». Это обеспечивает большую успешность в решении трудных задач по сравнению с более легкими. В этих случаях тактика испытуемых приближалась к тактике линейных автоматов.

На основании полученных нами данных, также можно прийти к выводу, что нарастание объема информации при увеличении объема работы (в наших опытах — увеличение частоты движений и веса ударника) способствует более успешному выполнению двигательной задачи.

ВЫВОДЫ

1. Формирование длительности периода ударного движения при выполнении двигательной задачи — работать в ритме сигналов метронома — в первую очередь происходит за счет длительности фазы сгибания и (до некоторой степени) фазы плато (удержание груза в верхнем положении). Роль паузы и разгибания при этом менее значительны.

2. Ведущая роль длительности сгибания и плато в выполнении двигательной задачи — работать в ритме сигналов метронома сохраняется как при работе «ударником» малого (150 г), так и большого (1570 г) веса. С увеличением веса «ударника» происходит прогрессивное уменьшение длительности паузы.

3. Изменчивость продолжительности фазы сгибания и плато превышает изменчивость других компонентов ударного движения. Это свидетельствует о большей значимости этих компонентов движения по сравнению с другими в выполнении задаваемой двигательной задачи — работать в ритме сигналов метронома.

4. Вариативность всех компонентов движения наиболее высока при ритме работы 30 раз в 1 мин. С увеличением частоты движений вариативность уменьшается.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев М. А., М. С. Залкинд, В. М. Кушнарев. В кн.: Биологические аспекты кибернетики. М., 1962.
 Бернштейн Н. А. В кн.: Исследования ЦИТ. М., 1923; Исследования ЦИТ. М., 1924; в сб.: Проблемы кибернетики. М., 1961; в кн.: Биологические аспекты кибернетики. М., 1962.
 Варшавский В. И., И. П. Воронцова, М. Л. Цетлин. В кн.: Биологические аспекты кибернетики. М., 1962.
 Косилов С. А., В. С. Фарфель. Уч. зап. ЛГУ, 23, 6, 181, 1938.

- Л ю б о м и р с к и й Л. Е., Матер. IV Научн. конфер. по физиолог. труда, посв. пам. Л. А. Ухтомского, Л., 1963.
П е р с о н Р. С., Журн. высш. нервн. деят., 8, 1, 17, 1958.
Ф р е й б е р г И. М., Матер. V Научн. конфер. по вопр. возрастн. морфолог., физиолог. и биохим., М., 1961.

Поступило 17 II 1964

SIGNIFICANCE OF MOTOR TASK IN RHYTHMICAL WORK
INVOLVING DIFFERENT STRAIN

By *D. P. Bukreeva* and *L. I. Peresleni*

From the Laboratory for Work Physiology, Research Institute
of Physical Education, RSFSR Acad. Paedag. Sci., Moscow

ВОЗМОЖНЫЙ МЕХАНИЗМ УСКОЛЬЗАНИЯ СЕРДЦА
БЕЗЗУБКИ ИЗ-ПОД ДЕЙСТВИЯ АЦЕТИЛХОЛИНА

С. Н. Нистратова

Лаборатория общей и сравнительной физиологии им. Х. С. Коштоянца
Института морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва

Действие ацетилхолина (Ах) на сердце беззубки (*Anodonta cygnea* L.) сопровождается усилением тонуса сердечной мышцы и снижением амплитуды сокращений (Grosser, 1942). Увеличение концентрации Ах приводит к полной остановке работы сердца в состоянии систолы, однако, какой бы большой ни была концентрация Ах сердце преодолевает остановку и выходит из торможения. Более того, при повторном введении этого вещества наступает «ускользание»: сердце перестает отвечать на Ах увеличением тонуса и не только не снижает, но даже несколько увеличивает амплитуду сокращений. Это происходит благодаря высвобождению вещества, которое при тестировании на сердце — реципиенте лягушки оказывает действие, аналогичное действию АТФ (Сахаров, Нистратова, 1963). С другой стороны, отсутствие влияния эзерина на Ах-эффект (Сахаров, Нистратова, 1963) и прямые опыты по определению холинэстеразы в сердце беззубки показали, что в желудочке этого моллюска нет холинэстеразы — фермента, устраняющего Ах.

Между тем, так же как у позвоночных животных, в сердце *Anodonta* Ах является естественным медиатором, освобождающимся при раздражении висцерального ганглия.

Сочетание всех этих данных, а именно: высвобождение Ах в сердце беззубки, сопровождаемое накоплением макроэрга, отсутствие холинэстеразы и, несмотря на это, «ускользание» сердца из-под действия медиатора — все это ставит вопрос о механизме выхода сердца моллюска из торможения, отличном от механизма выхода из торможения у позвоночных животных. С этой целью была предпринята попытка обнаружения в гомогенате субстрата действия Ах — холинорецепторного белка и изучения влияния АТФ на чувствительность к Ах целой сердечной мышцы моллюска и тканевого гомогената.

МЕТОДИКА

Опыты проводили на изолированном желудочке и гомогенате из сердец беззубок, собранных в реке Оке в летние месяцы. Изолированное сердце беззубки готовили методом, описанным ранее (Сахаров, Нистратова, 1963), и обычно использовали в опыте после выдерживания при температуре $6-10^{\circ}$ в течение 1,2 суток. На таком гиподинамном сердце испытывали чувствительность сердечной мышцы к различным концентрациям Ах. При замене одного раствора другим тщательно следили за постоянством уровня жидкости в канюле. Отмывание от раствора Ах производили многократно в течение 6—7 мин., для устранения явления «ускользания». После установления реакции сердца на Ах сердце обрабатывали нейтрализованным раствором АТФ в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл и вновь испытывали чувствительность к Ах (в последнем случае все концентрации медиатора были приготовлены на растворе АТФ в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл).

Гомогенат из сердец беззубки готовили в стеклянном гомогенизаторе с тефлоновым пестиком на 0.11%-м растворе NaCl из расчета 100 мг ткани в 1 мл жидкости. Обычно в опыт брали предсердия и желудочки 15—20 сердец общим весом около 1 г, причем при изолировании сердца удаляли проходящий внутри него участок кишки.

Полученный гомогенат экстрагировали на холоде в течение 2.5 часа, центрифугировали 10 мин. при 6000 оборотах в 1 мин., и титровали надсадок сразу после приготовления и в течение последующих 2, 3 суток. О взаимодействии Ах с холинорецептором судили по изменению реакционной способности SH-групп экстракта и в присутствии медиатора (Нистратова и Турпаев, 1959, 1963; Турпаев, Нистратова, 1959). Определение SH-групп производили методом меркуриметрического титрования (Kolthoff а. о., 1954) в растворе NaCl. Свежеприготовленные растворы ацетилхолинхлорида и АТФ нейтрализовали и добавляли в гомогенат за 1—2 мин. до начала титрования. В опытах использовали натриевую соль АТФ фирмы «Reanal», Будапешт.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение реакционной способности SH-групп в экстракте из сердечной мышцы беззубки показало, что в присутствии Ах реактивность этих групп снижается — возникает «ацетилхолиновая волна». По своей форме и протяженности она напоминает «ацетилхолиновую волну» позвоночных животных (Турпаев, Нистратова, 1959), однако уступает ей по высоте и по скорости достижения максимума (рис. 1). Между временем приготовления гомогената и концентрацией Ах, вызывающей снижение реактивности сульфгидрильных групп, существует определенная зависимость: чем меньше времени прошло после приготовления экстракта, тем большая кон-

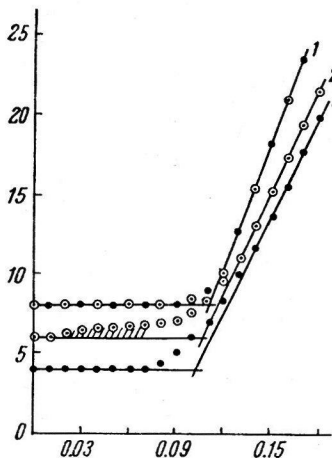


Рис. 1. Влияние Ах и АТФ на реакционную способность SH-групп водорастворимой фракции гомогената из сердца беззубки.

1 — норма; 2 — добавление Ах в концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ г/мл и 3 — добавление в гомогенат АТФ ($4 \cdot 10^{-4}$ г/мл) и Ах в концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ г/мл. По оси абсцисс — количество 0.0005 М раствора HgCl_2 в 1 мл; по оси ординат — сила тока (в делениях микроамперметра).

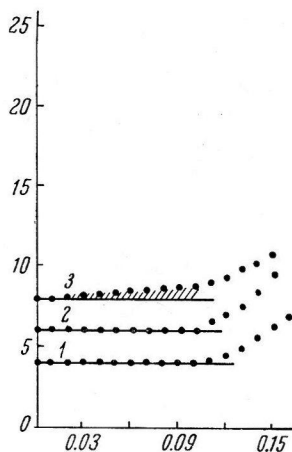


Рис. 2. Влияние различных концентраций АТФ на реактивность SH-групп водорастворимой фракции гомогената из сердца беззубки.

1 — норма; 2 — действие АТФ в концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ г/мл; 3 — действие АТФ в концентрации $6.5 \cdot 10^{-4}$ г/мл. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

центрация Ах требуется для выявления «ацетилхолиновой волны». Так, сразу после получения экстракта действующей является концентрация Ах $1 \cdot 10^{-3}$ — $1 \cdot 10^{-4}$ г/мл, через 18—20 часов — $5 \cdot 10^{-5}$ — $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл и, наконец, через 40—50 часов — $1 \cdot 10^{-5}$ — $5 \cdot 10^{-6}$ г/мл. При этом обычно концентрации выше указанных дают даже некоторое увеличение «плато», тогда как меньшие концентрации не влияют на форму кривой титрования.

Интересно отметить, что разница между пороговой и максимальной концентрациями Ах не более, чем в 10 раз, что вполне согласуется с данными, полученными ранее на изолированном сердце беззубки (Сахаров, Нистратова, 1963).

Предварительная обработка гомогената нейтрализованным раствором АТФ в концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ — $4 \cdot 10^{-4}$ г/мл предотвращает появление «ацетилхолиновой волны» (рис. 1). Однако если концентрация АТФ близка к концентрации медиатора, то Ах по-прежнему снижает реакционную способность SH-групп.

Контрольные опыты показали, что нейтрализованный раствор АТФ в концентрации, не превращающей $4 \cdot 10^{-4}$ г/мл, не изменяет формы

кривой титрования, тогда как в большей концентрации (например, $6.5 \cdot 10^{-4}$ г/мл) АТФ сама может уменьшать реактивность сульфгидрильных групп (рис. 2).

По-видимому, между Ах и АТФ в гомогенате существуют конкурентные отношения за рецептор, что находит свое отражение в исчезновении «ацетилхолиновой волны» в присутствии АТФ.

Подтверждением этого являются опыты на изолированном сердце беззубки. Действительно, после предварительной обработки сердца раство-

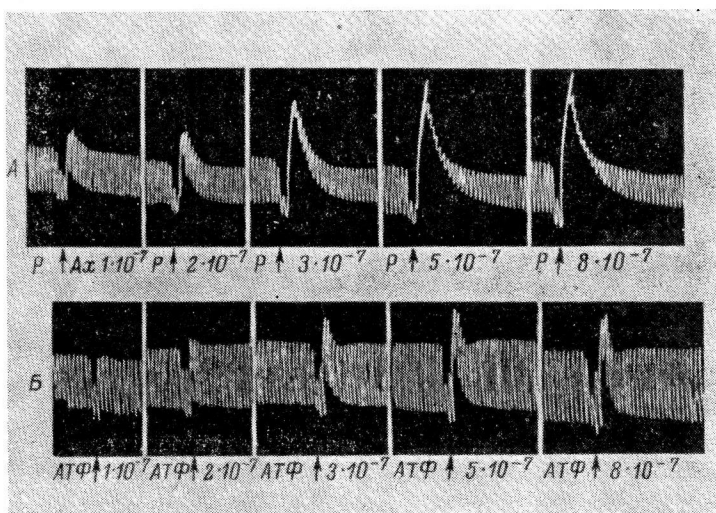


Рис. 3. Изолированный желудочек сердца беззубки. Действие различных концентраций Ах в норме (А) и после обработки сердца аденозинтрифосфатом (АТФ) в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл (Б).

ром АТФ оно либо полностью, либо в значительной мере теряет чувствительность к Ах. На рис. 3 приведена кимограмма одного из опытов. На кимограмме рис. 3 видно, что по мере увеличения концентрации Ах величина ответа возрастает и достигает максимума при концентрации $8 \cdot 10^{-7}$ г/мл. После обработки сердца раствором АТФ в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл сердце оказывается нечувствительным к Ах в концентрациях $1 \cdot 10^{-7}$ и $2 \cdot 10^{-7}$ г/мл, а реакция на другие концентрации Ах значительно ослаблена. Однако, так же как и в тканевом гомогенате, для выявления эффекта концентрация АТФ должна превышать концентрацию медиатора.

Таким образом, как в целой сердечной мышце, так в тканевом гомогенате АТФ снижает чувствительность холинорецептора к Ах.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У большого числа моллюсков раздражение угнетающего сердечную деятельность нерва сопровождается высвобождением Ах или близких к нему веществ, выполняющих роль нейромедатора (Krijgsman, Divaris, 1954; Prosser, 1942, и др.).

В частности, при раздражении висцерального ганглия наступает систолическая остановка сердца, обусловленная выходом Ах. Подобно тому, как это имеет место у позвоночных животных, в сердце беззубки есть холинорецепторная субстанция, которая представляет собой водорастворимый белок, отвечающий на введение Ах снижением реакционной способ-

ности сульфгидрильных групп. Однако отсутствие в сердце холинэстеразы ставит вопрос о способе выхода его из торможения.

Еще ранее оно было показано (Сахаров, Нистратова, 1963), что введение Ах в концентрации $1 \cdot 10^{-7}$ — $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл сопровождается выходом в перфузат АТФ или какого-то близкого к нему макроэрга, который увеличивает амплитуду сокращений сердца-реципиента беззубки или сердца лягушки. Выход стимулирующего вещества при раздражении сердечных нервов или введении Ах отмечали многие авторы как для позвоночных (Путинцева, Турпаев, 1959; Holton, 1959; Путинцева, 1962), так и для беспозвоночных животных (Fry, 1909; Kruta, 1936; Ungar, 1937; Prosser, 1940; Ghiretti, 1948; Ripplinger, Joly, 1962). С другой стороны, на сердце беспозвоночных животных АТФ значительно ослабляет действие Ах или раздражение блуждающего нерва (Acierno a. o., 1952; Porro, 1952; Matsushima a. o., 1958). Аналогичные данные были получены нами на сердце беззубки. Так, предварительная обработка гомогената АТФ в концентрации $4 \cdot 10^{-4}$ г/мл полностью снимает «ацетилхолиновую волну», а в больших концентрациях АТФ сама вызывает изменение реактивности SH-групп холинорецептора. На целом изолированном сердце беззубки введение Ах на фоне АТФ в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл либо полностью устраняет, либо значительно ослабляет действие медиатора. Напротив, 2,4-динитрофенол, который прекращает синтез и разрушает уже имеющиеся запасы АТФ, резко усиливает Ах-эффект: остановка делается значительно более продолжительной, и сердце самостоятельно не выходит из торможений (Сахаров, Нистратова, 1963).

По-видимому, между ацетилхолином и АТФ существует конкуренция за рецептор. Это кажется тем более вероятным, что подобно Ах, этот макроэрг способен снижать реакционную способность сульфгидрильных групп либо путем образования «закрытой» модели (Katz, 1963), либо путем прямой реакции SH-групп с адениловой частью АТФ (Barany, 1956; Tomomura, Yoshimura, 1962). Снижение реактивности SH-групп рецептора в присутствии АТФ мы наблюдали и в опытах на гомогенате из сердца беззубки.

Наконец, в пользу конкуренции за рецептор между Ах и АТФ косвенным соображением может служить и тот факт, что на свежеприготовленном гомогенате, где имеется значительное количество АТФ, лишь большие концентрации Ах могут вызвать образование «ацетилхолиновой волны», тогда как со временем (по мере разрушения макроэргов) все меньшие и меньшие концентрации медиатора вызывают эту реакцию.

Все эти данные, как нам кажется, позволяют следующим образом представить себе холинергический процесс в сердце беззубки. При раздражении висцерального ганглия из нервных окончаний происходит высвобождение Ах, который вступает во взаимодействие с холинорецептором и вызывает систолическую остановку сердца. Однако одновременно с Ах происходит накопление в перфузате АТФ, которая конкурирует с Ах за рецептор и, освобождая последний от медиатора, приводит к выходу сердца из торможения с последующим усилением амплитуды сокращений.

Накопление АТФ в перфузате может идти либо за счет невозможности использования ее для сокращения в момент торможения (Турпаев, 1962), либо за счет высвобождения из нервных окончаний, как это было показано в ряде случаев на теплокровных животных (Holton, P. Holton, 1953, 1954; P. Holton, 1959; Whittaker, 1962, Nyman, Whittaker, 1963). В дальнейшем Ах вымывается с током крови, прекращая процесс холинергической реакции.

Предложенная схема, безусловно, не является окончательной, однако она может представить интерес при изучении холинергических процессов у животных, где холинэстераза совсем отсутствует или имеется лишь в очень незначительных количествах (Bacq, Coppee, 1937; Smith, Glyck, 1939; Krijgsman, Divaris, 1954).

ЛИТЕРАТУРА

- Нистратова С. Н., Т. М. Турпаев. Биохимия, 24, № 1, 171, 1959; ДАН СССР, 151, № 14, 361, 1963.
- Путинцева Т. Г., Физиолог. журн. СССР, 48, № 3, 321, 1962.
- Путинцева Т. Г., Т. М. Турпаев, ДАН СССР, 129, 1442, 1959.
- Сахаров Д. А., С. Н. Нистратова, Физиолог. журн. СССР, 49, № 12, 1475, 1963.
- Турпаев Т. М. В кн.: Медиаторная функция ацетилхолина и природа холинорецептора. Изд. АН СССР, М., 1962.
- Турпаев Т. М., С. Н. Нистратова. Тиоловые соединения в медицине. Киев, 1959.
- Ascierno L., F. Burno, F. Burstein, J. R. Di Palma, Journ. Pharm. exp. Therap., 104, 3, 264, 1952.
- Bacq Z. M., G. Coppée, Arch. int. Physiol., 45, 310, 1937.
- Barany M., Biochim. Biophys. Acta, 19, 3, 560, 1956.
- Fry H. J. B., Journ. Physiol., 39, 184, 1909.
- Ghiretti F. di, Arch. sci. biol. Napoli, 32, 239, 1948.
- Holton F. A., P. Holton, Journ. Physiol., 119, 50, 1953; 126, 124, 1954.
- Holton P., Journ. Physiol., 145, 484, 1959.
- Katz A. M., Biochim. Biophys. Acta, 71, 2, 397, 1963.
- Kolthoff J. M., W. Stricks, L. Morren, Anal. Chem., 26, 2, 366, 1954.
- Krijgsman B. J., G. A. Divaris, Biol. Rev., 30, 1, 1, 1954.
- Kruta V., C. r. Soc. Biol., Paris, 122, 582, 585, 1936.
- Matsushima F., M. Fujino, T. Muroya, H. Yamaguchi, H. Hirai, R. Tahiguchi, Japporo Igaku Lass., 14, 285, 1958. (Цит. по: Chem. Abstr., 57, 12, 1962).
- Nyman M., V. P. Whittaker, Biochem. Journ., 87, 2, 248, 1963.
- Porro A., Boll. soc. ital. biol. sperim., 28, 1565, 1952.
- Prosser C. L., Biol. Bull., Woods Hole, 78, 92, 1940; 83, 145, 1942.
- Ripplinger J., M. Joly. C. r. Soc. biol., 155, 6, 1305, 1962.
- Smith C. C., D. Glyck, Biol. Bull., 77, 321, 1939.
- Tomomura Y., J. Yoshimura, Journ. Bioch., Tokio, 51, 4, 259, 1962.
- Ungar G., Ann. Physiol. Physicoch. biol., 13, 304, 1937.
- Whittaker V. P., Bioch. Pharmacol., 9, 61, 1962.

Поступило 17 II 1964

PROBABLE MECHANISM OF ESCAPE OF THE ANONDONTA HEART
FROM ACETHYLCHOLINE EFFECT

By S. N. Nistratova

From the Kh. S. Koshtoyantz Laboratory for General Physiology
A. N. Severtsov Institute of Animal Morphology,
USSR Acad. Sci., Moscow

К ВОПРОСУ О СТИМУЛЯЦИИ РАБОТЫ СЕРДЦА С ПОЛЫХ ВЕН

А. М. Дмитренко

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института,
Днепропетровск

Существует мнение, что в нормальном организме тахикардия, возникающая при увеличении венозного притока к сердцу, обязана рефлексу, исходящему из устья полых вен (Bainbridge, 1915; Sassa, Myasaki, 1920; Гинецинский, Шамарина, 1943, и др.). Однако некоторые исследователи высказали сомнение в существенном физиологическом значении этого рефлекса (Graff, Sand, 1925; Корейша, 1934; Ballin, Katz, 1941; Бирюков, 1946).

Исследуя механизмы прессорной стимуляции сердечно-сосудистой системы, мы задались целью провести более углубленное исследование роли рецепторов полых вен в стимуляции сердечной ритмики в связи с наличием противоречивых данных по этому вопросу.

МЕТОДИКА

Исследования выполнены в острых (32) и хронических (52) опытах на собаках. При раздражении рецепторов полых вен в острых опытах, проводимых под эфирно-уретановым наркозом, использовалось растяжение вен резиновым баллоном или эластичным каркасным зондом, а также повышение венозного давления путем инфузии жидкости. В нижнюю полую вену баллон или каркасный зонд вводились через раз-

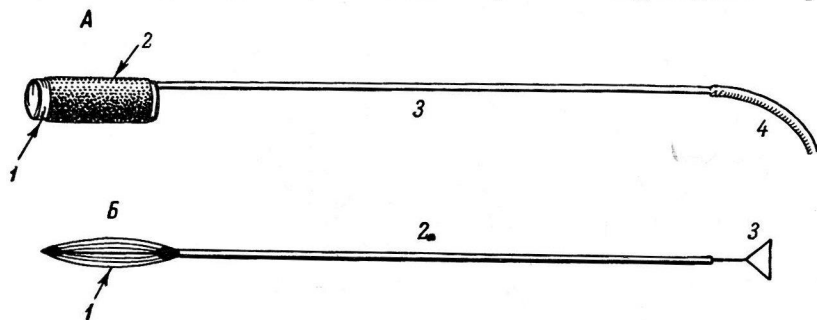


Рис. 1. Резиновый баллон (А) и каркасный зонд (Б).

На А: 1 — пластмассовая трубка (длина — 1.5 см); 2 — тонкостенная резиновая пленка, укрепленная на поверхности пластмассовой трубки; 3 — катетер (наружный диаметр 1.5 мм), соединенный с полостью между пластмассовой трубкой и резиновой пленкой; 4 — резиновая трубка для соединения с нагнетательным прибором. На Б: 1 — струнный каркас; 2 — катетер; 3 — проволоочный стержень.

рез, произведенный на ней почти у самой диафрагмы после предварительного вскрытия брюшной полости. В верхнюю полую вену зонд вводился через наружную яремную вену, а баллон — через безымянную вену. В последнем случае вскрывалась грудная полость, и животное находилось на искусственном дыхании.

Специальная конструкция баллона и зонда (рис. 1, А, Б), а также своеобразная техника их введения позволяли осуществлять растяжение полых вен практически не нарушая венозного тока крови. Это достигалось следующим образом. В разрез на вене между предварительно наложенными зажимами вставлялся каркасный зонд (рис. 1, Б) или резиновый баллон (рис. 1, А) диаметром, равным просвету вены. После зашиваия разреза зажимы удалялись, а баллон или каркас продвигались к устью полых вен. Резиновый баллон, вставленный в полые вены, раздувался нагнетанием воздуха. Каркасным зондом полые вены растягивались медленным выдвиганием проволоочного стержня (рис. 1, Б, 3) на себя. Для предотвращения свертывания крови животным вводился раствор гепарина. Инфузия физиологического раствора произ-

водилась в наружную яремную вену по несколько раз в одном и том же опыте. При этом в одних случаях вливалось 50—75 мл раствора за 15—20 сек., в других 100—250 мл в течение 1.5—2 мин. Аналогичная методика введения стерильного физиологического раствора применялась и в хронических опытах.

В качестве гемодинамических показателей в острых опытах были взяты: ритм и амплитуда сердцебиений, уровень артериального давления, определяемый ртутным манометром в сонной или бедренной артериях, уровень венозного давления, измеряемый водяным манометром в правой подвздошной или левой яремной венах. В хронических опытах регистрация уровня артериального давления, частоты и амплитуды сердечных сокращений производилась с выведенной в кожный лоскут общей сонной артерии при помощи механоосциллографа Т. М. Козенко (1953). Одновременно в этих опытах записывались изменения дыхания.

В исследованиях применялись холодовая блокада и перерезка обоих блуждающих нервов, а также двухсторонняя десимпатизация сердца путем экстирпации звездчатых симпатических ганглиев.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Острые опыты. Однократное вливание 50—75 мл раствора вызывает повышение венозного давления в подвздошной и яремной венах, в среднем на 20—40 мм

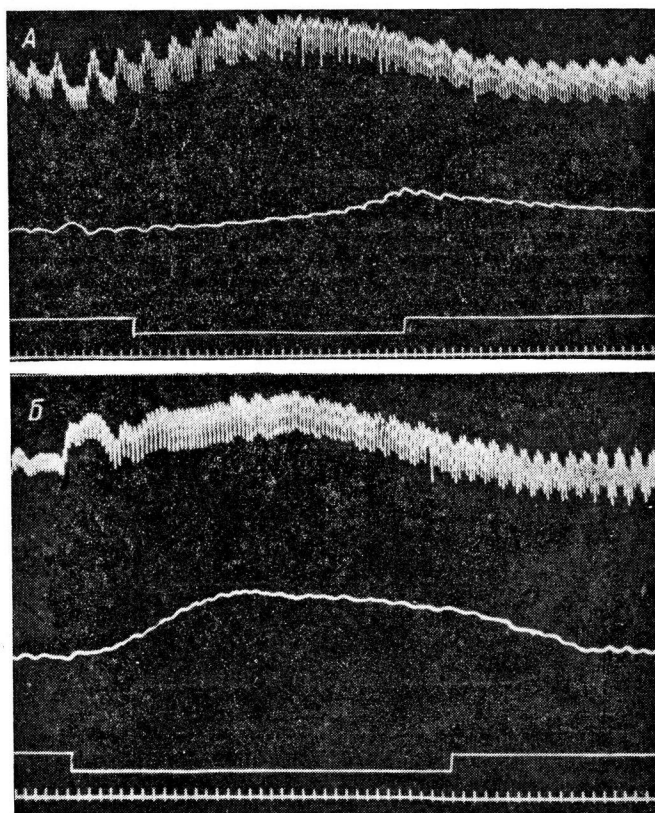


Рис. 2. Изменение гемодинамических показателей при введении жидкости в острых опытах.

Сверху вниз: артериальное давление; венозное давление; отметка введения жидкости; отметка времени (в сек.). А — повторное вливание 150 мл физиологического раствора; пульс до вливания — 81, после — 91 удар в 1 мин. Б — вливание 100 мл раствора на фоне ваготамии и десимпатизации сердца; пульс до вливания 102, после 102 удара в 1 мин.

вод. ст. и учащение пульса на 8—25 ударов в 1 мин. Инъекция 100—200 мл жидкости вызывает аналогичный, но более выраженный эффект, а также увеличение амплитуды пульсовых колебаний. Повторное введение растворов сопровождается уменьшением тахикардии, в то время как амплитуда пульсовых колебаний заметно возрастает.

Уровень артериального давления в 21 случае из 32 опытов немного повышался (рис. 2, А), а в 11 опытах оставался без особых изменений. Тахикардия после вливаний жидкости исчезала, при двухсторонней ваготомии и десимпатизации сердца, однако увеличение амплитуды пульсовых колебаний и уровня артериального давления в большинстве случаев сохранялось (рис. 2, Б).

Раздувание или растягивание устья полых вен (110 наблюдений) приводит к снижению артериального давления и брадикардии, иногда сопровождаемой увеличением амплитуды сердечных сокращений (рис. 3). Причем этот депрессорный эффект можно довести до кратковременной остановки сердца, если постепенно увеличивать силу раздувания или растягивания.

В условиях хронических опытов (рис. 4) при инфузии одинакового (на 1 кг веса) количества физиологического раствора тахикардия выражена меньше, чем у наркотизированных животных. Повышение артериального давления обычно отсутствует, зато постоянно отмечается увеличение амплитуды сердечных сокращений.

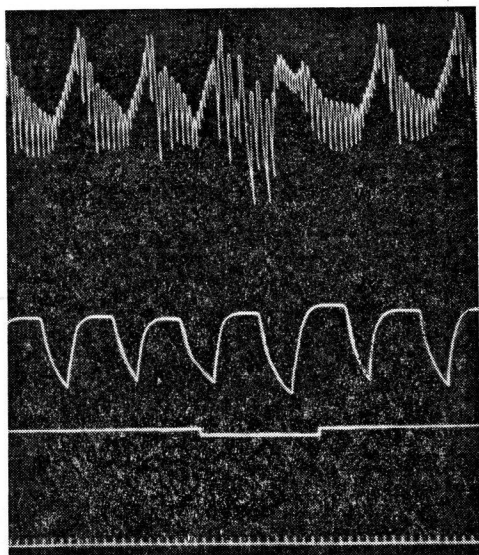


Рис. 3. Депрессорный эффект при растяжении полых вен.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

ВЫВОДЫ

1. Искусственно увеличенный приток венозной крови к сердцу постоянно вызывает тахикардию как в острых, так и в хронических опытах.

2. При более значительном венозном наполнении наблюдается уменьшение тахикардии и возрастание пульсовых колебаний артериального давления. Эти изменения более выражены в хронических опытах.

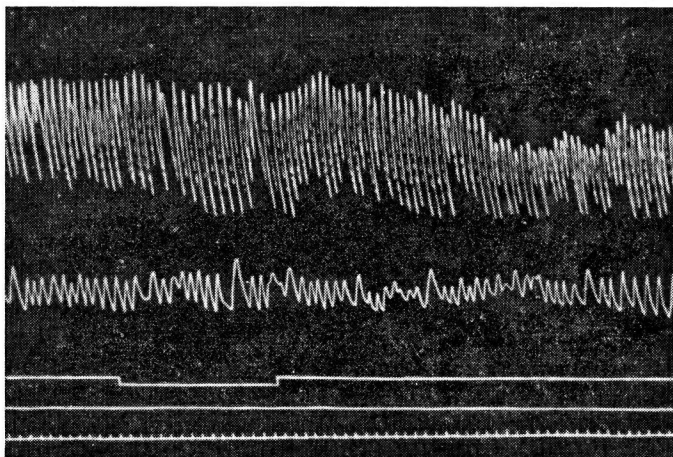


Рис. 4. Изменение гемодинамических показателей при введении 150 мл физиологического раствора в хроническом опыте.

Сверху вниз: артериальное давление; дыхание; отметка введения жидкости; нулевая линия; отметка времени (в сек.). Пульс до вливания — 87, после — 104 удара в 1 мин.

3. Двухсторонняя десимпатизация сердца и выключение обоих блуждающих нервов исключает тахикардию.

4. Непосредственное раздражение рецепторов устья полых вен резиновым баллоном или каркасным зондом вызывает депрессорную реакцию — падение артериального давления и урежение пульса.

5. Возникающая при увеличенном притоке венозной крови к сердцу тахикардия имеет рефлекторную природу, но интерорецепторы устья полых вен, по-видимому, при этом не имеют существенного значения.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Д. А. Материалы к вопросу о рефлекторной регуляции сердечно-сосудистой системы (экспериментальное исследование), 48. Воронеж, 1946.
Гинецинский А. Г., Н. М. Шамарина, Тр. Казанск. гос. мед. инст., в. 1, 41, Казань, 1943.
Козенко Т. М., Физиолог. журн. СССР, 39, № 3, 365, 1953.
Корейша Л. А., Советская клиника, 113, 43, 1934.
Bainbridge F. A., Journ. Physiol., 30, 65, 1915.
Ballin I. R., L. N. Katz. Am. Journ. Physiol., 135, 202, 1941.
Graff A., I. Sand, Am. Journ. Physiol., 74, 400, 1925.
Sassa K., H. Myasaki, Journ. Physiol., 54, 203, 1920.

Поступило 17 II 1964

ON STIMULATING EFFECTS ON CARDIAC ACTIVITY FROM VENAE CAVAE

By A. M. Dmitrenko

From the Department of Physiology, Medical Institute, Dniepropetrovsk

УДК 612.82

К ПРОБЛЕМЕ «ЦЕНТРАЛЬНОГО ТОНУСА» ПО МАТЕРИАЛАМ
МЕЖДУНАРОДНОГО СИМПОЗИУМА В БЕРЛИНЕ

В. И. Климова-Черкасова

Понятие «тонус» в отношении вегетативной нервной системы и коры головного мозга в настоящее время укоренилось настолько, что в подавляющем большинстве литературных источников содержание его остается не раскрытым. Более того, часто выводы об изменениях «тонуса» основаны на фактах без объяснения их прямого отношения к содержанию этого понятия. В связи с этим нередко аргументация понятием «тонус» приводит к неточным заключениям и этот термин представляется чисто условным понятием, не несущим определенного физиологического смысла.

Между тем необходимость конкретизировать содержание «тонуса» продиктована и достижениями нейрофизиологии, и запросами клинической неврологии. Именно этим можно объяснить то обстоятельство, что вопрос о «центральном тонусе» явился предметом обсуждения Международного симпозиума, проходившего в ГДР, в Берлине. Материалы этого симпозиума, в котором принимали участие многие ученые социалистических и капиталистических стран, говорят о том, как актуален этот вопрос и как связан он с проблемами физиологии ц. н. с.

Надо отметить, что высказывания по вопросу о содержании и понятии «тонус», а также о методах его анализа были весьма разноречивы и дискуссионны, вот почему, хотя со дня обсуждения прошло несколько месяцев, мы считаем, что выступления участников симпозиума должны быть, хотя кратко, но освещены в «Физиологическом журнале СССР».

В представленных на обсуждение участников симпозиума материалах вопросы «центрального тонуса» или рассматривались в плане изучения центральной регуляции физиологических функций, или учитывались как факторы, определяющие развитие кортико-висцеральных нарушений и способы их терапии. Без особой конкретизации понятия был затронут ряд вопросов, важных для оценки состояния разных структур ц. н. с.

Часть докладов была посвящена анализу разных «тонусных состояний» коры и подкорки (Р. Бауман, ГДР), «тонической активности» отдельных центров (В. И. Климова-Черкасова, СССР), «тоническим влияниям» с одних структур на другие (И. Буреш, ЧССР; Р. Бауман, ГДР; В. И. Климова-Черкасова, СССР), значению некоторых факторов среды для регуляции тонического возбуждения бульбарных центров (В. И. Климова-Черкасова) и актуального состояния ц. н. с. (М. Бабини, Италия), влиянию фармакологических веществ на «возбудимость ц. н. с.» (Ф. Бенеш, ЧССР).

Для характеристики указанных состояний ц. н. с. использовались: биоэлектрическая активность разных структур коры и подкорки по быстрым разрядам, зарегистрированным при биполярном отведении с помощью прецизионного осциллографа (Р. Бауман); нейрональная активность по пикчастотным спектрам ретикулярной формации и диэнцефальных отделов (И. Буреш); импульсная активность в отдельных аксонах нейронов ядра блуждающего нерва (В. И. Климова-Черкасова). Состояние ц. н. с. оценивалось также по сопоставлению картины ЭЭГ и поведения животных в различных экспериментальных условиях (Р. Бауман, Ф. Клингберг, Л. Пикенхайм, ГДР) и отдельных поведенческих реакций параллельно с биохимическими показателями возбудимости ц. н. с. (Ф. Бенеш, ЧССР, М. Бабини, Италия).

Выводы о тоническом влиянии и тоническом взаимодействии отдельных структур ц. н. с. основаны главным образом на результатах разобщения этих структур или выключения их влияния. На основании данных, полученных на животных с удаленной корой, А. Крейнцлер (Румыния) пришел к выводу, что кора поддерживает «тонус» подкорковых образований благодаря адаптивному висцеральным функциям, препятствующему нарушению последних.

С помощью функциональной декортикации и корковой «распространяющейся депрессии» И. Буреш установил наличие тонически тормозящих влияний с коры на ретикулярную формацию ствола мозга и тонически возбуждающих влияний на диэнцефальные отделы.

Тонические влияния разных участков промежуточного и среднего мозга на функциональное состояние бульбарных центров регуляции дыхания и сердечно-сосудистой системы как активирующего, так и подавляющего характера показаны у разных

видов животных в условиях стимуляции, повреждения и разобщения этих участков (фронтальными перерезками ствола). При этом были установлены причастность высших отделов к регуляции взаимодействия тонических активных структур ствола мозга и межвидовые различия в их характере (В. И. Климова-Черкасова).

По различиям в картине нейронального возбуждения в коре головного мозга, гиппокампе, ядрах таламуса и ретикулярной формации на основании длительности быстрых разрядов (от 1.3—2.6 мсек в коре до 0.17—2.5 мсек. в подкорке) Р. Бауман пришел к выводу, что именно на этой электрофизиологической основе кора через тормозящее влияние устанавливает головной мозг на средний уровень возбуждения. Сопоставление этих характеристик во время сна и бодрствования животного позволяет предполагать, что взаимодействие корковой и подкорковой нейрональной активности чрезвычайно важно для регуляции «корково-подкоркового тонуса».

Группой итальянских физиологов (М. Бабини и соавт.) показана связь характера поведенческих реакций с режимом освещения (свет, темнота), суточным циклом (день, ночь) и режимом питания (голод, насыщение). Определяя параллельно двигательную активность и уровень концентрации биогенных аминов в мозгу крыс в различных вариантах испытаний, авторы нашли, что «актуальное состояние возбуждения ц. н. с.» определяется указанными выше факторами и направленно влияет на интенсивность и качество реакции на введение психотропных агентов.

Биохимические параметры позволили обнаружить половые и типологические различия у крыс при длительном воздействии шумовым раздражением. Оказалось, что у крыс с «высокой возбудимостью» ц. н. с. изменения были менее продолжительными и интенсивными, чем у крыс с «низкой возбудимостью». Самки оказались реактивнее самцов (Ф. Бенеш, О. Бенешова, ЧССР.)

Различия в степени возбудимости ц. н. с. определяют психосоматические отношения и основные подходы в методике психотерапии (И. Лат, ЧССР).

В связи с проблемами «корково-подкоркового тонуса» взаимодействия процессов возбуждения и торможения в разных регулирующих системах были поставлены на обсуждение вопросы о механизмах авторегуляции возбуждения (И. Лат, ЧССР) функционального равновесия ц. н. с. и подчиненной ей вегетативной нервной системы (М. Кандра, Польша). При лечении сном автор в 75% случаев по картине ЭКГ наблюдал купирование симптомов «гиперсимпатикотонии». Это позволило прийти к заключению, что причинами расстройств ЭКГ в указанных случаях являются нарушения функции мозговой коры и нарушение равновесия вегетативной нервной системы.

Значение функционального состояния коры и «тонуса» вегетативной нервной системы в симптоматике заболеваний обсуждалось и в ряде других сообщений клиницистов. Так, установлена связь пониженной свертываемости крови с «ваготонной конституцией реакций» и, наоборот, — повышенной с «кортико-висцеральным возбуждением, т. е. симпатикотонной реакцией» (Е. Перлик, ГДР).

Работоспособность ц. н. с., как характеристика ее функционального состояния, изменяется в связи с возникновением или развитием гипертонической болезни, болезни Рейно, язвенной болезни, бронхиальной астмы и тиреотоксикоза (В. Зикмунд, ЧССР). Работоспособность ц. н. с., исследованная с помощью специального психофизиологического анализа, оказывается ослабленной или неуравновешенной уже в период, когда еще нет выраженных симптомов заболеваний.

Перемещение «актуального реакционного состояния ц. н. с.» в сторону преобладания возбуждения обнаруживается в процессе развития гипертонии. В стадии фиксированной гипертонии, наоборот, отмечается сдвиг в сторону торможения (по данным образования условного кожно-гальванического ориентировочно-оборонительного рефлекса, психологических, электроэнцефалографических, гемодинамических и биохимических критериев). В терапии этого сложного нарушения кортико-висцерального саморегулирующегося процесса, по мнению ряда авторов, нужно принимать во внимание весь регулирующий механизм наряду с этиологическими факторами (К. Графф, Р. Бауман, Шт. Ничков, А. Катценштейн, Х. Мичке, Е. Рихтер, ГДР).

Несмотря на столь разнообразные сведения и различную терминологическую характеристику функционального состояния ц. н. с., нельзя не отметить единодушие в оценке значения «тонуса» для регуляции всего комплекса функций организма. Однако обсуждение сущности этого понятия и удельного его веса в интегративной деятельности ц. н. с. показало, сколь разноречивы представления о «тонусе».

Что же такое центральный тонус? Каково назначение его и к каким структурам приложимо это понятие? Каковы физиологические и биохимические проявления его? Какими способами качественно и количественно можно его определять? Как и следовало ожидать, наибольшие разногласия при обсуждении этих вопросов возникли при определении «тонуса» как феноменологически, так и терминологически. Как уже было сказано, синонимами «тонуса» разные авторы считают «тоническую активность», «тонические влияния», «степень возбуждения», «работоспособность», «актуальное состояние» и др. Однако приведенные в качестве иллюстраций «тонуса» примеры показали, что сюда относятся разные категории явлений и, следовательно, вкладывается разное содержание. В результате этого часть присутствовавших склонилась к мнению, что понятие «тонус», с одной стороны, нельзя считать всеобъемлющим и потому его не нужно уточнять (В. Н. Черниговский, СССР, И. Буреш, ЧССР; Г. Уолтер, Англия, и др.) с другой же нужно признать наличие разных «тонусов», разных его количественных и типологических градаций и классифицировать их (Д. А. Бирюков,

Э. А. Астратян, СССР; Р. Бауман, ГДР, и др.). Э. А. Астратян определяет «тонус» как нераспространяющееся возбуждение, создающее рабочую готовность, которое можно характеризовать параметрами возбудимости.

О состоянии готовности говорит и Г. Уолтер (Англия), хотя подчеркивает условность и неточность определения «тонус». Р. Бауман, в лабораториях которого разносторонне изучаются вопросы «тонуса» ц. н. с., расценивает его как «актуальное состояние», которое отражает уровень физиологической деятельности. Как уровень активности, объем деятельности в данный момент определяет «тонус» А. Б. Коган (СССР).

Подход к определению сущности разбираемого понятия возможен и с точки зрения относительного покоя и видимой деятельности. Так как отсутствие видимой деятельности еще не означает полного покоя ни в мышце, ни в железе, ни в нервной структуре, то это состояние и следует считать «тонусом». Примером такого «тонуса» является постоянная активность сетчатки глаза (К. Шмидт, ФРГ).

Г. Шеффером (ФРГ), который с сотрудниками в течение последних 15 лет занимался изучением центрального вегетативного тонуса (тоническая иннервация сердечной мышцы), представлена принципиальная схема тонических влияний. Ставя вопрос о «тонусе» как общую проблему, он определяет его как источник тонических влияний на любой орган для поддержания постоянного уровня его деятельности. Тоническая иннервация в организме создает условия равновесия внутренней среды. Поэтому, по Шефферу, «тонус» есть гомеостаз. Всякое раздражение ведет к переходу тонических влияний в фазные и нарушению гомеостаза. Считая определение «тонус» приемлемым и для двигательной, и для вегетативной иннервации, Шеффер в природе «тонуса» усматривает два механизма — клеточный, аутохтонный (т. е. уровень обменных процессов в клеточных элементах), и рефлекторный, поддерживаемый за счет постоянного притока афферентных импульсов к центру с рецепторных зон. Несмотря на приемлемость схемы в целом, некоторые моменты вызвали ряд возражений. В частности, нельзя признать точной и правильной по существу формулу «тонус-гомеостаз». Во-первых, правильнее определить тоническую иннервацию как одно из звеньев в механизме поддержания гомеостаза. Во-вторых, сдвиги гомеостаза нельзя рассматривать как прекращение тонических влияний. Действительно, при экстренном притоке импульсов с периферии в ответ на раздражение внутренних и внешних рецепторов происходят кратковременные, фазные изменения постоянно существующих влияний. Но при продолжительном изменении условий среды возникают продолжительные сдвиги тонических влияний. С этой точки зрения можно объяснить индивидуальные, видовые, профессиональные, суточные и сезонные различия тонической иннервации сердечной мышцы, существующие без нарушений гомеостаза и содействующие его поддержанию.

При рассмотрении функциональной характеристики центров на примере парасимпатической иннервации сердца целесообразно различать «тоническую активность» центров как постоянно существующее возбуждение включенных в него нейронов и «фазную активность», вызванную притоком дополнительных импульсов по афферентам центра вследствие раздражения. «Тоническая активность» обеспечивает тонические влияния, т. е. относительно постоянный контроль органа или другой структуры. Воздержавшись от понятия «тонус», определение «тонической активности» можно отнести и к другим обособленным структурам мозга. Основываясь на строгой структурной привязанности одних структур к другим, можно говорить о «тонически тормозящих» или «тонически активирующих» влияниях. Несколько обобщенные нами в этом изложении толкования в основном совпадают с высказыванием И. Буреша по этому поводу.

Как нам кажется, с точки зрения «тонической активности» центральных нервных образований можно подходить к способам его учета. Одним из таких способов можно принять уровень основной, так называемой спонтанной активности определенных обособленных нервных единиц (например, центрифугальной активности разных волокон от центров продолговатого мозга, учитываемой в лаборатории Шеффера, в японских лабораториях и др.).

Однако, если определение сущности «тонической активности», «тонических влияний» и электрофизиологических показателей их не вызвало особых возражений в отношении обособленных центров, то гораздо труднее оказалось найти параметры для определения «тонуса коры».

Прежде всего подверглось критике приложение этого понятия к коре. В самом деле, уже только потому, что кора не является однородным образованием, нельзя говорить о коре в целом. Однако, учитывая наличие в коре проекционных зон с разных рецепторных полей или клеточных полей, откуда идут аксоны определенной эффекторной принадлежности и несут определенные влияния, можно говорить о «тоническом возбуждении» в пределах этих областей (Д. А. Бирюков, В. И. Климова-Черкасова, СССР; Ф. Клингберг, Л. Пиккенхайм, ГДР).

Понятие «работоспособности» коры, определяемое по уровню условнорефлекторной деятельности, с одной стороны, слишком расплывчато, с другой — не дает права судить, о «тонусе» каких структур несет информационная динамика того или иного условного рефлекса, так как, помимо коры, в замыкании временной связи участвуют и другие структуры. Вряд ли всегда можно судить о «тонусе» корковых структур по параметрам возбудимости, как это предлагает Э. Л. Астратян, так как «степень постоян-

ного возбуждения» не обязательно параллельна уровню возбудимости. В определенных случаях высокий «тонус» может сопровождаться слабыми по интенсивности реакциями на отдельные раздражения. Уровни «тонуса» в коре могут быть разными, по-видимому, существует оптимальный уровень, необходимый для приспособления к среде с помощью адекватных реакций (Д. А. Бирюков, СССР).

В связи с этим особую трудность представляют способы определения коркового «тонуса», в том числе и по электрофизиологическим показателям. Совершенно очевидно, что в этом отношении не является показателем основная суммарная активность по ЭЭГ. Как указывалось, Р. Бауман принимает в расчет частотную и отдельную характеристику быстрых разрядов. И. Буреш оценивает корковые тонические влияния, используя метод их выключения, по изменениям фоновой нейрональной активности и вызванного потенциала в связанных с корой структурах. По реакции десинхронизации нельзя судить о состоянии коры в целом, так как она отражает восходящие активирующие влияния только для определенной группы нейронов. Однако при достаточно четко очерченной сущности тонического возбуждения в нервных структурах можно найти достаточно точные электрофизиологические показатели его (А.Б. Коган).

Наряду с этим необходимо учитывать и другие показатели многообразной деятельности коры — вегетативные, гуморальные, в том числе реакцию лейкоцитоза (В. Гавличек, ЧССР), определение аминов (Ф. Бенеш и др.). Комплекс этих показателей, наличие определенных корреляций могут отражать уровень функциональной активности мозга.

Была подчеркнута важность обсуждения проблемы «центрального тонуса» для общих вопросов нейрофизиологии и вопросов кортико-висцеральной физиологии и патологии. Были одобрены эволюционные пути анализа вопросов «центрального тонуса», проводимого в Советском Союзе в лаборатории Д. А. Бирюкова, и клинко-физиологические аспекты их изучения, принятые в лабораториях Института кортико-висцеральной патологии и терапии (Берлин-Бух, ГДР).

Несмотря на внимание к разбираемым вопросам и их обсуждение, все же не принято единодушного решения относительно термина «тонус». Этот вопрос предложено передать для специального уточнения в Международную физиологическую ассоциацию.

CONTRIBUTIONS TO THE PROBLEM OF «CENTRAL TONUS»
PRESENTED AT THE INTERNATIONAL SYMPOSIUM IN BERLIN

By V. I. Klimova-Cherkasova

From the Institute of Experimental Medicine, Leningrad

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 612.117

МЕТОД ПОЛЯРОГРАФИЧЕСКОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ
НАПРЯЖЕНИЯ КИСЛОРОДА В СЕРДЦЕ КОШЕК
БЕЗ ВСКРЫТИЯ ГРУДНОЙ ПОЛОСТИ

И. А. Ильинский

Лаборатория патологической физиологии

Научно-исследовательского института скорой помощи им. И. И. Джанелидзе,
Ленинград

В изучении кислородного режима сердца все чаще начинает применяться полярографическое определение напряжения кислорода (pO_2) в сердечной мышце. Однако существующие способы подхода к сердцу для измерения в нем pO_2 как с использованием наиболее распространенной схемы с платиновыми электродами (Sauer a. o., 1951; Caliva, a. o., 1959; Саноцкая, 1963), так и безбатарейной схемы И. М. Эпштейна (Райскина, Самойлова, Ходас, 1963; Райскина, Ходас, Самойлова, 1963; Ходас с соавт., 1963) сопряжены с обязательным вскрытием грудной полости. Проведение торакотомии, даже при современных методах обезболивания с употреблением аппаратов искусственного дыхания, не может не отразиться на получаемых результатах.

Нами разработан метод определения pO_2 в сердечной мышце без вскрытия грудной полости. Суть метода заключается в прошивании сердечной мышцы проволоочным электродом через переднюю стенку грудной полости. Представление о pO_2 в сердце получается на основании измерения величины диффузионного тока по предложенной И. М. Эпштейном (1960) и усовершенствованной нами (Селезнев, Ильинский, 1963) методике, позволяющей сделать количественный расчет выделяющегося кислорода в миллиграммах в единицу времени на единице поверхности электрода.

Активный проволоочный электрод приготавливается из медного электрического провода с изолирующим покрытием марки ПЭЛ диаметром 0.2—0.4 мм, длиной 60—80 см. На расстоянии 8—10 см от одного конца провода его поверхность очищается от изоляции на протяжении 3—4 мм. Очищенный участок тщательно амальгамируется ртутью. Схема электрода представлена на рисунке, А. Неполаризующимся электродом служит игла из углеродистой стали.

Техника введения электрода. У фиксированного к станку животного участок кожи груди в области сердца освобождается от шерсти. При проведении исследования в стерильных условиях депилированный участок обрабатывают 5%-й йодной настойкой. Стерилизация проволоочного электрода производится погружением его в 96%-й спирт на 5—10 мин.

Дается легкий ингаляционный наркоз эфиром или закисью азота. Нашупывают сердечный толчок. Выше него (в четвертом межреберье) и ниже него (в шестом межреберье) скальпелем делают надрезы кожи. Это позволяет легко прошить круглой кишечной иглой (для кошек — игла № 1) грудную стенку и сердце. В иглу, взятую иглодержателем, направляют конец проволоочного электрода, более близкий к амальгамированному участку. Затем, надавливая большим пальцем левой руки на грудь справа от грудины так, чтобы средним и указательным пальцами отчетливо ощущать сердечный толчок, вкалывают иглу в шестом межреберье по направлению к сердцу. Иглу продолжают вводить равномерным прошивающим движением с таким расчетом, чтобы конец ее вышел в четвертом межреберье. При попадании иглы в сердце ее конец колеблется в такт сердечным сокращениям. Не разжимая иглодержателя, подхватывают выступивший конец иглы анатомическим пинцетом и после этого, захватив иглодержателем колющую часть иглы, выводят ее, а вместе с ней и конец проволоочного электрода наружу. Другой конец электрода подключают к положительной клемме наружного шунта, включенного в сеть микроамперметра М-95 или к гальванометру с регистрирующим устройством. Стальной электрод вводят под кожу; его конец подключают к отрицательной клемме.

Следя за показаниями прибора, надо найти наиболее удобное положение амальгамированной части электрода в сердце, для чего достаточно слегка подтянуть тот

или иной конец электрода. Оптимальным является такое положение, когда световой зайчик микроамперметра или соответствующее регистрирующее устройство дают максимальные цифры, а его колебания, синхронные с сердечными сокращениями, являются наиболее отчетливыми. После этого наркоз прекращают. Введение электрода занимает несколько минут.

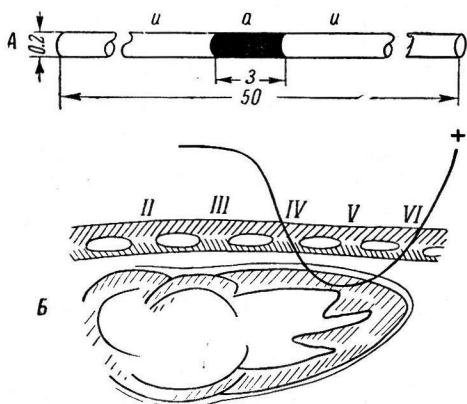


Схема устройства проволочного электрода и его расположения по отношению к грудной стенке и сердцу.

А — схема проволочного электрода: а — амальгамированный участок проволочного электрода; и — изолированные участки проволочного электрода. Б — схема расположения проволочного электрода по отношению к межреберным промежуткам и сердцу на парасагитальном разрезе грудной полости; римскими цифрами обозначены межреберные промежутки.

в трех опытах наряду с измерением pO_2 в сердце одновременно определялось pO_2 в легком; оно оказалось несколько большим, чем в сердце.

Повторный эфирный наркоз уменьшал pO_2 в легком заметнее, нежели в сердце. Вдыхание чистого кислорода вызывало подъем pO_2 более выраженный в сердце, чем в легком.

Принцип прошивания внутреннего органа, как нам кажется, может быть использован и для введения других электродов во внутренние органы без вскрытия полостей.

ЛИТЕРАТУРА

- Райскина М. Е., З. Т. Самойлова, М. Я. Ходас, Патол. физиол. и эксп. терап., 7, № 2, 19, 1963.
 Райскина М. Е., М. Я. Ходас, З. Т. Самойлова, Кардиология, 3, № 4, 45, 1963.
 Санодкая Н. В., Физиол. журн. СССР, 49, № 2, 223, 1963.
 Селезнев С. А., И. А. Ильинский, Физиол. журн. СССР, 49, № 9, 1105, 1963.
 Ходас М. Я., Л. Б. Шимелинович, М. Е. Райскина, З. Т. Самойлова, Патол. физиол. и эксп. терап., 7, № 2, 73, 1963.
 Эпштейн И. М., Бюлл. эксп. биол. и мед., 50, № 12, 104, 1960.
 Caliva F. S., R. Nardano, R. Zurek, T. Rombo, R. Lyons, Am. Journ. med. Sci., 238, № 3, 1949; 308, 1959.
 Sayen J. J., W. F. Sheldon, O. Horwitz, P. T. Kuo, I. Pierce, H. F. Zinsser, J. Mead, Journ. clin. Invest., 30, № 9, 932, 1951.

Поступило 20 VI 1964

POLARIGRAPHIC METHOD FOR DETERMINING OXYGEN TENSION IN THE CAT HEART WITHOUT DISSECTION

By I. A. Ilinski

From the Laboratory for Pathologic Physiology,
 J. J. Djenalidze Research Institute of Emergency Aid, Leningrad

К МЕТОДИКЕ ПОЛУЧЕНИЯ ПОДЖЕЛУДОЧНОГО СОКА У ОВЕЦ И КОЗ

К. Т. Ташенов

Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных
Института физиологии АН Казахской ССР, Алма-Ата

Панкреатический проток у мелких жвачных в отличие от крупного рогатого скота, свиней и плотоядных животных соединяется с желчным и открывается в duodenum как единый желчно-панкреатический проток (рис. 1). Такая особенность затрудняет получение у коз и овец чистого сока и поэтому в хронических опытах на этих животных изучался смешанный сок (Файтельберг, Семенюк, Рябова, 1956; Степанкина, 1959; Ташенов, 1959, 1960, и др.). Предложенная Д. К. Куимовым (1952) операция допускала возможность получения чистого сока, однако она часто сопровождалась воспа-

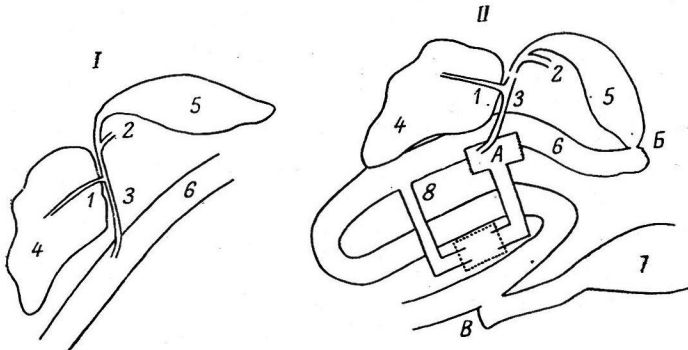


Рис. 1. Желчно-панкреатический проток до операции (I) и после операции (II).

1 — проток поджелудочной железы; 2 — проток печени; 3 — общий желчно-панкреатический проток; 4 — поджелудочная железа; 5 — желчный пузырь; 6 — двенадцатиперстная кишка; 7 — сычуг; 8 — фистульная трубка для приема сока вне опыта. А — изолированный мешочек с фистульной трубкой для стока панкреатического сока; В — желчно-кишечный анастомоз; В — энтеростомоз.

лениями желчного пузыря его некрозом и токсемией. Кроме того, возможное забрасывание химуса в желчный пузырь приводило к гибели животного.

Учитывая это, мы внесли некоторые изменения в методику наложения хронической фистулы на поджелудочную железу у овец и коз. При нашем способе операции каудальный конец двенадцатиперстной кишки, образовавшийся после получения изолированного мешочка из кишки с впадающим в него панкреатическим протоком, подтягивается несколько вперед и анастомоз накладывается между просветом кишки и верхушкой желчного пузыря. Для восстановления проходимости кишечника на расстоянии 25—30 см от желчно-кишечного анастомоза к двенадцатиперстной кишке подводится вентральный конец кишки, идущий со стороны сычуга, и накладывается соустье (энтеростомоз). Таким образом, желчь прежде чем попасть в двенадцатиперстную кишку и смешаться с химусом проходит изолированный отрезок (25—30 см) кишки между двумя анастомозами. Это расстояние вполне достаточно для того, чтобы предотвратить забрасывание химуса в случае антиперистальтики кишечника как в желчный пузырь, так и в мешочек с папиллой протока поджелудочной железы.

Такая операция позволяет в хронических опытах получать чистый панкреатический сок. Прооперированные животные чувствуют себя вполне нормально.

ТЕХНИКА ОПЕРАЦИИ

Животное под общим наркозом фиксируется на операционном столе в левом боковом положении. В области голодной ямки вдоль последнего ребра производится разрез длиной 6—8 см и отыскивается область двенадцатиперстной кишки с папиллой желчно-панкреатического протока. Место выхода протока можно легко отыскать если идти по переднему краю поджелудочной железы вдоль протока до впадения его в двенадцатиперстную кишку. По прободению кишечной стенки желчно-панкреатический проток проходит расстояние 1.5—2 см в ее толще и, если натянуть кишку, то проток можно заметить в виде бледной полоски. На эту часть кишки по обе сто-

роны от места впадения протока накладывается по два кисетных шва, которые в дальнейшем стягиваются и между ними кишка отсекается, а концы ее инвагинируются. Таким образом получается изолированный небольшой мешочек, величина которого соответствует размеру муфты фистульной трубки (рис. 1, А). До вставления в изолированный мешочек фистульной трубки необходимо по возможности отпрепарировать слизистую оболочку с внутренних его стенок для устранения кишечной секреции и получения чистого поджелудочного сока. Эту процедуру нужно проводить весьма осторожно, чтобы не повредить папиллу панкреатического протока.

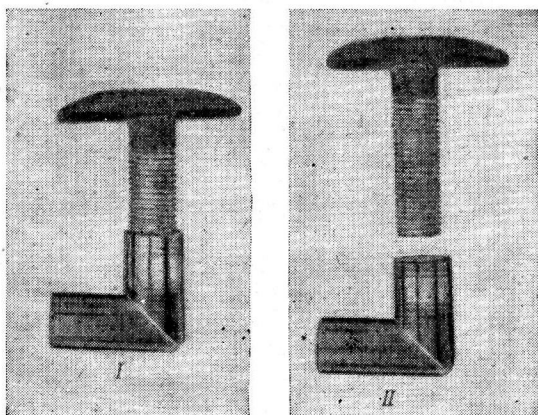


Рис. 2. Фистульная трубка в собранном (I) и разобранном (II) виде.

кишечника (рис. 1, В). В кишку между двумя анастомотами вставляется фистульная трубка для поступления поджелудочного сока в кишечник вне опыта. На желчный проток, выше места соединения с панкреатическим, накладываются две лигатуры и проток между ними перерезается. В результате этого желчный пузырь с впадающим в него протоком печени разобщается от протока поджелудочной железы. В связи с тем, что доступ к желчному протоку затруднен, нужно эту часть операции провести вначале, до образования изолированного мешочка, закрепляющего фистульную трубку над панкреатическим протоком.

Две фистульные трубки (рис. 2) выводятся наружу через проколы брюшной стенки по обе стороны основного разреза на одном уровне. После этого разрез послойно зашивается: мышцы кетгутом, а затем кожа шелком. Снаружи фистулы соединяются вне опыта резиновой трубкой и панкреатический сок поступает в кишечник.

Фистульные трубки изготавливаются из органического стекла с внутренним диаметром 5 мм, толщина стенок 2 мм, высота трубки 30 мм, длина муфты 25 мм. Трубка имеет Г-образный изгиб на резьбе.

ЛИТЕРАТУРА

- Куимов Д. К., Физиолог. журн. СССР, 38, № 5, 633, 1952.
 Степанкина М. К., Тр. Инст. физиолог. АН КазССР, 2, 57, 1959.
 Ташенов К. Т., Тр. Инст. физиолог. АН КазССР, 2, 44, 1959; Тр. Алма-Атинск. зоовет. инст., 12, 574, 1960.
 Файтельберг Р. О., Л. А. Семенюк, Л. А. Рябова, Физиолог. журн. СССР, 42, № 10, 877, 1956.

Поступило 3 III 1964

TECHNIQUE FOR OBTAINING PANCREATIC JUICE IN SHEEP AND GOATS

By K. T. Tashenov

From the Laboratory for Physiology of Farm Animals,
Institute of Physiology, Kazakh SSR Acad. Sci., Alma-Ata

МОДИФИКАЦИЯ КИШЕЧНО-ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ФИСТУЛЫ У СВИНЕЙ

В. А. Телепнев

Кафедра физиологии сельскохозяйственных животных
Ветеринарного института, Витебск

Дуоденально-панкреатический комплекс у свиней имеет ряд особенностей. Брыжейка двенадцатиперстной кишки у растущих свиней коротка, кишка имеет малую длину и узкий диаметр, на месте впадения протока железа прочно сращена с кишкой, проток не имеет папиллы, что крайне затрудняет ориентировку при операции наложения фистулы; брюшная стенка имеет значительную толщину, которая еще более увеличивается по мере роста животного. Это крайне затрудняет применение классической операции наложения фистулы протока по И. П. Павлову (1879). Кроме того, непрерывность панкреатической секреции у свиней и значительные потери сока (8 л и более в сутки) делает таких животных нежизнеспособными. Различного рода модификации фистульной методики, позволяющие соку течь наружу во время опыта и в кишечник — вне его, предложенные для телят (Жилов, 1935), собак (Прокopenko, 1935; Бакурадзе, 1941; Собиева, Робинсон, 1953; Соловьев, 1954; Thomas, 1959; Фомина, 1960, 1963) и для свиней (Синешко, 1939; Квасницкий, 1951; Святовец, 1960) не лишены некоторых недостатков.

Нами разработана специальная конструкция фистульной трубки из органического стекла, которая дает возможность получать сок во время опыта и непрерывно возвращать собранный сок в кишечник в ходе эксперимента (рис. 1).

Она имеет два отростка (рис. 2): поджелудочный *V* и кишечный *II*, причем последний является продолжением ее корпуса *I*. На корпусе расположены два диска. Внутренний *VIII* закреплен неподвижно, несколько ниже бокового отростка. Наружный диск *IX* снабжен резьбой и может свободно передвигаться по наружной части корпуса. Крышка канюли также снабжена резьбой *VII*. Кишечный отросток имеет ответвление, располагающееся под углом к диску. На поджелудочном отростке имеется дополнительный подвижный на резьбе диск с отверстиями по периметру *VI*. Внутри корпуса про-

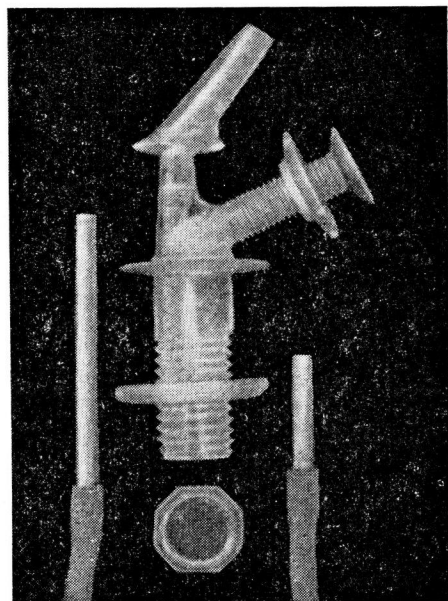


Рис. 1. Общий вид фистульной трубки.

ходят два параллельных канала, которые на уровне разветвления сообщаются, продолжаясь затем в каждом из отростков. В промежутках между опытами, когда выходные отверстия каналов закрыты пробкой, панкреатический сок беспрепятственно поступает в двенадцатиперстную кишку. Во время опыта в кишечный канал канюли вставляется плотно пригнанная длинная трубка *III* из неокисляющегося металла. Она заходит за ответвления поджелудочного отростка и своей стенкой закрывает щель, посредством которой сообщаются каналы. Образуются два совершенно разобщенных хода: в изолированный отрезок и в двенадцатиперстную кишку. В другой канал вставляется короткая металлическая трубка *IV*, соединенная с помощью тонкого резинового шланга с мерным цилиндром, в который поступает выделившийся секрет. Длинная металлическая трубка также посредством резинового шланга соединяется с двухстенным сосудом, снабженным краном, который позволяет вводить в кишечник поджелудочный сок или любые растворы с нужной скоростью. В пространство между стенками сосуда, заполняемое дистиллированной водой, вмонтирован электрообогревательный элемент, с помощью которого поддерживается определенная температура панкреатического сока и вводимых жидкостей.

Операция по наложению фистулы с применением описанной канюли проводится по общепринятому для свиней принципу. Особенности нашей оперативной методики сводятся к следующему. Разрез брюшной стенки начинается в 5—6 см ниже угла правой реберной дуги и идет параллельно линии реберных хрящей. При образовании изолированного отрезка мы применили аппарат для наложения кисетных швов на двенадцатиперстную кишку. После вшивания поджелудочного отростка трубки в изо-

лированный участок кишки последний окутывается сальником (особенно тщательно вокруг места вшивания). Подвижный диск отростка придвигается по резьбе вплотную к окутываемому слою. Затем изолированный отрезок вместе с подвижным диском еще раз окутывается сальником. Оба слоя сальника сшиваются между собой и с серозной оболочкой отрезка кишки через отверстия, расположенные по периметру диска. Таким образом достигается надежная изоляция полости отрезка и совершенно

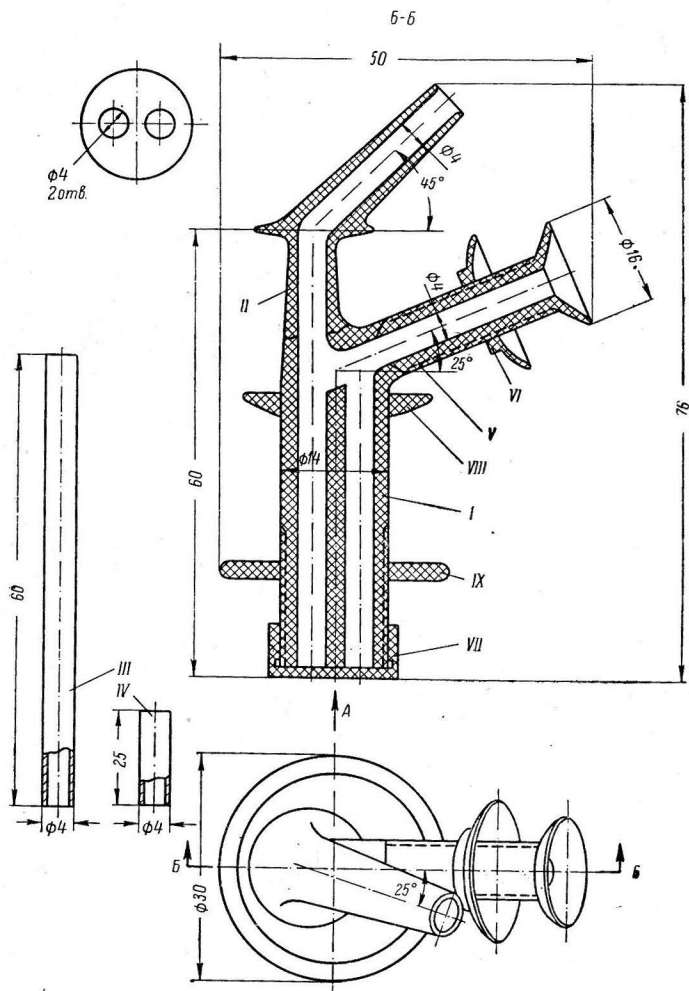


Рис. 2. Чертеж фистульной трубки.

I — корпус; *II* — кишечный отросток с ответвлением; *III*, *IV* — трубки из неокисляющегося металла; *V* — поджелудочный отросток; *VI* — подвижный диск поджелудочного отростка; *VII*, пробка фистульной трубки; *VIII* — внутренний неподвижный диск корпуса; *IX* — наружный подвижный диск корпуса. Деталь *V* — вклеивается в корпус с помощью жидкого плексигласа или другого клея. Приведенные размеры деталей рассчитаны на оперирование свиней в возрасте около 5 месяцев.

исключается протекание сока мимо канюли. Кишечный отросток всей своей расширенной частью вшивается в двенадцатиперстную кишку ниже энтероанастомоза, в непосредственной близости от него. Угол наклона ответвления этого отростка рассчитан так, что его трубка располагается в просвете кишки параллельно стенкам, а отверстие открывается по ходу перистальтики, что препятствует засорению трубки химусом. Внутренний неподвижный диск корпуса окутывается сальником, и канюля выводится через прокол брюшной стенки в 2—3 см от угла правой реберной дуги. В дальнейшем сальник и брюшина образуют прочные спайки; вместе с наружным подвижным диском это позволяет прочно фиксировать фистульную трубку на брюшной стенке независимо от изменения ее толщины. Операционная рана заживает первичным натяжением. Послеоперационный период протекает без осложнений. Животные в дальнейшем не требуют специальных условий кормления, содержания и ухода.

Кишечно-поджелудочная фистула была наложена нами у 7 свинок в возрасте около 5 месяцев, и они использовались в опытах в течение 3—7 месяцев. Одновременно накладывалась фистула желудка по Басову. Каких-либо отклонений со стороны пищеварительной и других систем организма отмечено не было. Во время опытов животные, помещенные в специальные станки, не фиксируются. Это обстоятельство, а также боковое расположение фистулы и соединение ее с резервуарами посредством резиновых трубок позволяет животным ложиться (рис. 3). Поэтому они не проявляют беспокойства, не утомляются и легко переносят ежедневные опыты.

Количество выделившегося секрета мы учитывали в 15-минутных порциях. После взятия пробы для биохимического анализа сок через верхний резервуар немедленно возвращается в двенадцатиперстную кишку со скоростью, приблизительно равной скорости отделения. Это обеспечивает нормальные процессы пищеварения и приближает экспериментальные условия в естественным. На таких животных мы изучали внешнесекреторную функцию поджелудочной железы при различных условиях и выясняли некоторые вопросы соко- и ферментовыделения с применением фармакологических средств и оперативных приемов. В процессе исследований было установлено, что фистульная трубка описанной конструкции открывает широкие возможности для изучения в длительных экспериментах тонкой приспособляемости поджелудочной железы к роду пищи. Принцип устройства фистульной трубки может быть использован при наложении фистул у других сельскохозяйственных животных и собак.

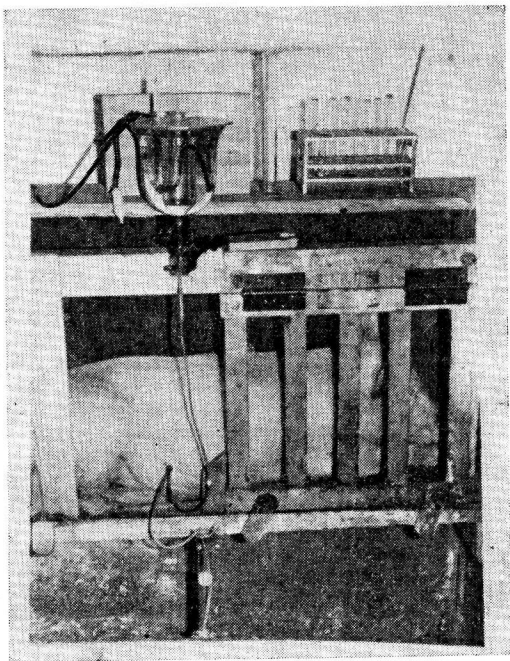


Рис. 3. Свинка с кишечно-поджелудочной фистулой во время опыта.

ЛИТЕРАТУРА

- Бакурадзе А. Н., Физиолог. журн. СССР, 30, № 6, 791, 1941.
 Жиллов Д. С. В сб.: Физиология пищеварения сельскохозяйственных животных, 143. М.—Л., 1935.
 Квасницкий А. В. Физиология пищеварения у свиней, 139, 1951.
 Прокопенко В. Г., Тр. Узбекск. отд. Всесоюз. общ. физиолог., фармакол. и биохим., 1, 41, Ашхабад, 1935.
 Павлов И. П., Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 11, № 1, 51, 1879.
 Святовец Г. Д., Научн. тр. аспиранта Украинск. акад. с.-х. наук, в. 5, 166, 1960 (на украинском языке).
 Синещев А. Д., Физиолог. журн. СССР, 27, № 1, 70, 1939.
 Собиева О. Б., В. Е. Робинсон, Физиолог. журн. СССР, 39, № 5, 629, 1953.
 Соловьев А. В., Физиолог. журн. СССР, 40, № 5, 603, 1954.
 Фомина Л. С., Тр. Научн. конфер. по пробл. физиолог. и патол. пищеварения, посв. памяти акад. К. М. Быкова, 603, Иваново, 1960; Бюлл. экспер. биол. и мед., 55, № 3, 122, 1963.
 Thomas I. E., Gastroenterology, 36, № 3, 362, 1959.

Поступило 30 I 1964

MODIFIED ENTERO-PANCREATIC FISTULA IN SWINE

By V. A. Telepnev

From the Department of Physiology of Farm Animals,
 Institute of Veterinary Medicine, Vitebsk

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 612.67

Рецензия на книгу: А. В. Нагорный, В. Н. Никитин, И. Н. Буланкин
«Проблема старения и долголетия». Под общей редакцией В. В. Никитина.
Медгиз СССР, М., 1963, 755 стр.

А. Д. Слоним

Огромный интерес к проблемам возрастной физиологии, биохимии и биофизики старения привел ко все более увеличивающемуся количеству появляющихся в этой области экспериментальных работ (с января 1956 по декабрь 1961 г. 17 842 названия, по индексу Н. Шока).

Однако в этой области мало имеется обобщающих монографий, освещающих весь накопленный эмпирический материал с общебиологических и эволюционных позиций. Монография трех авторов, изданная под общей редакцией В. Н. Никитина, существенно восполняет этот пробел и дает доступный широкому кругу биологов и врачей обзор основных отечественных и зарубежных работ в этой области.

Книга характеризуется следующими существенными особенностями. Во-первых, громадные и последовательно изложенные материалы книги охватывают как общие теоретические проблемы старения, смерти и продления жизни, так и все основные экспериментальные исследования в области индивидуальной эволюции организма — ее морфогенеза, биохимизма и становления, развития и угасания функций. Во-вторых, ход всего изложения базируется не только на материале других исследований, но и в значительной степени на данных собственных исследований А. В. Нагорного, В. Н. Никитина и И. Н. Буланкина и их сотрудников (более 500 экспериментальных работ по биохимии, физиологии и биофизике онтогенеза, ряд крупных монографий и обобщающих статей). В-третьих, при большой объективности изложения, особенно в оценке имеющихся теорий онтогенеза, авторы развивают собственную концепцию движущих факторов возрастного развития организма (впервые выдвинутую А. В. Нагорным более 30 лет тому назад), теорию «затухающего самообновления протоплазмы». Эта концепция основывается во многом на данных, обнаруженных авторами и их сотрудниками. Она пронизывает весь излагаемый материал. Вместе с тем авторы учитывают, что современное развитие биологической науки, несмотря на громадные достижения последних лет, все еще недостаточно для построения полноценной, действенной теории онтогенеза и подчеркивает, что «теория затухающего самообновления протоплазмы» (даже на ее последних этапах развития) все еще остается рабочей гипотезой, важной для более целенаправленных научных исканий, но нуждающейся в коренном преобразовании при дальнейших успехах естествознания.

Своеобразие структуры книги состоит еще в том, что при всей целостности ее построения, каждый из ее больших разделов (особенно главы: «Старение и смерть, как всеобщий закон индивидуальной эволюции», «Теории старения и смерти», комплекс глав «Биохимическая эволюция организма», «Функциональная эволюция организма», главы «Продолжительность жизни и влияющие на нее условия» и «Проблема удлинения жизни») может представлять собою самостоятельную ценность как монографическое изложение огромного материала, посвященного каждой из затронутых в них проблем.

Книга начинается с изложения общих положений о старении организма и рассмотрении экспериментальных данных о старении у простейших, указывающих на угнетение у них жизненного процесса в конце каждого индивидуального цикла жизни перед делением и последующего восстановления полноценности жизненного процесса, связанного с делением. Это позволяет сделать вывод о наличии старения и у одноклеточных организмов, хотя смерть у одноклеточных не сопровождается гибелью всей клетки, подвергающейся затем коренной реорганизации (с частичным необратимым распадом протоплазмы) в процессе деления. Это явление рассматривается автором (В. Н. Никитиным), как прекращение индивидуального существования организма, т. е. как смерть (по его терминологии, это — «не трагическая» смерть простейших).

Теории старения и смерти являются предметом критического рассмотрения в специальной (второй) главе, в которой приводятся все основные теории старения.

Большой раздел книги посвящен рассмотрению вопросов биохимической эволюции организма. Указывается, что нарастающее с возрастом комплексообразование макромолекулярных компонентов протоплазмы, и в первую очередь белков, связано в значительной степени с образованием вторичных связей, снижающих лабильность межмолекулярных систем и создающих условия для снижения скорости и полноценности процесса самообновления белков и нуклеиновых кислот. Излагаются также данные о возрастных изменениях: 1) состава мочи и трактовка этих данных в свете изменений общего обмена веществ; 2) азотистого баланса и биологической ценности белков; 3) значения для питания в разном возрасте отдельных аминокислот; 4) характера изменений углеводного, жирового и водно-солевого обмена.

Наиболее общей характеристикой старения организма является снижение интенсивности и полноценности самообновления протоплазмы, различно выраженное в разных тканях и органах. Отсюда гетерохронность в старении отдельных органов и систем, а также — многие нарушения, лежащие в основе «преждевременного» старения. Разность темпов падения скорости синтеза и распада отдельных компонентов протоплазмы приводит к накоплению с возрастом в тканях липидов и к уменьшению концентрации нуклеиновых кислот и легко метаболизируемых белков.

Вторым большим разделом книги является обобщение данных по морфологической эволюции организма. Эти особенности рассматриваются как макроскопически — главным образом по изменению массы органов и их соотносительного развития в разные возрастные периоды, так и микроскопически — по строению отдельных тканей и их клеток на разных этапах онтогенеза. Наиболее характерными морфологическими признаками старения являются (на клеточном уровне) уменьшение ядерно-цитоплазматического отношения, изменение электронномикроскопической структуры протоплазмы с деградацией отдельных ее комплексов — коллагена, эластина, актомиозина, нарастание «избыточно-структурированных» специализированных образований в цитоплазме. В межтканевых отношениях проявляется разрастание межклеточного вещества — соединительной ткани. Наблюдается также значительная гетерохронность в возрастном развитии отдельных тканей, органов и систем, вследствие чего различные ткани могут иметь разный морфологический и функциональный возраст.

Наибольший интерес для физиолога представляет раздел книги, посвященный функциональной эволюции организма. По существу, в этом разделе систематически излагаются возрастные изменения отдельных физиологических функций. В этот же раздел включены главы, посвященные движущим факторам онтогенеза (по существу, изложение современного состояния теории заступающего самообновления протоплазмы А. В. Нагорного), вопросам продолжительности жизни и проблеме ее удлинения у человека. Особый интерес представляют очерки онтогенеза отдельных функций как общих для организма (метаболизм, система крови, сердечно-сосудистая система и дыхание), так и отдельных функций и органов (анализаторы, эндокринные железы, ц. н. с.). Приводятся также возрастные изменения физиологической и патологической реактивности организма.

Взяты в целом, разделы функциональной эволюции организма охватывают громадный экспериментальный материал и объединены общей концепцией о гетерохронизме становления, развития и угасания отдельных функциональных систем. Одним из ценных подходов к систематизации этой гетерохронности является представление о том, что филогенетически более древние и примитивные функции формируются ранее и угасают часто позднее, чем более новые и высокоспециализированные. Однако это общее представление требует, по В. Н. Никитину, существенной корректировки.

Отдельные главы этого обширного раздела не равноценны по полноте изложения и приведенному фактическому материалу. Так, особенно полноценно изложены главы о возрастных изменениях метаболизма, системы крови, сердечно-сосудистой системы, периферических анализаторов и ц. н. с. Вместе с тем онтогенез системы пищеварения охватывает главным образом период раннего онтогенеза и зрелости и содержит только отдельные, в достаточной степени вторичные данные о периоде старения. Это же касается в известной (хотя и гораздо меньшей) мере системы движений.

Онтогенетическая эволюция эндокринной системы для большинства желез показана на большом фактическом материале и весьма последовательно. Особенно подробно изложен онтогенез гипофизарно-адреналовой системы, щитовидной железы и инсулярного аппарата поджелудочной железы. Кратко даны материалы по онтогенезу половых желез.

Специальная глава посвящена проблемам возрастной реактивности и ее взаимоотношениям с заболеваниями. Эта глава, написанная крупнейшим патологом-эволюционистом Н. Н. Сиротининым, представляет очень большой интерес, охватывает обширный сравнительно-физиологический материал как по отношению к беспозвоночным, так (и особенно) по отношению к позвоночным животным и включает возрастные особенности иммунитета, фагоцитарной реакции, устойчивости к температуре среды, гипоксии, рентгеновскому облучению, особенности анафилактической реакции и т. д.

Последние три главы книги посвящены рассмотрению движущих факторов онтогенеза, проблемам продолжительности жизни и ее удлинения. Общая теория онтогенеза рассматривается автором этой главы (В. Н. Никитин) на основе сопоставления уровней организации молекулярного, клеточного, органного и организма в целом.

Наиболее подробно рассматриваются цитобioхимические вопросы, являющиеся предметом многолетних исследований авторов этой большой книги. Основной путь возрастных изменений протоплазмы авторы видят в развитии противоречия между функцией и ассимиляцией, сдвигами в обмене веществ, неблагоприятными в наибольшей степени для ассимиляторной фазы метаболизма.

Другими существенными моментами являются гетерохронизм развития отдельных органов и систем как основа для появления «преждевременной» старости. В этой центральной главе книги дано, по существу, современное развитие теории А. В. Нагорного о затухающем в онтогенезе самообновлении протоплазмы.

Недостатком книги является некоторая перегруженность ее фактическим материалом. Вместе с тем некоторые положения, однако, даются слишком отрывочно, например ряд вопросов кортико-висцеральной физиологии.

Большую ценность представляют очень полные литературные обзоры (более 2000 источников).

Хотелось бы отметить, что наряду с этим изданием книги, рассчитанным на круги достаточно подготовленных читателей-специалистов, было бы желательно иметь ее уменьшенное по объему и несколько более популярное издание для широкой читательской аудитории.

Монография в целом заслуживает самой высокой оценки. Можно пожелать В. Н. Никитину дальнейшей плодотворной работы над ее последующими, крайне желательными изданиями.

Поступило 30 XII 1964

A. V. NAGORNY, V. N. NIKITIN, I. N. BULANKIN
«PROBLEMS OF AGEING AND LONGEVITY»,
MEDGIZ, MOSCOW, 1963, 755 pp

Reviewed by A. D. Slonim

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Т. Г. Урманчеева и И. Н. Дьяконова. Электрофизиологическое исследование некоторых подкорковых образований человека с хронически вживленными электродами	909
Н. Н. Беллер и С. С. Мусящикова. Вызванные потенциалы лимбической коры мозга кошки при раздражении брыжеечных нервов	918
И. А. Булыгин, К. А. Батури и А. А. Запорожец. Интероцептивные биоэлектрические корковые реакции до и после перерезки спинного мозга	926
П. В. Бундзен. Изучение процесса авторегуляции функционального состояния мозга методом фотостимуляции с обратной связью	936
Е. В. Гливенко, Т. А. Королькова, Г. Д. Кузнецова, Т. И. Лучкова и Р. С. Трубников. Физиологическая оценка усредненного способа отведения биопотенциалов	943
М. А. Елшина. Особенности потенциалов действия шейного симпатического ствола и верхнего шейного симпатического ганглия у кошек и кроликов в онтогенезе	952
Л. Г. Мороз. Субстанциональные изменения в нервной ткани при истериозисе	960
Е. А. Коваленко и В. И. Корольков. Изменение напряжения кислорода в мышце сердца при подъемах на высоту и при действии ускорения	966
М. И. Гуревич, М. М. Повжитков и Т. Мансуров. Характеристика основных гемодинамических показателей у собак, кошек и кроликов	974
Д. М. Гзгзян. Роль верхних шейных симпатических узлов в деятельности секреторного аппарата желудка у щенков	978
Л. М. Орлов. О секреции подъязычной слюнной железы крупного рогатого скота	983
Н. А. Галицкая. Роль заднекорешковой иннервации в моторной функции желудка в онтогенезе у щенков	990
Г. С. Катинас. О функциональной оценке скелетных мышц	997
Д. П. Букреева, Л. И. Переслени. Значение двигательной задачи при ритмической работе различной тяжести	1005
С. Н. Нистратова. Возможный механизм ускользания сердца беззубки из-под действия ацетилхолина	1012
А. М. Дмитриенко. К вопросу о стимуляции работы сердца с полых вен	1017
В. И. Климова-Черкасова. К проблеме «центрального тонуса» по материалам Международного симпозиума в Берлине	1021

Методика физиологических исследований

И. А. Ильинский. Метод полярнографического определения напряжения кислорода в сердце кошек без вскрытия грудной полости	1025
К. Т. Ташенов. К методике получения поджелудочного сока у овец и коз	1027
В. А. Телепнев. Модификация кишечно-поджелудочной фистулы у свиней	1029

Критика и библиография

А. Д. Слоним. Рецензия на книгу: А. В. Нагорный, В. Н. Никитин, И. Н. Буланкин. «Проблема старения и долголетия». Под общей редакцией В. Н. Никитина. Медгиз СССР, М., 1963, 755 стр.	1032
---	------

CONTENTS

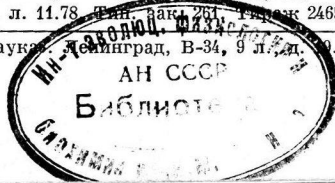
	Page
T. G. Urmancheeva and I. N. Diakonova. Electrophysiological investigation of certain subcortical formations in humans with indwelling electrodes	909
N. N. Beller and S. S. Musiashchikova. Evoked potentials from the limbic cortex of the cat in response to mesenteric nerve stimulation	918
I. A. Buligin, K. A. Baturin and A. A. Zaporozhets. Interoceptively induced electrocortical responses before and after spinal section	926
P. V. Bundzen. Investigation into the process of autoregulation of brain functional state based on feedback photic stimulation method	936
E. V. Glivenko, T. A. Korolkova, G. D. Kuznetsova, T. I. Luchkova and R. S. Trubnikova. Physiological evaluation of averaging procedure of biopotential derivation	943
M. A. Yelshina. Ontogenetic features of action potentials from cervical sympathetic trunk and upper cervical sympathetic ganglion in cats and rabbits	952
L. G. Moroz. Substantial changes in nerve tissue associated to hysteriosis	960
E. A. Kovalenko and V. I. Korolkov. Changes in myocardial oxygen tension with altitude and acceleration	966
M. I. Gurevich, M. M. Povzhitkov and T. Mansurov. Characteristics of principal haemodynamic indices in dogs, cats and rabbits	974
D. M. Gzgian. Role of upper cervical sympathetic ganglia in gastric secretion of puppies	978
L. M. Orlov. Sublingual salivary gland secretion in cattle	983
N. A. Galitskaia. Ontogenetic study on the role of posterior root innervation in gastric motility in puppies	990
G. S. Katinas. On functional evaluation of skeletal muscles	997
D. P. Bukreeva and L. I. Peresleni. Significance of motor task in rhythmical work imposing different strain	1005
S. N. Nistratova. Probable mechanism of escape of the anodontia heart from acetylcholine effect	1012
A. M. Dmitrenko. On stimulating effects on cardiac activity from venae cavae	1017
V. I. Klimova-Cherkasova. Contributions to the problem of «Central Tonus» presented at the International Symposium in Berlin	1021

Techniques of physiological investigation

I. A. Ilinski. Polarigraphic method for determining oxygen tension in the cat heart without dissection	1025
K. T. Tashenov. Technique for obtaining pancreatic juice in sheep and goats	1027
V. A. Telepnev. Modified entero-pancreato fistula in swine	1029

Reviews

A. D. Slonim. Review of book by A. V. Nagorny, V. N. Nikitin, I. N. Bulankin. «Problems of Ageing and Longevity» edited by V. N. Nikitin. Medgiz, Moscow, 1963, 755 pp.	1032
---	------



ЖУРНАЛЫ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»

на 1966 год

ЖУРНАЛЫ ПО БИОЛОГИЧЕСКИМ НАУКАМ

Название журнала	Количество номеров в год	Подписная цена (годовая)
Биофизика	6	10 р. 80 к.
Биохимия	6	12 р. 60 к.
Ботанический журнал	12	18 руб.
Вопросы ихтиологии	4	6 руб.
Генетика	12	18 руб.
Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	6	9 руб.
Журнал общей биологии	6	7 р. 20 к.
Журнал эволюционной биохимии и физиологии	6	4 р. 50 к.
Зоологический журнал	12	18 руб.
Известия Академии наук СССР		
Серия биологическая	6	9 руб.
Микробиология	6	9 руб.
Палеонтологический журнал	4	6 руб.
Почвоведение	12	14 р. 40 к.
Прикладная биохимия и микробиология	6	6 руб.
Радиобиология	6	7 р. 50 к.
Растительные ресурсы	4	5 руб.
Успехи современной биологии	6	6 руб.
Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова	12	14 р. 40 к.
Физиология растений	6	10 р. 80 к.
Цитология	6	8 р. 10 к.
Энтомологическое обозрение	4	9 руб.

Подробные сведения о журналах издательства «Наука» и условиях подписки на них публикуются в каталогах «Академкниги» и «Союзпечати».

Время открытия подписки будет объявлено в газетах и по радио.

«АКАДЕМКНИГА»

21 71524

СТ. ПАИГОЛОСКИЙ 52

Б-КЕ ИН-ТА ЭВА.ЮЦ. ФИЗИОЛ.

21 1.12

БИОХИМ.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

В «Физиологическом журнале СССР им. И. М. Сеченова» публикуются экспериментальные исследования по актуальным вопросам физиологии человека и животных (преимущественно — общей 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, не согласованные с Редакцией, будут возвращаться авторам.

Число рисунков не должно превышать 5. Фотоснимки должны быть присланы в 2-х 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 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. После принятия статьи к печати автор должен прислать вместе с корректурой реферат статьи, согласно требованиям инструкции ВИНТИ (см. № 1 журнала за 1964 г.).

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 адреса и телефоны.

Рукопись следует направлять по адресу: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1, издательство «Наука», Редакция «Физиологического журнала СССР». Телефон А 2-79-72.