

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И   И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том LI, № 11

Н О Я Б Р Ъ



ИЗДАТЕЛЬСТВО   «Н А У К А»

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.,  
Ковради Г. П., Косицкий Г. И., Соловьев А. В., Черниговский В. Н.,  
Шустин Н. А., Яговлев Н. Н.

Отв. секретарь В. Д. Глебовский

Члены Редакционного совета:

Анохин П. К. (Москва)  
Бабский Е. Б. (Москва)  
Бакунц С. А. (Ереван)  
Баранов В. Г. (Ленинград)  
Барышников И. А. (Ленинград)  
Бериташвили И. С. (Тбилиси)  
Булыгин И. А. (Минск)  
Ведяев Ф. П. (Ленинград)  
Венчиков А. И. (Ленинград)  
Воронцов Д. С. (Киев)  
Гершуни Г. В. (Ленинград)  
Голиков Н. В. (Ленинград)  
Голодов И. И. (Ленинград)  
Грачев И. И. (Ленинград)  
Гращенко Н. И. (Москва)  
Данилов Н. В. (Ростов-на Дону)  
Зубков А. А. (Кишинев)  
Караев А. И. (Баку)  
Коган А. Б. (Ростов-на Дону)  
Костюк П. Г. (Киев)

Латманизова Л. В. (Ленинград)  
Лашас В. Л. (Каунас)  
Ливанов М. Н. (Москва)  
Маршак М. Е. (Москва)  
Нарикашвили С. П. (Тбилиси)  
Никитин В. Н. (Харьков)  
Парин В. В. (Москва)  
Пегель В. А. (Томск)  
Петровский В. В. (Уфа)  
Полосухин А. П. (Алма-Ата)  
Сергиевский М. В. (Куйбышев)  
Серков Ф. Н. (Одесса)  
Смирнов Г. Д. (Москва)  
Солдатенков П. Ф. (Свердловск)  
Сорохтин Г. Н. (Петрозаводск)  
Старков П. М. (Краснодар)  
Удельнов М. Г. (Москва)  
Хаятин В. М. (Москва)  
Юнусов А. Ю. (Ташкент)



БИОТОКИ ГОЛОВНОГО МОЗГА У КРОЛИКОВ ПОСЛЕ  
УДАЛЕНИЯ ЛОБНЫХ ДОЛЕЙ НА ФОНЕ ТОРМОЗНОГО  
СОСТОЯНИЯ, ВЫЗВАННОГО ВВЕДЕНИЕМ ГЕКСЕНАЛА

М. И. Никифоров

Кафедра фармакологии Военно-медицинской академии  
им. С. М. Кирова, Ленинград

Лобные доли больших полушарий у млекопитающих иногда относят к так называемым «угнетающим» или «подавляющим» зонам коры (Френч, 1962). Применение указанных терминов вызывает возражения. Вместе с тем имеется большое количество данных, свидетельствующих об усилении двигательной активности и появлении гиперкинезов после удаления лобной коры у различных животных (Jacobsen, 1931, 1935a, 1935b; Richter, Hines, 1938; Галицкая, 1954; Toszek, 1960; Сыренский, 1960, и др.), о своеобразном изменении условнорефлекторной деятельности после экстирпации передних долей полушарий (Сатурнов, 1911; Кураев, 1912; Шустин, 1959; Auleitner, Brutkowskí, 1960, и др.) и о тормозящих контролирующих влияниях коры лобных долей на другие области коры (Браха, 1961, и др.) и гипоталамус (Богач, Косенко, 1963).

Мало изучено участие лобных долей в механизмах системного нервного наркоза. Можно указать на работу И. А. Алексеевой (1960), показавшей уменьшение угнетающего влияния барбитуратов и хлоралгидрата на условные пищевые рефлексы у собак после повреждений корковых полей 6 и 8.

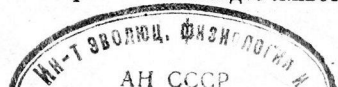
Задача настоящего исследования — выяснить электроэнцефалографические проявления барбитуратного наркоза после экстирпации лобных долей.

## МЕТОДИКА

Изолированное удаление неокортекса (корковых полей 4, 6 и 12) у всех кроликов осуществлялось однотипно на протяжении от А 15 до А 2 [по атласу Сойлера и др. (Sawyer a. o., 1954)]. Условия отведения биотоков в серии лобэктомированных и серии интактных животных были идентичными. Электроды вводили субдурально в теменно-височную (на уровне Р 2; 8 мм от сагитального шва) и затылочную (Р 10; 5 мм от сагитального шва) области коры, в гипокамп, латеральные ядра таламуса и ростральную часть ретикулярной формации среднего мозга. Электроды униполярные, из нержавеющей стали, диаметром 100 мк покрывались лаком на всем протяжении, кроме окончаний, и биполярные нихромовые, диаметром 70 мк с расстоянием между их окончаниями в 1.5 мм, изолированные лаком, зачищались на концах на 0.5 мм. Электроды вводили в мозг с помощью стереотаксического прибора. Контроль степени удаления мозговой ткани и локализации электродов производился по методике Фокса и Эйхмана (Fox, Eichman, 1959). Запись биотоков осуществлялась с помощью энцефалографов 4ЭЭГ-1 ВНИИМИО и Reega-XX-Bureau фирмы «Alvar-electronic».

С целью получения сравнимых данных интактные и оперированные кролики использовались в опытах параллельно. Удаление фронтальной коры и введение отводящих электродов у одного животного и введение электродов у второго животного осуществлялись в один и тот же день.

Гексенал в дозах 30 и 50 мг/кг вводился медленно (по секундомеру) в течение 5 мин. в краевую вену уха. Чтобы избежать привыкания подопытных животных к гексеналу, опыты повторялись не чаще одного раза в неделю. В общей сложности поставлено 40 опытов на 10 интактных и 10 лобэктомированных кроликах. Каждое животное использовалось в опытах не более двух-трех раз.



## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Влияние фотостимуляции на ЭЭГ лобэктомированных кроликов до введения гексенала. В первые дни после удаления лобных долей, особенно в случаях, сопровождавшихся сильным кровотечением, во всех отведениях преобладали высокие (до 50—100 мкв), нерегулярные, неопределенной формы колебания частотой 2—8 в 1 сек. ( $\delta$ - и  $\Theta$ -волны), а также более ритмичные, накладывающиеся на них волны частотой 8—12 в 1 сек. В дальнейшем, помимо медленных, появлялись частые колебания (до 15—20 в 1 сек.). У интактных кроликов в спокойном состоянии обычно преобладал  $\alpha$ -ритм с частотой 8—12 в 1 сек. Наряду с этим у них наблюдались иногда и более медленные колебания.

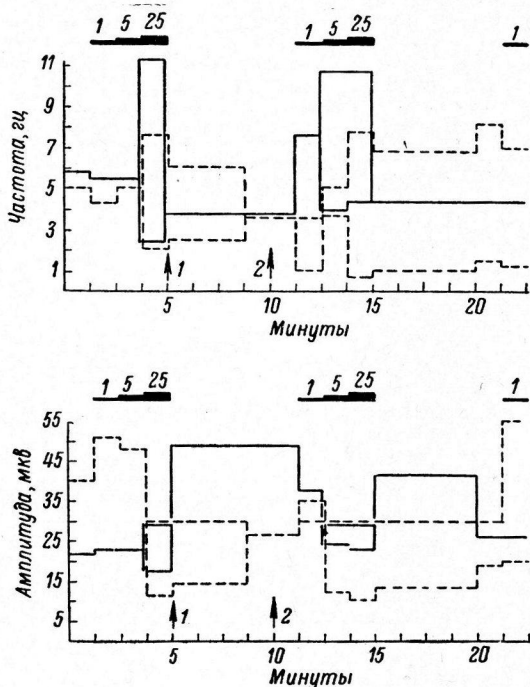


Рис. 1. Изменения частоты и амплитуды колебаний потенциалов зрительной коры у интактного (сплошная линия) и лобэктомированного (прерывистая линия) кроликов (результаты планиметрической обработки).

Стрелки: 1 — начало введения, 2 — окончание введения гексенала (30 мг/кг). На этом и на рис. 2 фотостимуляция 1, 5, 25 гц обозначена соответственно цифрами 1, 5 и 25.

света. Усвоение ритма при вспышках частотой 25 гц отсутствовало.

После удаления лобных долей реакция на свет становилась более отчетливой (рис. 1, 2). Это выражалось как в четком усвоении ритма 1 гц, несколько более ясном усвоении ритма 5 гц и появлении реакции десинхронизации на фотостимуляцию в 25 гц, так и в реакции последействия. Последняя выражалась в «раздвоении» частоты и амплитуды колебаний уже по прекращении светового раздражения в 25 гц (рис. 1). У оперированных животных тоже отсутствовало усвоение ритма световых раздражений частотой 25 гц. При вспышках света частотой 1 и 5 в 1 сек. колебания, соответствовавшие усвоенным стимулам, имели высокую амплитуду (до 60—100 мкв).

Как у нормальных, так и у лобэктомированных кроликов более выраженной была реакция на свет со стороны зрительной коры и латеральных таламических ядер. В ретикулярной формации при световом раздражении отмечалось уменьшение амплитуды колебаний, иногда учащение колеба-

ниями медленных, появлялись частые колебания (до 15—20 в 1 сек.). У интактных кроликов в спокойном состоянии обычно преобладал  $\alpha$ -ритм с частотой 8—12 в 1 сек. Наряду с этим у них наблюдались иногда и более медленные колебания.

Реакция на световые раздражения в 1 гц у нормальных животных была выражена слабо (рис. 1). После применения фотостимуляции в 5 гц колебания потенциалов на ЭЭГ интактного кролика становились синхронными со световыми вспышками, несколько повышалась также амплитуда колебаний (рис. 1, 2). Это согласуется с данными А. Н. Разумеева (1960а, 1960б) о том, что частота 5 гц является у нормальных кроликов оптимально усваиваемой. При частых световых раздражениях (25 гц) наблюдалось «раздвоение» частоты и амплитуды волн, т. е. появлялись два типа колебаний, накладывающихся друг на друга — быстрые и медленные. «Раздвоение» исчезало после прекращения действия

ний; однако усвоение ритмов было выражено значительно меньше, чем в зрительной коре или таламусе.

2. ЭЭГ лобэктомированных кроликов после введения гексенала. У оперированных животных, как и у нормальных, после введения гексенала можно было отчетливо выделить несколько последовательных фаз на ЭЭГ наркоза: быстрые высокие коле-

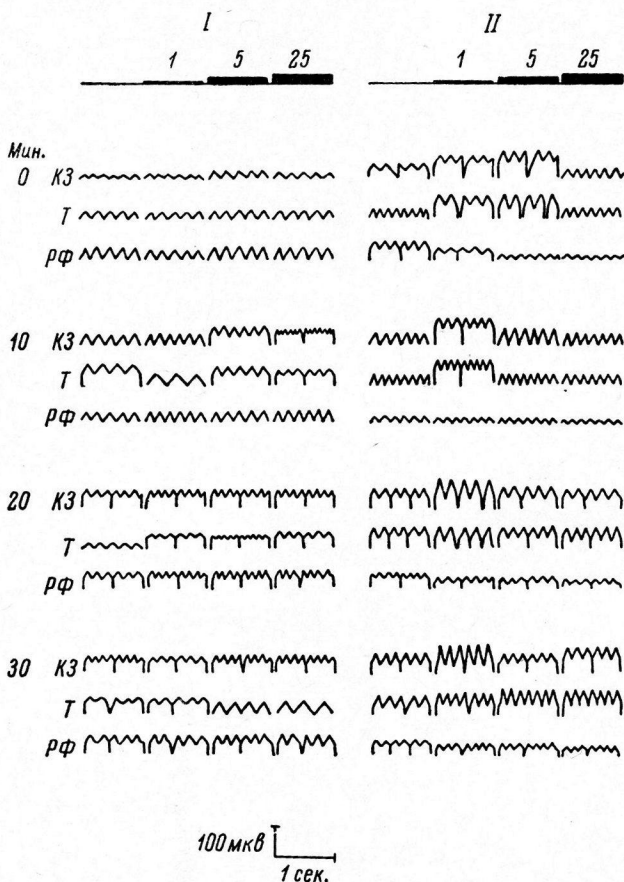


Рис. 2. Влияние гексенала (50 мг/кг) на ЭЭГ нормального (I) и лобэктомированного (II) кроликов [результаты планиметрической обработки по Бруку (Bruck, 1960)].

КЗ — зрительная кора; Т — латеральные ядра таламуса; РФ — рostrальная часть ретикулярной формации среднего мозга. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

бания, чередование медленных колебаний с быстрыми, период «молчания» с регулярными спайковыми волнами и нерегулярные медленные высокие колебания. Ранее подобные изменения ЭЭГ при барбитуратном наркозе у кроликов уже были описаны (Брейзье, 1955; Робинер, 1961). Выявить какие-либо существенные отличия ЭЭГ лобэктомированных кроликов от ЭЭГ интактных кроликов после введения гексенала не удалось. Следует лишь отметить, что после сильного кровотечения в первые дни после операции период угнетения электрической активности мозга под действием гексенала был более выраженным у лобэктомированных животных, чем у интактных. В дальнейшем разница в электроэнцефалографических проявлениях гексеналового наркоза у двух групп кроликов исчезала совсем. Лишь у 2 из 10 лобэктомированных животных более выраженным оставался период учащения колебаний потенциалов.

Ввиду того что выявить какие-либо существенные различия во влиянии гексенала на спонтанную ЭЭГ двух групп подопытных животных не удалось, представляло интерес исследовать влияние фармакологического препарата на вызванные потенциалы у нормальных и лобэктомированных кроликов при гексеналовом наркозе.

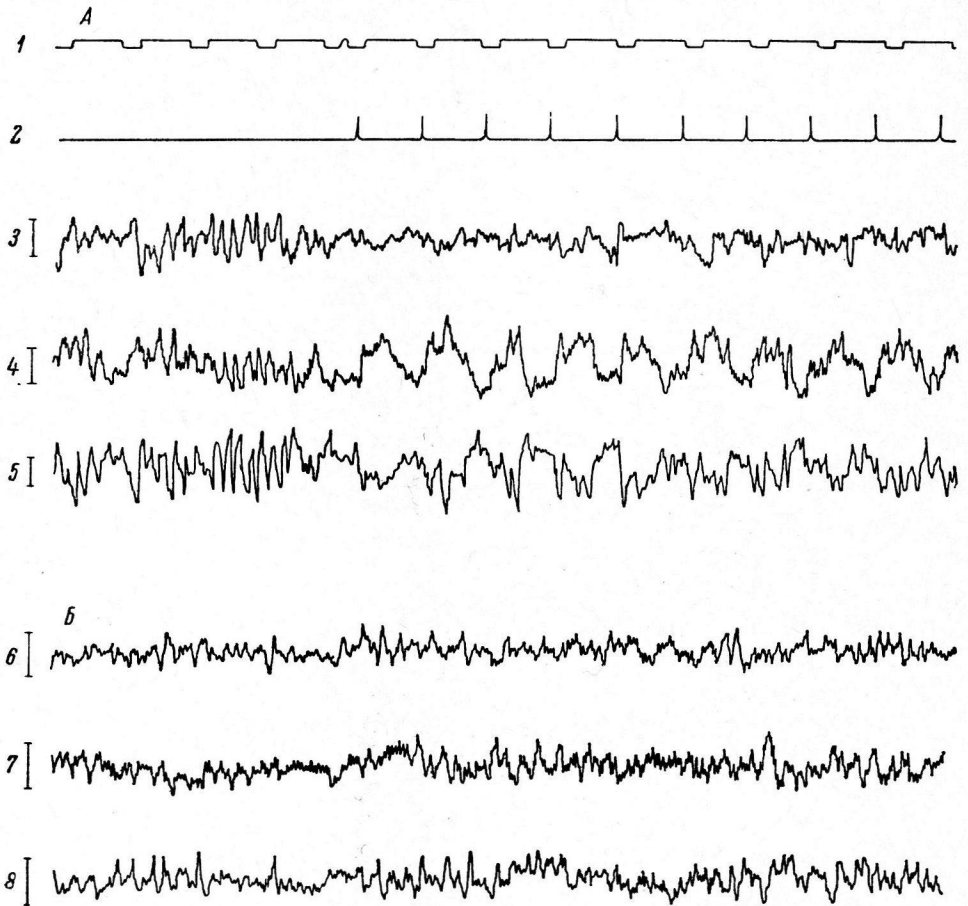


Рис. 3. Биотоки мозга лобэктомированного (А) и интактного (Б) кроликов через 10 мин. после введения гексенала (50 мг/кг).

1 — отметка времени (в 1 сек.); 2 — отметка фотостимуляции; 3, 6 — зрительная кора; 4, 7 — латеральные ядра таламуса; 5 — гиппокамп; 8 — бледный шар. Калибровка — 50 мкв.

Уже через 10—30 мин. после инъекции гексенала оперированным животным электроэнцефалографическая реакция на мерцающий свет была отчетливой. Данные планиметрической обработки позволяют считать эту реакцию не менее выраженной, чем до введения гексенала (рис. 2, 3). Это можно объяснить тем, что барбитураты в отличие от эфира угнетают проведение нервных импульсов в основном по путям неспецифической чувствительности, в то время как проведение по классическим сенсорным путям при действии их снотворных или даже наркотических доз нарушается в меньшей степени (Domino, 1955; King, 1956; King a. o., 1957; Schlag, Brandt, 1958).

Ранее было установлено (Разумеев, 1960а, 1960б), что после введения барбитуратов диапазон наилучшего усвоения частот фотостимуляции сдвигается вправо. Действительно, можно было наблюдать, что у нормальных животных при гексеналовом наркозе было слабо выражено (или чаще



отсутствовало) усвоение частот в 1 гц. Вначале (через 10 и 20 мин. после инъекции наркотика) умеренно или слабо выражено, а при последующих измерениях (через 30—90 минут) часто отсутствовало усвоение ритмов в 5 гц; отсутствовало усвоение, а также не проявлялась или была слабо выражена десинхронизация потенциалов на ритм в 25 гц (рис. 2).

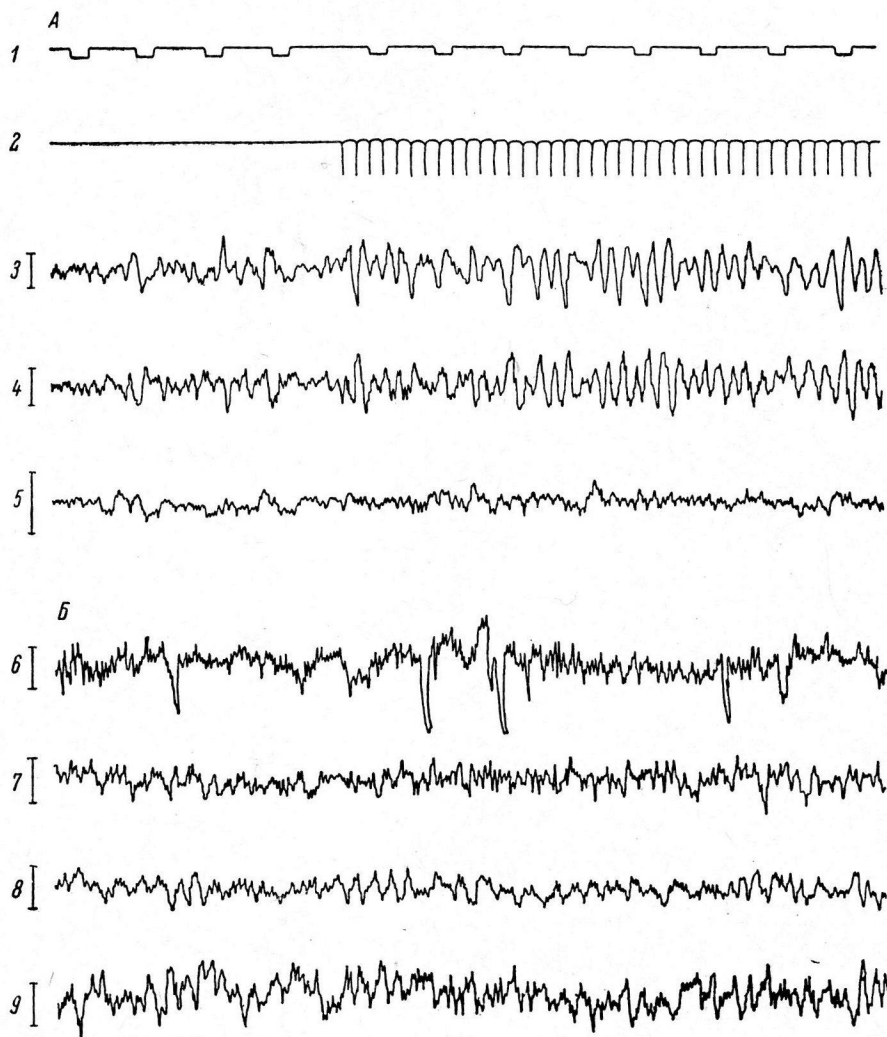


Рис. 4. ЭЭГ лобэктомированного (А) и нормального (Б) кроликов через 30 мин. после введения гексенала (50 мг/кг).

1 — отметка времени (в 1 сек.); 2 — отметка фотостимуляции; 3, 7 — зрительная кора слева; 4 — зрительная кора справа; 5 — ретикулярная формация среднего мозга; 6 — теменная кора; 8 — латеральные ядра таламуса; 9 — гиппокамп. Калибровка — 50 мкв.

У лобэктомированных кроликов, напротив, при первых измерениях после введения гексенала достаточно четко проявлялось усвоение ритмов на 1 и 5 гц (рис. 2, 3, 4). При раздражении с частотой 25 гц отчетливо проявлялась реакция десинхронизации (рис. 5). Необходимо указать на наличие у лобэктомированных кроликов выраженной реакции последействия, которая проявлялась в изменениях амплитуды и частоты колебаний уже после прекращения действия раздражителя (рис. 4).

Таким образом, для оперированных кроликов по сравнению с интактными были характерны следующие три особенности ЭЭГ после введения

гексенала: во-первых, более выраженная реакция на мерцающий свет (в коре и таламусе), во-вторых, расширение диапазона усваиваемых частот фотостимуляции и, в-третьих, наличие четкой реакции последействия.

Следует отметить, что при частом применении световых раздражений электроэнцефалографическая реакция на них постепенно ослабевает и

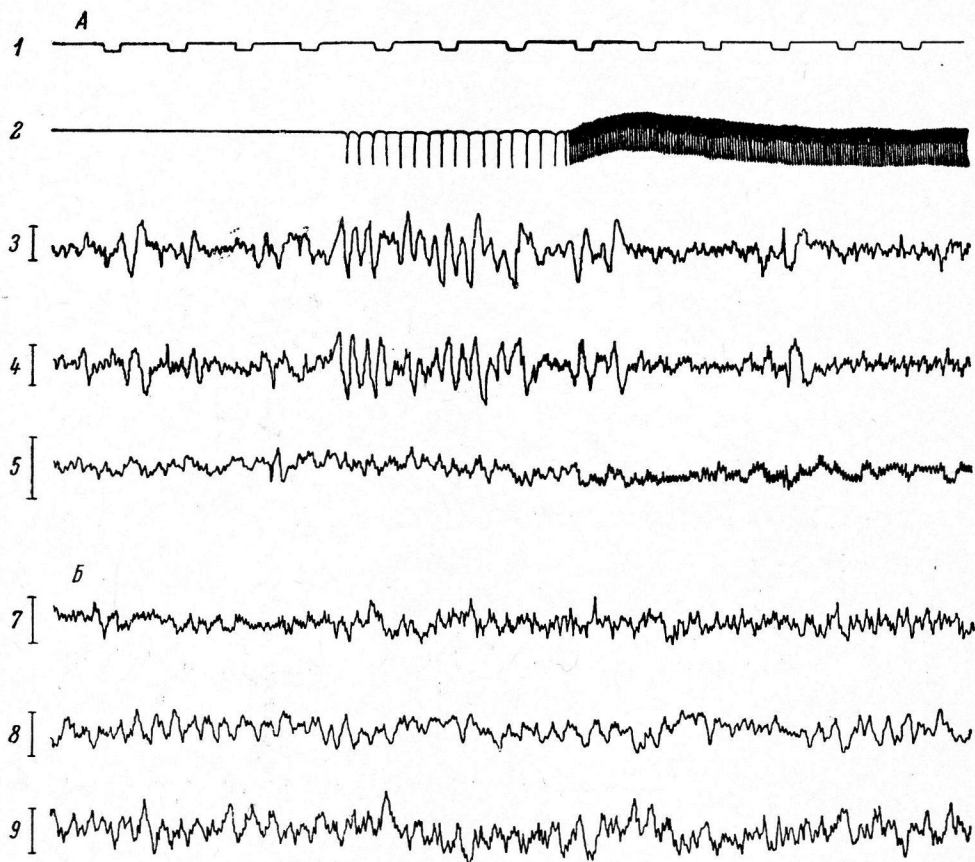


Рис. 5. Биотоки мозга лобэктомированного и нормального кроликов через 40 мин. после введения гексенала (продолжение опыта, представленного на рис. 4).

Обозначения те же, что и на рис. 4.

к концу опыта (через 90 мин. после введения испытуемого препарата) у интактных животных она иногда фактически отсутствует, а у лобэктомированных кроликов к этому времени становится значительно слабее, а часто также исчезает.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные данные позволяют считать, что после удаления лобных долей больших полушарий у кроликов становится более выраженной электроэнцефалографическая реакция на световой раздражитель. Это проявляется не только улучшением усвоения ритмов средней частоты, но и расширением диапазона усваиваемых частот, а также появлением реакции последействия. Указанные особенности более четко проявляются на фоне гексеналового наркоза. Наиболее выраженным усвоение ритмов световых раздражений является в зрительной коре и латеральных ядрах таламуса. Слабо проявляется усвоение ритма в роstralной части ретикулярной формации.

Результаты наблюдений нельзя согласовать с представлениями о преимущественном или исключительном влиянии барбитуратов на субкортикальные структуры (Bremer, 1936) или на мезодиенцефалическую ретикулярную формацию (Killian, Weese, 1954; Брэдди, 1962). Вместе с тем они подтверждают данные С. Я. Арбузова (1951, 1960) о том, что наркотические вещества действуют в первую очередь на полисинаптические структуры, в том числе на экранные и ядерные центры переднего мозга.

По мнению Морuzzi и Мэгуна (Moruzzi, Magoun, 1949), Френча и др. (French a. o., 1952), Ардуини и Ардуини (A. Arduini, M. Arduini, 1954), Кинга (King, 1956), Кинга и соавт. (King a. o., 1957), при действии барбитуратов наркотическое торможение в коре развивается вторично вследствие парализующего влияния фармакологических веществ на восходящую активирующую систему. Данные Жувэ и Мишель (Jouvet, Michel, 1958), Жувэ (Jouvet, 1962) свидетельствуют, напротив, что удаление неокортекса у млекопитающих сопровождается выпадением фазы медленных высоких колебаний на ЭЭГ барбитуратного наркоза, что является доказательством первичного влияния наркотических веществ на конечный мозг.

Ряд авторов (Jouvet a. o., 1959, 1960, 1961; Cadilhac a. o., 1961; Daulange a. o., 1961; Yamaguchi a. o., 1963) выделяет две фазы физиологического сна: телэнцефалическую и ромбэнцефалическую. Учитывая сходство механизмов физиологического и медикаментозного сна, а также наличие нисходящего кортикального наркотического торможения в первой фазе барбитуратного сна (Jouvet, Michel, 1958), можно говорить о наличии телэнцефалической стадии барбитуратного наркоза. Указанная стадия характеризуется возникновением начального очага парабриоза в коре и стрео-паллидарных ганглиях с развитием нисходящего торможения на ретикулярную формацию и другие центры мозгового ствола.

#### ВЫВОДЫ

У лобэктомированных кроликов по сравнению с интактными животными несколько усиливается электроэнцефалографическая реакция на ритмическую фотостимуляцию, что более отчетливо проявляется на фоне тормозного состояния, вызванного введением гексенала. Усиление реакции на мерцающий свет выражается: а) небольшим улучшением усвоения ритмов средней частоты (5 гц); б) выраженным расширением диапазона усваиваемых ритмов за счет включения в него низких частот (1 гц), обычно плохо усваиваемых; в) увеличением реакции десинхронизации потенциалов на частые световые раздражения (25 гц), расположенные выше максимальных значений усваиваемых частот; г) увеличением реакции последствия на световой раздражитель, выражающейся в «раздвоении» частоты и амплитуды колебаний, т. е. в появлении двух типов колебаний — быстрых и медленных, накладывающихся друг на друга.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева И. А., Журн. выпш. нервн. деят., 10, в. 5, 692, 1960.  
 Арбузов С. Я. Пробуждающее действие аналептиков и фенилалкиламинов. Дисс. Л., 1951; Пробуждающее и антинаркотическое действие стимуляторов нервной системы. Л., 1960.  
 Богач П. Г., А. Ф. Косенко, Физиолог. журн. СССР, 49, № 4, 427, 1963.  
 Браха С., Журн. невропатолог. и психиатр., 61, в. 11, 1684, 1961.  
 Брейзье М. Электрическая активность нервной системы. М., 1955.  
 Брэдди Ф. Б. В кн.: Ретикулярная формация мозга, 119. М., 1962.  
 Галицкая Н. А., Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 3, 516, 1954.  
 Кураев С. П. Исследование собак с нарушенными передними долями больших полушарий. Дисс. СПб., 1912.  
 Разумеев А. Н., Физиолог. журн. СССР, 46, № 1, 50, 1960а; Тр. ВМОЛА им. Кирова, 107, 219, 1960б.  
 Робинер И. С. Электроэнцефалография как метод изучения наркоза. М., 1961.  
 Сатурнов Н. М. Дальнейшие исследования условных (слонных) рефлексов у собаки без передних половин обоих полушарий. Дисс. СПб., 1911.



- Сыренский В. И., Ежегодн. Инст. exper. мед. АМН СССР, 44, Л., 1960.  
 Френч Дж. Д. В кн.: Ретикулярная формация мозга, 433. М., 1962.  
 Шустин Н. А. Физиология лобных долей головного мозга. Л., 1959.  
 Arduini A., M. Arduini, Journ. Pharm. exper. Therap., 110, № 1, 76, 1954.  
 Auleitner B., S. Brutkowski, Acta biol. exper., 20, 243, 1960.  
 Bremer F., C. r. soc. biol., 121, № 9, 861, 1936.  
 Bruck M. A., EEG a. clin. Neurophysiol., 12, 528; 1960.  
 Cadilhac J., Th. Passouant-Fontaine, P. Passouant, Rev. Neurol., 105, № 3, 171, 1961.  
 Delange M., P. Castan, J. Cadilhac, P. Passouant, Rev. Neurol., 105, № 3, 176, 1961.  
 Domino E., Journ. Pharm. exper. Therap., 115, № 4, 449, 1955.  
 Fox C. A., J. Eichman, Stain Technology, 34, № 1, 39, 1959.  
 French J. D., F. K. Amerongen, H. W. Magoun, Arch. Neurol. Psychiat., 68, 577, 1952.  
 Jacobsen C. F., Journ. comp. Neurol., 52, 271, 1931; Arch. Neurol. Psychiat., 33, 558, 1935a; 34, 884, 1935b.  
 Jouvét M., Arch. ital. biol., 100, № 2, 125, 1962.  
 Jouvét M., F. Michel, C. r. soc. biol., 152, 1167, 1958.  
 Jouvét M., F. Michel, J. Courjon, C. r. soc. biol., 153, 1024, 1959.  
 Jouvét M., F. Michel, D. Mounier, Rev. Neurol., 103, № 3, 189, 1960.  
 Jouvét M., B. Pellin, D. Mounier, Rev. Neurol., 105, № 3, 181, 1961.  
 Killian H., H. Weese. Die Narkose. Stuttgart, 1954.  
 King E. E., Journ. Pharm. exper. Therap., 116, № 4, 404, 1956.  
 King E. E., R. Naquet, H. W. Magoun, Journ. Pharm. exper. Therap., 119, 48, 1957.  
 Moruzzi G., H. W. Magoun, EEG a. clin. Neurophysiol., 1, № 4, 455, 1949.  
 Richter C. P., M. Hines, Brain, 61, 1, 1938.  
 Sawyer Ch. H., J. W. Everett, J. D. Green, Journ. comp. Neurol., 107, № 3, 801, 1954.  
 Schlag L., H. Brandt, EEG a. clin. Neurophysiol., 10, № 2, 305, 1958.  
 Toczek S., Acta biol. exper., 20, 103, 1960.  
 Yamaguchi N., G. Ling, T. J. Marczyński, Nature, 199, № 4889, 186, 1963.

Поступило 11 VI 1964

BRAIN POTENTIALS IN RABBITS AFTER FRONTAL  
 LOBECTOMY DURING STATE OF INHIBITION INDUCED  
 BY HEXENAL ADMINISTRATION

By M. I. Nikiforov

From the Department of Pharmacology, S. M. Kirov Military  
 Medical Academy, Leningrad

ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ МЫШЦ ПРИ  
ПРОПРИОЦЕПТИВНОМ РЕФЛЕКСЕ В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ  
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО СТОЛБНЯКА*Л. В. Донская и А. П. Шакурова*

Отдел физиологии Центральной исследовательской лаборатории Санитарно-гигиенического медицинского института, Ленинград

Вопросу об электрической активности мускулатуры при экспериментальном столбняке посвящено значительное количество работ. Наибольший интерес представляют исследования Г. Н. Крыжановского (1957, 1959), Е. А. Громовой (1959, 1961), Г. А. Ерзиной (1961), Прабху и Эстера (Prabhu, Oester, 1962), обзор Лоренса и Вебстера (Laurense, Webster, 1963). Литературные данные свидетельствуют об усилении спонтанной электрической активности соматической мускулатуры при развитии столбняка, которое достигает максимума к моменту развития симптомов местного столбняка. В поздних стадиях болезни биоэлектрическая активность мышц снижается. Исключением является работа Прабху и Эстера, которые на модели местного столбняка на высоте развития заболевания наблюдали не усиление электрической активности мышц, а потенциалы фибрилляций, характерные для денервированной мускулатуры.

Нам представлялось целесообразным проследить не только спонтанную электрическую активность мышц, но и попытаться охарактеризовать состояние спинальных центров по электромиографической картине миотатического рефлекса. Эти исследования имеют своей целью изучить реакции двигательного аппарата на адекватное проприоцептивное раздражение при экспериментальном столбняке и дать характеристику состояния моносинаптических рефлексов в динамике столбнячной интоксикации.

Современные зарубежные литературные данные (Brooks *а. о.*, 1957; Wilson *а. о.*, 1960; Laurense, Webster 1963) говорят об изменении рефлекторной активности спинного мозга за счет резкого усиления полисинаптических рефлексов, тогда как моносинаптические рефлексы существенно не меняются. Наблюдение при столбняке за динамикой миотатического рефлекса, который, как показано, является двухнейронным (Костюк, 1959), позволило нам усомниться в правильности этого положения и заставило вернуться к наблюдению рефлекса растяжения в условиях хронического эксперимента без дополнительной травматизации животного. В этих исследованиях для суждения о лабильности рефлекторной дуги проприоцептивного моносинаптического рефлекса использовалась специальная методика ритмической проприоцептивной стимуляции.

## МЕТОДИКА

Опыты проводились на кроликах. У 17 животных записывалась электромиограмма (ЭМГ) икроножной мышцы в состоянии относительного покоя и при миотатическом рефлексе на пассивное растяжение, т. е. на максимальное сгибание лапки в голено-

стошном суставе. Подобная методика неоднократно использовалась для характеристики функционального состояния спинальных центров и нервно-мышечного аппарата (Донская, 1961; Стома, 1961; Тихомирова, 1964). Суммарная ЭМГ регистрировалась биполярно игольчатыми электродами с межэлектродным расстоянием 1.5 см. Биоэлектрическая активность наблюдалась до заражения и ежедневно после введения токсина до наступления гибели животного.

Исследование лабильности рефлекторной дуги миотатического рефлекса производилось на основании анализа биоэлектрического ответа мышцы на ритмическую проприоцептивную стимуляцию. Для этого животное фиксировалось в станке спинкой вверх; при фиксации задние лапки несколько сгибались в положении тыльной флексии. Раздражения наносились специальным прибором, вибрирующая поверхность которого размером в 1 см<sup>2</sup> прикладывалась к подошвенной поверхности стопы животного. Каждое наносимое раздражение в виде механического толчка действовало на кожные рецепторы, а также на проприорецепторы икроножной мышцы, вызывая кратковременное ее растяжение. При помощи этой методики мы наблюдали биоэлектрический компонент миотатического рефлекса при стимуляции с частотой от 20 до 200 гц. Как показали исследования, подобная методика может быть успешно использована для изучения функциональной подвижности нервно-мышечной системы в норме и патологии (Стома, Донская, 1962; Стома, Барвitenko, 1964).

Кролики заражались введением в левую икроножную мышцу столбнячного токсина, в количестве одной летальной дозы для кролика. Клиническая картина экспериментального столбняка развивалась у всех животных однотипно. Через инкубационный период в 36—48 часов появлялись первые признаки заболевания: ограниченная подвижность, повышенная чувствительность, ригидность мышц в области введения токсина, т. е. наблюдались явления местного столбняка. В дальнейшем к местной ригидности присоединялась резкая гипертензия всех мышц, появлялись опистотонус, клонические и тонические судороги, нарушение дыхания. Через 3—4 дня наступала смерть животного.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работами многих авторов (Стома, 1961; Тихомирова, 1964, и др.) и нашими собственными исследованиями показано, что пассивное растяжение икроножной мышцы интактных кроликов сопровождается выраженной биоэлектрической импульсацией. В данных экспериментах средние показатели электрической активности икроножной мышцы при миотатическом рефлексе были равны 158 импульсам в 1 сек. при амплитуде 363 мкв.

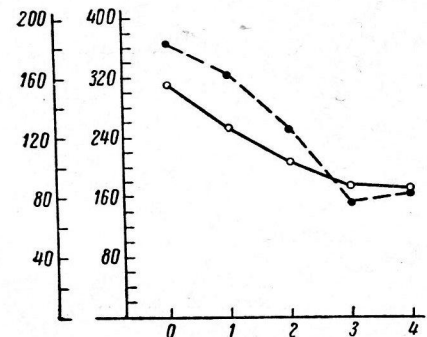


Рис. 1. Средние показатели частоты и амплитуды биотоков икроножной мышцы при миотатическом рефлексе в динамике экспериментального столбняка.

По оси абсцисс — дни после заражения; по оси ординат: слева — частота биопотенциалов (в 1 сек.), справа — их амплитуда (в мкв). Сплошная линия — частота биотоков, прерывистая — амплитуда биотоков.

Ритмическое проприоцептивное раздражение лапки интактных кроликов также сопровождалось биоэлектрической рефлекторной реакцией на одной стороне. При частотах 20—60 гц реакция выражалась в виде синхронных с ритмом раздражений пачек биопотенциалов. Начиная с частоты 80—100 гц, синхронизация иногда нарушалась и ритмический биоэлектрический ответ оказывался реже ритма раздражения, т. е. наблюдалось явление трансформации ритма. При дальнейшем учащении раздражения наблюдается тенденция к преобладанию асинхронной биоэлектрической активности; в некоторых случаях сохраняется частичная синхронизация с выпадением отдельных ответов. При раздражении с частотой 150 гц и более, как правило, наблюдается только асинхронная биоэлектрическая реакция различной частоты и амплитуды. Иногда при больших частотах (200, 300 гц) биоэлектрическая реакция на раздражение может отсутствовать.

Возможность воспроизведения заданного ритма характеризует функциональную подвижность рефлекторной дуги миотатического моносинап-

состояния. При частотах 20—60 гц реакция выражалась в виде синхронных с ритмом раздражений пачек биопотенциалов. Начиная с частоты 80—100 гц, синхронизация иногда нарушалась и ритмический биоэлектрический ответ оказывался реже ритма раздражения, т. е. наблюдалось явление трансформации ритма. При дальнейшем учащении раздражения наблюдается тенденция к преобладанию асинхронной биоэлектрической активности; в некоторых случаях сохраняется частичная синхронизация с выпадением отдельных ответов. При раздражении с частотой 150 гц и более, как правило, наблюдается только асинхронная биоэлектрическая реакция различной частоты и амплитуды. Иногда при больших частотах (200, 300 гц) биоэлектрическая реакция на раздражение может отсутствовать.

тического рефлекса. По нашим данным, в норме лабильность определяется частотами диапазона 60—80 гц.

У зараженных столбняком животных происходит падение электрической активности миотатического рефлекса при растяжении пораженной мышцы. Средние показатели электрической активности икроножной мышцы при миотатическом рефлексе в динамике заболевания представлены на рис. 1. Как видно на рис. 1, биотоки исследуемых мышц в процессе развития заболевания прогрессивно уменьшаются как по показателям частоты, так и амплитуды.

У некоторых животных эти изменения выражены особенно ярко. На рис. 2 представлены ЭМГ левой икроножной мышцы одного из подопытных кроликов до и после введения в нее столбнячного токсина на протяжении всего заболевания. Как видно на кривых, электрическая реакция икроножной мышцы в ответ на растяжение уменьшается день ото дня. До введения токсина частота биопотенциалов при миотатическом рефлексе составляла 216 в 1 сек., амплитуда достигала 200—300 мкв. Через сутки после введения токсина частота и амплитуда снижаются до 136 в 1 сек. и 150—200 мкв. Через 2 суток те же показатели равны 84 в 1 сек. и 80—100 мкв. На 3-и сутки электрическая активность почти полностью отсутствует.

Ритмическая проприоцептивная стимуляция задней лапки больных животных обнаружила следующую закономерность. При явлениях местного столбняка и ригидности левой икроножной мышцы способность ее иннервационного аппарата отвечать на заданный ритм раздражения оказывалась сниженной. Как правило, начиная с частоты 50 гц мышца способна воспроизводить лишь значительно более редкие ритмические ответы, наслаивающиеся на очень слабую асинхронную электрическую реакцию. При ритме раздражения 100 гц и более наблюдается только асинхронная слабая биоэлектрическая импульсация. В некоторых случаях учащение ритма раздражения приводит к исчезновению всякого электрического ответа.

При явлениях общего столбняка эта закономерность оказывается еще более выраженной. Рефлекторная ритмическая реакция возникает синхронно только с низкими частотами раздражения — 20—30 гц. При учащении стимуляции наблюдаются лишь редкие пачки биотоков или отдельные импульсы низкой амплитуды. Иногда реакция вообще отсутствует.

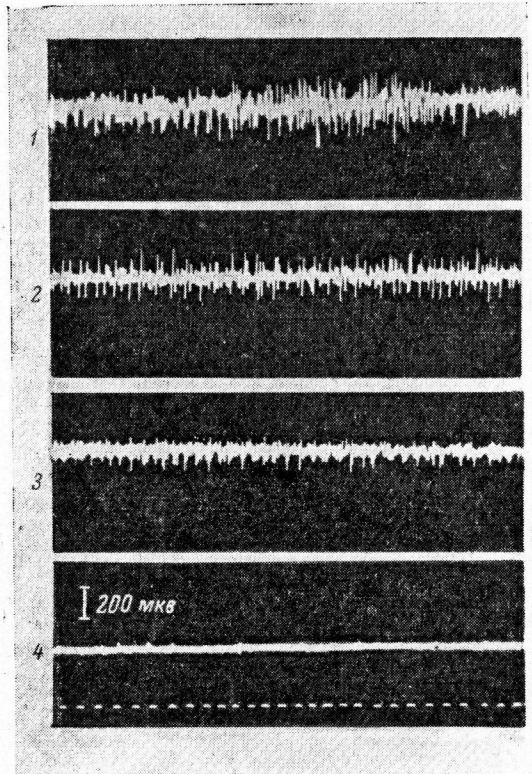


Рис. 2. Электрическая активность икроножной мышцы при миотатическом рефлексе в процессе развития столбнячной интоксикации.

1 — до введения токсина; 2 — через 1 сутки после введения при явлениях местного столбняка 3 — через 2 суток после введения при явлениях общего столбняка; 4 — через 3 суток после введения токсина. Внизу — отметка времени (0.02 сек.).



На рис. 3 представлены ЭМГ икроножной мышцы одного из кроликов в ответ на проприоцептивную ритмическую стимуляцию до заражения (А), при явлениях местного (Б) и общего (В) столбняка. Как видно на кривых, способность столбнячной мышцы и ее иннервационного аппарата

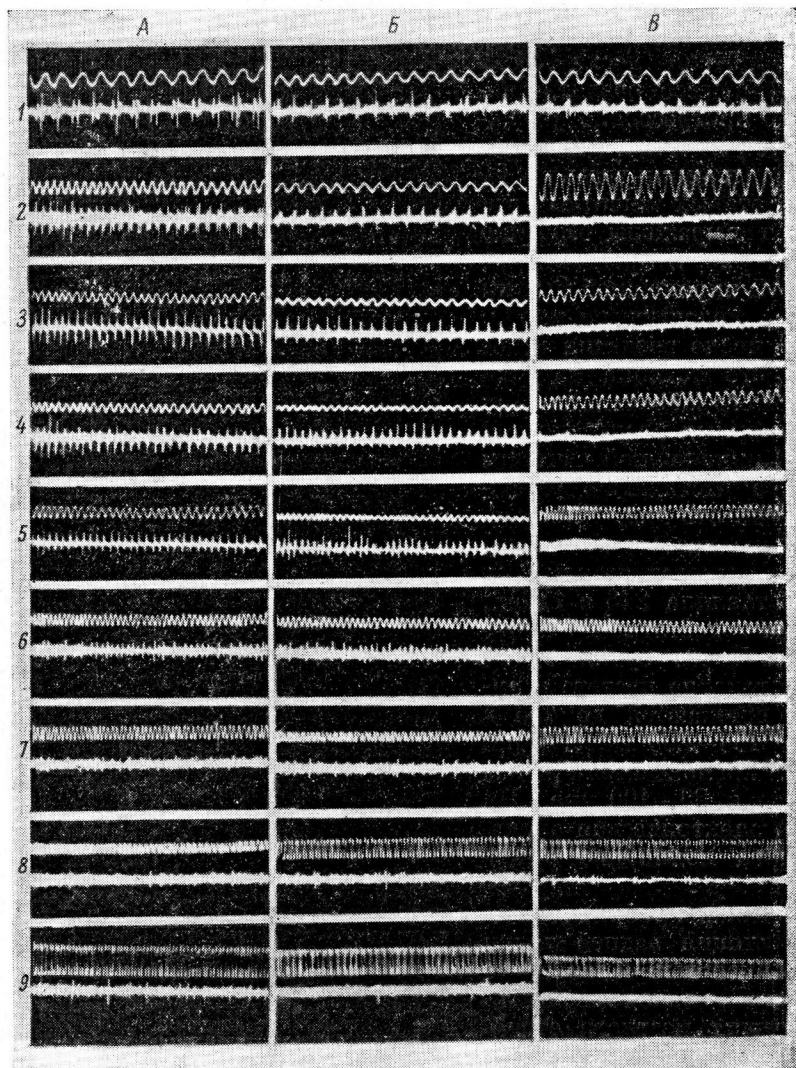


Рис. 3. Электрическая активность икроножной мышцы в ответ на ритмическую проприоцептивную стимуляцию в различные стадии экспериментального столбняка.

На каждой электромиограмме верхняя линия — отметка ритмического раздражения, нижняя — потенциалы действия икроножной мышцы. Частота раздражения (в гц): 1 — 20, 2 — 25, 3 — 30, 4 — 40, 5 — 50, 6 — 60, 7 — 80, 8 — 100, 9 — 150. А — до введения столбнячного токсина; Б — в стадии местного столбняка; В — в стадии общего столбняка.

к рефлекторной ритмической биоэлектрической реакции падает по мере развития заболевания. При местном столбняке явления выпадения ритмических ответов наблюдаются при частотах 50 гц, следовательно, лабильность равна 40. При общем столбняке и резкой ригидности лабильность снижается до 20 гц.

Полученные данные наглядно свидетельствуют о снижении электрической активности мышц в ответ на проприоцептивную стимуляцию

в процессе развития заболевания. Этот факт, казалось бы, подтверждает известную в литературе точку зрения об уменьшении электрической активности мышц при так называемой «миотатической» контрактуре в поздних стадиях заболевания. Однако некоторые наблюдения заставили нас усомниться в правильности последнего положения. Дело в том, что в расцвете заболевания при явлениях тяжелого общего столбняка на фоне

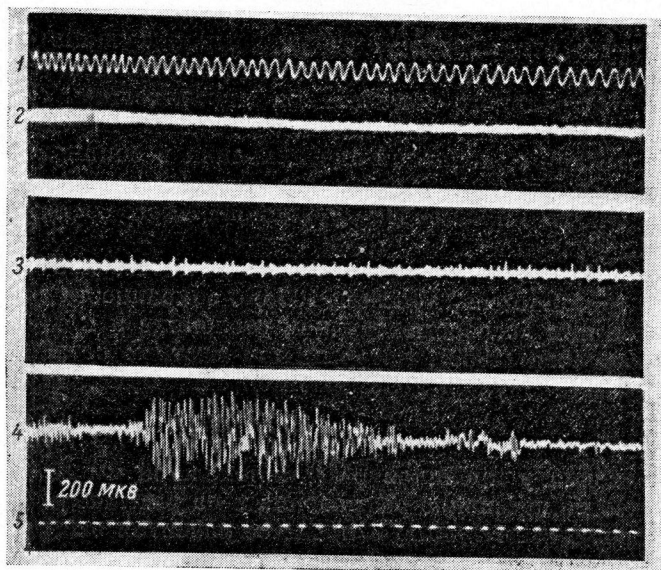


Рис. 4. Электрическая активность икроножной мышцы в стадии общего столбняка.

1 — отметка ритмического раздражения (40 гц); 2 — потенциалы действия икроножной мышцы в ответ на это раздражение; 3 — биоэлектрическая реакция при миотатическом рефлесе; 4 — биоэлектрическая активность во время судорог; 5 — отметка времени (0.02 сек.).

резкого угнетения проприоцептивных рефлексов электрическая активность «столбнячных» мышц в момент судорог оказывается значительной. На рис. 4 представлены ЭМГ одного из подопытных животных в стадии общего столбняка. Клинически отмечаются ригидность мышц, опистотонус, судороги. Ритмическая стимуляция не сопровождается рефлексорным ответом (рис. 4, 2), сильное пассивное растяжение также не вызывает электрической реакции (рис. 4, 3), тогда как при судорогах (рис. 4, 4) биотоки икроножной мышцы значительно выражены (частота 226 в 1 сек., амплитуда 300—350 мкв). Таким образом, биоэлектрическая активность мышц даже на поздних стадиях заболевания сохранена, однако она резко снижена на специфическое, адекватное проприоцептивное раздражение.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Уменьшение электрической активности мышц в ответ на проприоцептивную стимуляцию и невозможность воспроизведения даже относительно низких заданных ритмов раздражения проприорецепторов свидетельствуют о нарушении функционального состояния моносинаптической рефлексорной дуги, указывают на снижение ее лабильности, на выраженную тенденцию к развитию пессимального торможения. Сходные изменения описал Н. В. Голиков (1949) при изучении действия столбнячного токсина на периферическую и центральную нервные системы.

В какой же части рефлексорной дуги происходят основные нарушения? Функциональные возможности эфферентного отдела дуги и эффек-

тора мышцы остаются, вероятно, удовлетворительными, о чем свидетельствует ЭМГ 4 рис. 4. В афферентной части особый интерес представляет состояние самих рецепторов. Из работ Г. А. Ерзиной (1961) известно, что при местном столбняке повышается активность мышечных веретен за счет увеличения активности гамма-нейронов. В нашей работе, из-за отсутствия специальной методики, мы не можем судить о состоянии гамма-системы. Однако вряд ли можно связать угнетение электрической активности мышцы при ее растяжении с повышением возбудимости мышечных веретен.

Возможно, что ответственным за нарушение функции моносинаптической рефлекторной дуги проприоцептивного рефлекса является нарушение внутрицентрального метаболизма ацетилхолина. Такое предположение вполне допустимо, так как исследования Вартенберг (Wartenberg, 1960) показали накопление ацетилхолина в спинном мозгу животных больных столбняком. Однако без специальных исследований не может быть исключено и изменение функционального состояния афферентных нейронов.

Полученные данные позволяют нам не согласиться с точкой зрения ряда авторов (см. Laurens, Webster, 1963) о сохранности моносинаптических рефлексов при экспериментальном столбняке и подтверждают данные Б. С. Свердлова (1959), который при местном столбняке у кошек в острых опытах обнаружил угнетение моносинаптических рефлекторных реакций.

#### ВЫВОДЫ

1. При изучении у кроликов ЭМГ икроножной мышцы при миотатическом рефлексе на пассивное растяжение и на ритмическую (20—200 гц) проприоцептивную стимуляцию в процессе развития экспериментального столбняка установлено, что возникновение и развитие столбнячной интоксикации сопровождается уменьшением биоэлектрического компонента миотатического рефлекса как по частоте, так и по амплитуде биотоков.

2. В процессе развития заболевания снижается лабильность рефлекторной дуги миотатического рефлекса и обнаруживается тенденция к возникновению в ней пессимального торможения.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Годиков Н. В., Уч. зап. ЛГУ, серия биолог. наук, 16, 6, 1949.  
 Громова Е. А., Журнал микробиол. эпидемиол. и иммунобиол., № 1, 61, 1959; Вестн. АМН СССР, № 5, 46, 1961.  
 Донская Л. В., Тр. Ленингр. сан.-гигиен. мед. инст., 64, 160, 1961.  
 Ерзина Г. А., Физиол. журн. СССР, 47, № 8, 971, 1961.  
 Костюк П. Г. Двухнейронная рефлекторная дуга. М., 1959.  
 Крыжановский Г. Н., Бюлл. exper. биол. и мед., 44, № 12, 43, 1957; 48, № 11, 38, 1959.  
 Свердлов Ю. С. В кн.: Симпозиум по патогенезу столбняка, 14. М., 1959.  
 Стома М. Ф., Тр. Ленингр. сан.-гигиен. мед. инст., 64, 103, 1961.  
 Стома М. Ф., Н. Т. Барвitenko, Тр. Ленингр. сан.-гигиен. мед. инст., 78, 60, 1964.  
 Стома М. Ф., Л. В. Донская. В сб.: Исследования по физиологии трудовых процессов, 222. М., 1962.  
 Тихомирова Н. А., Тр. Ленингр. сан.-гигиен. мед. инст., 78, 71, 1964.  
 Brooks V. B., D. R. Curtis, J. C. Eccles, Journ. Physiol., 135, 655, 1957.  
 Laurens D. R., R. A. Webster, Clin. Pharm. a. Therap., 4, 1, 36, 1963.  
 Prabhu V. G., V. T. Oester, Journ. Pharm. exp. Therap., 138, 2, 241, 1962.  
 Wartenberg J., Arch. Immunol. Fer. Dosw., 8, 269 (Pol.), 1960.  
 Wilson V. J., F. R. Diecke, W. H. Tablot, Journ. Neurophysiol., 23, 659, 1960.

Поступило 10 VI 1964

#### MUSCLE ELECTRICAL ACTIVITY ACCOMPANYING PROPRIOCEPTIVE REFLEX WITH DEVELOPMENT OF EXPERIMENTAL TETANUS

By L. V. Donskaia and A. P. Shakurova

From the Physiological Section, Central Research Laboratory,  
 Medical Institute of Sanitation and Hygiene, Leningrad



ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ ДЕЙСТВИЯ  
И ЛАБИЛЬНОСТЬ ПЕРЕЖИВАЮЩЕГО ЧУВСТВИТЕЛЬНОГО  
НЕЙРОНА

М. И. Сологуб

Государственный университет им. А. А. Жданова, Ленинград

Исследование внутриклеточных потенциалов чувствительного нейрона изолированного спинального ганглия позволяет анализировать активность нервной клетки при отсутствии синаптических влияний. При этом, естественно, в первую очередь встает вопрос об изменении характеристик нейрона при переживании в условиях изоляции из организма животного и внутриклеточного отведения потенциалов. В литературе по этому вопросу имеются лишь отрывочные сведения. Вместе с тем, исходя из учения Н. Е. Введенского (1901) о наличии общих закономерностей в реагировании живого субстрата на воздействия среды, можно было ожидать, что изменения внутриклеточных потенциалов нейрона будут отражать эти закономерности.

В предыдущем сообщении (Сологуб, 1964б) мы описали закономерности изменения внутриклеточного потенциала покоя (ПП) при длительном его отведении от спинального чувствительного нейрона. В настоящей работе приводятся данные об изменениях внутриклеточного потенциала действия (ПД) этого нейрона при переживании.

## МЕТОДИКА

Исследовались внутриклеточные потенциалы чувствительного нейрона изолированного спинального ганглия лягушки. Детали методики описаны нами ранее (Сологуб, 1960, 1961, 1962б, 1963, 1964а, 1965). ПД вызывались раздражением периферического нерва или заднего корешка одиночными прямоугольными стимулами длительностью 0.2—1.0 мсек., получаемыми от радиочастотного выхода электронного стимулятора (Сологуб, 1958а). Расстояние от раздражающего электрода до ганглия было от 1.5 до 7.5 мм, в основном 1.5 мм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Признаком нормальной реакции нервной клетки считается наличие «реверсированных» ПД с амплитудой, превышающей величину ПП (Сомбс а. о., 1955; Ito, 1957; Лев, Батуева, 1961). При удачном погружении электрода и пороговой силе раздражения ПД регистрируется сразу со всеми компонентами по классификации Ито (Ito, 1957). Длительность реверсированных ПД для разных клеток колеблется от 1 до 7.8 мсек. (чаще всего от 2 до 4 мсек.) в зависимости от функционального состояния клетки. В ряде случаев на восходящей части ПД можно «наблюдать «ступеньки» (рис. 1, 14 — отмечено стрелкой). Высота «ступеньки» зависит от величины ПП. При более низких ПП она наблюдается на уровне 8—23 мв от по-

дошвы ПД (чаще всего от 13 до 18 мв), а при более высоких ПП — на уровне 25—36 мв. Иногда наблюдается «горб» на нисходящей части спайка (рис. 1, 1—2, отмечено стрелками).

В некоторых случаях ПД отсутствуют при любых силах раздражения несмотря на большую величину ПП (до 67 мв), в то время как на других

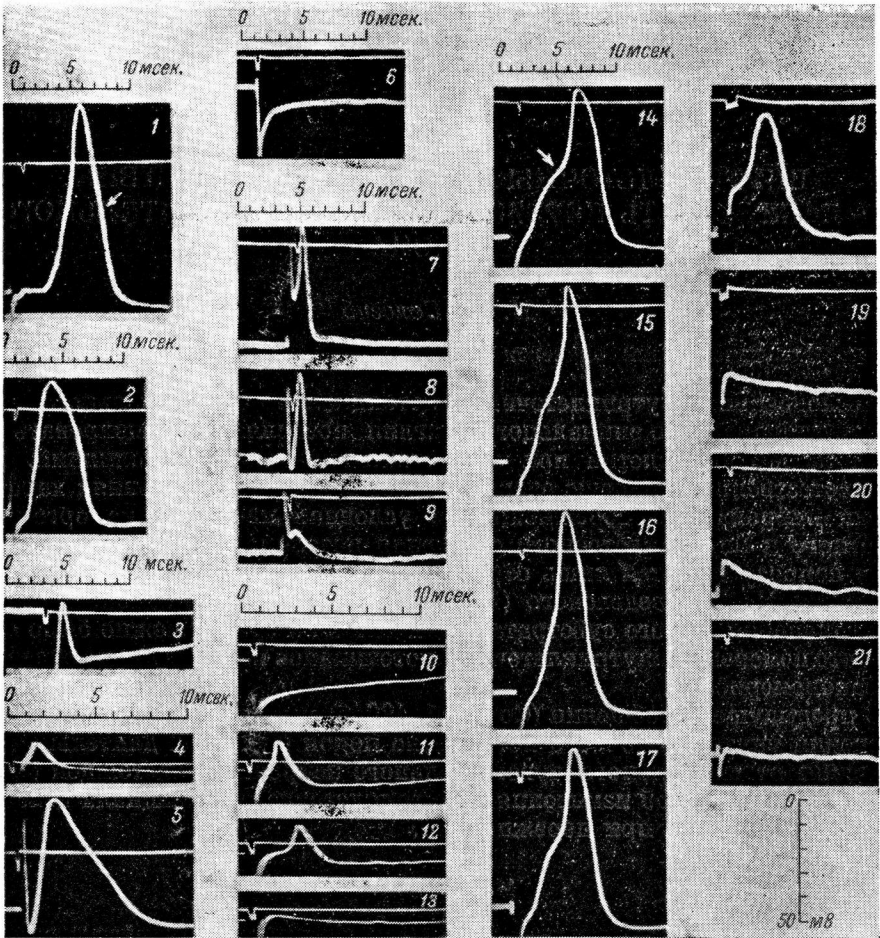


Рис. 1. Формы электрических реакций чувствительного нейрона при внутриклеточном отведении его потенциалов.

Сверху вниз: нулевая линия и отметка раздражения; запись артефакта раздражения и электрической реакции нейрона. Положительное отклонение — вверх. 1, 2 — «горб» на нисходящей фазе потенциала действия (ПД); 3—5 — реверсированные ПД при малой величине внутриклеточного потенциала покоя (ПП); 6 — гиперполяризационный сдвиг при отсутствии ПД (см. также 3, 10—12); 7—9 — явление «внутриклеточного шума» на линии ПП (см. также 18—21); 10—13 — появление ПД и их исчезновение в процессе отведения при малом ПП; 14—21 — двухфазное изменение величины ПП, амплитуды и длительности ПД в процессе продолжительного отведения (соответственно, в 1-й момент отведения и через 10, 12, 30, 49, 50, 51 и 52 мин. отведения). Цифры 0—10 у шкалы — мсек.

клетках при тех же ПП регистрируется нормальная реакция. С другой стороны, наблюдались случаи, когда реверсированные ПД небольшой амплитуды регистрировались при малых ПП и даже при ПП, равном нулю, при раздражении на расстоянии 1.5 мм от клетки (рис. 1, 3—5).

Как об этом уже упоминалось нами ранее (Сологуб, 1963б, 1964а), при малом ПП и отсутствии ПД в ответ на раздражение, приложенное на расстоянии 1.5 мм от клетки, можно было наблюдать длительный ги-

перполяризационный сдвиг уровня ПП (рис. 1, 6, 3, 10—12). Если ПД отсутствовал или исчезал при более высоком значении ПП, то действие стимула могло выражаться в длительном деполаризационном сдвиге ПП (рис. 1, 19, см. также Сологуб, 1964а, рис. 2).

При неустойчивом состоянии клетки в моменты, когда происходило быстрое изменение ПП или ПД, в некоторых случаях наблюдался феномен, который можно назвать «шумом» внутриклеточного потенциала (рис. 1, 8, 18—21; см. также Сологуб, 1964а, рис. 2). При этом на линии ПП появлялись колебания, иногда более выраженные после нанесения стимула, напоминающие шум усилителя, которых не было до этого при регистрации нормальных ПД (рис. 1, 7). После исчезновения нормальных ПД и продолжении регистрации ПП через некоторое время «шум» исчезал (рис. 1, 9). Аналогичное явление наблюдалось нами и по мере становления нормальных ПД, если в начале они не регистрировались, а при продолжении отведения появлялась нормальная реакция клетки.

Если в первый момент после начала отведения ПД регистрируются лишь компоненты *M* и *NM* (по Ито, 1957), то при дальнейшем отведении реакция клетки может улучшиться — появляется *S*-компонент. В некоторых случаях реакции клетки в начале отведения можно было улучшить путем осторожного перемещения электрода в клетке. Эта же манипуляция иногда способствовала улучшению характеристик ПД, когда они ухудшались в ходе длительного отведения.

Длительность отведения ПД, а также их характеристики, по-видимому, зависят от степени повреждения клетки микроэлектродом. Как правило, способность клетки к длительной генерации нормальных ПД находится в зависимости от величины и устойчивости ПП. При этом часто значительные изменения ПД связаны с небольшими изменениями ПП. Последнее особенно характерно для соотношений между ПП и ПД в конце переживания.

Если ПД со всеми компонентами регистрируется сразу после погружения электрода в клетку, то в этом случае можно наблюдать в начале отведения улучшение реакции — укорочение ПД, увеличение *S*-компонента и его реверсированной части, появление следовой гиперполяризации. Затем при продолжающемся отведении наступает период устойчивых, неизменных ПД и, наконец, происходит обратный процесс изменения характеристик ПД — удлинение ПД, уменьшение и исчезновение сначала *S*-компонента, а затем и *NM*-компонента, исчезновение следовой гиперполяризации и замена ее следовой деполаризацией. Иногда наблюдается следовая гиперполяризация и в случае сниженного *S*-компонента и даже при наличии лишь *NM*-компонента, как это отмечают А. А. Лев и И. В. Батуева (1961).

На рис. 2 показаны результаты отведения внутриклеточных потенциалов от 20 клеток в зависимости от сопротивления электродов. От 18 из этих клеток довольно длительное время (до 59 мин.), которое показано крестиками, регистрировались ПД, превышавшие ПП с момента начала отведения при неизменном положении электрода в клетке. ПД меньшей величины и их компоненты регистрировались до 70 мин. На 4 клетках опыта были прекращены при наличии реверсированных ПД после их отведения от 6 до 18 мин., а на 2 клетках — при ПД, почти равных ПП, после отведения в течение 25 и 29 мин. По характеру изменения ПП и ПД во время отведения исследованные клетки можно разделить на 2 группы — группа клеток, для которых наблюдалось параллельное начальное увеличение ПП и ПД, а затем их снижение (двухфазное изменение ПП и ПД), и группа клеток, для которых наблюдался лишь некоторый период устойчивых ПП и ПД, а затем началось их снижение (однофазное изменение ПП и ПД). Исчезновение ПД в обеих группах происходило при значительной величине ПП.

Исходная (т. е. в момент прокола поверхности клетки) величина ПП на рис. 2 отложена *вниз*, а величина реверсирования ПД — *вверх в виде сплошной линии*. Слева от этих линий *прерывистой линией* отмечены максимальные величины этих потенциалов в процессе отведения, если наблюдалось их увеличение. Как видно из рис. 2, увеличение внутриклеточных потенциалов наблюдалось на 10 клетках при длительностях регистрации реверсированных ПД от 2 до 30 мин. Для этой группы клеток наиболее характерно параллельное увеличение ПП, ПД и величины реверсирования, что наблюдалось на 7 клетках при длительностях регистрации реверсированных ПД: 4, 6, 7, 9, 18, 21 и 30 мин. На 2 клетках этой группы

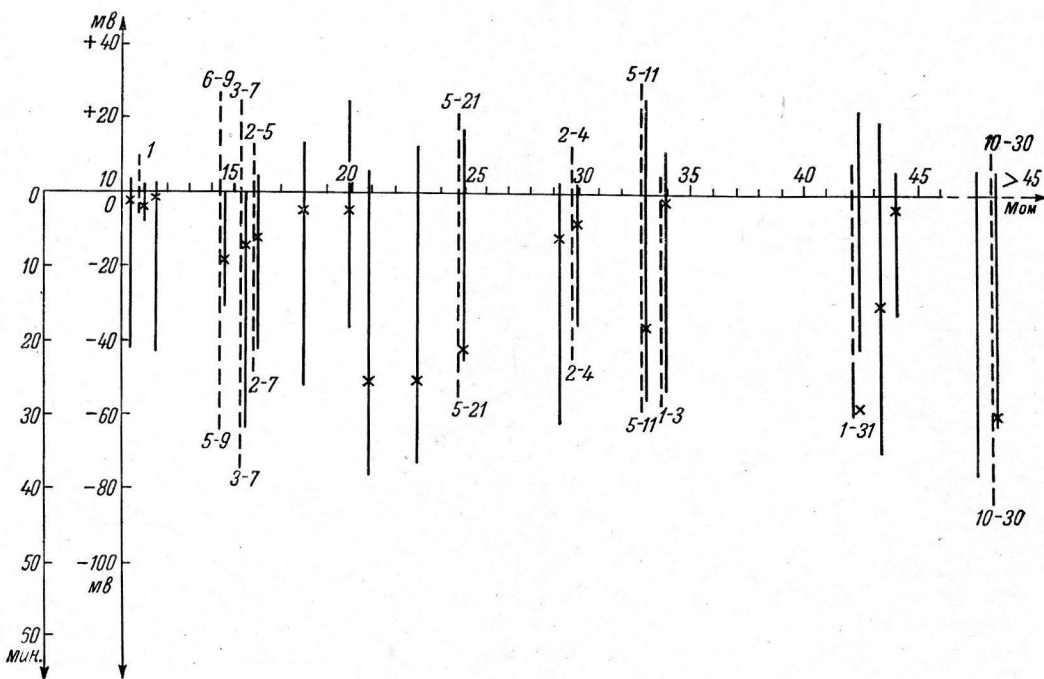


Рис. 2. Внутриклеточные потенциалы 20 нейронов при различных сопротивлениях микроэлектродов.

По оси абсцисс — сопротивление электродов (в Мом); по оси ординат: *вниз* величины ПП (в мВ) и длительности отведения ПД (в мин.); *вверх* величины реверсированной части ПД (в мВ). Сплошные линии — величины ПП и реверсированной части ПД в 1-й момент отведения; прерывистые линии слева от этих линий — максимальная величина ПП и ПД в процессе отведения, если наблюдалось их увеличение. Цифры около соответствующих прерывистых линий — интервал времени от начала отведения (в мин.), на котором наблюдалось превышение ПП и реверсированной части ПД над исходной их величиной.

увеличение ПП связано со снижением реверсированной части ПД при длительностях регистрации реверсированных ПД 1 и 29 мин. Однако для последней клетки увеличение ПП было настолько значительным, что общая величина ПД была больше исходной в течение от 1-й до 28-й мин. регистрации реверсированных ПД. Поэтому эту клетку можно отнести в группу с параллельным изменением ПП и ПД. Для 2 клеток этой группы в первый момент отведения ПД вообще отсутствовали, а затем они начали появляться. Следует отметить, что для первой клетки ( $R_0=11.0$  Мом) исходная величина ПП была всего 8 мВ, а ПД отсутствовали, но через 1 мин. отведения, несмотря на падение ПП до 5 мВ, появились ПД с величиной реверсии до 10 мВ, которые при дальнейшем отведении исчезли (рис. 1, 10—13). Для другой клетки ( $R_0=14.5$  Мом) ПП в первый момент отведения был равен 30 мВ, а ПД отсутствовали. Через 5 мин. отведения ПП стал равен 60 мВ, а ПД — 17 мВ. На 9-й мин. отведения ПП увеличился



до 64 мв, а ПД — до 80 мв. Аналогичные явления становления ПД по мере отведения описывают А. А. Лев и И. В. Батуева (1961). На остальных 10 клетках некоторое время регистрировались устойчивые ПП и ПД, а затем они начали снижаться.

В качестве примера на рис. 1, 14—21 показаны двухфазные изменения реакции для одной и той же клетки в разные периоды отведения ее внутриклеточных потенциалов. Реверсированные ПД регистрировались от этой клетки в течение более 30 мин. (сопротивление электрода 99 Мом). В первый момент отведения ПП был равен 63 мв, амплитуда ПД — 70 мв, а длительность ПД 7.8 мсек. (рис. 1, 14). Через 10 мин. отведения эти величины стали соответственно 72, 84 мв, 6 мсек., т. е. произошло увеличение ПП и ПД и укорочение ПД (рис. 1, 15). Через 12 мин. величина ПП и ПД несколько снизилась (66 и 83 мв соответственно), а длительность ПД продолжала укорачиваться (5.4 мсек. — рис. 1, 16). Через 30 мин. вместе с дальнейшим снижением ПП и ПД (62 и 74 мв) увеличилась и длительность ПД (6.2 мсек. — рис. 1, 17). Через 48 мин. величина ПП не изменилась, но реверсированная часть ПД исчезла (амплитуда ПД 56 мв); длительность его продолжала увеличиваться (7.5 мсек. — рис. 1, 18).

На 50-й мин. отведения величина ПП оставалась равной 62 мв, но ПД исчезли, а в ответ на раздражение стимулами, приложенными на расстоянии 1.5 мм от клетки, возникали деполяризационные сдвиги ПП величиной 25 мв и длительностью более 20 мсек. (рис. 1, 19). На 51-й мин. величина ПП уменьшилась до 58 мв, амплитуда и длительность деполяризационного сдвига также уменьшились (рис. 1, 20); на 52-й мин. всякая реакция практически исчезла, хотя величина ПП была равна еще 52 мв.

Особый интерес представляют зависимости характеристик ПД от величины ПП в период «становления» устойчивых ПД и в период их исчезновения. Эти зависимости были исследованы нами для 20 клеток, данные о ПП и ПД которые были приведены на рис. 2. Наиболее общей закономерностью изменений ПП и ПД является то, что стабилизация ПД происходит на фоне некоторого роста ПП, причем амплитуда ПД растет, а длительность его укорачивается. В конце переживания, а также при неудачном погружении электрода происходит уменьшение амплитуды ПД и увеличение его длительности, что сопровождается обратным процессом снижения ПП.

В табл. 1 приведены данные для 8 клеток (см. рис. 2), на которых было обнаружено параллельное увеличение ПП, ПД и укорочение (кроме одной клетки) длительности ПД. Как видно, достижение максимума ПП и ПД и минимума длительности наблюдается при разном времени отведения. Довольно велики также колебания ПП и характеристик ПД для разных клеток (рис. 2, табл. 1). Однако наблюдаются сходные черты в динамике их изменений по мере отведения (рис. 3).

На рис. 3, 1 по оси ординат отложена амплитуда ПД (в % от максимальной величины), которой она достигает в процессе отведения, а по оси абсцисс — соответствующие длительности ПД, отложенные в процентах от минимальной величины, которой они достигают в ходе отведения.

Таблица 1

Сопротивление электродов, время достижения максимума и длительность потенциалов покоя и потенциалов действия

№ клетки	Сопротивление электродов (в Мом)	Время достижения максимума ПП и ПД (в мин.)	Длительность ПД (в мсек.)	
			исходная	при максимальных ПП и ПД
1	25	5	2.7	2.0
2	16	2	3.3	2.5
3	30	3	3.4	4.2
4	33	5	5.0	4.3
5	16	7	1.1	1.0
6	16	9	2.5	1.7
7	99	10	7.8	6.0
8	44	12	6.2	5.0

Линии, соединяющие точки, относятся к одной и той же клетке. Видно, что по мере отведения происходит рост ПД и укорочение их длительности. Это же видно и на рис. 3, 2, где изменения длительности ПД (в % по оси ординат) показаны в зависимости от времени достижения максимума ПП и ПД, принятого за 100% (по оси абсцисс). Как следует из этих графиков, длительность ПД в начале отведения не превышает 150% минимальной своей величины. На рис. 3, 3 показана в процентном выражении зависимость между ПП и амплитудой ПД. Здесь виден одновременный рост ПП

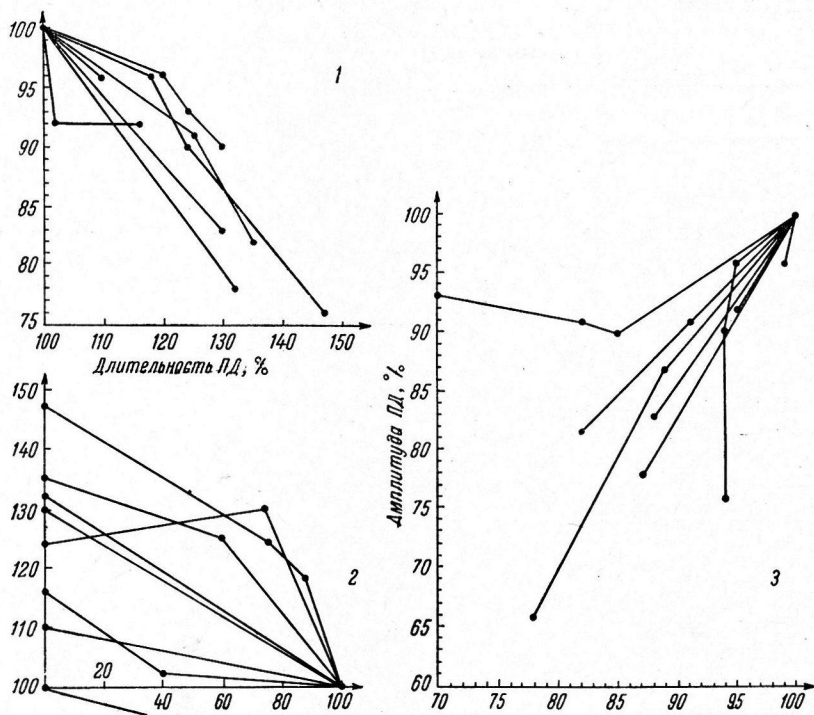


Рис. 3. Изменения характеристик внутриклеточных потенциалов нейронов по мере стабилизации электрической реакции в процессе отведения.

1 — зависимость (в %) между длительностью (по оси абсцисс) и амплитудой (по оси ординат) ПД; 2 — зависимость (в %) между длительностью отведения до установления стабильной реакции (по оси абсцисс) и длительностью ПД (по оси ординат); 3 — зависимость (в %) между величиной ПП (по оси абсцисс) и амплитудой ПД (по оси ординат). За 100% приняты характеристики при установлении стабильных реакций.

и ПД, причем ПД регистрируются при величине ПП не менее 70% от максимальной, достижимой при данном отведении.

Общие черты в динамике изменений ПП, ПД и длительности ПД обнаружены и в процессе падения ПП и ПД, которое наблюдалось после некоторого интервала стабильности реакций для обеих групп клеток с двухфазным и однофазным изменением ПП и ПД. В большинстве случаев падение ПП и ПД происходило за короткое время — в течение 2—5 мин. Как упоминалось, на 6 клетках регистрация ПД была прервана еще до резкого их падения.

В табл. 2 приведены данные об изменениях длительности ПД в период перехода от реакций с превышением ПД над ПП к сегментарным реакциям без превышения и к исчезновению ПД. Этот период обозначен как время уменьшения реакции. В целях наглядности и однородности выборки, на рис. 4, 1 приводятся зависимости между абсолютными величинами ПП и ПД для тех клеток, время уменьшения потенциалов которых не превышает 5 мин. (11 клеток). Видно, что для всех клеток (за исключением

одной) линии, показывающие зависимость ПД и ПП, идут очень круто и не пересекаются между собой. Это говорит об очень сильной зависимости ПД от ПП, которая примерно одинакова как при больших, так и при меньших ПП. Эта же зависимость проявляется при выражении ПП и ПД в процентах от исходной величины, что показано на рис. 4, 3 для всех

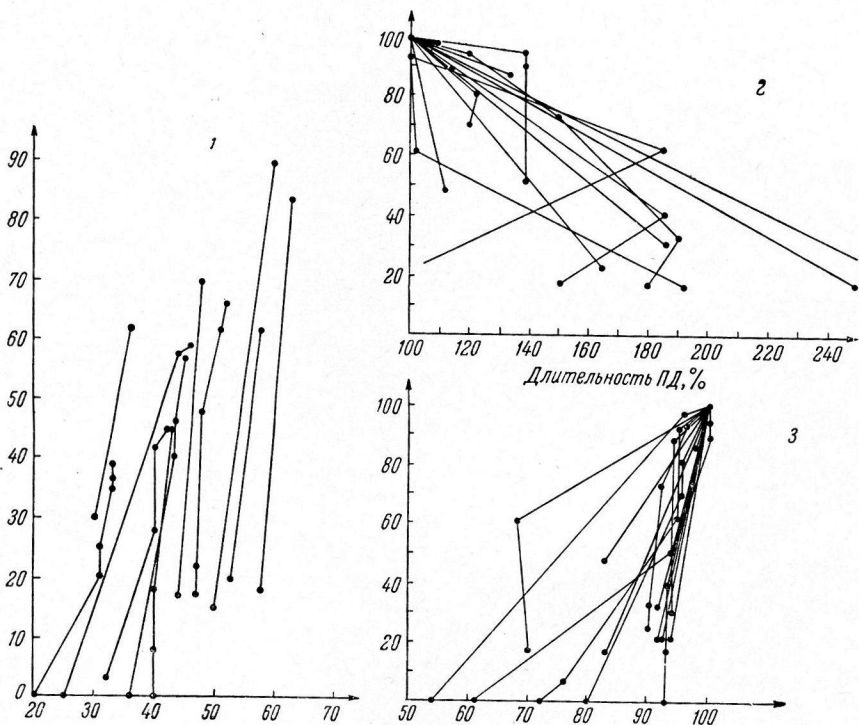


Рис. 4. Изменения характеристик внутриклеточных потенциалов нейронов по мере исчезновения электрической реакции в процессе отведения.

1 — зависимость (в %) между абсолютными величинами ПП, мв (по оси абсцисс) и амплитудой ПД, мв (по оси ординат); 2 — зависимость (в %) между длительностью (по оси абсцисс) и амплитудой ПД (по оси ординат) по мере его исчезновения; 3 — зависимость (в %) между величиной ПП (по оси абсцисс) и амплитудой ПД (по оси ординат) по мере исчезновения ПД. За 100% приняты характеристики нейрона при стабильных его реакциях.

клеток, приведенных в табл. 2. Видно, что для подавляющего большинства клеток уменьшение ПП на 10—20% по сравнению с исходной величиной вызывает уменьшение ПД на 70% и более.

На рис. 4, 2 для тех же клеток из табл. 2 показано увеличение длительности ПД, параллельное уменьшению их амплитуды. Для нескольких клеток наблюдалось вторичное укорочение ПД после некоторого их удлинения и снижения амплитуды.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Современная ионная теория ПД учитывает функциональное состояние клеток, вводя представление об активации и инактивации систем, переносящих ионы (Hodgkin, Huxley, 1952). По Н. Е. Введенскому (1886, 1892, 1901), биоэлектрические потенциалы и главная характеристика функционального состояния — физиологическая лабильность ткани — изменяются параллельно. В качестве меры лабильности часто используется интервал активности (Введенский, 1892; 1900; Жуков, 1937; Жуков, Верещагин, 1948; Сологуб, 1957, 1958б, 1962в), так как длительность элементарных реакций в какой-то мере характеризует их скорости. ПП



является мерой уровня поляризации клетки (Verzar, 1943; Голиков, 1933, 1950; Жуков, 1947; Сологуб, 1951, 1964б). Параллельные изменения ПП и амплитуды ПД и исчезновение ПД при довольно большой ве-

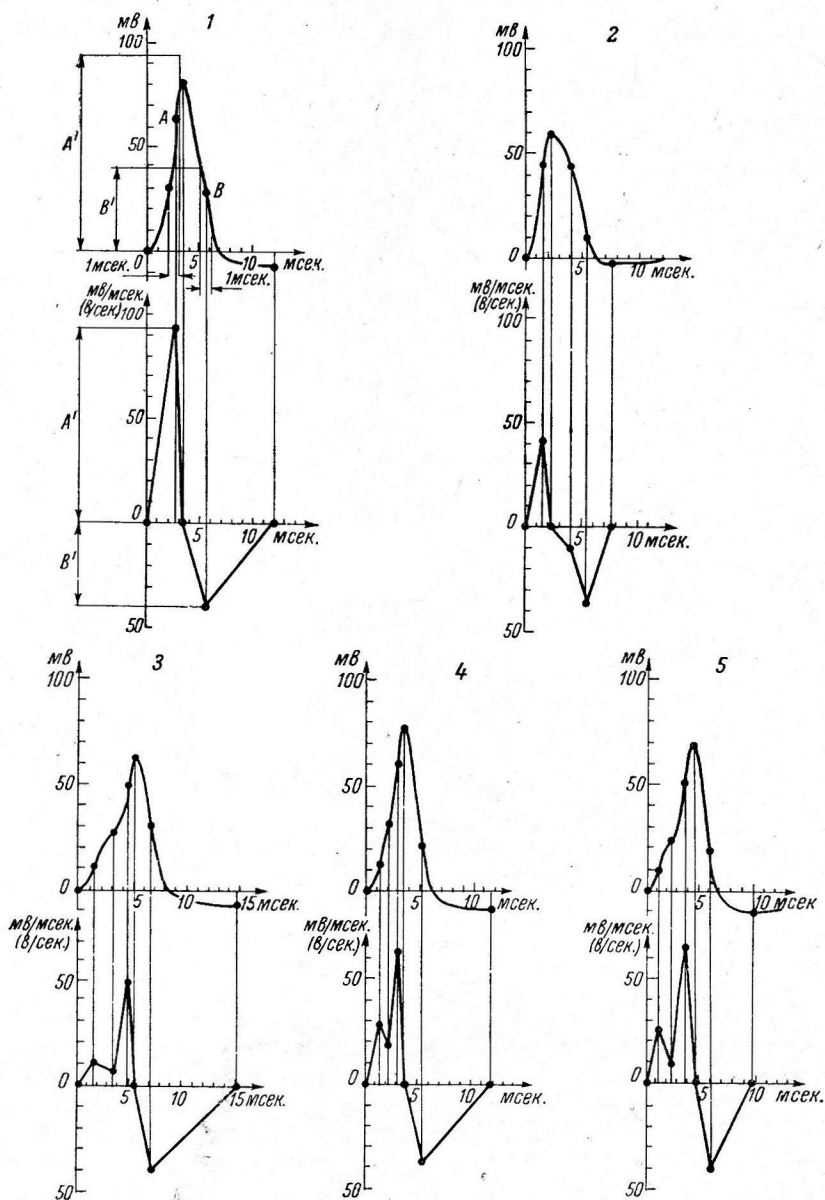


Рис. 5. Определение скоростей элементарных электрических реакций нейрона и его элементов методом графического дифференцирования.

1—2 — внутриклеточные ПД (сверху) и скорости элементарных реакций (снизу) 2 нейронов (см: рис. 1, 1, 2); 3—5 — то же для 3 функциональных состояний одного и того же нейрона, электрические реакции которого изображены на рис. 1 (14, 16, 17).

личине ПП подтверждает представления Н. В. Голикова (1933, 1950) об оптимуме поляризации для возбуждения клетки, а параллелизм между изменениями ПП и длительности ПД свидетельствует о том, что уровень ПП может характеризовать лабильность клетки.

При переходе к оценке клеточных реакций встает задача измерения лабильности различных клеточных элементов. Конкретизируя общие

представления Н. Е. Введенского, мы предлагаем (Сологуб, 1962а) оценивать лабильность клеточных элементов по скоростям их электрических реакций. Скорости можно определить путем графического (Яковлев, 1953; Выгодский, 1962) или электрического дифференцирования электрических реакций различных зон клетки.

На рис. 5, 1, 2 показаны примеры графического определения максимума, минимума и нулевого значения скоростей ПД нейрона, изображенных на рис. 1, 1, 2. Несмотря на примерно одинаковые величины ПП и длительности ПД, эти 2 нейрона резко отличаются по величине максимума скоростей элементарных реакций (+94 и +53 мв/мсек.) в момент восходящей фазы ПД. Минимумы скоростей во время нисходящей фазы ПД отличаются мало (-39 и -37 мв/мсек.). В точке на «горбу» ПД (рис. 5, 2) скорость элементарной реакции оказывается также сниженной, что, по-видимому, отражает низкую лабильность сомы нейрона. На рис. 5, 3, 4, 5 показаны скорости элементарных реакций нейрона при различных его функциональных состояниях (см. рис. 1, 14, 16, 17). На кривых

ПД отчетливо видны компоненты внутриклеточного спайка, поэтому на восходящей фазе каждого ПД можно отметить 3 точки перегиба. 1-я точка соответствует максимальной скорости реакции *NM*-сегмента нейрона, а 3-я — *S*-сегмента нейрона. По мере отведения скорость реакции *NM*-сегмента увеличивается от 12 до 28 мв/мсек., а *S*-сегмента от 50 до 65 мв/мсек. (рис. 5, 3, 4). Затем максимальная скорость реакции *NM*-сегмента снижается до 20 мв/мсек., в то время как для *S*-сегмента она еще не изменяется (рис. 5, 5). Сравнивая рис. 1 и рис. 5, мы видим, что скорости элементарных реакций, определяемые путем дифференцирования кривой внутриклеточного ПД, отражают функциональное состояние нейрона и его частей и могут быть использованы как функциональные характеристики.

## ВЫВОДЫ

1. В микроэлектродной методике демонстрируются некоторые новые феномены активности чувствительного спинального нейрона лягушки, а также возможность двухфазного и однофазного изменения потенциала покоя (ПП) и характеристик потенциала действия (ПД) при их исследовании в процессе переживания.

2. Механизмы поддержания ПП более резистентны, чем механизмы генерации ПД.

3. Изменения ПП более сильно влияют на ПД при исчезновении ПД, чем при его установлении. В начале отведения по мере стабилизации электрических реакций ПД регистрируются при величине ПП, как правило, не ниже 70% от максимума для данной клетки. В конце переживания, в период уменьшения ПД, снижение ПП на 10—20% в большинстве случаев вызывает падение ПД на 70% и более.

Таблица 2

Сопротивление электродов, время уменьшения и длительность потенциалов покоя и потенциалов действия

№ клетки	Сопротивление электродов (в Мом)	Время уменьшения ПД (в мин.)	Длительность ПД (в мсек.)	
			при стабильных ПП и ПД	при минимальных ПП и ПД
1	44	5	1.3	0
2	18	5	2.5	4.5
3	11	4	2.0	0
4	11	5	2.0	0
5	20	1	1.5	1.7
6	25	3	2.1	5.7
7	16	3	3.0	0
8	30	2	4.2	0
9	33	2	3.7	2.4
10	44	11	2.3	3.8
11	23	2	1.8	4.5
12	26	5	6.0	6.0
13	99	38	5.4	10.0
14	99	11	5.4	10.0
15	30	24	2.0	2.7

4. Зависимость между амплитудой ПД (а следовательно, и величиной ПП) и длительностью ПД имеет обратно пропорциональный характер. Нарушения этой зависимости происходят лишь при подавлении реакции сомы нейрона. В начале отведения длительность ПД не превышает 150% ее максимальной величины. В конце отведения эта длительность может достигать 250% и более.

5. Физиологическая лабильность клеток и их отдельных элементов в период одиночного цикла активности определяется, по методу автора, как скорость изменений (первая производная по времени) биоэлектрической реакции этих элементов. Скорости элементарных реакций отражают функциональное состояние нейрона и его частей и являются функциональными характеристиками нейрона.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. (1886), Полн. собр. соч., 2, 9, Изд. ЛГУ, Л., 1951; (1892), 3, 84, 1952а; (1900), 3, 197, 1952б; (1901), 4, 7, 1953.
- Выгодский М. Я. Справочник по высшей математике. Физматгиз. М., 1962.
- Голиков Н. В., Тр. Лен. общ. естествоиспыт., 62, 1-2, 33, 1933; Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Изд. ЛГУ, Л., 1950.
- Жуков Е. К., Тр. Физиолог. инст. ЛГУ, 18, 27, 53, 1937.
- Жуков Е. К., С. М. Верещагин, Бюлл. exper. биол. и мед., 24, в. 9, 217, 1948.
- Лев А. А., И. В. Батуева, Цитология, 3, 5, 545, 1961.
- Сологуб М. И., Вестник ЛГУ, 15, 3, 97, 1957; Уч. зап. ЛГУ, 239, серия биол. наук, 45, 47, 1958а; Электрофизиологические показатели функциональной подвижности (лабильности) нерва. Автореф. канд. дисс. ЛГУ. Л., 1958б; Физиолог. журн. СССР, 46, № 1, 111, 1960; 47, № 3, 374, 1961; в сб.: Проблемы лабильности, парабноза и торможения, Всесоюзн. конфер., посв. Н. Е. Введенскому в связи с 110-летием со дня рожд., 213, М., 1962а; Научн. конфер., посв. 110-летию со дня рожд. Н. Е. Введенского, Тез. докл., Вологда, 117, 1962б; в сб.: Нервная система, 3, 51. Изд. ЛГУ, Л., 1962в; 4, 29, 1963а; в сб.: Электрофизиология нервной системы, 363. Изд. Ростовск. унив. Ростов-на-Дону, 1963б; в сб.: Нервная система, 5, 40. Изд. ЛГУ, Л., 1964; Физиолог. журн. СССР, 51, № 6, 686, 1965.
- Яковлев К. П. Математическая обработка результатов измерений. Гостехтеориздат, М., 1953.
- Coombs J. S., J. C. Eccles, P. Fatt, Journ. Physiol., 130, 291, 1955.
- Hodgkin A. L., A. F. Huxley, Journ. Physiol., 116, 497, 1952.
- Ito M., Jap. Journ. Physiol., 7, 297, 1957.
- Verzar F., Pflüg. Arch., 152, 279, 1913.

Поступило 6 IV 1964

#### INTRACELLULAR ACTION POTENTIALS AND LABILITY OF SURVIVING SENSORY NEURONE

By *M. I. Sologub*

From the Leningrad University, Leningrad

АНАЛИЗ НАСЛЕДОВАНИЯ ЗАВИСИМОСТИ МЕЖДУ СИЛОЙ  
И ДЛИТЕЛЬНОСТЬЮ ПОРОГОВОГО ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО  
РАЗДРАЖЕНИЯ

Г. Д. Головачев

Кафедра генетики Государственного университета  
им. А. А. Жданова, Ленинград

Установление закономерностей наследования параметров возбудимости представляет определенный интерес для нейрогенетики и общей физиологии. Между тем эта проблема остается еще мало исследованной. Генетическому анализу не подвергались процессы раздражения, подчиняющиеся уравнениям кривой сила—длительность (к. с.—д.), которые, как известно, имеют универсальное значение в живых системах. Изучение зависимости между пороговой силой электрического стимула и его длительностью показывает, как разворачивается во времени ответная реакция ткани на стимул. Изучение к. с.—д. является методом исследования механизма раздражения (Lapicque, 1926; Веренинов, 1959а, 1959б, 1960а, 1960б; Насонов, 1962). Достижения современной молекулярной биологии, обусловленные в значительной мере применением принципов и методов генетики к анализу первичного синтеза белков, дают основания полагать, что и в других областях биологии методы генетики, приложенные к изучению достаточно элементарных процессов и механизмов, окажутся успешными. С подобной точки зрения анализ наследования к. с.—д., возможно, перспективен для исследования механизмов раздражения.

С другой стороны, изучение характера наследования параметров возбудимости представляет специальный интерес как модельный эксперимент для функциональной нейрогенетики, в которой приходится анализировать чрезвычайно сложные и комплексные процессы. Действие генов может распространяться на различные структурные и функциональные элементы рефлекторной дуги, определяя физические, физико-химические и биохимические свойства нейронов, рецепторов и эффекторов (Fuller, 1951). Вследствие полигенного характера наследования свойств высшей нервной деятельности и большинства отдельных рефлекторных поведенческих актов генетический анализ их мало перспективен на современном уровне знаний, т. е. до установления конкретных нейрогенетических корреляционных отношений (Лобашев, 1955, 1957, 1959; Лобашев с соавтр., 1962; Caspari, 1963). Отсюда вытекает необходимость первоначального изучения нейрогенетических закономерностей на относительно простых системах, используя хорошо изученные явления.

В настоящей работе рассматриваются результаты опытов по характеру наследования порогов возбудимости (п. в.) двигательных нервных волокон седалищного нерва. П. в. определялись одиночными стимулами продолжительностью от  $4 \cdot 10^{-8}$  до  $1 \cdot 10^{-2}$  сек. Экспериментальные данные

Таблица 1  
Среднее значение констант а (в мв/мсек.) и б (в мв) седлищного нерва леггорнов, австралорпов и их гибридных комбинаций

Комбинации	1960 г., возраст 2.5 месяца				1961 г., возраст 3.5 месяца				1962 г., возраст свыше 5 месяцев			
	константа а		константа б		константа а		константа б		константа а		константа б	
	N	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	N	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	N	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	N	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	N	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	N	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
♀ леггорн × ♂ леггорн . . .	70	8.50 ± 0.274	120	64.0 ± 2.82	166	10.34 ± 0.212	114	99.0 ± 3.10	359	13.56 ± 0.163	166	126.2 ± 2.71
♀ австралорп × ♂ австралорп . . .	45	7.28 ± 0.358	115	46.7 ± 2.12	176	7.69 ± 0.165	126	59.8 ± 2.33	247	9.32 ± 0.093	128	90.6 ± 2.72
♀ леггорн × ♂ австралорп . . .	—	—	—	—	178	10.44 ± 0.237	117	95.2 ± 2.89	—	—	—	—
♀ австралорп × ♂ леггорн . . .	—	—	—	—	220	10.90 ± 0.219	148	102.6 ± 2.73	—	—	—	—
♀ (леггорн × австралорп) × × ♂ леггорн . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	369	13.19 ± 0.158	152	128.2 ± 2.91
♀ (леггорн × австралорп) × × ♂ австралорп . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	352	13.34 ± 0.171	154	111.0 ± 2.53

Примечание. N — количество измерений;  $\bar{x}$  — среднее значение;  $S_{\bar{x}}$  — оценка стандартной ошибки среднего значения.

аппроксимировались эмпирическим уравнением, предложенным Д. Н. Насоновым и Д. Л. Розенталь (1953), которое является обобщением и развитием уравнений Горвега-Вейсса и Нернста.

## МЕТОДИКА

Анализ наследования к. с.—д. производился по принятой в генетических экспериментах схеме с применением метода реципрокных и анализирующего скрещиваний при изучении количественных признаков. В качестве объекта исследования были взяты две линии кур пород леггорн и австралорп, у которых были найдены статистически достоверные различия в п. в. В 1960 г. были исследованы линии указанных пород. В 1961 г. изучалось первое поколение потомства этих линий ( $F_1$ ), полученных путем реципрокных скрещиваний: ♂ леггорн × ♀ австралорп и ♀ австралорп × ♂ леггорн. В 1962—1963 гг. исследовалось потомство 1961 г., полученное путем возвратных скрещиваний ( $F_2$ ): ♀ (леггорн × австралорп) × ♂ леггорн и ♀ (леггорн × австралорп) × ♂ австралорп.

Контролем для  $F_1$  и  $F_2$  служили чистопородные леггорны и австралорпы того же вывода, являвшиеся полусибсами по отцу для соответствующей гибридной комбинации. Всего было исследовано 250 особей, по 20—30 животных в каждой исходной родительской комбинации и контроле и по 25—30 животных в гибридных комбинациях. На каждой особи производилось одинаковое количество измерений.

Опыты проводились под глубоким эфирным наркозом со строгой фиксации животного. Платиновые электроды с межэлектродным расстоянием в 5.0 мм непосредственно накладывались на отпрепарированный седлищный нерв. Согласно данным Д. Н. Насонова и Д. Л. Розенталь (1956) и нашим собственным экспериментам (Головачев, 1964б), в подобных методических условиях опыта определяется конституционная возбудимость нерва, а субординационные влияния центров на периферические нервные волокна подавляются.

Использовался генератор стимулов по схеме, предложенной Д. Н. Насоновым и Д. Л. Розенталь (1953), без последовательного объекта сопротивления, т. е. «генератора напряжения» (Веренин, 1959б, 1960а).

Результаты опытов, сгруппированные по комбинациям и возрасту, подвергались статистической обработке. Вычислялось среднее значение констант а и б к.с.—д.,



взвешенное соответствующим числом измерений  $n$ . в. для каждой комбинации, исходя из приведенной формулы. В области стимулов, где к. с.—д. с достаточной степенью точности описывается уравнением  $i = \frac{a}{i^n}$ , т. е. когда  $\frac{a}{ic} \gg b$  производилось вычисление констант  $a$  и  $n$  способом наименьших квадратов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из данных табл. 1 следует, что константа  $a$  уравнения к. с.—д. больше у леггорнов сравнительно с таковой австралорпов. Различия статистически достоверны ( $P > 0.99$ ) и стабильны, поскольку сохранялись в течение трех генераций и на разных стадиях онтогенеза. Абсолютное значение константы  $a$  меняется в онтогенезе.

У леггорнов и гибридов  $F_1$  константы  $a$  по своему среднему абсолютному значению не различались; не было также обнаружено достоверных реципрокных различий между гибридами  $F_1$  ( $P < 0.95$ ). Константа  $a$

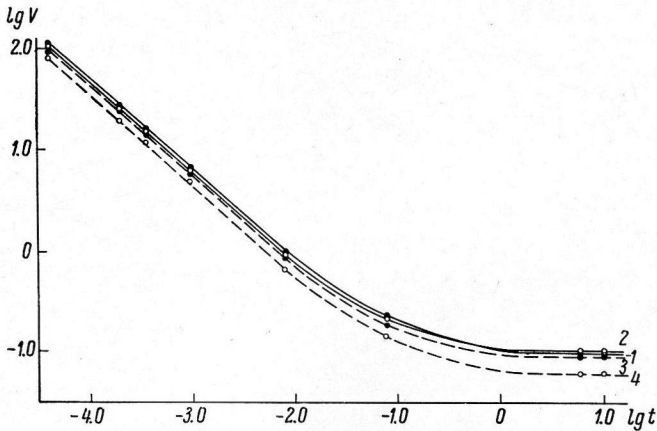


Рис. 1. Зависимость между напряжением ( $\lg V$ ) и временем  $\lg t$  порогового электрического раздражения у леггорнов (1), австралорпов (4) и реципрокных гибридов  $F_1$ : ♀ леггорн × ♂ австралорп (3) и ♀ австралорп × ♂ леггорн (2).

австралорпов была достоверно меньше сравнительно с таковыми леггорнов и гибридов  $F_1$  ( $P > 0.99$ ).

Принципиально аналогичные отношения наблюдались при характеристике константы  $b$  (реобазы).

На рис. 1 представлены средние логарифмированные кривые напряжение—время леггорнов, австралорпов и реципрокных гибридов  $F_1$ . Из графиков видно, что п. в. леггорнов и гибридов  $F_1$  практически совпадают, тогда как у австралорпов для стимулов той же длительности п. в. меньше. Примерное равенство углов наклона графиков свидетельствует о том, что фактор крутизны, т. е. константа  $n$ , у всех изученных комбинаций одного порядка (0.9018—0.9203). Вычисленные с помощью дисперсионного анализа различия в коэффициентах регрессии ( $n$ ) оказались статистически незначимыми.

Таким образом, можно было предполагать, что доминирует признак возбудимости леггорнов: «более высокие пороги возбудимости». Действительно, анализ комбинации ♀ (леггорн × австралорп) × ♂ леггорн показал, что обратное скрещивание на предполагаемую доминантную форму дало гибридов, у которых средние значения п. в. совпадали с таковыми леггорнов на всем протяжении диапазонов к. с.—д. (рис. 2, табл. 1). Обратное скрещивание гибридов  $F_1$  на предполагаемую рецессивную

форму: ♀ (леггорн × австралорп) × австралорп (анализирующее скрещивание) теоретически могло дать группу с промежуточными значениями п. в. сравнительно с исходными линиями леггорнов и австралорпов, если бы в этой группе произошло расщепление на несколько классов. Однако в этой комбинации наблюдались более сложные отношения. В области стимулов краткой длительности п. в. статистически не разли-

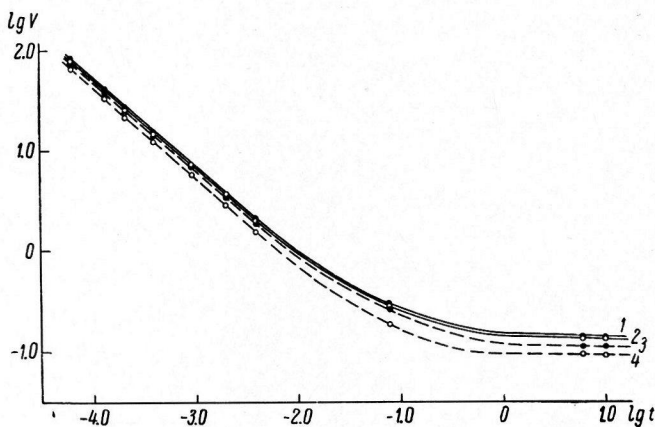


Рис. 2. Зависимость между напряжением ( $\lg V$ ) и временем ( $\lg t$ ) порогового электрического раздражения у леггорнов (1), австралорпов (4) и гибридов  $F_{\text{В}}$ : ♀ (леггорн × австралорп) × леггорн (2) и ♀ (леггорн × австралорп) × ♂ австралорп (3).

чались от соответствующих величин у леггорнов. В области же стимулов, превосходящих полезное время, п. в. комбинации ♀ (леггорн × австралорп) × ♂ австралорп заняли статистически достоверное промежуточное положение между величинами п. в. у леггорнов, австралорпов и комбинации ♀ (леггорн × австралорп) × ♂ леггорн (рис. 2, табл. 1). При анализирующем скрещивании промежуточное положение количественного признака может наблюдаться при расщеплении близком в отношении 1 : 1, если изучаемый признак у родителей подчиняется закону нормального распределения. Аппроксимирование распределения константы  $\mathbf{b}$  нормальным показало, что во всех комбинациях распределение действительно нормальное, поскольку  $\chi^2 < \chi^2_{0,5}$ , за исключением комбинации

Таблица 2

Распределение константы  $\mathbf{b}$

Нуль гипотеза: распределение нормальное и коэффициент эксцесса незначим.  $\beta$  — уровень значимости нуль гипотезы (в %) при данном значении хи-квадрат ( $\chi^2$ ) и коэффициенте эксцесса ( $E$ );  $f$  — число степеней свободы

Комбинации	$\chi^2$	$f$	$E$	$\beta$
♀ леггорн × ♂ леггорн . . .	5.31	7	-0.05	>5
♀ австралорп × ♂ австралорп	6.94	6	-0.31	>5
♀ леггорн × ♂ австралорп	3.44	6	0.46	>5
♀ австралорп × ♂ леггорн	6.57	7	-0.06	>5
♀ (леггорн × австралорп) × × ♂ леггорн . . . . .	10.59	7	-0.06	>5
♀ (леггорн × австралорп) × × ♂ австралорп . . . . .	31.30	6	-0.99	<1



♀ (леггорн × австралорп) × ♂ австралорп, в которой  $\chi^2 > \chi^2_{0.1}$ . Коэффициент эксцесса распределения константы **b** оказался статистически достоверным и отрицательным только в потомстве особей, полученных от анализирующего скрещивания, т. е. в комбинации ♀ (леггорн × ♂ австралорп) (табл. 2). Следовательно, в этой комбинации распределение реобазы двумодельное, а вариационная кривая двухвершинная (рис. 3, в). Из рис. 3, г видно, что полученное отношение следует отнести за счет расщепления особей по величине константы **b** при анализирующем скрещивании.

Из приведенного материала следует, что различия между леггорнами и австралорпами постоянны как в поколениях, так и в онтогенезе, причем

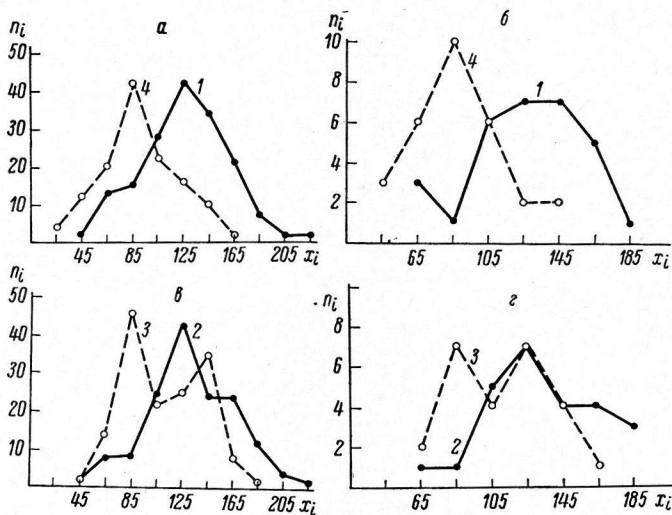


Рис. 3. Распределение константы **b** в контроле: ♀ леггорн × ♂ леггорн (1), ♀ австралорп × ♂ австралорп (4) и при возвратных скрещиваниях: ♀ (леггорн × австралорп) × ♂ леггорн (2), ♀ (леггорн × австралорп) × ♂ австралорп (3).

По оси абсцисс — значение константы **b** (в мв); по оси ординат — ее частота, взвешенная числом измерений (а, в) и в среднем на одну особь (б, г).

доминирующим является признак леггорнов «более высокие п. в.». При анализирующем скрещивании получено расщепление особей по значениям константы **b** близкое в отношении 1 : 1. Изложенное позволяет заключить, что п. в. двигательных нервных волокон зависят от генотипа животных.

П. в. у гибридов  $F_1$  определялись у особей гомогаметичного пола (♂♂), следовательно, наличие реципрокных различий свидетельствовало бы о цитоплазматическом влиянии. Поскольку реципрокных различий между гибридами  $F_1$  не было обнаружено, то разные п. в. у исходных линий леггорнов и австралорпов следует отнести за счет ядерной наследственности. Таким образом, изученный нами достаточно элементарный физиологический признак наследуется по более простой схеме, чем сложные нейрофизиологические показатели, в определении которых принимает участие не только ядро, но и цитоплазма, как показали В. В. Пономаренко (1959, 1960), М. Е. Лобашев с соавтр., (1962); В. Г. Маршин (1962).

Материалы, полученные на гибридах второго поколения ( $F_2$ ) показывают, что характер наследования констант **a** и **b** различен. У леггорнов и австралорпов различия в величинах п. в. в области кратких стимулов зависят от достаточно большого числа однозначно действующих генов, т. е. эти признаки определяются полимерно, поскольку при анализирующем скрещивании не произошло существенных сдвигов в сторону рецессивной формы. В этой же группе  $F_2$  у тех же животных при применении

стимулов, превосходящих полезное время, произошло расщепление особей по значениям реобазы в отношении близком 1 : 1. Это свидетельствует о том, что разные значения константы **b** у исходных родительских форм зависят от ограниченного числа генов, возможно, одной аллеломорфной пары. Во всяком случае, полученный на нашем материале различный характер наследования п. в. в разных временных диапазонах к. с.—д. очевиден. Это явление, возможно, имеет отношение к фактам относительной независимости изменений констант **a** и **b** при различных физиологических состояниях (Насонов, 1962). Различный характер наследования констант **a** и **b** согласуется также с представлениями о том, что накопление энергии порогового стимула различно для разных длительностей и к. с.—д. является сложной (Гольдбурт и Макаров, 1955; Макаров, 1963).

Генетика располагает данными, позволяющими в настоящее время объяснить некоторые стороны физиологического гомеостаза. Так, известно, что надежную защиту физиологической нормы реагирования дают полигенные системы, обладающие многократно дублированной информацией в виде целой серии генов со сходным действием (Шмальгаузен, 1962). Очевидно, что с подобным отношением мы столкнулись при изучении наследования константы **a**, характеризующей п. в. в области кратких стимулов. Однако многократное однозначное дублирование не может обеспечить достаточной подвижности системы. Подвижность системы, т. е. ее способность к тренировке и усвоению ритмов, как следует из общей кибернетики, тем выше, чем большим числом неоднозначных факторов она детерминирована (Эшби, 1959). Физиологически адекватные временные интервалы находятся в месте перегиба логарифмированной к. с.—д. и определяются как константой **a**, так и **b**; следовательно, наибольшее число неоднозначных факторов, обуславливающих величину порогов возбудимости, теоретически может проявляться в месте перегиба кривой. Возможно, что различный характер наследования констант **a** и **b** свидетельствует в пользу этого предположения; однако для его доказательства необходим генетический анализ с точной локализацией генов.

В настоящей работе, выполненной на множественных образованиях, неизбежно встает вопрос о возможных артефактах и ошибках в трактовке полученных явлений. Действительно, можно было бы предполагать, что наблюдаемые исходные различия объясняются не истинными различиями в порогах возбудимости, а разным сопротивлением двигательных нервных волокон у леггорнов и австралорпов за счет так называемого паразитного шунтирующего сопротивления, т. е. суммарного сопротивления невозбудимых и невозбуждаемых элементов нервного ствола (Веренинов, 1959б, 1960). Однако при таком допущении совершенно нельзя объяснить, почему при анализирующем скрещивании у одних и тех же особей при стимуле в 6 и 10 мсек., обнаруживается расщепление по порогам возбудимости, а при стимулах в диапазоне от 0.00004 до 0.008 мсек. — не обнаруживается. Очевидно, что отмеченное сопротивление невозбудимых элементов двигательных нервных волокон не играет заметной роли в изученном явлении. Наконец, анализ наследования константы аккомодации, которая, как известно, связана определенным соотношением с константами **a** и **b** к. с.—д., позволяет заключить, что исследовались физиологические различия п. в. у исходных родительских форм (Головачев, 1965).

#### ВЫВОДЫ

1. Различия в порогах возбудимости кривой сила—длительность двигательных нервных волокон у двух линий кур леггорн и австралорп определяются генотипом животного.

2. Цитоплазматическая наследственность не играет заметной роли, и различия в порогах возбудимости у исходных линий следует отнести за счет ядерной наследственности.

3. Доминирующим является признак леггорнов «более высокие пороги возбудимости».

4. Различия в порогах возбудимости в области стимулов краткой длительности определяются полимерно.

5. Различия в порогах возбудимости в области стимулов, превосходящих полезное время, определяются ограниченным числом генов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- В е р е н н о в А. А., Биофизика, 4, № 1, 40, 1959а; Цитология, 1, № 4, 453, 1959б; 2, № 1, 89, 1960а; в сб.: Вопросы цитологии и протистологии, 1, 29. М.—Л., 1960б.
- Г о л о в а ч е в Г. Д. В сб.: Исследования по генетике, 2, 3. Изд. ЛГУ, Л., 1964а; Вестн. ЛГУ, № 21, серия биолог., в. 4, 122, 1964б; в. 3, 1965.
- Г о л ь д б у р т С. Н., П. О. М а к а р о в, Пробл. физиолог. опт., 11, 236, 1955.
- Л о б а ш е в М. Е., Журн. общ. биолог., № 2, 95, 1955; в сб.: Вопросы физиологии сельскохозяйственных животных. Изд. АН СССР, М.—Л., 1957; Тр. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова АН СССР, 8, 133, 1959.
- Л о б а ш е в М. Е., Р. Ю. К а с и м о в, В. Г. М а р ш и н, Изв. АН СССР, серия биолог., № 1, 56, 1962.
- М а к а р о в П. О., Биофизика, 8, № 1, 69, 1963.
- М а р ш и н В. Г., Зоолог. журн., 41, № 5, 721, 1962.
- Н а с о н о в Д. Н. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. 2-е изд., М.—Л., 1962.
- Н а с о н о в Д. Н., Д. Л. Р о з е н т а л ь, Физиолог. журн. СССР, 39, № 4, 405, 1953; 42, № 1, 78, 1956.
- П о н о м а р е н к о В. В., Научн. сообщ. Инст. физиолог. им. И. П. Павлова, 2, 104, 1959; XIX совещ. по вопр. в. н. д., тез. реф. и докл., 2, 62, Л., 1960.
- Ш м а л ь г а у з е н И. И., Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биолог., 66, № 2, 104, 1962.
- Э ш б и У. Росс. Введение в кибернетику. Изд. ИЛ, 1959.
- C a s p a r i E., Am. Zoologist, 3, № 1, 97, 1963.
- F u l l e r J. L., Am. Naturalist, 85, № 822, 145, 1951.
- L a p i c q u e L. L'excitabilite en fonction du temps. Paris, 1926.

Поступило 8 VII 1964

#### ANALYSIS OF HEREDITY IN RELATIONSHIP BETWEEN FORCE AND DURATION OF THRESHOLD STIMULATION CURRENT

By *G. D. Golovachev*

From the Department of Genetics, Leningrad University,  
Leningrad

## НЕКОТОРЫЕ ГЕМОДИНАМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ В ПЕРИОДЕ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ МЫШЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В. В. Васильева и Н. А. Степочкина

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

Для характеристики адаптации сердечно-сосудистой системы к повышенным требованиям, возникающим при физической работе, определение систолического объема крови (СО) и минутного объема циркуляции (МО) имеет решающее значение. Однако применяемые в настоящее время методы (газоаналитические, катетеризация полостей сердца и др.) не лишены технических трудностей и мало пригодны для исследования непосредственно при мышечной деятельности. Так называемый физический метод, имеющий ряд преимуществ перед другими, применим только в условиях мышечного покоя. Одна из модификаций этого метода — механокардиография, разработанная Н. Н. Савицким (1956, 1963), в последние годы стала применяться и при исследованиях гемодинамики в периоде восстановления после мышечной деятельности (Кузнецов, 1958; Лихачевская, 1959; Поручиков, 1962, 1963; Васильева, 1962, 1963, 1964; Сывороткин, 1963; Мешконис, 1964, и др.).

Учитывая разносторонность информации, получаемой при использовании механокардиографии, мы применили ее в настоящем исследовании, посвященном изучению гемодинамических сдвигов при повторных нагрузках. Однако, являясь вполне надежным для определения систолического объема крови в состоянии покоя, этот метод при применении в восстановительном периоде после мышечной деятельности дает не всегда однозначные результаты. По-видимому, это в первую очередь обусловлено одновременностью регистрации величин артериального давления и сфигмограмм. Такая асинхронность записей не имеет значения при исследованиях в состоянии покоя. В восстановительном же периоде, когда происходит более или менее стремительное изменение всех гемодинамических показателей, запаздывание в регистрации одного из них может вызвать значительное искажение величин СО объема крови, вычисляемого по формуле Бремзера и Ранке.

Задачей настоящего исследования была экспериментальная проверка этого соображения и определение сдвигов гемодинамических показателей в восстановительном периоде с учетом результатов этой проверки.

## МЕТОДИКА

Исследование производилось на 2 механокардиографах Савицкого. На одном записывались тахоосциллограммы, на другом одновременно — сфигмограммы сонной и бедренной артерий.

В части опытов синхронная регистрация тахоосциллограмм и сфигмограмм сочеталась с последовательной. Для этого проводилась дополнительная запись сфигмограмм или тахоосциллограмм через 40—50 сек. после синхронной записи.



В качестве экспериментальной нагрузки применялась трехкратная 5-минутная работа на велоэргометре (темп вращения педалей в среднем 90 оборотов в 1 мин.). Между повторными нагрузками давался 5-минутный отдых. Записи механокардиограмм производились в положении лежа до работы, в интервалах отдыха (на 1-й и 3-й мин.) и после окончания работы (на 1-й, 3-й, 5-й и 10-й мин. восстановительного периода).

Испытуемыми были 17 студентов в возрасте 19—26 лет. Большинство из них не занималось регулярно физическими упражнениями. Всего проведено 60 опытов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Влияние способа регистрации на вычисляемую величину систолического и минутного объемов крови. Как указано выше, в части опытов в периоде восстановления производилась синхронная регистрация артериального

Таблица 1

Систолический и минутный объем крови на 1-й мин. после окончания работы \*

Объем крови	Показатели	При одновременной записи тахоосциллограмм и сфигмограмм	При последовательной записи тахоосциллограмм и сфигмограмм	Достоверность различий средних величин
СО (в мл)	Средняя величина . .	72	105	$p < 0.01$
	Пределы колебаний . .	36—117	50—185	
МО (в л)	Средняя величина . .	8.2	14.14	$p < 0.01$
	Пределы колебаний . .	4.3—13.5	5.9—29.8	

давления и затем еще раз, дополнительно, записывались в одних случаях — тахоосциллограммы, в других — сфигмограммы. Этот прием позволил сопоставить величины СО крови, вычисляемые на основе данных, полученных при одновременных и последовательных записях.

Материал этой части опытов представлен в данных табл. 1 и 2 и на рис. 1. Данные, приведенные в табл. 1, показывают, что сразу же после работы СО и МО, полученные при последовательных записях (сначала тахоосциллограмма, затем сфигмограмма), значительно превышают величины, вычисленные на основе синхронных записей.

При изменении порядка записей (сначала сфигмограмма, затем тахоосциллограмма) расчет СО дает заниженные величины по сравнению с данными, полученными при синхронной регистрации артериального давления и пульса сонной и бедренной артерий (табл. 2).

Статистически достоверные различия СО, рассчитанного на основе одновременных и последовательных записей, еще резче выражены в некоторых индивидуальных опытах (рис. 1). При этом чем тренированнее испытуемый, т. е. чем стремительнее у него происходит после работы восстановление гемодинамических показателей, тем больше искажение ве-

Таблица 2

Систолический и минутный объем крови на 1-й мин. после окончания работы у испытуемой Т. Д.

Объем крови	При одновременной записи сфигмограммы и тахоосциллограммы на 30-й сек.	При последовательной записи (сфигмограмма на 30-й сек. и тахоосциллограмма — на 80-й сек.)
СО (в мл)	82	63
МО (в л)	9.9	7.4

\* Все приводимые в этой статье средние величины превышают величину своей средней ошибки более чем в 3 раза и являются достоверными для каждого ряда.

личин СО, вычисляемых на основе данных, получаемых при последовательных записях.

Искаженные величины СО ведут к неправильному вычислению МО (табл. 1, 2, рис. 1), периферического сопротивления, мощности сердечных сокращений и других важнейших при оценке функционального состояния сердечно-сосудистой системы показателей.

Экспериментально установив различия в величинах СО при синхронной и последовательной записях тахоосциллограмм и сфигмограмм, в дальнейшем все исследования мы производили лишь с использованием одновременной регистрации всех гемодинамических показателей, необходимых для вычисления СО.

Систолический и минутный объем крови в восстановительном периоде. Определение СО при условии синхронной регистрации артериального давления и сфигмограмм показало, что в среднем эта величина на 1-й мин. восстановления почти не отличается от исходной (табл. 3). В дальнейшем же происходит ее повышение, причем на 3-й мин. после работы она становится выше рабочего уровня.

Приведенные в табл. 3 средние величины СО в покое и на 1-й мин. восстановления не имеют статистически достоверных различий. Различия средних величин МО статистически достоверны. Увеличенный МО на первых минутах восстановления обусловлен главным образом учащением сердцебиений. Этот показатель значительно нарастает даже при относительно умеренных физических нагрузках. Исследования показали,

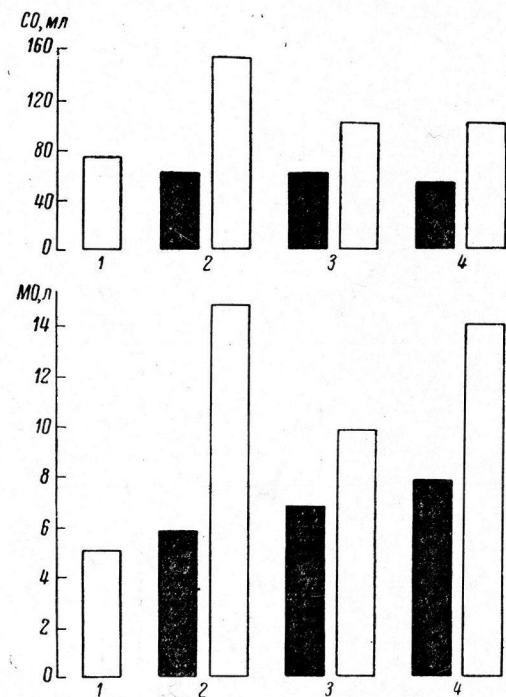


Рис. 1. Систолический объем (СО) крови (в мл) и минутный объем (МО) кровообращения (в л) в восстановительном периоде после работы у испытуемого Т. Д.

Черные столбики — при синхронной записи тахоосциллограммы и сфигмограммы; белые столбики — при последовательной записи (тахоосциллограмма на 30-й сек. восстановления, сфигмограмма на 80-й сек.). 1 — до работы; 2 — после 1-й, 3 — после 2-й, 4 — после 3-й работы.

Таблица 3

Средние величины (М) и диапазон колебаний (ДК) систолического и минутного объемов крови в покое и после работы

Объем крови	Показатели	До работы	После 1-й работы через		После 2-й работы через		После 3-й работы через			
			30 сек.	3 мин.	30 сек.	3 мин.	30 сек.	3 мин.	5 мин.	10 мин.
СО (в мл)	М	78	64	87	73	77	65	79	74	70
	ДК	58—105	43—113	54—114	48—114	46—103	43—88	50—114	52—99	49—109
МО (в л)	М	5.0	7.3	7.8	8.8	7.3	7.9	8.3	7.0	6.6
	ДК	3.5—6.3	5.4—13.6	5.3—12.3	5.7—16.9	4.0—10.8	5.0—10.0	5.0—14.1	3.2—10.0	4.0—8

что частота сердечбиений, в среднем равная в покое 64 ударам в 1 мин., после 1-й работы оказывается увеличенной до 120 ударов, после 2-й до 134, после 3-й до 137. В отдельных случаях на 1-й мин. восстановления частота сердечбиений оказывалась равной 180 ударам в 1 мин. Восстановление этого показателя за 10 мин. наблюдения не заканчивалось. На 10-й мин. после работы частота сердечбиений в среднем превышала исходный уровень на 20 ударов. Таким образом, по этому показателю можно считать, что наша экспериментальная нагрузка предъявляла значительные требования к сердечно-сосудистой системе.

Анализ индивидуальных данных показывает, что СО на 1-й мин. восстановления оказывается то увеличенным по сравнению с исходной величиной, то уменьшенным то неизменным (рис. 2). Причем в условиях нашего эксперимента увеличение СО было небольшим (до 100—114 мл). Резко нарастал в связи с работой и МО. Эти данные не дают, конечно, оснований утверждать, что и при работе большей мощности не может быть больших изменений этих показателей. Но они все же заставляют думать, что в обеспечении должного кровообращения при работе нарастание СО, по-видимому, не имеет ведущего значения. Решающую роль при этом играет увеличение МО и даже не столько абсолютное его повышение, сколько наиболее рациональное использование. Последнее обеспечивается совершенной регуляцией функционального состояния всех звеньев сосудистой системы. В частности, большое значение имеет при физической работе снижение сопротивления прекапиллярного русла.

Периферическое сопротивление прекапиллярного русла. Этот показатель вычислялся путем деления среднего гемодинамического давления на секундный объем кровообращения (Парин, 1961).

Среднее давление в связи с работой изменялось мало. Только у лиц, наименее адаптированных к физической работе, оно повышалось на 20—30 мм.

Периферическое сопротивление у наших испытуемых в покое в среднем было равно 0.99 условных единиц, что является верхней границей нормы. На первых минутах восстановления оно оказывается пониженным (табл. 4). При этом первая экспериментальная нагрузка вызывала меньшие сдвиги, чем последующие. По-видимому, приспособительные реакции периферического звена кровеносной системы разворачиваются лишь постепенно и 1-я работа в известной степени облегчает выполнение последующей.

Скорость распространения пульсовой волны по сосудам эластического и мышечного типов. Этот показатель играет большую роль в оценке адаптации сосудистой

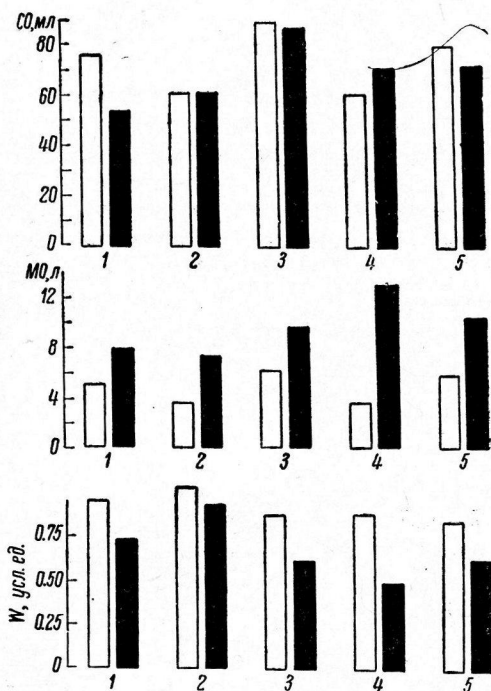


Рис. 2. Изменения систолического объема крови (в мл), минутного объема кровообращения (в л) и периферического сопротивления прекапиллярного русла ( $W$  в условных единицах) в связи с мышечной деятельностью у пяти (1—5) испытуемых.

Белые столбики — в покое; черные столбики — на 30-й сек. после окончания работы.

Т а б л и ц а 4

Периферическое сопротивление сосудистого русла в покое и после работы (в условных единицах)

До работы	После 1-й работы через		После 2-й работы через		После 3-й работы через			
	30 сек.	3 мин.	30 сек.	3 мин.	30 сек.	3 мин.	5 мин.	10 мин.
0.99	0.85 *	0.77 *	0.64 *	0.72 *	0.68 *	0.72 *	0.73 *	0.97

системы к физическим напряжением. Нарастание скорости распространения пульсовой волны при работе и время восстановления являются важнейшей характеристикой приспособительных реакций.

По нашим данным, скорость распространения пульсовой волны по нисходящей аорте ( $C_a$ ) в состоянии покоя в среднем составляет 570 см/сек., по сосудам верхней конечности ( $C_m$ ) — 750 см/сек. Обе величины находятся в пределах возрастных вариаций. По окончании работы скорость

пульсовой волны оказывалась увеличенной на 20—60% по сравнению с исходной величиной и затем быстро восстанавливалась (табл. 5).

В ряде опытов производилась регистрация сфигмограмм через каждые 30 сек. на протяжении 10 мин. после окончания работы. Некоторые из этих данных представлены на рис. 3. Они свидетельствуют о чрезвычайно быстром восстановлении этого показателя. У разных лиц, в зависимости от их тренированности и других индивидуальных особенностей, динамика скорости распространения пульсовой волны в восстановительном

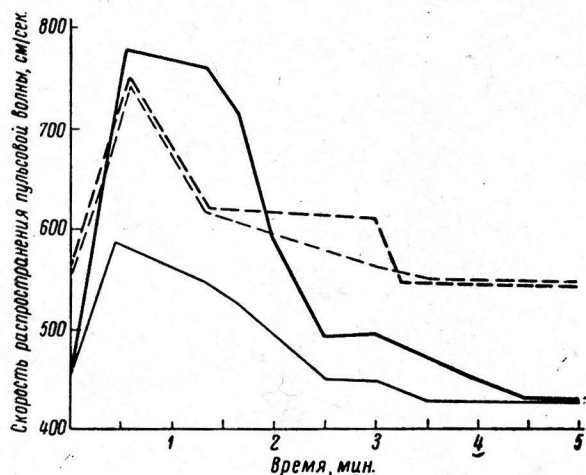


Рис. 3. Изменение скорости распространения пульсовой волны по аорте в восстановительном периоде.

Сплошные линии — испытуемый Т. Д. (в опытах от 24 IV и 29 IV 1964); прерывистые линии — испытуемый Н. С. (в опытах от 24 IV и 25 IV 1964).

периоде может быть различной. Однако в большинстве случаев восстановление происходит столь стремительно, что средняя величина  $C_a$ , определяемая на 80-й сек. после окончания работы, уже с высокой достоверностью ( $p < 0.01$ ) отличается от величины  $C_a$  на 30-й сек. восстановления. Это обстоятельство имеет решающее значение для величины ошибки в вычислениях  $CO$  на основе данных, полученных при последовательных записях тахоосциллограммы и сфигмограммы. Кроме того, следует заметить, что при запаздывающей регистрации сфигмограммы происходит восстановление не только скорости распространения пульсовой волны, но и других гемодинамических показателей (длительность изгнания крови из желудочка, время полной инволюции сердца, длительность диастолического периода), соотношение которых имеет существенное значение при расчете  $CO$  по формуле Бремзера и Ранке.

При обратной последовательности записей (сначала сфигмограмма, затем тахоосциллограмма) скорость распространения пульсовой волны

\* Отмеченные звездочкой величины с достоверностью отличаются от уровня покоя ( $p < 0.01$ ).



Т а б л и ц а 5

Средние величины скорости распространения пульсовой волны по аорте в покое и после работы (в см/сек.).  
Достоверность различия всех средних величин  $p < 0.01$

До ра- боты	После 1-й работы через		После 2-й работы через		После 3-й работы через			
	30 сек.	3 мин.	30 сек.	3 мин.	30 сек.	3 мин.	5 мин.	10 мин.
570	770	621	780	619	840	616	601	587

оказывается еще очень высокой, а истинная пульсовая амплитуда уже частично восстановленной. Такое соотношение этих показателей ведет к получению заниженных величин при расчете СО. Исследования показали, что истинная пульсовая амплитуда на 1-й мин. после окончания работы резко отличается от исходной величины (в среднем на 40 мм, в отдельных случаях на 90—100 мм), к началу же 2-й мин. восстановления этот показатель превышает дорабочий уровень в среднем лишь на 15—20 мм.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования показали, что механокардиография может быть ценным методом изучения гемодинамики не только в покое, но и в периоде восстановления после мышечной деятельности. При этом необходимо иметь в виду, что СО, определяемый в этих условиях, а следовательно, и все остальные гемодинамические показатели, для расчета которых необходима величина систолического объема, могут быть правильно вычислены лишь при одновременной регистрации тахоосциллограмм и сфигмограмм. При последовательных же записях, как это обычно производится, вычисление величины СО дает искаженные результаты. При этом различия по сравнению с данными синхронной записи тем больше, чем лучше адаптирован к выполняемой работе испытуемый, т. е. чем быстрее происходит у него восстановление некоторых гемодинамических показателей.

Одновременная регистрация тахоосциллограмм и сфигмограмм после окончания работы показала, что СО на 1-й мин. восстановления в среднем почти не отличается от исходных величин. Это позволяет думать, что нарастание систолического объема не является, по-видимому, основным фактором адаптации сердечно-сосудистой системы к физическим напряжениям.

Для обеспечения должного уровня кровоснабжения ведущее значение имеет не только увеличение МО, но и главным образом рациональное перераспределение крови с направлением ее преимущественно к работающим органам. Об этом в известной степени можно судить по динамике периферического сопротивления.

Большую роль в оценке степени адаптации сосудистой системы к мышечной деятельности играет изменение скорости распространения пульсовой волны по артериям. Оказываясь повышенным на 1-й мин. после окончания работы, этот показатель восстанавливается при прочих равных условиях тем быстрее, чем выше тренированность испытуемого к выполняемой мышечной деятельности.

#### ЛИТЕРАТУРА

- В а с и л ь е в а В. В., Тез. Научн. конфер. Инст. физ. культ. им. Лесгафта, Л., 1962; Матер. IV Конфер. по физиолог. труда, Л., 1963; Матер. VIII Конфер. по вопр. морфолог., физиолог. и биохим. мышечн. деятельности, Волгоград, 1964.

- Кузнецов Ю. И. В сб.: Клинико-физиологические методы исследования спортсменов, 103, М., 1958.
- Лихачевская Е. Ф., Тр. Конфер. по вопр. физиолог., биохим. и морфолог. спорта, 144, Киев, 1959.
- Мешконис И. И. Матер. VIII Конфер. по вопр. морфолог., физиолог. и биохим. мышечн. деятельности, Волгоград, 1964.
- Парин В. В. В сб.: Современные проблемы физиологии и патологии кровообращения. М., 1961.
- Поручиков Е. А., Теор. и практ. физ. культ., № 11, 66, 1962; Физиолог. журн. СССР, 49, № 9, 1077, 1963.
- Савицкий Н. Н. Некоторые методы исследования и функциональной оценки кровообращения. М., 1956; Биофизические основы кровообращения и клинические методы изучения гемодинамики. М., 1963.
- Сывороткин М. Н., Кардиология, 3, № 5, 40, 1963.

Поступило 12 VI 1964

---

CERTAIN HAEMODYNAMIC INDICES IN RECOVERY PERIOD  
FOLLOWING MUSCLE EXERCISE

By *V. V. Vasilieva* and *N. A. Stepochkina*

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

---

О ТОНИЧЕСКОМ ВЛИЯНИИ БЛУЖДАЮЩИХ НЕРВОВ  
НА ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СЕРДЦА НИЗШИХ ОБЕЗЬЯН

А. А. Фуфачева

Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности  
Института экспериментальной патологии и терапии АМН СССР, Сухуми

В регуляции работы сердца большое место отводится тоническим влияниям симпатической и парасимпатической иннервации. Некоторые исследователи указывают на связь тонических влияний экстракардиальной иннервации с возрастом животных и экологическими условиями существования (Аршавский, 1959; Климова-Черкасова, 1961).

Другие авторы считают, что перерезка блуждающих нервов, атропизация и разные приемы, применявшиеся для выявления постоянных тормозных влияний на сердце, не могут обеспечить достоверных доказательств наличия или отсутствия тормозных тонических влияний блуждающих нервов на сердце (Tulgan, 1923; Viale, 1928, 1930; Удельнов, 1961).

Противоречия указывают на необходимость дальнейшего экспериментального изучения этого вопроса. Изучение тонического влияния блуждающего нерва у обезьян может представить интерес в сравнительно-физиологическом плане, а также пополнить немногочисленные сведения о нервной регуляции деятельности сердца у этих животных.

В работе Ф. Меньон (1936) описываются исследования на обезьянах. Автор, атропизируя сердце, определял величину парасимпатического тонуса для шимпанзе и киноцефалов. Арора и Сомани (Arora, Somani, 1962) также на основании опытов с введением атропина указывают на наличие тонуса блуждающего нерва у макаков резусов. Согласно данным Гейманса (Heumans, 1958), полученным на мангобее и бабуине, перерезка обоих аортальных и синокаротидных нервов вызывала стойкое повышение кровяного давления.

На отсутствие тонуса блуждающих нервов у макаков указывают данные Ллойда (Lloyd, 1931); Ваарта, Штрома, Кауманса (Waart, Strom, Koimans, 1936). Приведенные единичные сведения не могут служить достаточным основанием для утверждения наличия или отсутствия тонуса блуждающих нервов у этих животных.

Раньше мы (Лагутина, Фуфачева, 1961) сделали заключение о слабости тонического влияния блуждающих нервов у низших обезьян. В настоящей статье излагаются результаты дальнейшего исследования тонического влияния блуждающего нерва у обезьян павианов гамадрилов и макаков резусов.

## МЕТОДИКА

Выключение блуждающих нервов проводилось под эфирным, морфинным (1 мл 1%-го раствора на 2 кг веса), барбиталовым или нембуталовым наркозом (0.5 мл/кг 5%-го раствора внутривенно) на 26 обезьянах (13 павианов гамадрилов и 13 макаков резусов), большинство которых имели нормальные величины кровяного давления, пульса, дыхания. Выключение нервов проводилось перерезкой, иногда охлаждением одновременно (11 обезьян) или последовательно (15 обезьян). Во время опыта регистрировались ЭКГ, дыхание и кровяное давление (ртутным и пружинным манометрами). Критерием наличия тонического влияния блуждающего нерва служили изменения деятельности сердца: учащение или усиление сокращений и подъем кровяного давления в течение полчаса после выключения блуждающих нервов. О силе сердечных сокращений судили по пульсовым колебаниям давления, записываемым пружинным манометром.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Опыты на павианах гамадрилах. Выключение блуждающих нервов у 7 павианов гамадрилов (из 13) привело к стойким изменениям деятельности сердца (см. таблицу). Анализ показал, что у 3 из них выключение нервов вызвало повышение кровяного давления за счет увеличения силы сердечных сокращений, у 2 животных — за счет учащения ритма сокращений и у 2 эффект был смешанным. Положительные эффекты не связаны с возрастом животных. Они не зависят от характера наркотических веществ и исходного ритма сердечной деятельности.

Влияние выключения блуждающих нервов на деятельность сердца

Кличка обезьяны	Возраст	Наркос	Пuls до наркоза (за 1 мин.)	Пuls во время наркоза (за 1 мин.)	Изменение частоты пульса (в %) после выключения		Изменение пульсового давления (в %) после выключения	
					одного блуждающего нерва	обоих блуждающих нервов	одного блуждающего нерва	обоих блуждающих нервов
<b>Павианы гамадрилы</b>								
Бухарник . . . . .	11 месяцев	Нембутал	250	230	-6	0	+50	+28
Казанлык . . . . .	1 год	То же	—	177	0	0	0	+12
Асод . . . . .	1 год	Морфий	165	154	0	+7	0	+70
Идыр . . . . .	4 месяца 4 года	Нембутал	187	142	—	+27	—	+60
Черномор . . . . .	10 лет 6 месяцев	Эфир	112	133	+6	+28	+16	+33
Клещ . . . . .	13 лет 6 месяцев	Нембутал	—	181	—	0	—	+48
Светлячок . . . . .	14 лет 8 месяцев	То же	—	176	—	+12	—	0
<b>Макаки резусы</b>								
№ 2765 . . . . .	1 год 3 месяца	Морфий	—	240	+24	0	+60	0
Римдан . . . . .	2 года	»	240	192	0	0	+37	+40

Усиление сердечных сокращений без изменения ритма сердечбиений после перерезки нервов отмечено у 3 обезьян. Одновременное выключение блуждающих нервов у одной из обезьян (Клещ) первоначально вызывало кратковременное падение кровяного давления, являющееся следствием механического раздражения нервов, с последующим его повышением. При этом обнаружилось нарастание амплитуды пульсовых колебаний на 1-й мин. после выключения на 37%, в последующие на 48%. Ритм сердечных сокращений оставался равен исходному (187 в 1 мин.). Увеличение пульсовых колебаний на 48% (указывавшее на усиление сердечбиений) отмечалось на протяжении получаса после выключения нервов, после чего оно уменьшилось и к концу 1-го часа после выключения достигло 6%. Первые 8 мин. после перевязки нервов у этой обезьяны на ЭКГ отмечались отдельные желудочковые экстрасистолы, появление которых мы связываем с механическим раздражением блуждающего нерва перевязкой.

У двух других обезьян (Бухарник и Казанлык) блуждающие нервы выключались поочередно. У Бухарника в момент первой перевязки отмечалось кратковременное рефлекторное падение кровяного давления.



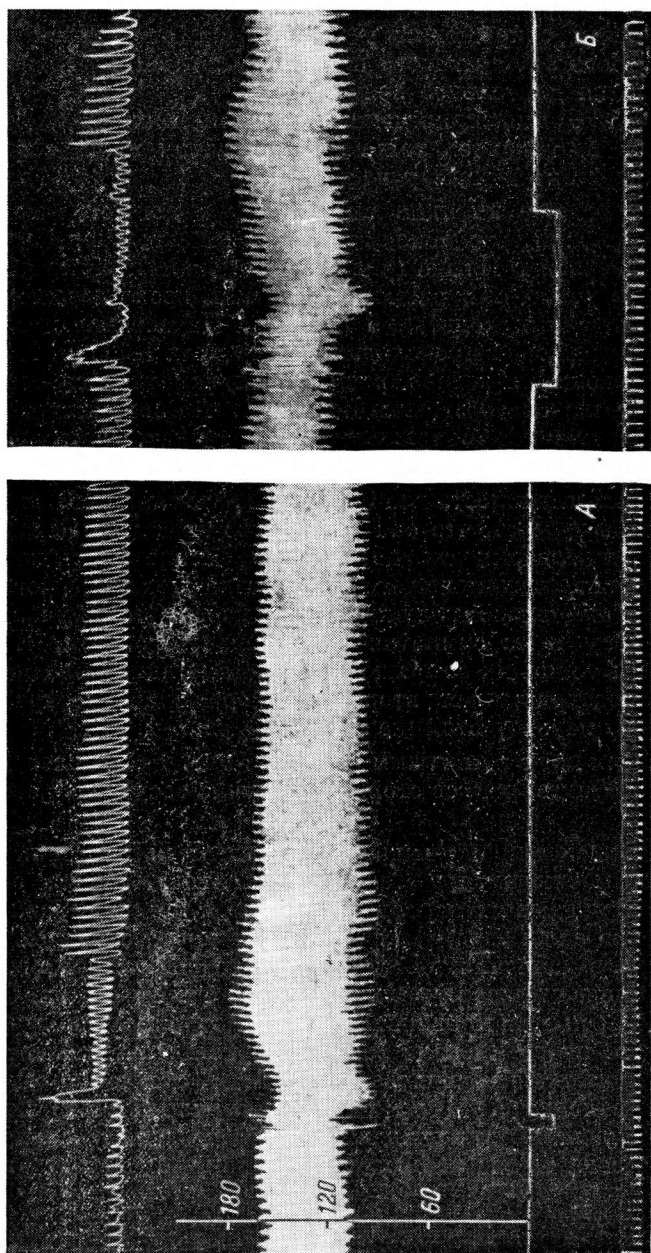


Рис. 1. Кимограмма кровяного давления и дыхания павиана Идгир.

А — после одновременной перевязки обоих блуждающих нервов; Б — при раздражении центральных концов блуждающих нервов повторной перевязкой. *Сверху вниз*: пневмограмма; кривая кровяного давления (пружинный манометр); отметка раздращения; отметка времени (1 сек.).

Далее произошло повышение давления до 150 мм рт. ст. (со 140 мм) за счет изменения силы сердечных сокращений. Ритм сердцебиений стал реже на 9 ударов в 1 мин. Кровяное давление возвратилось к исходному уровню через час. Последующая перерезка второго нерва вызвала небольшое усиление сердечных сокращений с незначительным подъемом давления.

Усиление сердечных сокращений у Казанлыка отмечалось только после перерезки второго блуждающего нерва и было менее выраженным, но эффект удерживался длительное время.

Таким образом, у 3 вышеприведенных обезьян тоническое влияние блуждающих нервов выражалось только в изменении силы сердечных сокращений без учащения ритма сердцебиений.

У 2 обезьян тоническое влияние выразилось в подъеме кровяного давления за счет учащения сердцебиений. Так, одновременная перевязка обоих блуждающих нервов у Идыра (рис. 1, А) вызвала учащение ритма сердцебиений на 27% (исходный ритм 142 в 1 мин., после перерезки 181 в 1 мин.) и рост пульсовых колебаний на 60%. Нарастание и силы, и частоты сердечных сокращений происходило в пределах 1-й мин. К концу 1-й мин. после выключения нервов ритм начал замедляться, и через 2 мин. его частота была на 10% выше исходной, что сохранялось более 3 часов. Сила же сердечных сокращений возвратилась к исходной на 4-й мин.

Поскольку продолжительность начального эффекта была незначительна, то мы склонны думать, что она не столько отражает выключение парасимпатической иннервации сердца, сколько является выражением рефлекторного влияния, возникающего вследствие механического раздражения афферентных волокон блуждающего нерва. Это рефлекторное влияние реализовалось через симпатическую нервную систему и выразилось в учащении и усилении сокращений сердца. Данное предположение подтвердилось раздражением вторичной перевязкой центрального отрезка блуждающего нерва у этой же обезьяны (рис. 1, Б).

При сравнении этих двух кимограмм А и Б на рис. 1 обращает на себя внимание аналогия эффектов как со стороны сердечно-сосудистой системы, так и дыхания.

Смешанный (усиливающий и учащающий) эффект после выключения блуждающих нервов наблюдался у Черномора и Асода. У этих обезьян выключение обоих блуждающих нервов приводило к четко выраженному учащению и усилению силы сердечных сокращений, что сопровождалось повышением кровяного давления. У Черномора перерезка первого (правого) блуждающего нерва вызвала незначительные сдвиги в деятельности сердца (см. таблицу). При этом кровяное давление поднялось на 5 мм рт. ст. Перерезка же второго нерва вызвала более значительные изменения (см. таблицу). Кровяное давление поднялось на 20 мм рт. ст. Установившийся уровень кровяного давления в 146 мм рт. ст. после второй перерезки с соответствующими усилением и учащением сердцебиений сохранялся около 1.5 часа. У Асода также наблюдался смешанный эффект от перерезки блуждающих нервов.

У обезьяны Идыр и у некоторых других сразу после выключения блуждающих нервов регистрировались такие изменения деятельности сердца, которые можно было принять за проявление тонического влияния. Так, холодное выключение блуждающих нервов у павианов Абада и Назира на протяжении 1-й мин. охлаждения обнаруживало нарастание амплитуды пульсовых колебаний, у Абада на 60%, у Назира на 53%. Ритм сердцебиений оставался равен исходному. К 3-й мин. после выключения усиливающий эффект почти исчез. Последующая очередная перерезка блуждающих нервов у этих обезьян не обнаружила тонического влияния. Случай усиления сердечных сокращений при холодном выключении

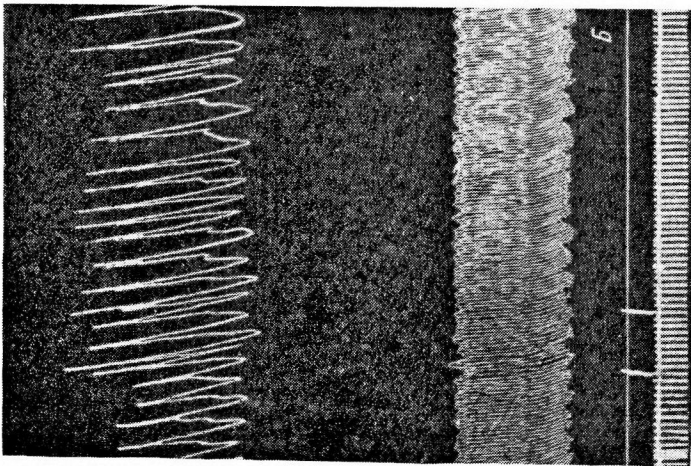
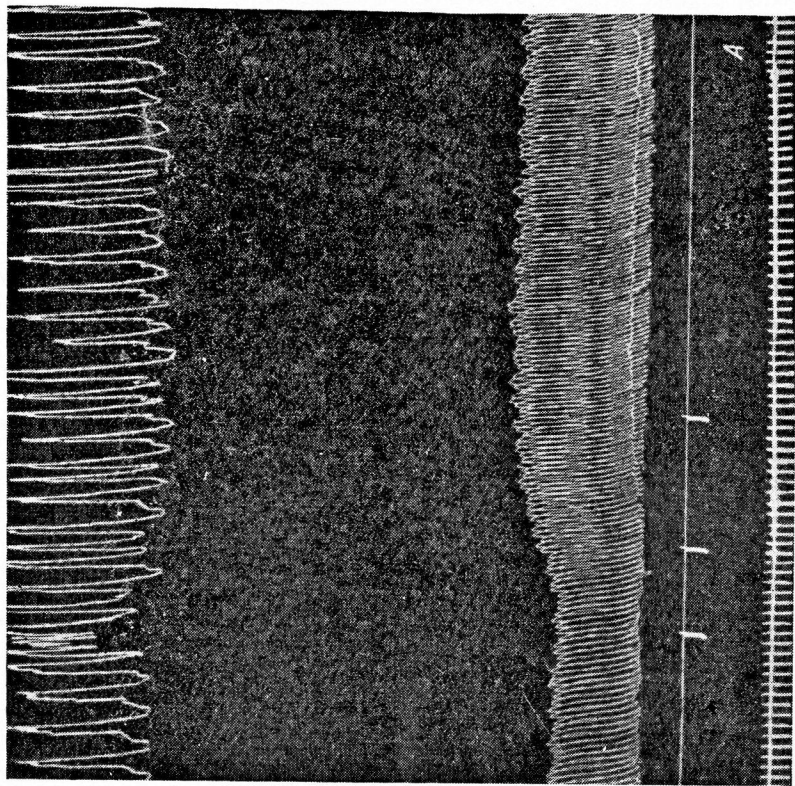


Рис. 2. Кимограмма кровяного давления и дыхания макака № 2765.

А — после перерезки правого блуждающего нерва; Б — после перерезки левого блуждающего нерва. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

могут рассматриваться как результат выключения афферентной импульсации.

В остальных случаях после выключения блуждающих нервов сохранялись исходный ритм и сила сердечных сокращений. Изменения дыхания (вагальная одышка) наступали далеко не всегда.

Опыты на макаках резусах. При выключении блуждающих нервов у 13 макаков резусов только у 2 животных отмечался эффект тонического влияния блуждающих нервов, что в одном случае выразилось усилением сердечных сокращений с подъемом кровяного давления без изменения ритма сердцебиений, в другом сопровождалось и учащением, и усилением сердечных сокращений.

Изменение силы сердечных сокращений после выключения блуждающих нервов было обнаружено у макака № 2857 (Римдан). Перерезка правого блуждающего нерва у этой обезьяны сопровождалась усилением сердечных сокращений, сохранившимся 20 мин. Перерезка левого блуждающего нерва вызвала повторное усиление сердечных сокращений (см. таблицу), которое держалось около 15 мин. Несмотря на то что опыт на этой обезьяне проводился под морфинным наркозом, что снизило ритм сердечных сокращений на 48 ударов, перерезка блуждающих нервов не вызвала изменений ритма сердцебиений.

У макака № 2765 эффект от перерезки был смешанным: перерезка правого блуждающего нерва сопровождалась усилением сердечных сокращений и учащением (см. таблиц). При этом кровяное давление заметно возросло. Перерезка второго блуждающего нерва не изменила ни силы, ни ритма сердечных сокращений (рис. 2). У этой обезьяны тоническое влияние блуждающих нервов выявилось после перерезки одного блуждающего нерва, перерезка другого ничего не добавила. У остальных 11 макаков выключение обоих нервов не отразилось на деятельности сердца. В группе макаков также не было выявлено зависимости между возрастом обезьян, исходной частотой пульса, характером наркотического вещества и эффектами выключения блуждающих нервов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты перерезки блуждающих нервов у обезьян и собак резко отличаются. Еще И. П. Павлов (1889) показал, что у собак через 2—3 месяца после перерезки пульс оставался выше исходного на 22%. Эти данные многократно подтверждались.

В условиях наших опытов перерезка блуждающих нервов только у 5 животных из 26 вызвала длительно державшееся учащение ритма сердечной деятельности в среднем на 20% выше исходного. Результаты, полученные на обезьянах, сходны с данными, полученными на кошках. А у кроликов, так же как и у крыс, мышей и морских свинок, блуждающие нервы не оказывают постоянного тонического тормозящего влияния (Еникеева, Оганисян, 1951; Еникеева, Штамлер, 1954; Еникеева, 1955; Аршавский, 1960).

Известно, что величина тонууса блуждающего нерва определенным образом коррелируется с относительным весом сердца (Clark, 1927; Аршавский, 1959, 1960, 1961, и др.). Так, у животных с сердечным коэффициентом больше 0.6 перерезка блуждающих нервов сопровождается учащением ритма сердцебиений.

У обезьян, так же как и у кошек, величина относительного веса сердца мала. Согласно нашим данным, совпадающими с литературными, сердечный коэффициент у низших обезьян равен 0.4—0.56 (Kennard, Willner, 1941; Fremming a. o., 1955; Frick, 1957). Ритм сердцебиений у обезьян нельзя поставить в зависимость от изменений ритма дыхания. У обезьян ритм дыхания в покое с возрастом меняется значительно: у новорожденных павианов он достигает 80 дыханий в 1 мин., у взрослых же число дыханий



снижается до 28—32 в 1 мин. Что же касается частоты сердцебиений, то она с возрастом у павианов, по нашим данным, меняется незначительно — с 220 до 174, в среднем на 21%. И наши острые опыты с выключением блуждающих нервов и с раздражением центрального отрезка блуждающего нерва также показывают, что реакции сердечно-сосудистого и дыхательного центров не имеют характера соподчиненности, они могут протекать иногда и независимо друг от друга, как это известно и у других животных (Бирюков, 1947, и др.).

При проведении опытов с использованием разных наркотических веществ нам не удалось отметить их влияния на тонус блуждающего нерва. Даже морфин, который у собак, по данным А. И. Смирнова (1952), особенно усиливает тонус центра блуждающего нерва, у обезьян не способствовал выявлению его тонических влияний.

Сопоставление результатов, полученных на павианах гамадрилах и макаках резусах, показывает, что у последних особенно редко выявляется тоническое влияние блуждающего нерва на сердце. Такое различие, по видимому, определяется разной экологией этих животных — разной активностью двигательных систем у животных более наземных (павианы гамадрилы) сравнительно с живущими на деревьях (макаки). Не исключена возможность и влияния климатических факторов. Литературные данные (Парфенов, 1934; Миррахимов, Аракчеев, 1959, и др.) указывают на то, что такие факторы, как длительное пребывание в высокогорных областях, воздействие ультрафиолетового излучения, оказывают влияние на тонус вегетативной нервной системы. Экологические особенности, по всей вероятности, и определяют величину относительного веса сердца макаков резусов и павианов гамадрилов. И по нашим данным, и по литературным, относительный вес сердца макак несколько меньше, чем у павианов гамадрилов. По данным Кеннарда и Вильнера, у макак относительный вес сердца 0.4—0.5, у павианов 0.52 (Frick, 1957). Таким образом, слабость тонического влияния блуждающего нерва на деятельность сердца у обезьян можно поставить в связь с малым относительным весом их сердца.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А., Зоолог. журн., 38, 1456, 1959; Вестн. АМН СССР, 8, 41, 1960; 5, 12, 1961.
- Бирюков Д. А. Материалы к вопросу о рефлекторной регуляции сердечно-сосудистой системы. Воронеж, 1947.
- Еникеева С. И., Физиолог. журн. СССР, 41, 2, 227, 1955.
- Еникеева С. И., А. А. Оганисян. В сб.: Вопросы экспериментальной биологии и медицины, 1, 68. М., 1951.
- Еникеева С. И., С. Л. Штамлер, Бюлл. exper. биол. и мед., 38, 7, 10, 1954.
- Климова-Черкасова В. И., III Научн. совещ. по эволюц. физиолог., 92, Изд. АН СССР, Л., 1961.
- Лагутина Н. И., А. А. Фурчачева. В кн.: Вопросы физиологии и патологии обезьян, 85. Сухуми, 1961.
- Меньон Ф. (Maignon F.), Физиолог. журн. СССР, 21, № 5-6, 949, 1936.
- Миррахимов М. М., А. М. Аракчеев, Тр. Киргизск. гос. мед. инст., 12, 127, 1959.
- Павлов И. П. (1889), Полн. собр. соч., 1, 308, 536, 1951.
- Парфенов А. П., Курортолог. и физиотерап., 3, 11, 1934.
- Смирнов А. И. В кн.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, 114. М., 1952.
- Удельнов М. Г. Нервная регуляция сердца. М., 1961.
- Агога Р. В., P. Somanì, Life Sci., 12, 693, 1962.
- Clark A. J. Comparative Physiology of the heart. Cambridge at the University press, 1927.
- Fremming B. D., R. E. Benson, R. J. Young, Journ. appl. Physiol., 8, 155, 1955.
- Frick H., Anat. Anz., 104, 305, 1957.
- Heumans C., Circ. Res., 6, 567, 1958.
- Kenward M. A., M. D. Willner, Endocrinology, 28, 955, 1941.
- Lloyd W., Am. Heart Journ., 6, 483, 1931.

Tulgan J., Am. Journ. Physiol., 65, 174, 1923.

Viale G., C. r. Soc. Biol., 99, 1437, 1928; Arch. Physiol., 28, 9, 1930.

Wart A., C. J. Strom, A. K. Koumans, Am. Heart Journ., 12, 70, 1936.

Поступило 21 IX 1963

---

TONIC VAGAL INFLUENCE ON CARDIAC ACTIVITY  
IN MONKEYS

By A. A. *Fufacheva*

From the Laboratory for Physiology and Pathology of Nervous  
Activity, Institute of Experimental Pathology and Therapy,  
USSR Acad. Med. Sci., Sukhumi

---

К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМЕ РЕФЛЕКТОРНЫХ ВЛИЯНИЙ  
С ЖЕЛУДКА НА КРОВЯНОЕ ДАВЛЕНИЕ И ДЫХАНИЕ*И. Стоянов*

Секция сравнительной физиологии Института сравнительной патологии животных  
Болгарской академии наук, София

Из исследований многих авторов известно, что механическое раздражение всех отделов пищеварительного канала вызывает рефлекторные изменения кровяного давления и дыхания. Подробные сведения об изучении этого важного вопроса сообщает в своей монографии В. Н. Черниговский (1960).

Необходимо, однако, отметить, что не все части пищеварительного канала в одинаковой мере чувствительны к механическому (тензионному) раздражению, а существует градиент чувствительности его механорецепторов. Так, по мнению В. А. Лебедевой (1952), наиболее чувствительными к механическому раздражению отделами являются желудок, толстый кишечник и илеоцекальная область, где в естественных условиях задерживаются и накапливаются пищевые массы. Также установлено, что при тензионном раздражении различных отделов желудочно-кишечного тракта появляются не только прессорные, но в некоторых случаях и депрессорные влияния на кровяное давление (Лашин, 1950; Еренков, 1954).

О механизме упомянутых рефлексов известно, что импульсы, возникающие в механорецепторах желудка и кишечника, передаются блуждающими и чревными нервами ц. н. с. (Бульгин, 1964, и др.) соответственно к сосудодвигательным центрам, регулирующим кровяное давление. Что же касается второй части этого вопроса — осуществляется ли прессорный эффект только нервным путем или же в него включаются и некоторые гормональные факторы (в частности, гормоны мозговой части надпочечников), то мы не встречали конкретных исследований; в этом отношении могут возникнуть вполне справедливые сомнения.

Цель настоящей работы заключается в накоплении экспериментальных данных по этому вопросу.

## МЕТОДИКА

Проведены острые опыты на 18 кошках под уретановым наркозом (2 г на 1 кг живого веса под кожу). Кровяное давление регистрировалось в сонной артерии, а дыхание — при помощи капсулы Марья после трахеотомии. Средством против свертывания крови служил вводимый в вену гепарин (около 300 единиц на 1 кг живого веса).

Тензионное раздражение желудка производилось накачиванием воздуха в предварительно введенный в желудок тонкостенный баллон, а применяемое давление учитывалось и записывалось на кимограмме при помощи ртутного манометра с поплавком.

О возможном участии мозговой части надпочечников при осуществлении упомянутых выше реакций судили по их наличию или отсутствию после удаления надпочечников или после блокады адренореактивных систем организма при помощи внутривенного впрыскивания препарата Dihydergot-Sandoz (Dihydroezgotomina) в дозе 0.3—0.5 мг на 1 кг живого веса. Удаление надпочечников производилось через брюшную полость или ретроперитонеально.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

До удаления надпочечников или блокады адренореактивных систем устанавливали характер и силу реакции кровяного давления и дыхания на определенное тензионное раздражение желудка (обычно 40 мм рт. ст.). У 16 из 18 животных наблюдалась прессорная реакция кровяного давления, а у остальных 2 реакция была депрессорной, но не сильно выраженной.

ной. У значительного числа животных прессорная реакция развивалась с некоторыми особенностями: непосредственно после повышения давления

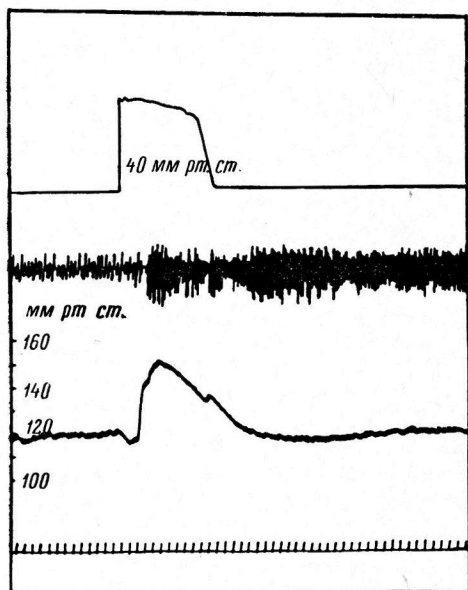


Рис. 1. Изменение кровяного давления и дыхания при тензионном раздражении желудка силой 40 мм рт. ст.

Сверху вниз: отметка тензионного раздражения желудка; запись дыхания; запись кровяного давления; отметка времени (3 сек.).

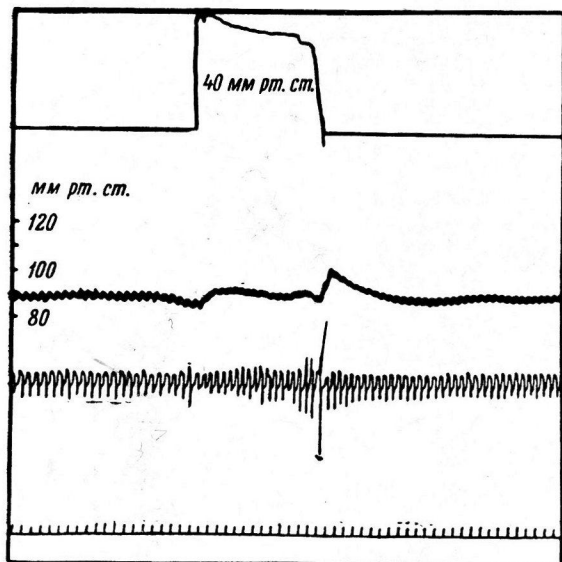


Рис. 2. После удаления надпочечников тензионное раздражение желудка силой 40 мм рт. ст. не вызывает повышения кровяного давления.

Сверху вниз: отметка тензионного раздражения желудка; запись кровяного давления; запись дыхания; отметка времени (3 сек.).

в желудке в течение нескольких секунд наблюдалась тенденция к понижению кровяного давления (рис. 1); эта тенденция в некоторых случаях проявлялась в значительном кратковременном понижении, после чего кровяное давление начинало быстро повышаться и достигало высшей точки через 20—25 сек. после начала раздражения. Независимо от того, что тензионное раздражение желудка продолжается с той же силой, через несколько секунд кровяное давление начинает понижаться. В значительной части опытов на этом фоне при прекращении тензионного раздражения желудка кровяное давление снова повышалось (в некоторых случаях выше максимального подъема), после чего падало (иногда ниже исходного) и лишь затем возвращалось к исходному уровню.

Реакция со стороны дыхания в большинстве случаев проявлялась в учащении и увеличении амплитуды дыхательных движений, но в некоторых случаях наблюдались и обратные явления — замедление и уменьшение амплитуды.

После удаления надпочечников (рис. 2) тенденция к понижению кровяного давления в начале тензионного раздражения желудка сохраняется, но фаза повышения кровяного давления уже не проявляется, а в некоторых случаях реакция до некоторой степени превращается в депрессорную. Однако при прекращении тензионного раздражения желудка кратковременное повышение кровяного давления остается. Дыхательные движения в этом случае изменяются, так же как и до удаления надпочечников.

На этом фоне, после удаления надпочечников,



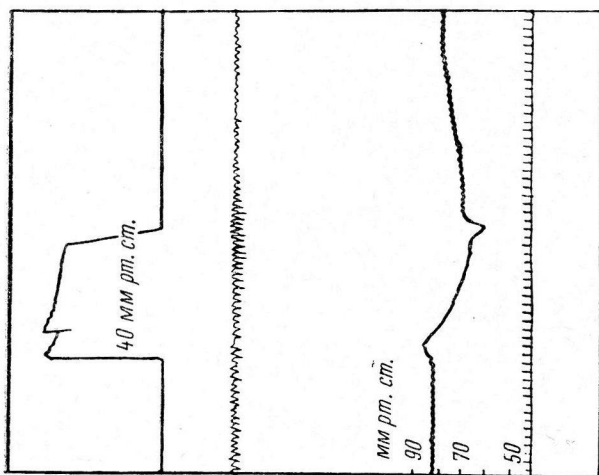


Рис. 4. После блокирования адрено-реактивных систем организма посредством внутривенного впрыскивания препарата Dihydrogot-Sandoz (0.5 мг на 1 кг живого веса) реакция кровяного давления из прессорной преобразуется в депрессорную.

Обозначения те же, что и на рис. 4.

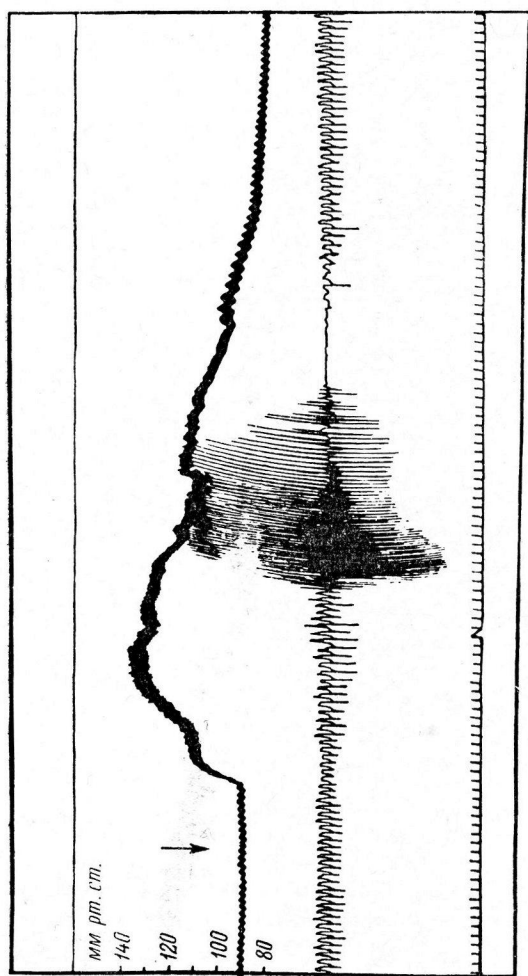


Рис. 3. После удаления надпочечников, внутривенное впрыскивание (стрелка) адреналина (30 мкг на 1 кг живого веса) вызывает сильное повышение кровяного давления.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

внутривенное введение адреналина (30 мкг на 1 кг живого веса) вызывает значительное повышение кровяного давления, как и до удаления надпочечников (рис. 3).

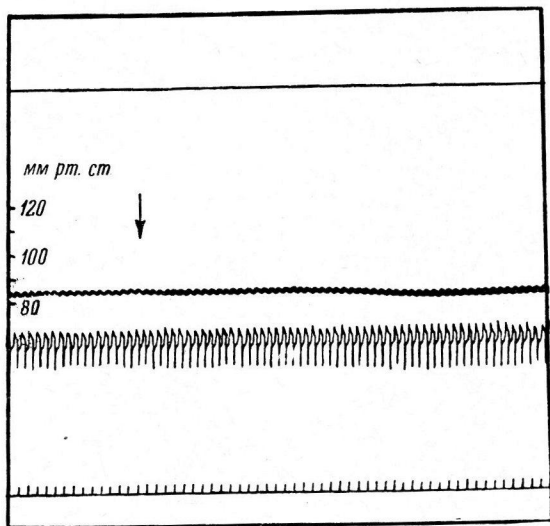


Рис. 5. После блокирования аднерореактивных систем организма при помощи препарата Dihyergot внутривенное впрыскивание (30 мкг на 1 кг живого веса) адреналина (стрелка) не вызывает изменений кровяного давления и дыхания.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

ства адреналина не вызывает никаких изменений кровяного давления или дыхательных движений (рис. 5).

#### ВЫВОДЫ

1. Тензионное раздражение желудка вызывает прессорную реакцию кровяного давления и лишь в редких случаях депрессорную.
2. После удаления надпочечников тензионное раздражение желудка не вызывает повышения кровяного давления.
3. После впрыскивания препарата Dihyergot реакция кровяного давления при тензионном раздражении желудка из прессорной преобразуется в депрессорную.
4. Вышеизложенное говорит о том, что в реакцию кровяного давления на тензионное раздражение желудка включается и мозговая часть надпочечников.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Булдыгин И. А., Физиолог. журн. СССР, 50, № 1, 49, 1964.  
 Еренков В. А., Физиолог. журн. СССР, 40, № 3, 332, 1954.  
 Лапшин Н. А., Бюлл. экспер. биол. и мед., 30, № 11, 308, 1950.  
 Лебедева В. А. В сб.: Вопросы физиологии интероцепции, в. 1, 273, М.—Л., 1952.  
 Черниговский В. Н. Интероцепторы. М., 1960.

Поступило 6 V 1964

CONTRIBUTION TO MECHANISM OF REFLEX GASTRIC INFLUENCE ON BLOOD PRESSURE AND RESPIRATION

By I. Stoyanov

From the Section of Comparative Animal Pathology, Bulgarian Acad. Sci., Sofia

СЕКРЕТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ  
В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ АТРОФИИ,  
ВЫЗВАННОЙ НАЛОЖЕНИЕМ ФИСТУЛЫ БОЛЬШОГО ПРОТОКА*В. Б. Троицкая и Е. К. Фунтикова*Лаборатория физиологии пищеварения Института физиологии им. И. П. Павлова  
АН СССР, Ленинград

Изучение секреторной деятельности поджелудочной железы сравнительно с исследованием других органов желудочно-кишечного тракта до сих пор связано с большими методическими трудностями. Существующие методы выведения большого протока поджелудочной железы не всегда обеспечивают возможность проведения исследований в течение длительного времени при нормальном функционировании поджелудочной железы.

В 1954 г. А. В. Соловьев предложил метод выведения протока поджелудочной железы с помощью фистульной трубки с боковым отростком, представляющий собой модификацию метода И. П. Павлова (1879). Этот метод имеет перед методом И. П. Павлова то преимущество, что поджелудочный сок может направляться и наружу, и в двенадцатиперстную кишку. Преимущество же этого метода перед методом, предложенным А. Н. Бакурадзе (1941), состоит в том, что, во-первых, он исключает полную перерезку двенадцатиперстной кишки, во-вторых, кусочек, который вырезается из двенадцатиперстной кишки, очень невелик и поэтому примеси кишечного сока являются минимальными.

Однако в процессе работы оказалось, что секреция поджелудочного сока у таких собак через некоторое время после операции начинает постепенно уменьшаться и через 8—10 месяцев прекращается почти полностью, а поджелудочная железа постепенно атрофируется.

Перед нами встала задача изучить характер изменений секреторной деятельности поджелудочной железы в процессе развития атрофии для того, чтобы в дальнейшем выяснить причины ее атрофии и внести соответствующие поправки в оперативный метод выведения большого протока поджелудочной железы, которым мы пользуемся.

## МЕТОДИКА

Исследования проводились на собаках с выведенным по методу А. В. Соловьева большим протоком поджелудочной железы и фистулой двенадцатиперстной кишки. Секреторная деятельность поджелудочной железы изучалась при кормлении животных различными пищевыми веществами (250 г хлеба, 100 г мяса, 600 мл молока). Параллельно изучению характера сокоотделения определялись величина латентного периода секреции и активность амиллитического и протеолитического ферментов поджелудочного сока по методикам, описанным в наших предыдущих работах (Соловьев, Троицкая, 1960). Кроме того, секреторная деятельность поджелудочной железы изучалась при введении в двенадцатиперстную кишку соляной кислоты и внутривенном введении секретина.

Количество выделявшегося при кормлении животных поджелудочного сока регистрировалось по часам в течение 6 часов, а при введении соляной кислоты и секре-

тина через пятиминутные промежутки времени в течение 30 мин. Соляная кислота в концентрации 0.1 н. вливалась в двенадцатиперстную кишку в количестве 25 мл при температуре 37°, а секретин в количестве 5 кл. ед. вводился внутривенно. В крови животных определялось количество гемоглобина и форменных элементов — эритроцитов и лейкоцитов.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При проведении опытов было использовано 12 собак. Наблюдения за секреторной деятельностью поджелудочной железы начинались через 10—15 дней после операции и продолжались у разных собак разное время. Наибольшая продолжительность наблюдений составляла 1 год 7 месяцев. У некоторых собак малый проток поджелудочной железы во время операции перевязывался и перерезался, у других он сохранялся.

Сначала рассмотрим результаты исследований на собаках, у которых малый проток поджелудочной железы был сохранен.

Собака Тобик была оперирована 4 I 1955. Наблюдения за этой собакой проводились в течение 7 месяцев. Было обнаружено, что при кормлении молоком (рис. 1, А) общее количество сока, изменяясь в период первых 2 месяцев то в сторону увеличения, то в сторону уменьшения, резко снизилось к концу 2-го месяца и затем продолжало постепенно снижаться до конца периода наблюдений. В течение 7 месяцев сокоотделение снизилось с 62 до 8 мл, т. е. почти в 8 раз. Сокоотделение в первую фазу секреции несколько снизилось к концу 1-го месяца, затем снова повысилось в течение 2-го месяца и после этого менялось почти параллельно изменению общего количества сока. Что касается латентного периода секреции, то можно было отметить значительные колебания его, которые к концу периода наблюдений отмечались преимущественно на высоких цифрах. Амилолитическая (рис. 1, Б) и протеолитическая (рис. 1, В) активность сока начала постепенно снижаться начиная со 2-го месяца.

У другой собаки — Джульбарс, у которой малый проток был также сохранен, изучалась секреция на мясо (рис. 1, Г). Эта собака была оперирована 13 IV 1955, и наблюдения за ней проводились в течение 19 месяцев. У этой собаки, так же как и у Тобика, секреция поджелудочного сока за 6 часов в течение первых 2 месяцев колебалась то в сторону увеличения, то в сторону уменьшения. Эти колебания были в пределах 75—110 мл. Начиная с 3-го месяца сокоотделение стало постепенно снижаться и размах колебаний секреции несколько уменьшился. В течение 4-го месяца секреция снизилась до 40 мл. К 7-му месяцу количество сока снизилось в среднем до 18 мл и находилось на этом уровне в течение всего периода наблюдений. Снижение сокоотделения, только более постепенное, отмечалось и в первую фазу секреции. Латентный период имел явно выраженную тенденцию к повышению, несмотря на довольно значительные колебания как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения.

Т а б л и ц а 1

Секреция поджелудочного сока при кормлении животного хлебом.  
Собака Джульбарс

Месяцы	$\bar{x} \pm L \left( \pm L = \pm t \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \right)$	Коэффициент вариации (в %)	Достоверность изменений	Изменение (в % к первому месяцу)	Изменение (в % к предыдущему месяцу)
1-й	102.5 ± 96.3	30.8	—	—	—
2-й	136.2 ± 15.7	12.9	0.05	+25	—
3-й	79.0 ± 10.3	11.4	0.001	-23	-42
4-й	47.1 ± 6.9	16.0	0.001	-54	-41
5-й	30.0 ± 13.1	14.0	0.02	-71	-37
7 и 10-й	11.5 ± 4.3	12.0	0.01	-89	-62



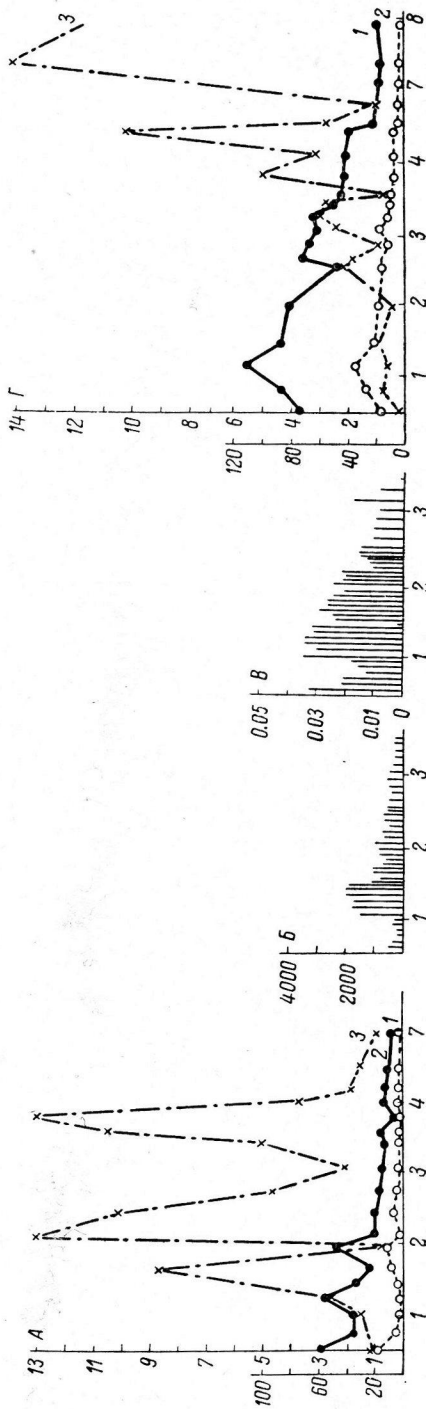


Рис. 1. Секреторная деятельность поджелудочной железы при кормлении животного молоком. Собака Тобик.

На А: по оси ординат слева — количество поджелудочного сока (в мл), справа — время (в мин.); по оси абсцисс — продолжительность проведения наблюдений (в месяцах от момента операции); 1 — общее количество поджелудочного сока за 6 часов; 2 — количество поджелудочного сока в первую фазу секреции; 3 — латентный период секреции. Точки на кривых — результаты отдельных опытов. На Б: по оси ординат — амплитудная активность поджелудочного сока (в мг сахара); по оси абсцисс — продолжительность проведения наблюдений (в месяцах от момента операции); столбики — результаты отдельных опытов. На В: по оси ординат — продолжительность проведения наблюдений (в месяцах от момента операции); столбики — результаты отдельных опытов. На Г: секреторная деятельность поджелудочной железы при кормлении животного мясом; Собака Джульбарс. Обозначения те же, что и на А.

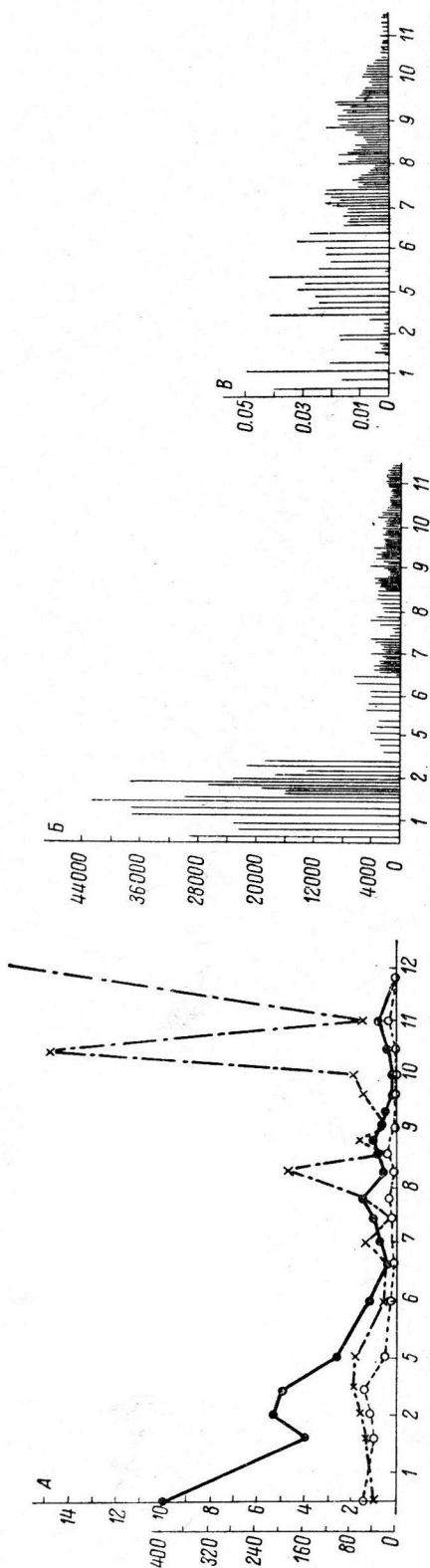


Рис. 2. Секреторная деятельность поджелудочной железы при кормлении животного мясом. Собака Рыжий.  
На А — обозначения те же, что на рис. 1, А; на В — те же, что и на рис. 1, А; на В — те же, что и на рис. 1, В.

Подобные же изменения этих показателей и в те же сроки наблюдались и при кормлении животного хлебом и молоком. В качестве примера приводим результаты статистической обработки данных, полученных при кормлении собаки хлебом (табл. 1).

У собаки Рыжий, прооперированной 14 XI 1961, изучалась секреция на мясо (рис. 2, А). В отличие от предыдущих собак, малый проток поджелудочной железы у него был перевязан. Наблюдения на этой собаке проводились в течение 12 месяцев. Общее количество сока в течение первых 2 месяцев колебалось на довольно высоких цифрах, имея некоторую тенденцию к снижению. В течение 3-го и 4-го месяцев наблюдения не проводились, а к 5-му месяцу сокоотделение оказалось сниженным до 92 мл по сравнению с исходным уровнем 389 мл. Затем в течение следующих 4 месяцев секреция колебалась то в сторону увеличения, то в сторону уменьшения на сравнительно низких цифрах и в течение 12-го месяца прекратилась почти полностью. Сокоотделение в первую фазу секреции менялось в основном параллельно изменению общего количества сока. Латентный период к концу периода наблюдений увеличился с 2—5 до 15—30 мин. и выше.

Амилолитическая активность сока (рис. 2, В), несколько снизившись к концу 2-го месяца, оказалась значительно уменьшенной по сравнению с первоначальным уровнем к 5-му месяцу (с 20—40 тыс. мг сахара до 3—7 тыс.) и затем еще больше снизилась к 11-му месяцу (1—2 тыс. мг сахара). Протеолитическая активность (рис. 2, В) поджелудочного сока, имея тенденцию к снижению, колебалась то в сторону увеличения, то в сторону уменьшения и резко снизилась в течение 11-го месяца.

В качестве дополнительного примера приводим результаты статистической обработки данных секрети поджелудочного сока при кормлении мясом у собаки Мургаб, у которой малый проток поджелудочной железы был также перевязан (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Секретия поджелудочного сока при кормлении животного мясом.  
Собака Мургаб

Месяцы	$\bar{x} \pm L \left( \pm L = \pm t \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \right)$	Коэффициент вариации (в %)	Достоверность изменений	Изменения (в % к первому месяцу)	Изменения (в % к предыдущему месяцу)
1-й	122.9 ± 45.8	26	—	—	—
3—7-й	36.7 ± 8.8	26	0.001	—71	—
8-й	13.8 ± 8.1	19	0.02	—89	—66
9—12-й	1.8 ± 1.9	139	0.001	—98	—87

Из данных табл. 2 видно, что у собаки Мургаб, так же как и у собаки Рыжий, к 9—12 месяцам после операции секретия снизилась на 98%, т. е. прекратилась почти полностью. Подобные же изменения секретии наблюдались при кормлении животных хлебом (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Секретия поджелудочного сока при кормлении животного хлебом.  
Собака Волна

Месяцы	$\bar{x} \pm L \left( \pm L = \pm t \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \right)$	Коэффициент вариации (в %)	Достоверность изменений	Изменения (в % к первому месяцу)	Изменения (в % к предыдущему месяцу)
1-й	80.3 ± 51.5	46	—	—	—
2—4-й	31.1 ± 7.4	47	0.001	—62	—
5-й	61.4 ± 17.8	50	0.001	—24	+81
6-й	43.5 ± 17.5	31	Не достоверно	—47	—30
7-й	26.5 ± 11.0	40	0.01	—68	—58
8—9-й	13.0 ± 6.7	28	0.10	—84	—50

Следует отметить, что заметной разницы в изменении сокоотделения у собак с перевязанным малым протоком и собак, у которых малый проток не был перевязан, не наблюдалось.

Т а б л и ц а 4

Месяцы	Средняя величина секретии (в % к первому месяцу)	Разность средних величин	Достоверность изменений
1-й	100	—	—
2-й	113	13 ± 9.58	Не достоверны
3-й	87	13 ± 8.7	То же
4-й	57	43 ± 16.4	Достоверны
5-й	66	34 ± 17.8	Не достоверны
6-й	34	66 ± 23.6	Достоверны
7-й	19	81 ± 14.7	»
8-й	20	80 ± 16.3	»
9-й	6	94 ± 11.8	»
10 и 11-й	5	95 ± 10.8	»

Результаты всех этих опытов можно объединить в сводной таблице, полученной путем статистической обработки средних данных секреции, выраженных в процентах к 1-му месяцу у всех собак на все пищевые раздражители (табл. 4). Приведенные в табл. 4 цифры вычислены по формулам, указанным Л. С. Каминским (1959).

На рис. 3 представлены данные отдельных опытов по изучению секреции поджелудочного сока, полученные после введения соляной кислоты (рис. 3, А) и секретина (рис. 3, Б) у собак Одат и Джек. На рис. 3 видно, что по мере увеличения срока после операции, т. е. по мере развития атрофических процессов в поджелудочной железе, секреция поджелудочного сока как при введении соляной кислоты, так и секретина снижается. При введении кислоты секреция поджелудочного сока на 3-й месяц после

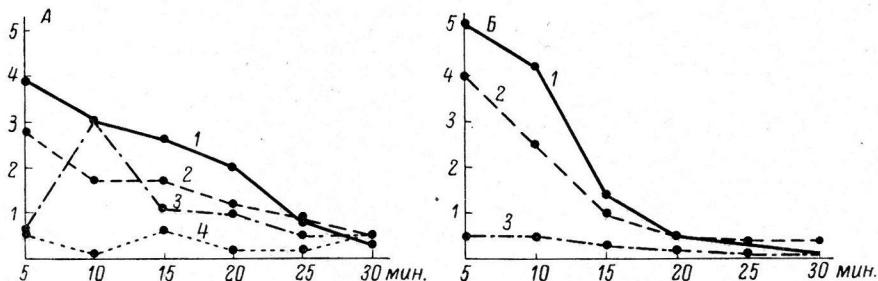


Рис. 3. Секреция поджелудочного сока при введении соляной кислоты и секретина в разные сроки после операции.

А — при введении соляной кислоты. Собака Одат. Б — при введении секретина. Собака Джек. На А и Б: по оси ординат — количество поджелудочного сока (в мл); по оси абсцисс — отметка времени. На А: 1 — на 3-й, 2 — на 5-й, 3 — на 8-й, 4 — на 11-й месяц после операции. На Б: 1 — в 1-й, 2 — на 3-й, 3 — на 5-й месяц после операции.

операции составила 12.6 мл, на 5-й — 8.8 мл, на 8-й — 6.8 мл, а на 11-й месяц она снизилась до 2.1 мл. После введения секретина секреция поджелудочного сока с 11.6 мл в 1-й месяц после операции снизилась до 8.8 мл на 3-й месяц, а на 5-й составила всего 1.7 мл. Следует отметить, что латентный период секреции после операции увеличивался.

Подобные же данные, т. е. снижение секреторной деятельности поджелудочной железы после введения этих веществ по мере увеличения срока после операции, получены и на других собаках. Некоторые количественные различия объясняются индивидуальными особенностями животных.

Подводя итоги результатов опытов, можно отметить, что секреция поджелудочного сока как на пищевые раздражители, так и на введение соляной кислоты и секретина в процессе развития атрофии поджелудочной железы резко снижается. Амилолитическая и протеолитическая активность поджелудочного сока также снижается, но в большинстве случаев более постепенно, чем сокоотделение.

Интересно подчеркнуть, что собаки, у которых развилась атрофия поджелудочной железы и прекратилось сокоотделение, живут довольно долгое время. При этом с внешней стороны состояние собаки не меняется: пищевая возбудимость, вес и поведение животного сохраняются на прежнем уровне. Количество гемоглобина и эритроцитов в течение всего периода наблюдения остается в норме, количество же лейкоцитов, правда, довольно часто повышается, но не выше 15 000.

При вскрытии же и макроскопическом обследовании поджелудочная железа оказывается резко измененной и имеет вид плотного сероватого тяжа. Иногда дегенеративные процессы в ней заходят, видимо, настолько глубоко, что поджелудочная железа приобретает вид отдельных точечных, с трудом различимых вкраплений плотной ткани. Протоки поджелудочной железы обычно бывают резко расширены и достигают 0.5 см в диаметре.



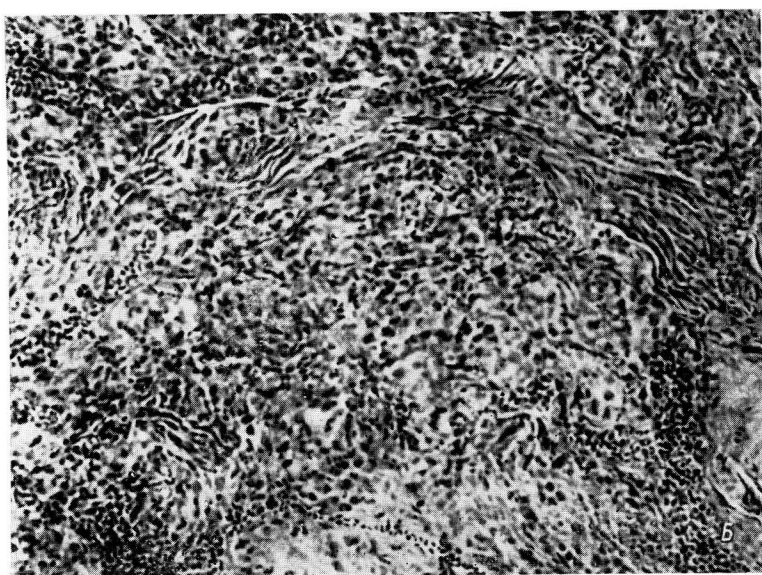
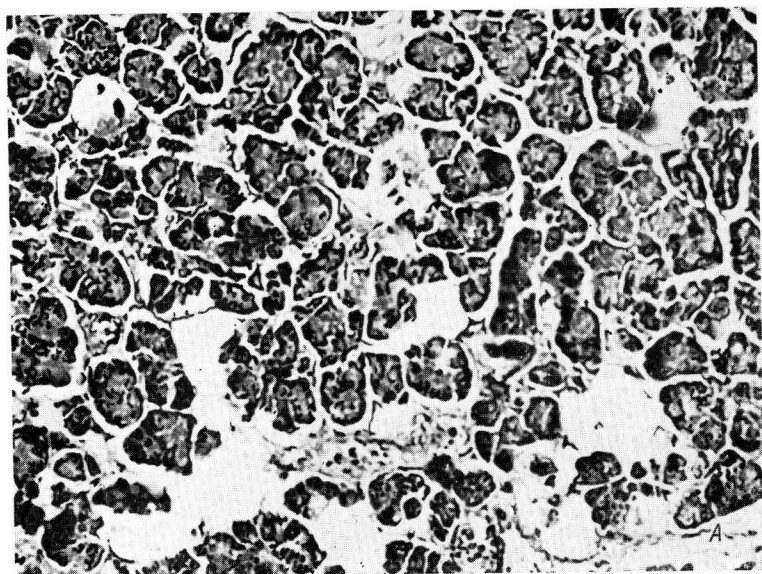


Рис. 4. Железистая ткань поджелудочной железы в процессе развития атрофии.

А — собака Волк; Б — собака Табак.

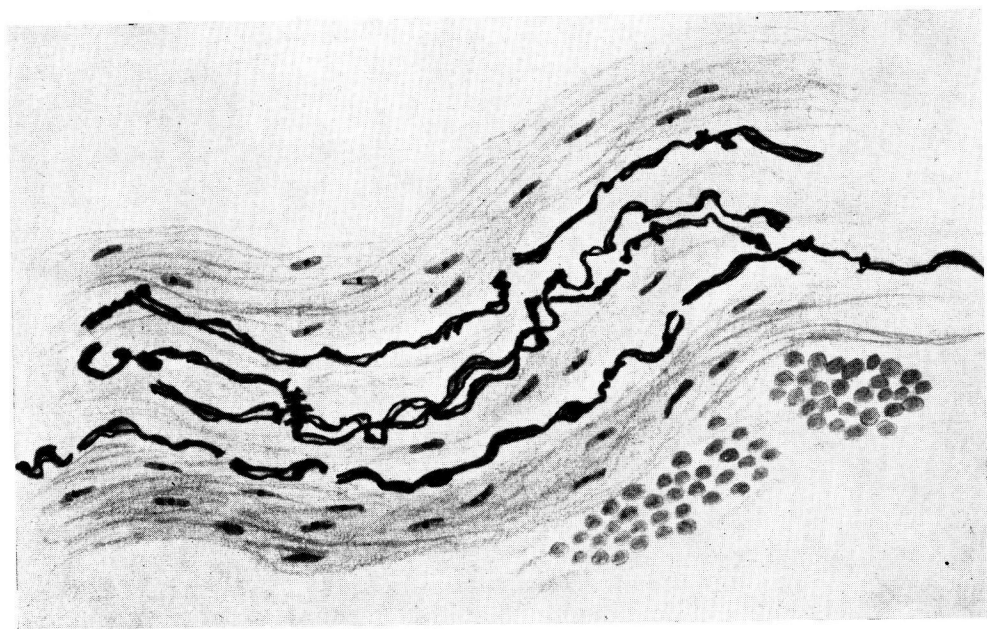


Рис. 5. Изменения нервных волокон в поджелудочной железе. Импрегнация по Бильшовскому—Грос, ок. 10, об. 40.

Наличие резко выраженных дегенеративных изменений в поджелудочной железе было подтверждено и гистологическими исследованиями. Большую помощь при изучении гистологических препаратов оказали нам А. С. Ионтов и Т. С. Иванова.

Для гистологического изучения элементов железистой ткани и нервных структур поджелудочной железы отдельные участки ее фиксировались в 12%-м нейтральном формалине. Для исследования железистой ткани срезы ее окрашивались гематоксилин эозином, а для выявления нервных структур проводилась импрегнация солями серебра по методу Бильшовского—Грос.

На микрофотографии поджелудочная железа в норме состоит из клеток железистой ткани, плотно прилегающих друг к другу. Отчетливо видны ядра, расположенные в апикальной части клетки. Также хорошо выражены и прилегающие к вставочным отделам базальные части клеток. Вставочные отделы выстланы однослойным эпителием. В железистой ткани и нервных структурах поджелудочной железы, взятой у животных в то время, когда секреция поджелудочного сока у них прекратилась почти полностью, обнаружены значительные патогистологические изменения. Клетки железистой ткани сморщены и уменьшены в размерах. Вставочные отделы расширены. Полярность, присущая железистым клеткам в норме, теряется, базальная и апикальная части не имеют такого резкого различия, как в норме (рис. 4, А)

Наблюдается резкое разрастание соединительной ткани, которая замещает железистую ткань и заполняет междольковые пространства. Особенно отчетливо это выражено на рис. 4, Б, где клетки железистой ткани даже трудно различить из-за разросшейся массы соединительной ткани. Нервные волокна также резко изменены. Они аргентофильны, извилисты, местами с варикозными утолщениями, шипообразными выпячиваниями, вакуольными включениями (рис. 5).

Анализ результатов, полученных при изучении секреторной деятельности поджелудочной железы и активности ферментов поджелудочного сока при кормлении животных различными пищевыми веществами, а также анализ гистологических исследований показывают резкое нарушение секреторной деятельности поджелудочной железы и патогистологические изменения ткани поджелудочной железы дегенеративного, атрофического характера. Эти изменения протекают по типу, характерному для вторичной атрофии поджелудочной железы, развивающейся в результате застоя поджелудочного сока в протоках. Скопление поджелудочного сока вызывает расширение протоков, повышение давления на железистую ткань и последующее развитие в ней воспалительных явлений, приводящих к атрофии.

В нашем случае причиной развития атрофии является, по-видимому, сдавление большого протока поджелудочной железы разрастающимися твердыми хрящевидными образованиями мешочка, в который вставляется боковой отросток фистулы. Кроме того, препятствия для оттока поджелудочного сока могут создаваться из-за небольшого размера выкраиваемого мешочка, а также из-за соприкосновения устья протока с фистульной трубкой.

Чтобы избежать этих осложнений, на одной собаке мы внесли в операцию выведения большого протока поджелудочной железы следующие изменения: вырезали вместе с брыжейкой небольшой кусочек тонкой кишки 3—4 см длиной. В один конец его ввели вырезанный кусочек двенадцатиперстной кишки с большим протоком поджелудочной железы, а в другой — боковой отросток фистулы. Послеоперационный период прошел без осложнений. Собака прожила 10 месяцев и погибла от случайной причины. Результаты опытов на этой собаке приведены в табл. 5 и обработаны статистически. Мы сравнили эти результаты с данными, полученными на собаке Мургаб (табл. 2), которая была проопери-

рована обычным способом. Оказалось, что в то время как у Мургаба секреция начала резко снижаться сразу же и к 9-му месяцу составляла всего 1.8 мл по сравнению с исходным уровнем 122.9 мл, т. е. снизилась на 98%, у Тарзана она снижалась очень постепенно и на 9-й месяц составляла 34 мл по сравнению с исходным уровнем 55 мл, т. е. снизилась на 38% (табл. 5).

Таблица 5

Секреция поджелудочного сока при кормлении мясом. Собака Тарзан

Месяцы	$\bar{x} \pm L \left( \pm L = \pm t \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \right)$	Коэффициент вариации (в %)	Достоверность изменений		Изменения (в % к первому месяцу)	Изменения (в % к предыдущему месяцу)
			к предыдущему месяцу	к первому месяцу		
1-й	55.2 ± 42.9	25	—	—	—	—
2-й	52.7 ± 40.6	41	—	—	— 5	—
3—4-й	47.6 ± 13.3	20	—	—	—14	—10
5-й	48.8 ± 7.06	10	—	—	—12	+ 2
6-й	37.8 ± 14.05	20	—	—	—32	—23
7—8-й	40.1 ± 19.1	34	—	—	—28	+ 6
9-й	34.5 ± 7.6	15	—	0.05	—38	—14

Статистическая обработка результатов показала, что изменения секреции от месяца к месяцу у Мургаба оказались достоверными, в то время как у Тарзана эти изменения были недостоверными.

Интересно отметить также, что в то время как протеолитическая активность сока у Мургаба заметно снизилась к концу периода наблюдений, у Тарзана она оставалась почти на одном и том же уровне.

Результаты этой операции должны быть проверены на других собаках

### ВЫВОДЫ

1. У собак с выведенным протоком поджелудочной железы (с помощью фистулы с боковым отростком) обнаружены резкое снижение секреторной деятельности поджелудочной железы и патогистологические изменения ткани поджелудочной железы дегенеративного, атрофического характера.

2. По-видимому, в результате натягивания вырезанного кусочка двенадцатиперстной кишки с протоком поджелудочной железы на боковой отросток фистулы и образования хрящевидной ткани в стенках этого мешочка создаются препятствия для нормального оттока поджелудочного сока. Это приводит к скоплению поджелудочного сока в протоках, постепенному расширению их, повышению давления на железистую ткань и в конце концов к тем изменениям дегенеративного характера в ткани поджелудочной железы, которые наступают обычно при затрудненном оттоке поджелудочного сока в двенадцатиперстную кишку.

3. Наблюдения за состоянием животных в процессе развития у них атрофии поджелудочной железы поставили перед нами проблему изучения возможных механизмов компенсации нарушенных функций поджелудочной железы.

### ЛИТЕРАТУРА

- Бакурадзе А. Н., Физиолог. журн. СССР, 30, № 6, 791, 1941.  
 Каминский Л. С. Обработка клинических и лабораторных данных. Медгиз, 1959.  
 Павлов И. П. (1879), Полн. собр. соч., 2., кн. 1, 88, Изд. АН СССР, Л.—М., 1951.  
 Соловьев А. В., Физиолог. журн. СССР, 40, № 5, 603, 1954.  
 Соловьев А. В., В. Б. Троицкая, Тр. Научн. конфер. по пробл. физиолог. и патолог. пищеварения, посвящ. пам. акад. К. М. Быкова, 787, Ижевск, 1960.



## ВЛИЯНИЕ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА СЕКРЕТОРНУЮ ФУНКЦИЮ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ И ОТДЕЛА ТОНКИХ КИШЕК КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

А. А. Алиев и М. Г. Аширов

Всесоюзный научно-исследовательский институт физиологии и биохимии сельскохозяйственных животных, Боровск; Азербайджанский научно-исследовательский ветеринарный институт, Баку

Особенности функционирования аппарата пищеварения в условиях высокой температуры внешней среды в основном исследованы на собаке и на человеке (Разенков, 1934; Данилова, 1940; Юнусов, 1954; Коротько, 1959, и др.). У сельскохозяйственных животных, несмотря на большую актуальность вопроса, влияние высокой температуры на функцию пищеварительного тракта исследовано крайне слабо. Н. М. Климов (1953) установил, что у северного оленя при температуре среды в 25° происходит снижение сычужной секреции с ослаблением переваривающей силы сока. По Н. А. Коротиной (1961), при температуре воздуха в 40° уменьшается содержание хлоридов в сычужном соке у коров, а Х. М. Хайрутдинов (1961), кроме того, отметил ослабление общей секреции сычуга и моторики рубца.

Особенности секреции поджелудочной железы и отдела тонких кишок в условиях высокой температуры и интенсивной инсоляции у сельскохозяйственных животных вообще не исследованы, у собак же в этом отношении проведен ряд интересных работ (Тимофеев, 1934; Гринберг, 1934; Самойленко, 1961; Садыков, Еникеев, 1961; Щербаков, 1962, и др.).

В предыдущих работах А. А. Алиева (1958, 1959, 1961а, 1961б, 1962, 1963) были опубликованы результаты его исследований по изучению влияния высокой температуры внешней среды на секреторную функцию околоушных слюнных и сычужных желез, а также на моторную функцию всех звеньев аппарата пищеварения у буйволов. В этих исследованиях автором были не только раскрыты закономерности отрицательного влияния высокой температуры внешней среды на организм и на процессы пищеварения, но и разработан экономически эффективный способ предотвращения этого вредного влияния.

Представляло интерес изучить изменение характера и свойства секреции поджелудочной железы и начального участка отдела тонких кишок под влиянием высокой температуры и инсоляции, а также процесс восстановления количества и качества поджелудочного и кишечного соков после купания животных, перегревшихся на солнцепеке.

### МЕТОДИКА

Опыты проводили в подопытно-экспериментальном хозяйстве Азербайджанского научно-исследовательского ветеринарного института г. Кусари. Под опытом было 4 животных 1.5—2-летнего возраста: 1 буйвол и буйволовая телка и 1 бычок с 1 телкой крупного рогатого скота. На каждом животном применяли полифистульную методику, предложенную А. А. Алиевым для одновременного изучения секреции поджелудочной железы и процессов пищеварения в двенадцатиперстной и тощей кишках. Эта операция осуществляется через разрез брюшной стенки в области правой голодной ямки. После лапаротомии находят двенадцатиперстную кишку и отыскивают проток поджелудочной железы. Резецируют кишечную трубку по ту и другую стороны

протока. При помощи кисетных швов инвагинируют и герметически закрывают образовавшиеся концы кишечной трубки. Таким образом создаются слепой мешочек, куда впадает проток поджелудочной железы, и два слепых конца двенадцатиперстной кишки.

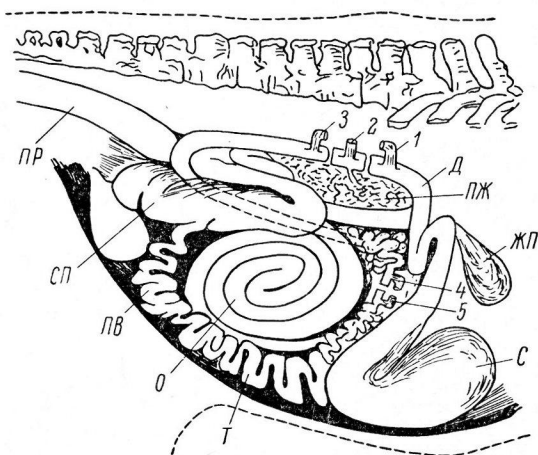


Рис. 1. Схема дуадено-панкрео-еюнальных энтеростомозов.

С — сыгуч; ЖП — желчный пузырь; Д — двенадцатиперстная кишка; ПЖ — поджелудочная железа; Т — тощая кишка; О — ободочная кишка; ПВ — подвздошная кишка; СП — слепая кишка; ПР — прямая кишка. 1 — подающая, 3 — принимающая канюли двенадцатиперстной кишки; 2 — канюля протока поджелудочной железы; 4 — падающая, 5 — принимающая канюли тощей кишки.

Подопытные животные содержались в одних и тех же условиях и получали аналогичный нормированный рацион. В первой серии опытов в течение 4 часов изучалась секреция поджелудочного и кишечного соков в условиях помещения с температурой 19—23°, а затем выводили животных на солнцепек и продолжали опыт еще в те-

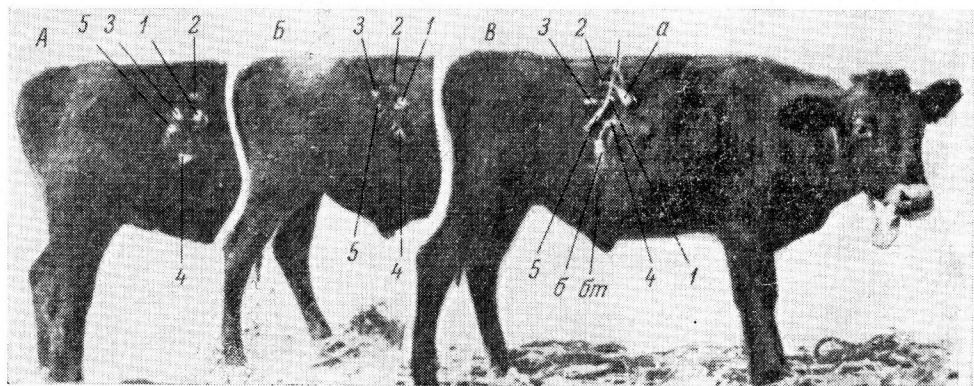


Рис. 2. Бычок Галиб с дуадено-панкрео-еюнальным энтеростомозом.

А — все канюли разъединены, Б — соединение канюлей вне опыта; В — то же во время опыта. а — склянка для сбора поджелудочного и кишечного соков; бт — бинт, перебитый поперек тела животного для фиксации склянки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

чение 4 часов. В таких условиях было выполнено по 4 опыта на каждом животном и прослежена секреция кишечного и поджелудочного соков при температуре 29—32 и 38—41° на открытом воздухе под палящими лучами солнца. Во второй серии в течение 1 часа устанавливали исходное состояние секреции в условиях помещения, затем вы-

В мешочек вставляют канюлю 2 (рис. 1), а в концы двенадцатиперстной кишки канюли 1 и 3. Затем извлекают петли тощей кишки, расположенные около нижнего края печени и левой поверхности пилорического сфинктера сыгуча, и также образуют две культи, в которые накладывают канюли 4 и 5 (рис. 1). Все канюли выводят на брюшную стенку через особые разрезы (рис. 2, А) и соединяют их в том порядке, как это показано на рис. 2, Б.

Во время опыта канюлю 1 соединяют с канюлей 5, что создает нормальный ход для эвакуации содержимого в кишечнике при одновременной изоляции участка между канюлями 3 и 4 длиной 1.8—2 м, а через канюли 2 и 4 собирают соответственно поджелудочный и кишечный соки (рис. 2, В). Следует отметить, что для получения чистого кишечного сока изолированный отрезок кишки между канюлями 3 и 4 не промывают, ибо это вызывает торможение секреции сока, а ждут в течение 30—40 мин., когда изолированный отрезок кишки полностью очищается от остатков химуса и появляется чистый сок с характерными свойствами.

водили животных на солнцепек и продолжали опыт в течение 4 часов, а после этого купали их прохладной водой (13—15°) 5 мин. и продолжали опыт еще в течение 1 часа.

Количество соков и их качество учитывали по 10-минутным отрезкам времени. В соке определяли рН электрометрически, сухой остаток и ферменты: трипсин (в поджелудочном соке) по видоизмененному методу Гросса, амилазу по Вольгемуту, липазу по Бонди, фосфатазу по Шлыгину и Фоминой.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Опыты показали, что секреция поджелудочной железы в условиях высокой температуры и инсоляции изменяется в сторону снижения, причем с повышением температуры и при более продолжительном пребывании животного на солнцепеке интенсивность снижения за единицу времени нарастает. Кишечная секреция в этих же условиях на тех же животных протекала несколько иначе. А именно: высокая температура, как правило, вызывала торможение секреции, однако более высокая температура, так же как и более продолжительный перегрев организма животных, не усугубляли процесса торможения, а наоборот, ослабляли его. Обычно в первые 1.5—2 часа после пребывания животных на солнцепеке количество кишечного сока уменьшалось в 1.7—2 раза, а затем оно нарастало в некоторых опытах до исходного уровня, а в некоторых и выше (табл. 1). Из данных табл. 1 видно, что буйволы более заметно реагируют на высокую температуру, нежели крупный рогатый скот. Например, в первом опыте, когда температура среды еще не высокая (29—32°), разница в средних цифрах количества соков в помещении и на солнцепеке

Т а б л и ц а 1

Особенности секреции поджелудочной железы и кишечника у буйволов и крупного рогатого скота в разных условиях температуры внешней среды

Животные		Количество сока за 4 часа опыта (в мл)					
вид	кличка	поджелудочный			кишечный		
		в помещении	на солнцепеке	разница	в помещении	на солнцепеке	разница
При температуре в помещении 19—23°, на солнцепеке 29—32°							
Крупный рогатый скот	Ласточка . . .	475	305	170	194	100	94
	Галиб . . . . .	603	396	209	289	154	135
В среднем . . . . .		539	350	189	242	127	115
Буйволы	Орел . . . . .	585	365	220	208	134	74
	Софа . . . . .	574	363	208	250	115	145
В среднем . . . . .		578	364	214	229	125	104
При температуре в помещении 20—25°, на солнцепеке 30—41°							
Крупный рогатый скот	Ласточка . . .	489	170	319	215	200	15
	Галиб . . . . .	510	235	275	306	273	33
В среднем . . . . .		500	202	288	260	234	26
Буйволы	Орел . . . . .	615	199	416	195	180	15
	Софа . . . . .	564	216	348	235	204	31
В среднем . . . . .		589	207	382	210	192	18

между этими видами животных незначительная: по секреции поджелудочной железы — у крупного рогатого скота 189, у буйволов 214 мл за 4 часа, по секреции кишечных желез соответственно 115 и 104. Но во втором опыте, когда температура среды уже высокая (30—41°), эта разница весьма заметная, особенно по секреции поджелудочной железы (298 у крупного рогатого скота, 382 у буйволов). Более выраженная чувствительность к высокой температуре буйволов по сравнению с крупным рогатым скотом известна также из прежних работ А. А. Алиева (19616).

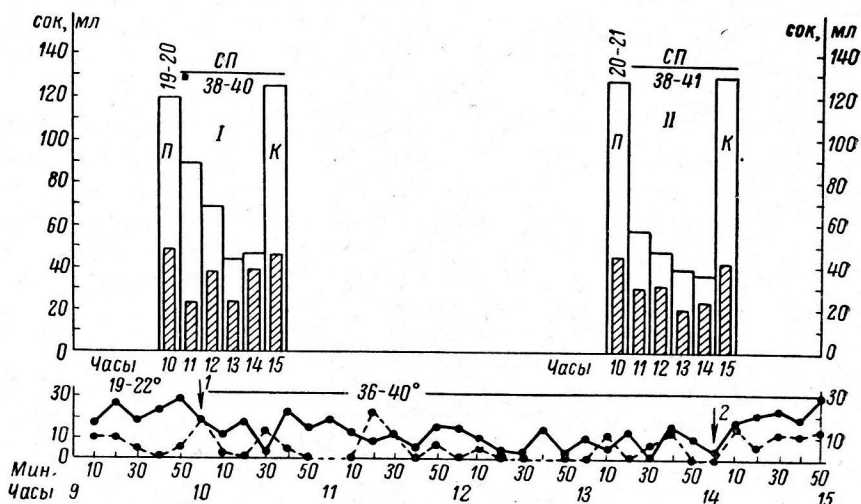


Рис. 3. Изменение секреторной деятельности поджелудочной железы и тощей кишки под влиянием высокой температуры и купания.

Сплошная линия — характер изменения поджелудочного, прерывистая — кишечного соков. Стрелки: 1 — вывод животного на солнцепек; 2 — купание животного под душем 5 мин. Цифры над кривыми — температуры среды (в °C). Белые столбики — количество поджелудочного, заштрихованные — кишечного соков за 1 час. Цифры над столбиками — температура среды (в °C), под столбиками — часы суток. I — данные буйволовой телки Софа, II — телки Ласточка. П — уровень секреции в помещении, СП — на солнцепеке, К — после купания.

Характер изменения секреции поджелудочной железы и кишечника в условиях высокой температуры после купания животных виден на рис. 3, где данные одного опыта представлены в виде кривой, а двух опытов в виде диаграмм. После купания у животных восстанавливается секреция как поджелудочной, так и кишечных желез. Обращает на себя внимание, что после купания секреция поджелудочной железы в большинстве случаев протекает на более высоком уровне. Подобное явление отметил Ю. Ю. Щербаков (1962) при переводе собак с солнечной площадки в тень.

На измененную под влиянием высокой температуры секрецию кишечных желез купание животных под душем оказывало регулирующее влияние: если в момент купания уровень ее был меньше исходного, то после купания он увеличивался, и наоборот, если уровень был больше, то он уменьшался, т. е. в том и другом случае имела место нормализация секреторной деятельности кишечника.

Под влиянием высокой температуры происходили глубокие изменения также в свойствах и ферментативном составе сока (табл. 2). pH поджелудочного сока сразу после выведения животных на солнцепек или не изменялся, или же несколько повышался. В дальнейшем с пребыванием животных на солнцепеке и с перегревом его организма pH имел тенденцию к снижению pH кишечного сока во всех опытах сразу изменялся в сторону уменьшения, но через 2—3 часа после нахождения животных на солнцепеке этот показатель увеличивался. Такая закономерность изменения



Таблица 2

Изменение количества и качества поджелудочного и кишечного соков под влиянием высокой температуры внешней среды (38—41°) и купания животных под душем (средние данные из 5—6 опытов)

Показатели	Поджелудочный					Кишечный				
	в помеще- нии	на солнце		после купания	в помеще- нии	на солнце	на солнце		после купания	
		в	после				в	после		
Буйволовая телка Софа										
Время (в часах) . . . . .	10—11	12	13	14	15	16	12	13	14	15
Сок (в мл) . . . . .	152	62	48	56	33	144	49	35	56	59
pH . . . . .	7.58	7.62	7.49	7.43	7.46	17.39	8.24	7.93	8.34	8.34
Плотный остаток (в %) . . . . .	2.13	2.10	2.31	2.38	2.34	2.21	2.07	2.23	1.74	1.83
Трипсин . . . . .	134	150	160	160	160	140	—	—	—	—
Амилаза . . . . .	512	540	720	1040	760	640	24	12	—	—
Липаза . . . . .	3.7	3.8	3.4	4.5	4.6	5.1	1.8	1.5	1.3	1.2
Фосфатаза . . . . .	160	160	132	200	182	160	704	480	550	550
Телка Ласточка										
Сок (в мл) . . . . .	128	57	48	39	36	140	55	38	63	52
pH . . . . .	7.50	7.57	7.43	7.47	7.46	7.59	8.18	7.98	8.33	8.25
Плотный остаток (в %) . . . . .	1.92	2.04	2.11	1.95	2.21	2.00	2.20	2.09	2.05	2.00
Трипсин . . . . .	124	137	182	156	160	129	—	—	—	—
Амилаза . . . . .	640	720	823	823	760	640	1.6	—	1.1	1.4
Липаза . . . . .	2.9	3.1	3.3	3.5	3.2	3.0	1.4	0.9	1.1	1.4
Фосфатаза . . . . .	143	160	212	160	200	160	620	480	440	512

Примечание. Ферменты представлены в соответствующих условных единицах.

pH совпадала с изменением количества сока. Плотный остаток поджелудочного сока под влиянием высокой температуры несколько повышался, плотный остаток кишечного сока такой закономерности не выявлял, хотя при более пристальном разборе данных можно было отметить тенденции сначала к некоторому его повышению, а затем снижению, особенно после 2—3-часового пребывания животных в среде с высокой температурой.

Под влиянием высокой температуры и инсоляции концентрация всех исследованных ферментов в единице объема поджелудочного сока возрастала, особенно трипсина, амилазы и фосфатазы. Хотя, конечно, общая секреция ферментов за единицу времени в значительной мере снижалась, поскольку количество сока при температуре, например, в 38—41° уменьшалась в 2—3 раза. В кишечном соке имела место обратная закономерность: концентрация ферментов в соке при условии выдерживания животных в среде с высокой температурой уменьшалась, причем степень изменения концентрации отдельных ферментов как в поджелудочном, так и в кишечном соке носила индивидуальный характер.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Настоящие данные с учетом полученных в предыдущих исследованиях (Алиев, 1960, 1961а, 1961б) дают нам возможность сравнить реакции различных желез пищеварительного тракта на один и тот же фактор. При наличии высокой температуры и интенсивной солнечной радиации происходит обильное выделение слюны. При этих же условиях диаметрально противоположную реакцию мы наблюдаем в секреции сычуга. На воздействие высокой температуры поджелудочная железа также реагирует уменьшением сокоотделения, но ее реакция в сравнении с предыдущими железами более умеренная. Кишечник отвечает своеобразно: в первые часы после вывода животных на солнцепек также отмечается уменьшение секреции, а в последующем секреция протекает на уровне исходной или бывает несколько выше. Такая особенность реакции желез, вероятно, связана с обменом веществ вообще, или, вернее, с участием пищеварительного тракта в терморегуляции организма.

В условиях высокой температуры и интенсивной солнечной радиации организм в целом подвергается сильному всестороннему раздражению, тут имеют значение как фактор температуры, так и влияние солнечных лучей разного спектра. Под воздействием этих факторов происходят глубокие изменения в системе нервно-гуморальной регуляции организма, а именно: торможение пищевого центра и доминирующее состояние центра терморегуляции (Коротько, 1959), перевозбуждение симпатической и торможение парасимпатической систем (Климов, 1953), образование пирогенных гуморальных факторов (Разенков, 1934), угнетение деятельности некоторых эндокринных желез (Johnson, Ragsdale, 1960; Brooks a. o., 1962; Thompson a. o., 1963 и др.). В результате обмен веществ меняется в сторону улучшения терморегуляции. В первую очередь происходит ослабление моторной деятельности пищеварительного тракта, поскольку работа такого мощного мышечного аппарата связана с образованием большого количества тепла. В это время имеет место угнетение теплообразования в организме вообще. За этим происходит перераспределение крови — в кожный покров и к слюнным железам, а также к головному мозгу направляется значительная масса крови, чтобы защитить, с одной стороны, от перегревания мозг, а с другой — усилить теплоотдачу путем испарения. Происходит резкое усиление секреции слюнных желез, торможение сычужной, а также поджелудочной и кишечной секреции. В дальнейшем процессы изменения секреции и моторики пищеварительного тракта друг друга обуславливают и развиваются как процессы взаимозависимые; причем в этом играют роль как интерорецептивная сигнали-

зация о состоянии содержимого пищеварительного тракта, так и состояние самого пищевого центра. Более длительное нахождение животного в среде с высокой температурой приводит к состоянию полипное, к гипервентиляции и к гипертермии. Отмеченные изменения секреторной и моторно-эвакуаторной деятельности пищеварительного тракта становятся еще более интенсивными, за исключением кишечной секреции, которая выравнивается к исходному уровню или даже превосходит его.

В период гипервентиляции и гипертермии во избежание дегидратации организма имеет место не только снижение секреции пищеварительных желез, но вовлекаются в процесс терморегуляции воды и соли содержимого, на что указывает усиление всасывания этих компонентов из русла пищеварительного тракта (Parry, Nasset, 1933; Алиев, 1961б, 1962).

Установлено, что перерезка блуждающего нерва исключает тормозящее влияние высокой температуры на секрецию поджелудочной железы. Следовательно, тормозящий рефлекс имеет центральное происхождение и передается на панкреас через ветви блуждающего нерва (La Barre, Soaje-Echague, 1938).

Таким образом, гипертермия ц. н. с. играет основную и ведущую роль в возникновении столь значительных изменений в деятельности пищеварительного тракта при высокой температуре.

Купание животных во всех случаях нормализует секрецию пищеварительных желез как количественно, так и качественно. Прохладная вода вызывает быструю сосудистую реакцию, рефлекторно и путем охлаждения способствует быстрому снятию гипертермии мозга. Все это исключительно благоприятно отражается на общем состоянии организма, в том числе на функции пищеварительных органов.

## ВЫВОДЫ

1. Под влиянием высокой температуры и усиленной солнечной радиации происходит торможение секреции поджелудочной железы. Одновременно изменяются и свойства сока: рН сперва повышается, а затем несколько снижается, плотный остаток незначительно повышается, а также повышается концентрация ферментов, особенно трипсина, амилазы и фосфатазы. Однако общая секреция ферментов за единицу времени бывает значительно ниже исходной.

2. Изменения секреторной деятельности начального участка тонкого кишечника протекают своеобразно: в начале воздействия высокой температуры количество сока падает, а при более продолжительном воздействии или под влиянием более высокой температуры, наоборот, повышается. Кривая рН в какой-то степени совпадает с кривой количества сока, концентрации же ферментов (амилаза, липаза и фосфатаза) имеет тенденцию к снижению.

3. У буйволов интенсивность торможения секреции кишечного и поджелудочного соков более сильно выражена, чем у крупного рогатого скота, что свидетельствует о большой чувствительности их к жаре.

4. Купание под душем прохладной водой восстанавливает секреторную функцию поджелудочной и кишечных желез, улучшая общее состояние организма у обоих видов скота, значительно измененное в условиях высокой температуры и интенсивной инсоляции.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алиев А. А., Соц. сельск. хоз. Азерб., № 12, 51, 1958; Тр. Азерб. н.-иссл. ветер. инст., 8, 102, 1959; Физиолог. журн. СССР, 46, № 5, 354, 1960; 47, № 9, 1157, 1961а; Физиология пищеварения у буйволов. Дисс. М., 1961б; Тр. Азерб. н.-иссл. ветер. инст., 15, 71, 1962; Физиолог. журн. СССР, 49, № 9, 1109, 1963.
- Гриберг Г. Ю. В кн.: Влияние высокой температуры на животный организм и организм человека, 38. М.—Л., 1934.

- Данилова Т. И. Изменение секреции и моторики желудка собак при солнечном облучении. Дисс. Ташкент, 1940.
- Климов Н. М. Сезонные особенности пищеварительных функций у северного оленя. Дисс. М., 1953.
- Коротина Н. А., Тр. Инст. краевой экспер. мед. АН УзССР, 2, 127, Ташкент, 1961.
- Коротько Г. Ф., Тр. Андижанск. гос. мед. инст., 1, 81, Ташкент, 1959; Мед. журн. Узбек., № 8, 74, Ташкент, 1961.
- Разенков И. П. (редактор). Влияние высокой температуры на животный организм и на организм человека. М.—Л., 1934.
- Садыков А. С., М. В. Еникеев, Мед. журн. Узбек., № 8, 23, Ташкент, 1961.
- Самойленко И. С. Тепловой режим внешней среды и функции тонкого кишечника. Автореф. дисс. Одесса, 1961.
- Тимофеев Н. Ф. В кн.: Влияние высокой температуры на животный организм и на организм человека, 36. М.—Л., 1934.
- Хайрутдинов Х. Ш., Тр. Инст. краевой экспер. мед. АН УзССР, 2, 54, Ташкент, 1961.
- Щербakov Ю. Ю. Особенности секреторной деятельности тонкого кишечника и поджелудочной железы в условиях высокой внешней температуры и инсоляции. Дисс. Ташкент, 1962.
- Юнусов А. Ю., За соц. здравоохран. Узбек., № 4, 105, Ташкент, 1954.
- Brooks I. J., G. W. Pipes, V. W. Roos, Journ. Animal. Sci., 21, № 3, 414, 1962.
- Johnson H. D., A. C. Ragsdale, Journ. Agric. Sci., 54, № 3, 421, 1960.
- La Barre J., E. Soaje-Echague, C. r. Soc. Biol., 127, 1453, 1953.
- Parry A. A., E. S. Nasset, Am. Journ. Physiol., 105, 78, 1933.
- Thompson R. D., I. E. Johnson, C. P. Breidenstein, A. I. Guidry, M. R. Baherjel, W. T. Burnet, Journ. Dairy Sci., 46, № 3, 227, 1963.

Поступило 15 VI 1964

---

EFFECT OF HIGH ENVIRONMENTAL TEMPERATURE ON PANCREATIC AND SMALL BOWEL SECRETION IN CATTLE

By A. A. Aliev and M. G. Amirov

From the All-Union Research Institute of Physiology and Biochemistry of Farm Animals, Borovsk; Azerbeidjan Research Institute of Veterinary Medicine, Baku

---



ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ  
ТЕМПЕРАТУРЫ КОЖИ У ЧЕЛОВЕКА

П. А. Золотов

Медицинский институт им. С. М. Кирова, Горький

Температурная реакция кожи у человека имеет закономерную коррелятивную связь с температурой воздуха в помещении (Маршак, 1930; Арнаутов, Веллер, 1931; Talbot, 1931; Андреева-Галанина, Галанин, 1936; Стажкова-Гольфарб, 1940; Тихомиров, 1951; Блудоров, 1954; Громбах, 1956, и др.), что не всегда учитывается даже в исследованиях последних лет. Например, в работе М. А. Грицевского с соавт. (1963) указывалось, что измерение температуры кожи проводилось «при постоянных условиях температуры (19—25°) влажности (40—50%) и скорости движения воздуха». При этих условиях была выведена суточная ритмика температуры кожи различных участков тела. Доказано, например, что температура кожи тыла кисти в течение суток изменялась в пределах 2.4° (28.5—30.9°). Между тем имеются данные, свидетельствующие о том, что по мере повышения температуры воздуха от 19 до 25° температура кожи тыла кисти повышается на 2—3° (Горомосов, 1951; Тихомиров, 1951; Глущенко, 1963, и др.). Естественно возникает вопрос, не является ли «суточный ритм температуры кожи человека», выведенный М. А. Грицевским, отражением суточного изменения температуры воздуха того производственного помещения, в котором измерялась температура кожи.

Даже и при одинаковых температурах воздуха различными авторами приводятся несколько отличные средние величины температуры поверхности кожи человека. Чем обусловлен этот факт? Имеется ли здесь закономерное явление или это результат неодинаковых условий в постановке наблюдений?

Если учесть, что исследования, связанные с изучением температурной реакции кожи, как правило, выполнялись в естественных условиях существования человека, когда на организм наряду с температурой воздуха оказывает влияние комплекс разнообразных факторов, то становится понятным, что элемент случайности имеет существенное значение в каждом исследовании. Здесь имеют значение и различие в приборах, применяемых для измерения температуры кожи, и неодинаковые контингенты исследуемых, и время адаптации испытуемых в данной температуре воздуха, и различный комплекс элементов микроклимата, на фоне которого изучается действие температуры воздуха, и время суток, когда проводится измерение, и др.

Но надо полагать, что возможны и закономерные различия в температурной реакции кожи на воздействие одной и той же температуры воздуха, ибо величина ответной реакции организма зависит не только от характера действующего фактора — интенсивности, длительности, дробности действия и пр., но и от состояния самого организма. Известно, в частности, что последнее подтверждено сезонными изменениями (Дюбуа, 1927; Gustafson, Benedict, 1928; Слоним с соавт., 1949; Слоним, Макарова, 1949; Иванов, 1954; Кандрор, Раппопорт, 1954; Добронравова, 1962, и др.).

Установлено, что организм испытывает функциональные изменения в процессе акклиматизации (Маршак, Верещагин, 1935; Умидова, 1939; Кандрор, 1952; Адольф, 1952; Данишевский, 1955; Бартон, Эндхолм, 1957; Авазбакиев, 1958; Юкусов, 1961; Арнольди, 1962, и др.).

А как эти изменения влияют на температурную реакцию кожи?

Целью настоящего исследования и было — уточнить вопрос, имеются ли сезонные и экологические различия в температурной реакции кожи человека и каковы причины их обуславливающие.

## МЕТОДИКА

Исследование проводилось в условиях естественного эксперимента, в разные сезоны года, в разных климатических зонах.

В г. Горьком в течение трех сезонов 1954 г. (осень, зима, весна) изучались температурные реакции кожи различных участков тела у 32 школьников 8—10-х классов

школы № 126 (практически здоровых и имеющих одинаковую форму одежды). Температура поверхности кожи (лоб, тыл кисти) измерялась ежедневно: после первого урока, во время большой перемены и после уроков. Одновременно с измерением температуры кожи проводились замеры величины радиационного теплообмена человек—ограждение, температуры, влажности, скорости движения воздуха и температуры ограждающих поверхностей в классной комнате. В г. Чите наблюдения проводились в течение зимнего и весеннего сезонов 1962—1963 гг. в типовых классных комнатах школы № 1, на таком же контингенте учениц, по такой же методике, как и в Горьком. Градуировка приборов выверялась в начале исследования и затем регулярно контролировалась.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные в табл. 1 данные свидетельствуют о корреляции температуры поверхности кожи и температуры воздуха. Динамика температуры кожи в разные сезоны характеризовалась тем, что при одних и тех же температурах воздуха в помещении температура кожи лба не имела сезонных различий, в то время как температура кожи периферической части тыла кисти при температурах воздуха в классных комнатах  $18-24^{\circ}$  осенью оказалась на  $2-3^{\circ}$  выше, чем зимой и на  $1-2^{\circ}$  выше, чем весной. Следовательно, при действии на организм человека разной температурой воздуха в разные сезоны года могут наблюдаться одинаковые показатели температуры кожи.

Какими причинами вызвана сезонность в температурной реакции кожи? Сезонная динамика температурной реакции кожи исследовалась при одинаковых температурах воздуха, но в условиях разного фона температуры ограждающих поверхностей и влажности воздуха, а следовательно, в условиях различной теплоотдачи излучением и проведением в разные сезоны годы.

Известно, что величина теплоотдачи излучением зависит от разницы температуры поверхности тел, вступивших в тепловую взаимосвязь. Температурный перепад воздух—внутренняя поверхность наружной стены осенью равнялась  $2-3^{\circ}$ , зимой  $-5.5-6^{\circ}$  и в конце весны  $-1.5-2.5^{\circ}$ . Такая же сезонная динамика наблюдалась и в отношении температурных перепадов воздуха с другими ограждениями.

Измеренные радиационные теплопотери человека к ограждениям убедительно подтвердили сезонное различие этих теплопотерь. Так, например, при температуре воздуха  $20^{\circ}$  радиационные теплопотери лоб—наружная стена (на расстоянии 0.6 м) осенью равнялись  $2.050 \cdot 10^{-3}$ , зимой  $2.285 \cdot 10^{-3}$  и весной  $1.930 \cdot 10^{-3}$  кал./см<sup>2</sup> · сек.

Если предположить наличие прямой зависимости динамик температуры кожи от сезонных изменений температуры ограждающих поверхностей, а следовательно, и интенсивности отдачи тепла излучением, то следовало ожидать, что температура поверхности кожи лба была бы различной в разные сезоны, а температура поверхности кожи кисти весной была бы выше, чем осенью. Однако в действительности нет коррелятивной связи между сезонными изменениями температурной реакции кожи и сезонными различиями лучистых теплопотерь.

Что касается относительной влажности воздуха, то зимой она равнялась в среднем  $37-50\%$ , а весной и осенью параллельно с повышением влажности наружного воздуха и в классных комнатах относительная влажность воздуха возрастала и достигала в среднем  $54-66\%$ .

Если учесть, что в условиях температур комфорта повышенная влажность увеличивает теплоотдачу проведением, и если предположить, что имеется пропорциональная зависимость между температурой кожи и сезонными различиями относительной влажности воздуха, то нужно было бы ожидать, что температура кожи осенью и весной была бы одинаковой, а зимой выше по сравнению с другими сезонами года. Однако такой зависимости не было обнаружено.

Таблица 1

Температура поверхности кожи (лоб, кисть) у школьников Горького в разные сезоны года: осенью (сентябрь—октябрь), зимой (декабрь—февраль) и весной (апрель—май)

Показатели	Сезоны	Температура воздуха в классных комнатах (в °С)													
		18		19		20		21		22		23		24	
		M	±m	M	±m	M	±m	M	±m	M	±m	M	±m	M	±m
Средняя температура поверхности кожи лба	Осень . . . . .	33.43	0.08	33.55	0.06	33.67	0.05	33.78	0.04	34.17	0.05	34.27	0.08	34.47	0.08
	Зима . . . . .	33.50	0.09	33.70	0.08	33.80	0.05	33.80	0.05	34.10	0.06	34.40	0.09	34.56	0.10
	Весна . . . . .	—	—	33.60	0.09	33.65	0.06	33.60	0.05	34.20	0.06	34.30	0.09	34.40	0.13
Средняя температура поверхности кожи тыла кисти	Осень . . . . .	27.50	0.28	28.15	0.14	29.50	0.12	30.00	0.12	30.20	0.14	31.40	0.19	31.60	0.23
	Зима . . . . .	25.20	0.20	26.00	0.16	26.30	0.12	26.70	0.14	29.00	0.17	30.20	0.21	31.00	0.25
	Весна . . . . .	—	—	26.70	0.27	28.20	0.21	28.20	0.16	29.40	0.19	30.50	0.26	31.00	0.32
Разница в температурах кожи лба и кисти	Осень . . . . .	5.98	—	5.40	—	4.17	—	3.78	—	3.97	—	2.87	—	2.87	—
	Зима . . . . .	8.30	—	7.70	—	7.50	—	7.10	—	5.10	—	4.20	—	3.56	—
	Весна . . . . .	—	—	6.90	—	5.45	—	5.40	—	4.80	—	3.80	—	3.40	—

Примечание. Испытуемых школьников 32; количество наблюдений температуры кожи при каждой температуре воздуха — от 68 до 234.

Таким образом, оказалось, что сезонные изменения температуры кожи в условиях комфортных (и близких к комфортным) температур воздуха в классных комнатах (Эрисман, 1898; Хлопин, 1930; Сальникова, 1941; Тихомиров, 1951; Шарова, 1954, и др.) не имели корреляции ни с сезонными изменениями температуры ограждающих поверхностей, ни с сезонными колебаниями относительной влажности воздуха.

Изложенное выше позволяет полагать, что закономерная сезонная ритмика температуры кожи человека, характеризующаяся изменением уровня температуры кожи периферических участков тела, является отражением сезонного изменения сосудистого тонуса и кровоснабжения периферических участков тела и сезонного изменения физической терморегуляции, за которыми стоят сложные функциональные изменения организма.

Но почему ритм именно таков, а не иной? Чем обусловлена более высокая температура кожи кисти осенью, а не зимой или весной?

Прежде всего следует заметить, что охлаждающие свойства классных комнат не являются, как указывалось выше, причиной повышения температуры кожи кисти. Здесь имеет место своеобразное состояние организма, возникающее под воздействием многих факторов. Подтверждением этого мнения послужили наблюдения за тепловым самочувствием 240 учениц 8—10-х классов, более 50% которых оценивали температуру воздуха в классных комнатах как комфортабельную осенью в диапазоне колебаний 17—23°, зимой 19—22° и весной 18—22° (Золотов, 1955).

Следовательно, тогда, когда кожа конечностей, которые, по образному выражению Н. К. Витте (1956), являются «резервуаром тепла», имеет более высокую температуру, организм легче осуществляет терморегуляцию и обладает большей возможностью поддерживать состояние теплового комфорта. По всей вероятности, это обусловлено тем, что за время предшествующих летне-осенних каникул и отдыха благодаря большому пребыванию на воздухе, занятию физкультурой, закаливанию и общему укреплению здоровья учащихся их организм привыкает к более динамичным температурным условиям. Это предположение согласуется с данными Л. П. Кондаковой-Варламовой и В. Н. Кардашенко (1960) о том, что закалывающие процедуры в виде ежедневной утренней гимнастики, обтирания, прогулок и мытья ног перед сном вызывают положительные сдвиги в терморегуляции и, в частности, — повышение температуры кожи на конечностях и уменьшение разницы между температурой кожи на центральных и на периферических участках тела.

Подтверждением высказанных предположений в известной мере явились и наблюдения за температурной реакцией кожи в условиях ультраконтинентального (по классификации Н. А. Чубукова) климата Восточного Забайкалья (табл. 2). Здесь, так же как и в г. Горьком, выявлена коррелятивная связь температуры кожи — температуры воздуха и тоже установлены сезонные различия в температурной реакции кожи на воздействие одной и той же температуры, но уровень температуры кожи конечностей оказался не одинаковым.

В г. Чите средняя температура кожи тыла кисти школьников была на 2.0—3.5° более высокой, чем у школьников в г. Горьком. По-видимому, состояние организма, характеризующееся более высокой температурой кожи конечностей, отличается большими возможностями терморегуляции в условиях частого и резкого изменения суточных, межсуточных и сезонных метеорологических показателей, что является характерной особенностью для ультраконтинентального климата Восточного Забайкалья.

Многие исследователи (Гурвич, Бурлова, 1940; Ривлина, 1952; Громбах, 1956, и др.) в качестве объективного критерия теплового состояния организма пользовались разностью между температурой кожи центрального и периферического участка тела. По данным наших исследований, разность между температурой кожи на лбу и на кисти, как и следовало



Таблица 2

Температура поверхности кожи (лоб, кисть) у школьников г. Читы в разные сезоны года: зимой (январь—февраль) и весной (20 апреля—20 мая)

Показатели	Температура воздуха в классных комнатах (в °С)															
	Сезоны		18		19		20		21		22		23		24	
	M	±m	M	±m	M	±m	M	±m	M	±m	M	±m	M	±m	M	±m
Средняя температура поверхности кожи лба	Зима . . . . .	32.98	0.12	33.45	0.07	33.40	0.05	33.60	0.05	33.78	0.06	34.57	0.10	34.73	0.13	
	Весна . . . . .	—	—	33.36	0.09	33.50	0.05	33.60	0.05	33.95	0.06	34.49	0.08	34.51	0.12	
Средняя температура поверхности кожи тыла кисти	Зима . . . . .	28.71	0.30	29.21	0.16	29.69	0.13	30.17	0.14	30.83	0.16	31.90	0.20	33.00	0.31	
	Весна . . . . .	—	—	29.76	0.21	30.34	0.17	31.00	0.15	31.33	0.14	31.85	0.17	32.62	0.18	
Разница в температурах кожи лба и кисти	Зима . . . . .	4.27	—	4.24	—	3.71	—	3.43	—	2.95	—	2.67	—	1.73	—	
	Весна . . . . .	—	—	3.60	—	3.16	—	2.66	—	2.56	—	2.34	—	1.89	—	

Примечание. Испытуемых школьников 28; количество наблюдений температуры кожи при каждой температуре воздуха — от 99 до 355.

ожидать, постепенно уменьшалась по мере повышения температуры воздуха от 18 до 25°. Однако величины этой разности осенью оказались менее значительными, чем весной, и были еще меньше, чем зимой. Кроме того, выявилось, что разница между температурой кожи лба и тыла кисти у учащихся в г. Горьком была почти в 2 раза более высокой, чем у учащихся в г. Чите. Например, зимой при температуре воздуха в классной комнате 18° разность температуры кожи лоб—кисть у учениц в г. Горьком равнялась 8.3°, а в г. Чите 4.27°, при температуре воздуха 24° — в г. Горьком 3.56, а в г. Чите 1.73°.

Обнаруженное различие в температурной реакции кожи, надо полагать, представляет собой явление приспособительного характера и свидетельствует о влиянии климатических условий на состояние и характер процессов терморегуляции и указывает на необходимость рассматривать температурную реакцию кожи в экологическом аспекте.

Однако экологическая связь температурной реакции кожи человека в нашем исследовании была обусловлена неодинаковой ответной реакцией кожи на воздействие одинаковых температур воздуха в одинаковые сезоны года и в разных климатических зонах. Но, быть может, здесь играли роль не экологические отношения, а наблюдалось простое различие ответной реакции кожи на действие разного (в разных климатических зонах) комплекса элементов микроклимата (влажность, скорость движения воздуха и температура ограждающих поверхностей), на фоне которого устанавливалась коррелятивная связь температуры воздуха и температуры кожи. Однако это предположение не подтвердилось.

При сопоставлении данных микроклимата классных комнат в г. Горьком и в г. Чите оказалось, что только относительная влажность воздуха была не одинаковой. В классных комнатах г. Горького она равнялась зимой в среднем 37—50% и весной 54—66%, а в г. Чите зимой влажность соответствовала 25—44%, а весной 22—45%. Однако обнаруженная разница во влажности воздуха (зимой эта разница практически отсутствовала) не могла явиться причиной, обусловившей неодинаковую температурную реакцию кожи (Громбах, 1956).

По данным И. С. Кандрор (1961), у аборигенов Севера и лиц, акклиматизировавшихся в условиях Севера, температура кожи конечностей выше, чем в условиях умеренного климата.

По данным наших наблюдений, в условиях резко континентального климата Восточного Забайкалья температура кожи конечностей также оказалась более высокой, чем в климатических условиях средней полосы европейской части России.

В отличие от сезонных изменений экологические изменения температуры кожи являются проявлением более глубоких изменений кровоснабжения и сосудистого тонуса периферических участков тела. В связи с этим температурная реакция кожи в определенной мере может служить показателем акклиматизации организма человека.

## ВЫВОДЫ

1. Температура кожи человека имеет закономерную коррелятивную связь с температурой воздуха в помещении, однако эта связь должна рассматриваться в зависимости от конкретных условий климата и сезонов года.

2. Температура кожи человека подвергается сезонным колебаниям, которые не одинаковы на различных участках тела. Более всего изменяется температура кожи конечностей.

3. Температура кожи человека зависит от климатических условий той или иной местности. В условиях ультраконтинентального климата Восточного Забайкалья (г. Чита) при комфортных (и близких к комфортным) температурах воздуха в помещении температура кожи перифериче-

ских участков тела более высокая (на 2—3.5°), а разница между температурой кожи центрального и периферического участка менее значительная (в два раза), чем в климатических условиях центрального района европейской части страны (г. Горький).

4. Экологической и сезонной зависимостью обусловлены неодинаковые температурные реакции кожи человека в равноценных условиях микроклимата помещений. Это обстоятельство необходимо учитывать при нормировании и гигиенической оценке температуры воздуха.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Авазбакиева М. Ф. Влияние климата Казахстана и Киргизии на организм человека. Алма-Ата, 1958.
- Адольф Э. В кн.: Физиология человека в пустыне. М., 1952.
- Андреева-Галанина Е. Ц., Н. Ф. Галанин. В сб.: Работа в горячих цехах с профессионально-гигиенической точки зрения, в. 18, 43, Л., 1936.
- Арнаутов Г. О., Е. Г. Веллер. Гигиена, безоп. и патолог. труда, № 8-9, 23, 1931.
- Арнольди И. А. Акклиматизация человека на Севере и Юге. М., 1962.
- Бартон А., О. Эдхолм. Человек в условиях холода. М., 1957.
- Блудоров А. С. Особенности терморегуляции у детей раннего возраста. М., 1954.
- Витте Н. К. Тепловой обмен человека и его гигиеническое значение. Киев, 1956.
- Глуценко А. Г. Гигиеническое обоснование выбора ориентации классных комнат в условиях средней климатической полосы Украины. Дисс. Киев, 1963.
- Горомосов М. С., Гигиена и санит., № 8, 3, 1951.
- Грицевский М. А., В. Ф. Коновалов, Н. А. Тартыгин, Физиолог. журн. СССР, 49, № 4, 489, 1963.
- Громбах С. М. Гигиеническое обоснование норм температуры воздуха в учреждениях для детей раннего возраста. М., 1956.
- Гурвич Б. И., Л. Я. Бурлова. В сб.: Метеорологический фактор и его влияние на организм. Л., 1940.
- Данишевский Г. М. Акклиматизация человека на Севере. М., 1955.
- Добронравова Н. П. Гигиена и санит., № 5, 100, 1962.
- Дюбуа Е. Обмен веществ. М.—Л., 1927.
- Золотов П. А. Гигиеническая характеристика микроклимата классных комнат восточной, южной, западной и северной ориентации в г. Горьком. Дисс. Горький, 1955.
- Иванов А. М. В сб.: Опыт изучения регуляции физиологических функций в естественных условиях существования организмов, 3, 106, М., 1954.
- Кандрор И. С. Физиологические сдвиги в организме человека в процессе акклиматизации в Арктике. Дисс. М., 1952; в кн.: Физиология, теплообмен и гигиена промышленного микроклимата. М., 1961.
- Кандрор И. С., К. А. Раппорт. В сб.: Опыт изучения регуляций физиологической функции в естественных условиях существования организмов, 3, 153, М., 1954.
- Кондакова-Варламова Л. П., В. Н. Кардашенко, Гигиена и санит., № 1, 100, 1960.
- Маршак М. Е., Гигиена, безоп. и патолог. труда, № 6, 11, 1930.
- Маршак М. Е., Н. К. Вережагин, Арх. биолог. наук, 39, в. 3, 563, 1935.
- Ривлина Х. С., Вопр. педиатр., № 2, 39, 1952.
- Сальникова Г. П., Гигиена и санит., № 3, 57, 1941.
- Слоним М. И. Вопросы климатофизиологии. Ташкент, 1939.
- Слоним А. Л., А. Р. Макарова, Тр. Сухумск. биолог. станции АМН СССР, 22, 1949.
- Слоним А. Л., Р. П. Ольнянская, С. О. Руттенбург. В кн.: Опыт изучения периодических изменений физиологических функций в организме. М.—Л., 1949.
- Стажкова-Гольфарб Н. Ф. В сб.: Метеорологический фактор и его влияние на организм. Л., 1940.
- Тихомиров П. Е. Опыт физиолого-гигиенического обоснования рационального температурно-влажностного режима в детских помещениях. Дисс. Горький, 1951.
- Умидова З. И. Цит. по: М. Слоним, 1939.
- Хлопин Г. В. Курс общей гигиены. М.—Л., 1930.
- Шарова М. А., Тез. Научн. сесс. сан.-гигиен. инст. и каф. гигиены мед. инст. РСФСР 17—22 июня 1954, 91, М., 1954.
- Эрисман Ф. Ф. Краткий учебник по гигиене. М., 1898.

Ю к у с о в А. Ю. Физиология крови человека и животных в жарком климате. Ташкент, 1961.

G u s t o f s o n F., G. B e n e d i c t, Am. Journ. Physiol., 36, 43, 1928.

T a l b o t F. B., Am. Journ. disc. child., 42, № 4, 11, 1931.

Поступило 30 XI 1964

---

ECOLOGICALLY CONDITIONED AND SEASONAL VARIATIONS  
OF SKIN TEMPERATURE IN MAN

By *P. A. Zolotov*

From the S. M. Kirov Medical Institute, Gorki

---



ИЗМЕНЕНИЕ МЫШЕЧНОЙ РАБОТОСПОСОБНОСТИ  
ПОСЛЕ ПРЕБЫВАНИЯ ЧЕЛОВЕКА В УСЛОВИЯХ ГИПОКИНЕЗИИ

Н. И. Таранов и Н. Е. Панферова

Москва

Можно полагать, что при длительных полетах в условиях невесомости будет наблюдаться состояние резкого снижения мышечной активности в результате ограничения усилий, связанных с поддержанием и изменением позы. По-видимому, в этих условиях значительно изменится способность человека выполнять работу, связанную с физическими усилиями. В работах М. Р. Могендовича (1961), Гравелайна (Gravelin, 1961), Т. Т. Джамгарова и Н. А. Матюшкиной (1962), А. В. Коробкова (Коробков и соавт., 1962) было показано, что длительное пребывание человека в условиях ограниченной подвижности приводит к ухудшению способности выполнять работу, связанную с применением статических усилий.

В задачу настоящей работы входило изучение изменения способности человека выполнять ритмичную работу с физической нагрузкой после пребывания в условиях ограниченной подвижности и минимальных мышечных напряжений для поддержания позы.

## МЕТОДИКА

Условия ограничения позы создавались путем помещения исследуемых в специальное кресло или водную среду. В опытах участвовали здоровые мужчины в возрасте 20—25 лет. Длительность экспериментов была от 2 до 11 суток. Исследования проводились на протяжении 3 дней до начала эксперимента и в течение нескольких дней после его окончания. Опыты проводились в двух вариантах. Работа в обоих вариантах выполнялась под удары метронома в темпе 30 или 60 раз в 1 мин.

В первом варианте испытуемому предлагалось выполнять работу на кистевом эргометре (сжимая и отпуская его ручки), при этом предлагалось прилагать максимальные усилия в течение всей работы. Во втором варианте с целью дозирования мышечных усилий, необходимого для сопоставления величин биоэлектрической активности работающих мышц до и после пребывания в условиях ограниченной подвижности, работа выполнялась с постоянной величиной нагрузки. Для этого груз весом 5 кг на плечевом эргометре поднимался на высоту 50 см. Окончание работы в обоих вариантах определялось отказом исследуемого продолжать ее вследствие утомления.

Во время выполнения работы как в первом, так и во втором вариантах регистрировалась ее длительность и записывалась эргограмма и электромиограмма (ЭМГ) с мышц плеча или предплечья (*m. biceps brachii*, *m. ext. carpi radialis*, *m. flexor digiti. sublimis*). Токи действия отводились с помощью накожных пластинчатых электродов.

Определение величин биоэлектрической активности при обработке ЭМГ производилось фотометрическим методом, разработанным Н. И. Тарановым. Величина биоэлектрической активности выражалась в «АЕ»-единицах. Единица «АЕ» соответствовала отклонению светового указателя фотометра на одно деление шкалы при анализе участка осцилографической бумаги длиной 5 см с записью контрольной линии, полученной при постоянной яркости свечения луча (точки) катодной трубки электромиографа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полученные данные показали, что после пребывания человека в условиях ограниченной подвижности уменьшилась длительность выполнения работы (рис. 1). Сила максимального сжатия ручек кистевого эргометра снизилась на 10—15%. Вариативность длительности рабочих циклов увеличилась (табл. 1).

Таблица 1

Коэффициент вариаций (в %) высоты зубцов и времени рабочих циклов эргограммы при работе на кистевом и плечевом эргометрах до и после пребывания исследуемых в условиях ограниченной мышечной деятельности

Коэффициент вариации	Исследуемый и длительность опыта (в сутках)	Условия опыта	В начале работы			В конце работы		
			до опыта	после опыта	через 1 сутки после опыта	до опыта	после опыта	через 1 сутки после опыта
Высота зубцов эргограммы (кистевой эргометр)	С—нко, 11.5 .	В воде	3.1	5.1	6.5	12.5	14	14
	Н—нко, 5.5 .	В кресле	5.0	4.6	7.1	19	23	14
Время рабочих циклов (плечевой эргометр)	К—ков 1.5 .	В воде	2.8	5.0	5.0	5.0	4	7.6
	А—нов, 5.5 .	» »	2.8	4.6	4.9	5.1	5.4	4.3
	Р—гус, 5.5 .	В кресле	3.9	4.3	3.7	4.3	6.3	3.3

Биоэлектрическая активность работающих мышц после пребывания человека в течение 1—3 дней в условиях ограниченной подвижности увеличивалась в 1.5—2 раза по сравнению с контрольной записью до начала эксперимента. После более длительного пребывания человека в состоянии мышечной бездеятельности биоэлектрическая активность, наоборот, снижалась (табл. 2). Анализ ЭМГ по частоте колебаний потен-

Таблица 2

Величина биоэлектрической активности (в условных единицах «АЕ») правой двуглавой мышцы плеча, поверхностного сгибателя пальцев и длинного разгибателя кисти при выполнении работы до и после пребывания исследуемых в условиях ограниченной мышечной деятельности

Испытуемый	Длительность опыта (в сутках)	Условия опыта	Работа на эргометре	Биоэлектрическая активность мышц правой руки											
				двуглавой				поверхностного сгибателя пальцев				длинного разгибателя кисти			
				в начале работы		в конце работы		в начале работы		в конце работы		в начале работы		в конце работы	
				до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта
К—хов	1.5	В воде	Плечевом	28	40	32	60	—	—	—	—	—	—	—	—
А—нов	5.5	В воде	То же	28	24	36	32	—	—	—	—	—	—	—	—
Р—гус	5.5	В кресле	» »	34	14	50	28	—	—	—	—	—	—	—	—
С—нко	11.5	В воде	Кистевом	—	—	—	—	8	6	6	4	16	14	17	15
Н—ко	5.5	В кресле	То же	—	—	—	—	7	1	6	1	20	8	18	5

циала показал, что частота осцилляций ЭМГ до и после опыта, как правило, изменялась незначительно. Изменения биоэлектрической активности происходили главным образом за счет изменения величины амплитуды потенциала (рис. 2). Из данных табл. 2 и рис. 2 можно видеть, что биоэлектрическая активность мышц к концу выполнения работы по мере развития утомления, как правило, увеличивалась. Однако в некоторых опытах отмечалось ее снижение. Такое снижение наблюдалось в тот период работы, когда она выполнялась с помощью значительных волевых усилий после наступления утомления. Восстановление наблюдаемых сдвигов в функциях мышечной системы происходило на протяжении 3—5 дней после окончания эксперимента.

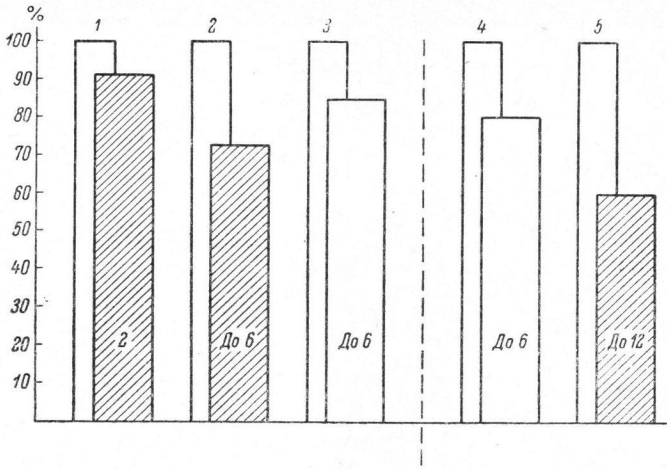


Рис. 1. Длительность работы на эргографе после пребывания в условиях ограниченной подвижности (в % по отношению ко времени работы в обычных условиях).

1—3 — опыты с работой на плечевом эргографе, 4—5 — на кистевом эргографе. Заштрихованные столбики — опыты в воде, белые столбики — опыты на специальном кресле. Цифры внутри столбиков — длительность опыта (в сутках).

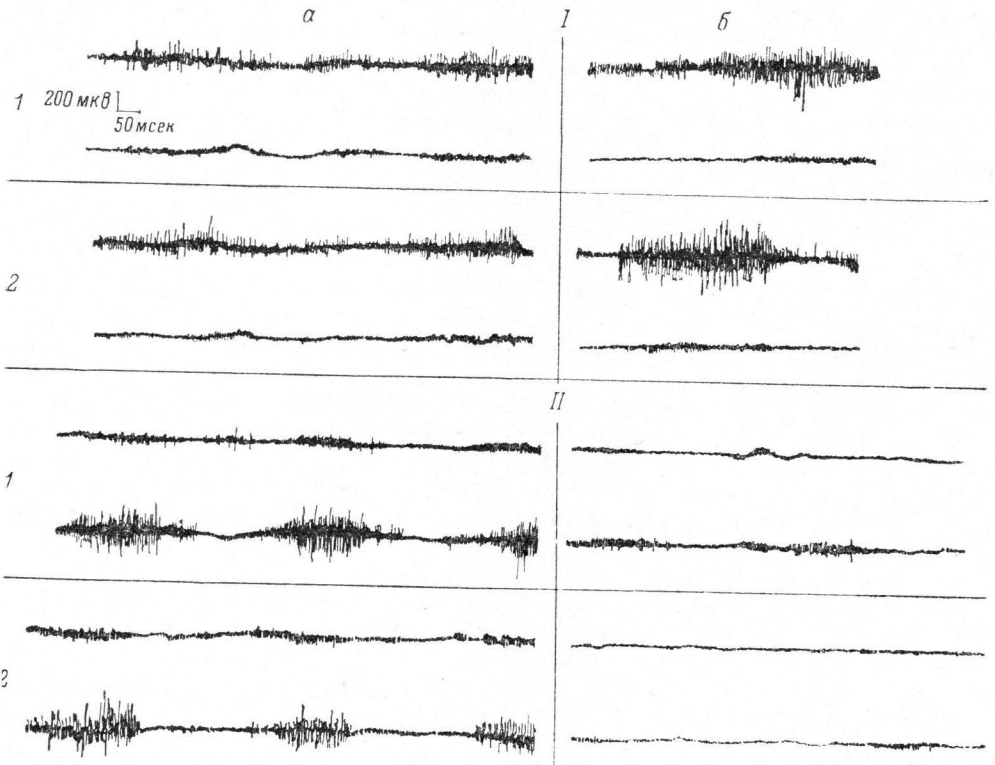


Рис. 2. ЭМГ при работе на эргографах: плечевом (I), испытуемый К—ков, и кистевом (II), испытуемый Н—ко.

а — до начала опыта (контроль); б — после окончания опыта. Верхняя кривая на I — m. biceps brachii, нижняя — m. ext. carpi radialis; на II соответственно — m. flexor digit. sublimis и m. ext. carpi radialis.

При анализе данных, записанных при работе на кистевом эргометре, эргограммы имели 3 характерных периода. В первом периоде величина зубцов была постоянной. Во втором периоде величина зубцов была также устойчива, но отличалась от первой меньшей их высотой. Третий период работы (период борьбы с развивающимся утомлением) характеризовался волнообразным колебанием высоты зубцов эргограммы. В этом периоде заканчивалась работа из-за отказа испытуемого продолжить ее вследствие появления неприятных субъективных ощущений в виде болей в работающих мышцах.

После пребывания в условиях ограниченной подвижности длительность первого и второго периодов сократилась в 2—3 раза. У испытуемого С—ко второй период вовсе отсутствовал. Все периоды работы характеризовались более выраженной неравномерностью колебаний максимальных усилий. Из данных табл. 1 можно видеть, что коэффициент вариаций прикладываемых усилий после пребывания в условиях ограничения мышечной активности увеличился.

Во втором варианте работы величина прилагаемых усилий была постоянной, что нашло свое отражение в виде постоянства высоты зубцов эргограммы. Однако анализ эргограмм показал, что после пребывания в условиях ограниченной подвижности несколько нарушалась ритмичность выполняемой работы. Вариабильность времени рабочих циклов (подъем, опускание груза) увеличилась (табл. 1). Исследуя мышечную работоспособность на плечевом эргографе, Г. К. Киршнер (1959) указывал, что ритмичность работы является очень чувствительным показателем функционального состояния двигательного анализатора.

Увеличение коэффициента вариации времени выполнения рабочего цикла в настоящих исследованиях, по-видимому, следует рассматривать как показатель нарушения качества работы после пребывания человека в условиях ограниченной мышечной деятельности, связанный с нарушением двигательного стереотипа.

На основании полученных данных можно сделать вывод, что пребывание человека в условиях ограниченной мышечной деятельности ухудшает функциональное состояние двигательного аппарата. Эти сдвиги характеризуются более быстрым развитием утомления при выполнении мышечной работы, снижением силы мышечных сокращений, нарушением ритмичности работы и изменением биоэлектрической активности работающих мышц. Следовательно, пребывание человека в состоянии ограниченной мышечной активности ухудшает его способность выполнять мышечную работу. Это необходимо учитывать при разработке физиолого-гигиенических требований к рабочему месту для профессий, связанных с длительным пребыванием в условиях ограничения двигательной активности человека.

#### ВЫВОДЫ

1. Ограничение мышечной активности, которое может иметь место в космическом полете, ухудшает функциональное состояние двигательного аппарата.

2. Функциональные сдвиги в мышечном аппарате при динамической работе характеризуются более быстрым утомлением.

3. Качество динамической работы после пребывания человека в условиях ограниченной мышечной активности снижается. Снижение характеризуется уменьшением силы мышечных сокращений и нарушением ритмичности работы.

4. Биоэлектрическая активность работающих мышц после пребывания человека в течение 1—3 дней в условиях ограниченной мышечной активности увеличилась в 1.5—2 раза. После более длительного пребывания человека в состоянии мышечной бездеятельности биоэлектрическая активность работающих мышц снизилась по сравнению с контрольными опытами до начала эксперимента.



## ЛИТЕРАТУРА

- Д ж а м г а р о в Т. Т., Н. А. М а т ю ш к и н а. Цит. по: А. В. Коробков, В. А. Шкур-  
дода, Н. Н. Яковлев, Е. С. Яковлева. 1962.
- К и р ш н е р Г. К. Координационные сдвиги во время ритмической работы.  
Автореф. дисс. М., 1959.
- К о р о б к о в А. В., В. А. Ш к у р д о д а, Н. Н. Я к о в л е в, Е. С. Я к о в -  
л е в а. Физическая культура людей различного возраста. М., 1962.
- М о г е н д о в и ч М. Р. В сб.: Экспер. исслед. по физиолог., биохим. и фармаколог.,  
в. 3, Пермь, 1961.
- G r a v e l i n e D. E., *Aerospace Med.*, 32, 5, 387, 1961.

Поступило 28 II 1964

---

CHANGES IN WORKING CAPACITY OF MUSCLE AFTER  
EXPOSURE OF MAN TO HYPOKINETIC CONDITIONS

By *N. I. Taranov* and *N. E. Panferova*

Moscow

---

МЕТАБОЛИЗМ ГЛЮКОЗЫ, ЛАКТАТА И ПИРУВАТА  
В ПОЧКАХ СОБАКИ IN VIVO

Я. Яцина, В. Тишлер, А. Гомбош и Е. Матэова

Кафедра охраны ребенка и кафедра нормальной и топографической анатомии Медицинского факультета Университета им. П. И. Шафарика, г. Кошице, Чехословакия

О метаболизме почек *in vivo* в литературе имеется мало данных (Levy, 1959), а те что есть обычно ограничиваются измерением потребления кислорода и выделения углекислоты (Soling, Smidt, 1960). Задачами настоящей работы явилось изучение метаболизма глюкозы, лактата и пирувата в почках у собак *in vivo*.

## МЕТОДИКА

Опыты были проведены на 9 беспородных собаках обоего пола весом от 21 до 29 кг (средний возраст 4 года). Опыты проводились утром после ночной голодовки подопытных животных под тиопенталовым (СПОФА) наркозом. Артериальная кровь отбиралась при помощи иглы Курнанда, вводимой в а. *dorsalis pedis* или в бедренную артерию. Венозную кровь получали при помощи катетера, введенного в почечную вену через v. *spermatica sinistra* или v. *testicularis*, которая выше места введения катетера перевязывалась. Почечное нервное сплетение оставалось неповрежденным.

При изучении основных функций почек мы пользовались стандартной методикой очищения, с употреблением инулина и ПАГа (Brod, 1962). Во время контрольного периода с интервалами 30 мин. брались по две пробы мочи. Среднюю величину обеих контрольных проб мы принимали за исходную при сравнении с данными, полученными во время нагрузки лактатом. Сначала вводили одномоментно 1 молярный рацемический раствор лактата натрия в количестве 8—9 мл на 1 кг веса животного, после чего начинали постоянное введение в количестве приблизительно 0.08 мл/мин. при помощи инфузионного электроприбора. Через час после введения лактата брали 4—6 проб мочи, причем каждая проба собиралась в течение 30 мин. Для достижения достаточного диуреза и во избежание дегидратации, вызываемой гипертоническим раствором лактата натрия, перед опытом животному через желудочный зонд вводили воду в количестве 50 мл/кг веса. При взятии крови для предотвращения свертывания применяли сухой гепарин (СПОФА). Кровь для исследования резервной щелочности брали под парафиновое масло.

В пробах крови определяли процентное соотношение плазмы и форменных элементов, а в плазме — концентрацию инулина, ПАГа, лактата и пирувата. В каждой пробе мочи определяли концентрацию инулина, ПАГа, лактата, пирувата и величину pH.

У двух собак, кроме вышеуказанных параметров, мы следили и за гликемией как в артериальной, так и в венозной крови.

Инулин и ПАГ определяли модифицированной методикой Вестердала (Vesterdal, 1950). Лактат и пируват как в плазме, так и в моче определяли энзиматическим способом (Scholz a. o., 1959), употребляя реактивы Берингера; резервную щелочность крови — в манометрическом приборе Ван Слайка (Hornolka, 1956); водородный показатель — pH-метром марки E. I. L., Wibron типа 33-B; содержание сахара в крови по Шомоди—Нелзон (Hornolka, 1956).

После опыта исследованную почку извлекали и взвешивали (без жировой капсулы) с целью пересчета полученных величин на 100 г почечной ткани.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В контрольном периоде и во время нагрузки артериовенозная разница содержания глюкозы бывала как положительной, так и отрицательной, колеблясь в пределах от 4.9 до 1.7 мг в 100 мл крови. Это свидетельствует о том, что почки то задерживают, то отдают глюкозу, причем в течение опыта мы наблюдали переход задержки в освобождение глюкозы, и наоборот, в количествах чаще всего порядка  $\pm 6.0$  мг на 100 г почечной ткани в 1 мин.

Средняя концентрация лактата в плазме артериальной крови до нагрузки составляла  $13.16 \pm 0.92$  мг% ( $1373.8 \pm 9.576$  мкмоль/л), а в плазме крови почечной вены  $11.47 \pm 0.86$  мг% ( $1193.80 \pm 8.95$  мкмоль/л). После нагрузки концентрация лактата в артерии статически достоверно не изменялась, а в вене повышалась до  $85.95 \pm 4.77$  мг% ( $8945.80 \pm 49.65$  мкмоль/л); средний уровень артериовенозной разницы возрастал с 1.69 мг% ( $180.0$  мкмоль/л) до 4.36 мг% ( $453.79$  мкмоль/л).

Количество лактата, выделяемого почками в течение 1 мин. на 100 г почечной ткани, очищение лактата в 1 мин. 100 г почечной ткани, резорбция лактата, выраженная в проценте профильтрованного количества, и количество лактата, резорбированного из 1 мл гломерулярного фильтрата до и после

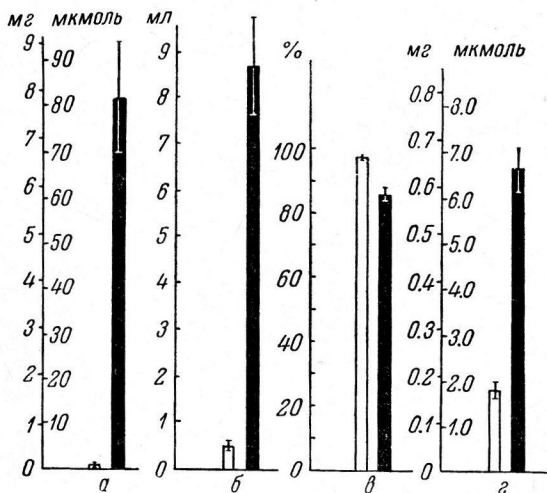


Рис. 1. Показатели, характеризующие обмен лактата.

а — количество лактата, выделенного 100 г почечной ткани в 1 мин.; б — очищение лактата 100 г почечной ткани в 1 мин.; в — резорбция лактата почечной ткани в 1 мин.; г — количество лактата резорбированного из 1 мл гломерулярного фильтрата. Светлые столбики — до нагрузки лактатом натрия, черные — после нагрузки.



Рис. 2. Индивидуальные и средние величины задержания или отдачи лактата 100 г почечной ткани в 1 мин.

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

нагрузки, представлены на рис. 1. Статистической оценкой было показано, что все четыре исследованных нами параметра после нагрузки значительно отличались от контрольных показателей.

Индивидуальные и средние количества лактата, задерживаемого или освобождаемого почкою, показаны на рис. 2. На рис. 2 видно, что как в стадии контрольной, так и в стадии нагрузки лактат в одних случаях

почкою задерживался, в других случаях освобождался. Кроме того, при оценке индивидуальных величин до и после нагрузки у одной и той же собаки мы наблюдали переход задержки в освобождение, и наоборот.

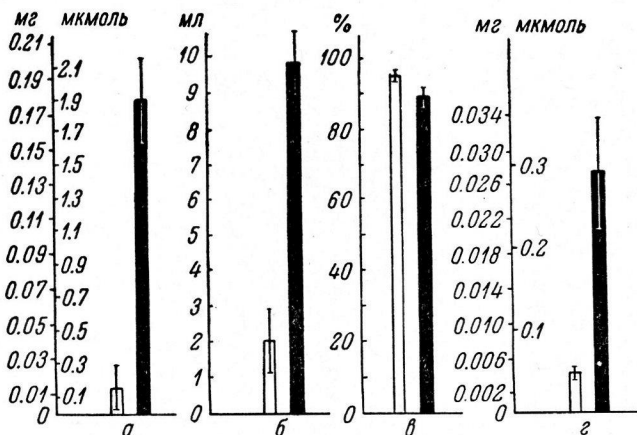


Рис. 3. Показатели, характеризующие обмен пирувата.

а — количество пирувата, выделенного 100 г почечной ткани; б — очищение пирувата 100 г почечной ткани; в — резорбция пирувата, выраженная в процентах от фильтрованного количества; г — количество пирувата, резорбированного из 1 мл гломерулярного фильтрата.

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

Величина задержки лактата до нагрузки составляла в среднем  $4.735 \pm 4.550$  мг/мин. · 100 г ( $49.284 \pm 44.234$  мкмоль/мин. · 100 г), а после нагрузки  $3.162 \pm 9.028$  мг/мин. · 100 г почечной ткани ( $32.910 \pm 93.965$  мкмоль/мин. · 100 г), причем разница между этими величинами была статистически не достоверна.



Рис. 4. Индивидуальные и средние величины задержания или отдачи пирувата 100 г почечной ткани в 1 мин.

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

Средняя концентрация пирувата в плазме артериальной крови до нагрузки составляла  $0.388 \pm 0.034$  мг% ( $41.52 \pm 3.26$  мкмоль/л), а в плазме крови почечной вены  $0.31 \pm 0.038$  мг% ( $32.00 \pm 4.04$  мкмоль/л). Это давало артериовенозную разницу, равную  $0.087$  мг% ( $9.25$  мкмоль/л), которая статистически была не вполне достоверной.

После нагрузки лактатом концентрация пирувата значительно повышалась; в артериальной крови она составляла  $1.756 \pm 0.075$  мг% ( $186.68 \pm 7.97$  мкмоль/л), а в плазме крови почечной вены  $2.556 \pm 0.106$  мг% ( $271.73 \pm 11.27$  мкмоль/л), результатом чего является статистически вполне



достоверное повышение артериовенозной разницы до 0.80 мг% ( $-85.05$  мкмоль/л).

Количество пирувата, выделенного почками в течение 1 мин. на 100 г почечной ткани, очищение пирувата за 1 мин. 100 г почечной ткани, резорбция, выраженная в процентах профильтрованного количества, и количество резорбированного пирувата из 1 мл гломерулярного филтратата до и после нагрузки лактатом приведены на рис. 3. Все четыре исследованных нами параметра после нагрузки лактатом статистически достоверно отличались от контрольных величин.

Индивидуальные и средние количества пирувата, задерживаемого или освобождаемого почками, показаны на рис. 4.

Как видно на рис. 4, задержка пирувата в среднем для всех собак составляла  $0.816 \pm 0.400$  мг/мин.  $\cdot 100$  г почечной ткани ( $8.64 \pm 4.25$  мкмоль/л.) После нагрузки наблюдалась отдача пирувата, составляющая в среднем  $3.37 \pm 0.75$  мг/мин.  $\cdot 100$  г почечной ткани ( $39.66 \pm 8.01$  мкмоль/л.). Эти величины статистически достоверно отличаются от полученных в контрольных условиях.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

О сущности метаболизма почек, как и о субстрате, который в почках потребляется *in vivo*, пока что мало известно (Richterich, Franz, 1960). Опыты *in vitro* показали, что почечная ткань содержит все ферменты, нужные для окислительного использования глюкозы и ее продуктов, а также аминокислот и жирных кислот (Söling, Schmidt, 1960). По-видимому, в метаболизме почек значительное место занимает цикл трикарбонных кислот. Это следует из опытов *in vitro*, а также подтверждается тем, что все продукты цикла Кребса были найдены в моче выших животных (Lee a. o., 1962).

Опыты Ли и сотр. (Lee a. o., 1962), проведенные *in vitro*, показали, что срезы почек крыс потребляют глюкозу, манозу и фруктозу и что глюкоза используется как на синтез гликогена, так и на образование лактата. Блум (Bloom, 1955) показал, что срезы почек крыс, используя глюкозу, меченную  $C^{14}$ , продуцируют  $C^{14}O_2$ , причем последнего образуется больше из глюкозы-6- $C^{14}$ , нежели из глюкозы 1- $C^{14}$ . Последнее характерно только для почечной и мозговой тканей. Флинн и сотр. (Flinn a. o., 1961) показали, что срезы почек крыс лучше всего утилизируют фруктозу, в меньшей степени глюкозу и незначительно манозу. Прибавление инсулина в питательную среду срезов почки не влияет на потребление глюкозы. В срезах почек крыс, страдающих диабетом, значительно понижается метаболизм глюкозы. Добавление флоридзина в питательную среду не изменяло метаболизма глюкозы. Этот факт говорит о том, что метаболизм и перенос глюкозы в почках проходят независимо друг от друга (Flinn a. o., 1961).

В противоположность сказанному выше, опыты *in vivo* показали, что глюкоза в нормальных условиях почками или совсем не потребляется, или потребляется в малом количестве. Мериел и соавт. (Mériel a. o., 1958) у людей *in vivo* не нашли взаимосвязи потребления или образования глюкозы с почечным кровотоком или диурезом. Однако они допускают потребление глюкозы почками, поскольку во время гипергликемии чаще наблюдали отрицательную, а во время гипогликемии положительную артериовенозную разницу глюкозы. Особенно значительным потреблением глюкозы в почках является в состояниях апокси. По Селингу и Шмидту (Söling, Schmidt, 1960), артериовенозная разница глюкозы в почках собак *in vivo* практически нулевая и значительно не изменяется даже после инфузии глюкозы или инсулина. Хинард с соавт. (Chinard a. o., 1959) при введении меченой глюкозы в почечную артерию показали, что только 0.2% глюкозы метаболически переходит в  $CO_2$ . Таким образом,  $CO_2$ , образовавшаяся из глюкозы, составляла 1.6% от всего ее количества, образовавшегося в почке. Результаты наших опытов с исследователем метаболизма глюкозы в почках собак *in vivo* в основном согласуются с данными Мериела с соавт. (Mériel a. o., 1958).

Определение уровня сахара в крови из почечной артерии и вены с одновременным измерением потребления  $O_2$  и выделения  $CO_2$  не обязательно дают верную картину метаболизма глюкозы в почке; потребление и выделение глюкозы почкой могут быть в динамическом равновесии (Mériel a. o., 1958; Levy, 1962). Кроме того, глюкоза (вероятно в неизменной форме) может в почках накапливаться, как это показали Брулл с соавт. (Brull a. o., 1956), используя методику трансплантации и перекрестного кровообращения у собак. При резком снижении гликемии эта задержанная глюкоза может освобождаться и поступать в систему кровообращения. Главные трудности оценки метаболизма глюкозы *in vivo* заключаются в том, что методика очищения и дыхательный коэффициент информируют только об общем эффекте, слагающемся из ряда процессов интермедиарного метаболизма (Mériel a. o., 1958; Richterich, Franz, 1960).

Некоторые механизмы этих процессов по отношению к метаболизму глюкозы были объяснены изучением метаболизма лактата и пирувата.

Гансон и соавт. (Hanson а. с., 1964) установили, что прибавление лактата в питательную среду, где помещались срезы крысиных почек, сопровождалось синтезом глюкозы. Ли с соавт. (Lee а. о., 1962) показали, что в питательной среде, где находятся срезы, в случае добавления глюкозы, согласно данным Леви (Levy, 1959), образуется лактат. Почки собак *in vivo* потребляют лактат в количестве 20.7 мкмоль/мин. · 100 г почечной ткани. Если бы лактат окислялся полностью, то на это надо было бы использовать  $\frac{1}{5}$  кислорода, потребленного почками. Количество потребленного лактата

было пропорционально почечному кровотоку, поскольку артериовенозная разница лактата в почке не изменялась. После нагрузки лактатом натрия увеличилось потребление лактата и повышалась его артериовенозная разница. Селинг и Шмидт (Söling, Schmidt, 1960) у собак и Мерил с соавт. (Meriel а. о., 1958) у людей *in vivo* наблюдали как освобождение, так и задержку лактата. При низких концентрациях его в плазме крови почка отдавала лактат в систему кровообращения, а при высоких концентрациях задерживала его. Потребление лактата в почках, по Мерилу и соавт., не заканчивается полным его окислением. Это находится в согласии с наблюдением Когена (Cohen, 1960) о том, что после нагрузки лактатом в почках не повышается ни выделение  $\text{CO}_2$ , ни потребление  $\text{O}_2$ . Возможно, что часть лактата используется для синтеза глюкозы. Так, Рейнеке (Reinecke, 1955) показал, что у крыс после эвисцерации повышается концентрация лактата в плазме и одновременно повышается артериовенозная разница глюкозы в сосудах почки. С другой стороны, глюкоза может быть источником образования лактата в почках, потому что после введения меченой глюкозы в почечную артерию изотоп углерода был найден и в лактате (Chinard а. о., 1959). В опытах как *in vivo*, так и *in vitro* была показана связь между обменом лактата и обменом продуктов промежуточного метаболизма глюкозы, а также аминокислот и жиров (Mériel а. о., 1958). Была показана и взаимосвязь метаболизма лактата и пирувата (Berger а. о., 1960).

Результаты наших экспериментов подтверждают, что лактат в почках может задерживаться; но мы не могли констатировать зависимость между концентрацией лактата в плазме крови и задержкой или освобождением его почками. Наши опыты свидетельствуют о том, что почки интенсивно резорбируют лактат из гломерулярного фильтрата, а потому в мочу поступает только 0.64% из профильтрованного количества. Резервная емкость тубулярной резорбции при этом значительна, так как во время нагрузки в среднем резорбировалось из каждого миллилитра гломерулярного фильтрата в четыре раза больше лактата, чем до нагрузки.

Опыты со срезами почек крыс *in vitro* показали, что введение в инкубационную среду пирувата, меченого по углероду, приводит к появлению метки ( $\text{C}^{14}$ ) в составе глюкозы, гликогена, лактата, жирных кислот и угольной кислоты (Landau, 1960; Flinn а. о., 1961; Hanson а. о., 1961; Lee а. о., 1962). Леви (Levy, 1962) установил, что пируват в почках собак *in vivo* при нормальных условиях не задерживается и что его задержка происходит только после нагрузки пируватом. Мерил с соавт. (Mériel а. о., 1958) у людей и собак наблюдали в нормальных условиях как освобождение, так и задержку пирувата почками. Селинг и Шмидт (Söling, Schmidt, 1960) утверждают, что задержка пирувата по сравнению с лактатом является значительно меньшей;

даже если предположить, что он полностью окисляется, на это расходуется только  $\frac{1}{10}$

кислорода, потребляемого во время окисления лактата. Леви показал, что после инфузии лактата повышается плазматическая концентрация пирувата; это имело место и в наших опытах. На основании полученных нами данных мы пришли к заключению, что источником пирувата являются и почки, поскольку артериовенозная разница была всегда отрицательной. В почках пируват может образоваться из лактата, глюкозы, аланина, глицерина и жирных кислот (Lindsay, Barker, 1958; Mériel а. о., 1958). При повышении плазматической концентрации пирувата после инфузии лактата натрия включаются также и внепочечные факторы (Cohen, Wittmann, 1963).

Наши исследования обмена пирувата в почках подтверждают мнение, что пируват может *in vivo* продуцироваться ими или задерживаться в них. Мы установили, что процент тубулярной резорбции пирувата при нормальных условиях является более низким, чем у лактата, но все же имеет большую резервную емкость, поскольку после нагрузки лактатом резорбция пирувата из 1 мл гломерулярного фильтрата повышалась более чем в 6 раз.

Можно допустить, что в почках источником энергии служат и аминокислоты. Новейшие работы (Cohen, 1960; Flinn а. о., 1961; Lee а. о., 1962) показывают, что главным источником энергии в почках, видимо, являются свободные жирные кислоты. Об участии липидов в метаболизме почек свидетельствует и дыхательный коэффициент, который *in vitro* составляет 0.80 (Kleinzeller, Capek, 1958), а *in vitro* 0.86 (Mériel а. о., 1958).

Значительные расхождения результатов, получаемых при изучении метаболизма почек *in vitro* и особенно *in vivo*, происходят главным образом из-за того, что почки обычно рассматриваются как гомогенный орган (Richterich, Franz, 1960).

Опыты *in vitro* на срезах коркового и мозгового вещества почек крыс показывают, что метаболизм в мозговом веществе в основном анаэробно гликолитический (Richterich, Franz, 1960; Lee a. o., 1962), а метаболизм коркового вещества является интенсивно аэробным. Сохранение нормального содержания гликогена в корковом веществе зависит главным образом от присутствия  $O_2$ , а в мозговом от присутствия глюкозы в питательной среде. В присутствии глюкозы образование лактата в мозговом веществе вдвое больше по сравнению с корковым. При этом новообразование глюкозы возможно только в корковом веществе (Lee a. o., 1962), которое является не только местом интенсивного аэробного метаболизма, но и источником субстрата анаэробного метаболизма для мозгового вещества (Cohen, Wittmann, 1963).

Преобладание анаэробного метаболизма в мозговом веществе почки некоторые авторы (Parpenheimer, Kinter, 1956) объясняют с позиций теории Паппенгеймера, согласно которой в медулярные артерии почек попадает главным образом плазма, тогда как в корковое вещество — кровь, богатая эритроцитами и кислородом. Однако более вероятными являются данные новейших работ (Levy a. o., 1959, 1961), показывающих, что кислород диффундирует из артериальной в венозную часть капиллярных петель мозгового вещества почки, которые являются составной частью так называемой противотоковой системы. Различное снабжение коркового и мозгового веществ кислородом было недавно показано прямой оксиметрией (Lee a. o., 1962). Становится ясным, что при исследовании метаболизма почек стандартной методикой очищения получают суммарные величины метаболизма мозгового и коркового вещества. Их раздельное влияние на конечную величину зависит от рабочей нагрузки (Cohen, Wittmann, 1963), а возможно, и от получаемых субстратов (Mériel a. o., 1958). Метаболиты, потребляемые почками, могут быть, кроме того, продуктами метаболизма других органов, и образование их зависит от активности последних (Malvin, Latspeich, 1956). Коген с соавт. предполагают, что в почках существует определенная иерархия в использовании субстратов.

На основании сказанного выше можно объяснить большие изменения дыхательного коэффициента, проходящие в кратких интервалах времени (Cohen, 1960; Cohen, Wittmann, 1963), изменения артериальной и венозной разницы субстратов из отрицательной в положительную (Mériel a. o., 1958), а также и различное содержание основных питательных веществ в корковом и мозговом слоях почки (McCann, 1956; Lee a. o., 1962). Результаты наших опытов, проведенных на собаках *in vivo*, вполне согласуются с этими взглядами. Однако в условиях наших экспериментов надо принять во внимание значительные внепочечные влияния, которые возникают в результате изменений как внутренней среды, так и метаболизма вследствие остроого алкалоза после нагрузки лактатом натрия. Особенно значительное влияние могут оказывать нарушения нормального соотношения электролитов как интрацеллюлярной, так и экстрацеллюлярной среды, изменения активности ферментов и проницаемости клеточных мембран (Malvin, Latspeich, 1956). Хотя опыты *in vitro* показали, что метаболический алкалоз не влияет на потребление кислорода (Homolka, 1956), опыты *in vitro* показали, что в условиях целостного организма это приводит к большим изменениям в образовании, потреблении и выделении нескольких метаболитов цикла трикарбоновых кислот в почках (Vishwakarma, Latspeich, 1959; McCance, Widdowson, 1960; Cohen, Wittmann, 1963).

Гистохимические работы о локализации и активности ферментов в различных частях нефрона (McCann, 1956) указывают, что в будущем физиология и гистохимия не должны ограничиваться только раздельным исследованием коркового и мозгового веществ (Richterich, Franz, 1960), но должны стремиться к исследованию функций и построения гомогенных структур насколько это совместимо с методикой «stop flow» Мальвина (Malvin a. o., 1958) в опытах *in vivo*.

## ВЫВОДЫ

1. Как в контрольных условиях, так и условиях нагрузки собак лактатом натрия глюкоза может либо задерживаться, либо отдаваться почками.
2. В тех же условиях лактат также может либо задерживаться, либо отдаваться в кровь. После нагрузки лактатом иногда наблюдается переход задержки в отдачу, и наоборот.
3. После нагрузки лактатом натрия ясно повышается выделение и резорбция лактата из 1 мл гломерулярного фильтрата, а процентная величина резорбированного лактата значительно снижается.
4. В контрольных условиях пируват в почках либо задерживается, либо отдается в кровь. После нагрузки лактатом натрия концентрация пирувата в плазме артериальной крови, и особенно в плазме крови из почечной вены, значительно повышается, причем в этих условиях пируват только отдается почками. Во время нагрузки выделение, очищение и резорбция пирувата из 1 мл гломерулярного фильтрата значительно повышается, а процентная величина резорбированного пирувата значительно понижается.

## ЛИТЕРАТУРА

- Berger L., T. F. Yu, A. B. Gutman, Am. Journ. Physiol., 198, 575, 1960.  
 Bloom B., Proc. Soc. exp. Biol. (N. Y.) 88, 317, 1955.  
 Brod J., Ledviny, Stat. zdrav. nakl., Praha, 1962.  
 Brull L., J. Bernimolin, J. Govaerts, N. Grisard, Arch. int. Physiol., 64, 196, 1956.  
 Chinard E. P., W. R. Taylor, M. F. Nolan, T. Enns, Am. Journ. Physiol., 196, 535, 1959.  
 Cohen I. I., Am. Journ. Physiol., 199, 560, 1960.  
 Cohen I. I., E. Wittmann, Am. Journ. Physiol., 204, 795, 1963.  
 Flinn R. B., B. Leboeuf, G. F. Cahill, Am. Journ. Physiol., 200, 508, 1961.  
 Hanson R. W., R. H. Lindsay, S. B. Barker, Endocrinology, 69, 883, 1961.  
 Homolka J. Chemicka diagnostika. v. detskem veku. Stat. zdrav. nakl. Praha, 1956.  
 Kleinzeller A., K. Capek, Csl. Fysiol., 7, 490, 1958.  
 Landau B. R., Endocrinology, 67, 744, 1960.  
 Lee J. B., V. K. Vance, G. F. Cahill, Am. Journ. Physiol., 203, 27, 1962.  
 Levy M. N., Am. Journ. Physiol., 197, 1111, 1959; 202, 302, 1962.  
 Levy M. N., E. S. Imperial, Am. Journ. Physiol., 200, 159, 1961.  
 Levy M. N., G. Saucedo, Am. Journ. Physiol., 196, 1336, 1959.  
 Lindsay R. H., S. B. Barker, Endocrinology, 62, 513, 1958.  
 Malvin R. L., W. D. Lotspiech, Am. Journ. Physiol., 187, 51, 1956.  
 Malvin R. L., W. S. Wilde, L. P. Sullivan, Am. Journ. Physiol., 194, 135, 1958.  
 McCann W. P., Am. Journ. Physiol., 185, 372, 1956.  
 McCance R. A., E. M. Widdowson, Acta paediat. (Uppsala), 49, 409, 1960.  
 Meriel P., F. Galinier, J. M. Suc, P. F. Combes, C. Regnier, J. P. Bounhoure, Rev. franc. Et. clin. Biol., 3, 332, 1958.  
 Pappenheimer J. R., W. B. Kinter, Am. Journ. Physiol., 185, 377, 1956.  
 Reinecke R. M., Am. Journ. Physiol., 182, 243, 1955.  
 Richterich R., H. E. Franz, Chemotherapie, 1, 264, 1960.  
 Scholz R., H. Schmitz, T. Bücher, J. O. Lampen, Biochem. ZS., 71, 331, 1959.  
 Söling H. D., (L. Schmidt), Naunyn-Schmiedeberg's Arch. exp. Path. Pharmacol., 240, 140, 1960.  
 Vesterdal J., Acta paediat. (Uppsala), 37, 421, 1950.  
 Vishwakarma P., W. D. Lotspiech, Journ. Endocr., 19, 108, 1959.

Поступило 13 III 1964

GLUCOSE, LACTATE AND PYRUVATE METABOLISM  
 IN VIVO IN THE DOG KIDNEY

By J. Jacina, V. Tishler, A. Gombos and E. Mateova

From the Department of Child Welfare and Department of Anatomy,  
 Medical Faculty, Safarik University, Kosice, Czechoslovakia



СТИМУЛЯЦИЯ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ  
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В РАЗЛИЧНЫЕ ФАЗЫ  
ПОЛОВОГО ЦИКЛА

А. П. Гуль

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

Как у нас, так и за рубежом многие исследователи изучают динамику секреции гипофизарно-овариальных гормонов. Применяя гормональные препараты в различные дни полового цикла, авторы настойчиво пытаются установить физиологические дозы гормонов, позволяющие эффективно воздействовать на половую функцию животных (Завадовский с соавт., 1935; Волосков, 1959; Loy a. o., 1960; Bane, Rogakoski, 1961; Bertrand, Ferney, 1961; Hansel a. o., 1961; Robertson, Hutchinsson, 1962; Петров, 1964 и др.).

С целью всестороннего изучения полового процесса организма проведены исследования инкреторной функции яичника у коров во время стельности и отела (W. Rommel, P. Rommel, 1958—1959). В предыдущих наших работах по изучению изменчивости гормональной активности в индивидуальном развитии крупного рогатого скота показаны влияния жизненных условий на течение полового процесса организма (Гуль, 1962б). При этом обнаружены устойчивые индивидуальные особенности эстрогенной функции яичника и в раннем, и во взрослом состоянии животных.

Оставалось невыясненным, сохраняются ли индивидуальные особенности эстрогенной функции яичника в фазах полового цикла у коров в пределах одной и той же породы, что важно для понимания физиологии размножения и стимулирования репродуктивной функции молочного скота. В данной работе мы и пытаемся выяснить интенсивность экскреции эстрогенов в фазах полового цикла телок и коров и изучить эффект стимулирования половой функции в различные дни цикла.

## МЕТОДИКА

Первые опыты определения количества эстрогенов, выделяемых с мочой в различные фазы цикла, были проведены на 4 телках черно-пестрой породы в возрасте 16—18 месяцев (Гуль с соавт, 1962). Эстрогенная функция яичников в половом цикле высокопродуктивных коров той же породы, в возрасте от 1 до 11 отелов (20 голов), изучалась в первые 90 дней после отела. Обе группы животных в течение опыта находились в одинаковых условиях кормления и содержания. Исследования проведены в зимний стойловый период, когда экскреция эстрогенов в каждом последующем цикле оставалась примерно на том же уровне. Контрольным служил второй половой цикл после отела, а следующие 3—4 цикла были опытными. Опытные группы комплектовались таким образом, чтобы в них могли быть включены одни и те же животные в течение 2—3 смежных отелов.

Тестами для суждения о функциональных изменениях активности яичника явилось определение эстрогенов, выделяемых за сутки с мочой животных (Smihl a. o., 1956; Benson, Cowie, 1957; Velle, 1958a; Klyne, Wright, 1959; Гуль с соавт., 1962, и др.). Изменения в половых путях контролировались методом вагинальных мазков, и учитывался весь комплекс признаков половой цикличности у молочного скота. Эстрогены определялись по методу Жайля и Крепи (Jayle, Crepu, 1950) в модификации Л. Г. Лейбсона (1958) с нашими изменениями для определения эстрогенов в моче жвачных (Гуль с соавт., 1962).

Стимулирование половой функции у коров проведено путем раздражения рецепторов обонятельного анализатора запаховым раздражителем (сперма быка) в различные дни цикла. Тампон, смоченный 2—3 мл неразбавленной спермы, заключался в маску, которую надевали коровам во время опыта ежедневно на 10 мин. (2 раза по 5 мин., интервал 10 мин.) в период отдыха животных — между утренней и дневной дойками. В момент жвачки раздражения не производилось. Течение полового цикла

контролировалось теми же тестами, что и в предыдущих опытах. Кроме того, о полноценности овуляции в процессе стимулирования судили по плодотворности искусственно осемененных коров.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализируя данные, полученные при определении эстрогенов в моче телок в различные дни цикла, мы обнаружили, что уровень экскреции эстрогенов в цикле различен.

У всех телок наибольшая экскреция эстрогенов с мочой была на 18—19-й день цикла (рис. 1). Начиная со 2-го дня цикла количество эстрогенов снизилось: у телки № 302 суточная экскреция эстрогенов на 18—19-й день составляла 2100 мкг, а на 20-й день резко уменьшилась до 1303 мкг. Такой же характер экскреции эстрогенов у этой телки был и в следующую охоту. У остальных телок (№№ 310, 322) пик эстрогенов наблюдался также на 18—19-й день, хотя величина этого пика у разных телок была не одинаковой.

Снижение экскреции эстрогенов у всех телок продолжалось до 9—

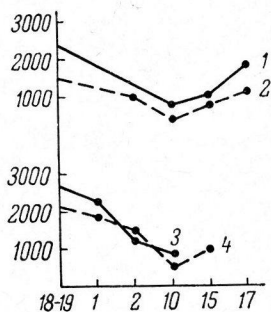


Рис. 1. Количество эстрогенов, обнаруженное в моче телок в различные дни полового цикла (в мкг за 24 часа).

По оси абсцисс — дни полового цикла; по оси ординат — количество эстрогенов, выделенное в эти дни цикла. Номера телок: 1 — 310, 2 — 322, 3—4 — 302.

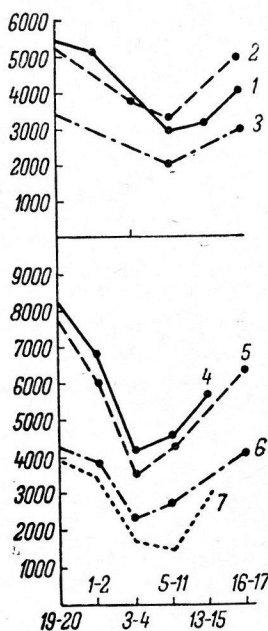


Рис. 2. Уровень экскреции эстрогенов мочой коров в различные дни полового цикла (в мкг за 24 часа).

По оси абсцисс — дни полового цикла; по оси ординат — количество эстрогенов, выделенное в эти дни цикла. Клички коров: 1 — Угрюмая, 2, 7 — Травка, 3 — Физика, 4, 5 — Стихия, 6 — Утеха.

10-го дня цикла, например, у телки № 322 экскреция эстрогенов на 10-й день составляла всего лишь 555 мкг, вместо 1500 мкг в период пика. Как известно, период наибольшей активности желтого тела у крупного рогатого скота продолжается с 3—4-го до 9—10-го дня цикла, и в эти дни цикла заметного изменения экскреции эстрогенов не отмечалось. Резкое повышение экскреции эстрогенов наблюдалось к 14—15-му дню после овуляции и совпадало с появлением у телок полового возбуждения, усиливающегося к 17—19-му дню цикла (состояние охоты). К этому времени в моче телок, как отмечено, обнаружена максимальная концентрация эстрогенов.

При определении уровня экскреции эстрогенов в фазах полового цикла у 20 коров установлено, что наибольшее количество эстрогенов (пик)

выделялось с мочой всех подопытных коров на 19—20-й день цикла, в состоянии половой охоты. В этой кульминационной фазе наряду с высокой насыщенностью организма половыми гормонами у коров наблюдались все признаки, характерные для состояния половой охоты. Вагинальный мазок отражал стадию эструса (рис. 2).

В лютеиновой фазе, начинающейся тотчас после овуляции (1—10-й дни цикла), обнаружена регрессия в продукции эстрогенов. Так, к 1—2-му дню цикла (стадия метэструса) у коровы Стихия было 6765 мкг эстрогенов, вместо 8200 мкг в состоянии эструса. С 3—4-го дня цикла (стадия диэструса) уровень эстрогенов резко снизился — до 4220 мкг и оставался в таком же состоянии до 10—11-го дня цикла (4480 мкг). Таким образом, в стадии диэструса экскреция эстрогенов с мочой коров была наименьшей, но выделение их яичником не прекращалось.

В фолликулиновой фазе примерно с 11-го дня цикла начинается уменьшение желтого тела, когда, по-видимому, снижается секреция прогестерона. В это время, надо полагать, увеличивается секреция лютеинизирующего и фолликулостимулирующего гормонов гипофиза, вызывающих рост и созревание фолликула во второй половине цикла. Например, у коровы Стихии к 13—15-му дню цикла в моче обнаружено 5558 мкг эстрогенов, вместо 4220—4280 мкг в лютеиновой фазе, а к 16—18-му дню цикла их было 6270 мкг. В это время у коров наблюдалось небольшое половое возбуждение, формирующееся параллельно с увеличением экскреции эстрогенов к 19—20-му дню цикла в активную половую реакцию (охота). Периоду эструса соответствует определенная картина вагинальных мазков (стадия чешуек). Эти морфологические изменения половых путей были у коров в период эстрогенного пика. Судя по результатам определения эстрогенов, кривая их продуцирования в процессе цикла имеет лишь один пик — в состоянии эструса, однако интенсивность экскреции эстрогенов у животных различная, но всегда находится в прямом соответствии с величиной эстрогенного пика.

Таким образом, изучение экскреции эстрогенов в фазах полового цикла у двух возрастных групп (телок и коров) свидетельствует о наличии индивидуальных особенностей эстрогенной функции организма не только в состоянии эструса, как это было показано предыдущими работами (Гуль, 1962а), но и во всех других фазах полового цикла.

Установление фона эстрогенной функции яичника в эстральном цикле коров позволило далее выяснить вопросы, имеющие непосредственное отношение к стимуляции репродуктивной функции животных: роль функционального состояния половой системы, адекватность стимула натурального запахового раздражителя (сперма быка), роль обонятельного анализатора в формировании безусловного полового рефлекса и половой поведенческой реакции.

Учитывая, что судьба рефлекса зависит не только от интенсивности раздражения рецепторов, но и от текущего функционального состояния организма или системы (Быков, 1947; Черниговский, 1960), раздражение рецепторов обонятельного анализатора проводилось в каждой фазе эстрального цикла.

Раздражение в стадии эструса удлиняло цикл до 25—26 дней, вместо 19 дней в контрольном цикле. Сильнейшее половое беспокойство коров сопровождалось обильным выделением маточного секрета, что свидетельствовало о высокой моторике матки. Вагинальный мазок в продленном цикле соответствовал стадии эструса. Осеменение коров было высоко эффективным (табл. 1).

Раздражение, примененное в лютеиновой фазе, оказывало различный эффект. Если его применяли на 1—2-й день после овуляции (стадии метэструса), когда уровень эстрогенов был еще сравнительно высоким, ритм цикла сокращался до 14—17 дней. Половая рефлекторная реакция формировалась в соответствии с ритмом цикла. Осеменные в этом цикле

Таблица 1

Ритм половой цикличности в зависимости от раздражения рецепторов обонятельного анализатора (в днях)

Кличка коровы	Половые циклы			Количество осеменений
	контрольный	опытный		
Уза (1962 г.) . . . . .	20	20—21	36	1
Уза (1963 г.) . . . . .	19	11—18	22	1
Утеха (1961 г.) . . . . .	19	20—24	25	1
Рекордистка . . . . .	20	13—19	25	1
Ода . . . . .	20	2—3	14	1
Нельма . . . . .	20	2—3	15	1
Ромба . . . . .	20	1—5	15	1
Унция . . . . .	19	1—8	17	1
Стихия (1961 г.) . . . . .	20	3—15	15	1
Утеха (1962 г.) . . . . .	19	6—11	22	1
Травиата . . . . .	20	6—13	23	1
Фольга . . . . .	19	6—8	30	2
Сардинка . . . . .	20	4—7	26	3
Флора (1962 г.) . . . . .	19	4—14	25	4
Уйма . . . . .	19	1—7	21	2
Физика . . . . .	19	2—4	16	3
Стихия . . . . .	20	2—4	27	2
Флора (1961 г.) . . . . .	19	13—15	25	1
Трусиха . . . . .	20	13—17	17	1
Травка . . . . .	20	13—15	17	1
Офелия . . . . .	20	12—16	16	1
Футболистка . . . . .	19	12—15	23	2
Угрюмая . . . . .	19	13—15	17	1
Трафаретка . . . . .	19	13—15	16	1

Примечания. В опытном цикле первая колонка цифр — дни цикла, когда применялось раздражение, вторая — продолжительность цикла. Звездочками отмечены стадии цикла: одной — эструс, двумя — метэструс, тремя — диэструс, четырьмя — фолликулиновая фаза.

коровы оплодотворились. При раздражении с 3-го по 11-й день цикла (в стадии диэструса), в период существования желтого тела и спада в продуцировании яичником эстрогенов (рис. 1, 2), ритм цикла удлинялся до 23—26 дней, половой рефлекс был слабо выражен (тихая охота). Имели место повторные осеменения.

Таблица 2

Экскреция эстрогенов (в мкг за 24 часа) в половом цикле коров (контрольном и опытном)\*

Кличка коровы	Дни цикла					
	1—2-й	3—4-й	5—11-й	13—15-й	16—18-й	19—20-й
Стихия (1961 г.) . . . . .	6765	4220	4480	5558	—	8200
Стихия . . . . .	—	—	<i>6825</i>	<i>8410</i>	—	—
Стихия (1962 г.) . . . . .	6120	3500	4140	—	6270	7650
Стихия . . . . .	—	5738	<i>7420</i>	—	—	—
Формальная . . . . .	3645	2120	2080	—	4050	—
Формальная . . . . .	—	—	—	<i>5000</i>	—	—
Физика . . . . .	—	—	1995	2400	2900	3440
Физика . . . . .	—	—	—	—	<i>3500</i>	—

\* Курсивом — обозначены количества эстрогенов в опытных циклах.



Раздражение между 13—17-м днями цикла (в фолликулиновой фазе) на фоне прогрессирования экскреции эстрогенов было эффективным, но при этом обнаружилось различное отношение животных к одному и тому же воздействию. Если у 5 коров ритм цикла сократился до 15—17 дней, вместо 20 дней в обычном цикле, то у 2 (Флора, Футболистка) аналогичное раздражение удлиняло цикл до 23—25 дней, вместо 19 контрольных. Половое беспокойство у этих коров продолжалось до 4—5 дней и соответствовало состоянию охоты.

Следует в этой связи отметить, что нормализация ритмов цикличности после прекращения раздражения была также различна. У части коров (Офелия, Унция, Фольга) нормальный ритм наблюдался уже в следующем цикле, тогда как у других коров [Угрюмая, Флора (1962 г.), Физика (1963)] возвращение к исходному ритму наступало лишь во втором-четвертом цикле.

Сопоставление результатов определения экскреции эстрогенов в смежных половых циклах коров — контрольном и индуцированном — характеризует функциональную перестройку яичника, вызванную раздражением рецепторов обонятельного анализатора (табл. 2).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как известно, секреция эстрогенов яичниками есть результат совместного влияния фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов гипофиза (Nalbandov, 1958, и др.). Располагая доказательствами постоянной экскреции эстрогенов в половом цикле у телок и коров, можно предположить, что гонадотропные гормоны, в частности фолликулостимулирующий, поступают в кровь постоянно, изменяя свое соотношение с лютеинизирующим гормоном в зависимости от фаз цикла.

Полученные результаты по динамике экскреции эстрогенов в цикле хорошо согласуются с исследованиями И. А. Эскина (1951), согласно которым содержание

гонадотропинов в гипофизе возрастает на 11-й день цикла, когда, по нашим данным, начинается подъем экскреции эстрогенов. Повышение содержания гонадотропинов в гипофизе продолжается до 19—20-го дня цикла, когда мы наблюдаем максимальную экскрецию эстрогенов.

В этой связи представляет интерес работа Робертсона и Гутчинсона (Robertson, Hutchinson, 1962). По их данным, у овец уровень фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов в гипофизе заметно снижается через 4 часа после овуляции и значительно падает через 36 часов после начала овуляции. В лютеиновой фазе уровень гонадотропинов был низким. В этой фазе цикла концентрация эстрогенов в моче телок и коров была также наименьшей (рис. 1, 2). Содержание гонадотропинов в гипофизе овец значительно увеличивалось к 15-му дню цикла, имело крутой подъем в предовуляционный период (рис. 3).

Интересно, что интенсивное продуцирование эстрогенов яичником в этой же фазе цикла было обнаружено у крупного рогатого скота (рис. 1 и 2). Течение половой цикличности у коров и овец близко по ритму и физиологической основе, поэтому и не удивительно, что в аналогичных фазах цикла имеется сходство в характере изменений содержания гонадотропинов в гипофизе овец и эстрогенной активности яичника у телок и коров. Таким образом, изложенный материал несколько конкретизирует представления о межгормональной связи между гипофизом и яичником в процессе цикла и о динамике образования гонадотропных и овариальных гормонов в отдельных фазах полового цикла коров и овец.

Руководствуясь в постановке исследования принципами учения И. П. Павлова о кортикальной регуляции функций организма, мы пытались изучить функциональное значение обонятельного анализатора в формировании половой реакции молочного

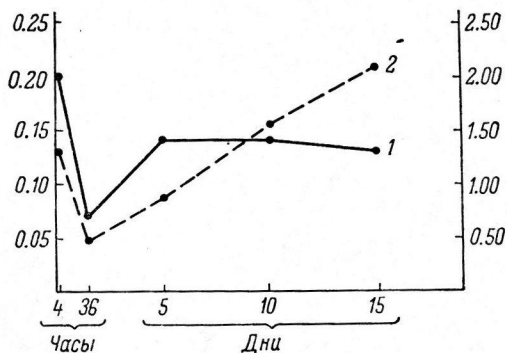


Рис. 3. Уровень фолликулостимулирующего и лютеинизируемого гормонов в гипофизе овец в различное время полового цикла.

1 — фолликулостимулирующий гормон; 2 — лютеинизирующий гормон. По оси абсцисс — время после овуляции; по оси ординат: процентное отношение к стандартным гонадотропинам слева — фолликулостимулирующего и справа — лютеинизирующего гормонов гипофиза (Robertson, Hutchinson, 1962).

скота. В итоге получены факты, показывающие прямое отношение этого анализатора (возможно и других) к формированию безусловной и поведенческой половой реакции у коров. Стимулы, поступающие в высшие отделы нервной системы при раздражении его рецепторов, способны перестраивать функциональное состояние половой системы, изменять активность течения циклической половой реакции у коров.

В пользу наших выводов говорят факты, приведенные в исследованиях А. С. Бреславского (1955) и Е. Эндрёци, К. Лишак (1961), получивших подобный феномен при раздражении рецепторов обонятельного анализатора и у лабораторных животных.

В процессе работы выяснилось, что наиболее отзывчивыми для стимуляции оказались фазы, характеризующиеся высоким продуцированием эстрогенных гормонов. Надо полагать, что импульсы, идущие с внутренней сферы организма при высоком уровне половых гормонов, создают особую активность и возбудимость нейро-гуморальных механизмов, контролирующих формирование половой цикличности организма, тогда как спад в продуцировании половых гормонов (лютеиновая фаза) снижает степень возбудимости этих механизмов. Такими функциональными состояниями явились стадии эструса, метэструса и фолликулиновая фаза между 13—17-м днями цикла. Однако раздражение в стадии эструса продлевает, а не сокращает цикл. Время раздражения в стадии метэструса требует большой точности (именно первый-второй день после овуляции, до наступления активного развития желтого тела), что не всегда возможно в практическом животноводстве. Раздражение между 13-м и 17-м днями цикла (во время прогрессивного нарастания эстрогенной функции яичника) является эффективным в смысле высокой оплодотворяемости животных и сокращения ритма половой цикличности.

Аналогичные раздражения в те же дни цикла вызывали в половой системе животных различные функциональные сдвиги, что, по-видимому, обусловлено различной способностью организма животных воспринимать внешнее воздействие и различной его адаптацией к вызванным в половой системе сдвигам. В таком случае можно предположить наличие индивидуальных особенностей нейро-гуморальных механизмов, контролирующих и определяющих течение половой функции организма. Подобные взгляды высказаны в исследованиях и других авторов (Кудрявцев, Кузмичев, 1963; Фирсов, 1963, и др.).

Запаховый раздражитель — сперма быка, примененный в опыте, являясь активным безусловным раздражителем, играет, как видим, специфическую роль в формировании сложного полового рефлекса у крупного рогатого скота. На роль специальных запаховых раздражителей как возбудителей полового рефлекса указывал И. П. Павлов (1949). Значение запаховых биологических раздражителей в физиологии размножения животных широко освещено и в работе Я. Д. Киршенבלата (1958).

Исследования такого характера имеют значение не только для выяснения вопросов физиологии размножения, они и практически интересны для мероприятий стимулирования половой функции молочного скота. Однако приведенные факты наличия индивидуальных физиологических особенностей у телок и коров и роли функционального состояния половой системы требуют рационального подхода к решению вопросов стимулирования репродуктивной функции молочного скота.

## ВЫВОДЫ

1. У телок и коров черно-пестрой породы в процессе эстрального цикла количество эстрогенов варьирует в зависимости от фаз цикла. Наиболее высокая концентрация эстрогенов в моче обнаружена на 18—20-й дни цикла. После овуляции и образования желтого тела уровень эстрогенов резко снижается до 9—11-го дня и увеличивается во второй половине цикла.

Неодинаковый характер экскреции эстрогенов в процессе полового цикла у различных животных свидетельствует о наличии индивидуальных особенностей в протекании половой функции организма.

2. Импульсы, поступающие в высшие отделы нервной системы при раздражении рецепторов обонятельного анализатора, изменяют состояние половой функции в сторону нарастания ее функциональной активности.

Эффект стимулирования репродуктивной функции зависит от функционального состояния половой системы. Адекватными фазами для стимулирования репродуктивной функции крупного рогатого скота являются фазы, характеризующиеся высоким продуцированием эстрогенных гормонов.

## ЛИТЕРАТУРА

Бреславский А. С. Регуляция щитовидной железы и эстрального цикла в условиях раздражения рецепторов обонятельного анализатора. Автореф. дисс. Одесса, 1955.

- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. М., 1947.
- Волосков П. А., Всесоюз. совещ. по физиолог. и биохим. с.-х. животных, 186, Тез. докл., Л., 1959.
- Гуль А. П., Физиолог. журн. СССР, 48, 11, 1410, 1962а; ДАН СССР, 144, № 6, 1418, 1962б.
- Гуль А. П., О. Н. Савченко, Г. С. Степанов, Физиолог. журн. СССР, 48, 1, 91, 1962.
- Завадовский М. М., И. А. Эскин, Г. Овсянников, Труды по динамике развития, 9, 75, М.—Л., 1935.
- Киршенблат Я. Д., Усп. совр. биолог., 46, 3, 322, 1958.
- Кудрявцев И. А., А. В. Кузьмичев, Тез докл. Совещ. по физиолог. основ слож. форм поведения, 167, Л., 1963.
- Лейбсон Л. Г., Пробл. эндокринолог. и гормонотер., 3, 60, 1958.
- Мелехова Е. Ф., XX Совещ. по пробл. в. н. д., 106, Тез. докл., Л., 1963.
- Павлов И. П. Павловские среды, 2, 67, Л., 1949.
- Петров В. А. Животноводство, 2, 66, 1964.
- Фирсов Л. А., XX Совещ. по пробл. в. н. д., 186, Тез. докл., Л., 1963.
- Черниговский В. Н. Интероцепторы. М., 1960.
- Эндрёци Е., К. Лишак, Пробл. эндокринолог. и гормонотер., 7, 4, 18, 1961.
- Эскин И. А. Гормоны овариального цикла и нервная система. М., 1951.
- Vane A., E. Rogakoski, Cornell. Veter., 51, 1, 77, 1961.
- Venson G. K., A. T. Cowie, Dairy Res., 24, 2, 252, 1957.
- Bertrand M., J. Ferney, Rev. Med. Veter., 112, 669, 1961.
- Jayle M. F., O. C. Grey, Bull. Soc. Clin. Biol., 32, 1067, 1950.
- Hansel W., P. V. Malven, D. L. Black, Journ. Anim. Sci., 20, 3, 621, 1961.
- Klyne W., A. A. Wright, Journ. Endocrinol., 18, 1, 32, 1959.
- Loy R. G., R. G. Zimbelman, L. E. Casida, Journ. Anim. Sci., 19, 1, 175, 1960.
- Nalbandov A. V. Reproductive Physiology. San-Francisco, 1958.
- Robertson H. A., J. S. Hutchinson, Journ. Endocrinol., 24, 2, 143, 1962.
- Rommel W., P. Rommel, Wissenschaftl. K.-M. Univ., 8, 828, 1958—1959.
- Smidt E. P., W. M. Dickson, R. E. Erb, Journ. Dairy Sci., 39, 2, 162, 1956.
- Velle W., Acta Endocrinol., 27, 1, 64, 1958a; 29, 1, 109, 1958b.

Поступило 23 III 1964

---

STIMULATION OF REPRODUCTIVE CAPACITY IN CATTLE  
AT DIFFERENT PHASES OF SEXUAL CYCLE

By A. P. Gul'

From the I. P. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

---

## МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 612.85.08

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОРОГА ВОЗБУДИМОСТИ ПОЛУКРУЖНЫХ КАНАЛОВ СПОСОБОМ ТЕМПЕРАТУРНОЙ СТИМУЛЯЦИИ

Р. С. Богданов и И. В. Орлов

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

В 1906 г. Барани (Barany, 1906) сообщил о нистагме, возникающем при температурной стимуляции лабиринта теплой или холодной водой. Такой способ тестирования вестибулярного аппарата он называл калорическим. Барани разработал методику клинических проб и обосновал с физической точки зрения феномены, происходящие в вестибулярном аппарате во время калоризации.

Способы калорической стимуляции лабиринта (чаще всего орошение водой наружного слухового прохода) с тех пор мало изменились; они не свободны от недостатков.

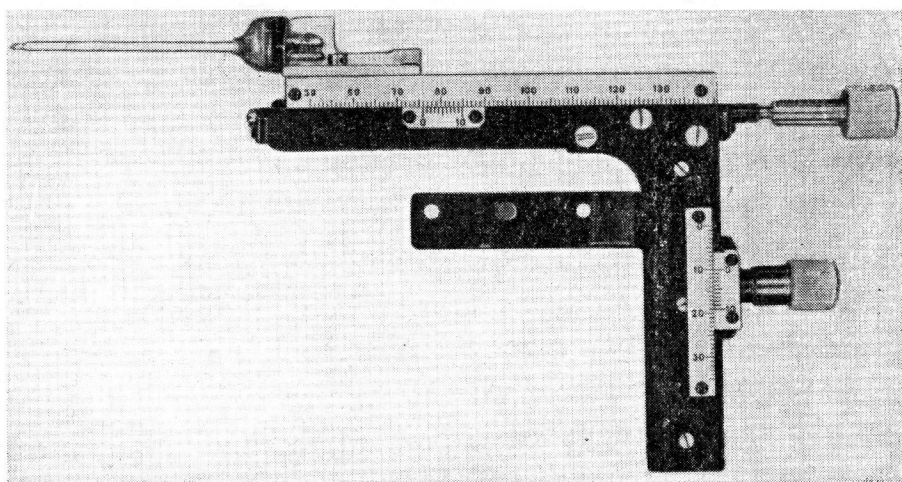


Рис. 1. Препаратоводитель со стержнем, в кончике которого находятся нихромовая петля и микротермосопротивление.

Эти недостатки в основном сводятся к трудностям дозирования (временного и количественного) и невозможности строгой локализации раздражителя. Изменения, внесенные за последнее время в методику калорических тестов, сводятся в основном к достаточно точному (до десятых долей градуса Цельсия) поддержанию постоянства температуры воды, используемой для орошения (Dohlman, 1961, и др.). Применение теплой или холодной воды, а иногда и воздуха позволяет лишь весьма приблизительно судить о порогах и в большинстве случаев дает возможность исследовать только продолжительность и амплитуду калорического нистагма, т. е. показатели, не исчерпывающие характеристику состояния вестибулярного аппарата в данный момент.

Нами предложен более точный способ термической стимуляции отдельных образований вестибулярного лабиринта в эксперименте, дающий возможность непосредственно контролировать и регистрировать нагрев полукружных каналов и определять пороги их возбудимости.

Калоризация полукружных каналов производилась в остром эксперименте на голубях. Птица фиксировалась в станке с жестким головодержателем, затем обна-



жался лабиринт и шейные мышцы. Более подробно техника этой операции описана ранее (Орлов, 1962, 1963). К обнаженному полукружному каналу, обычно горизонтальному, подводилась укрепленная на препаратоводителе петля из изолированной нихромовой проволоки (рис. 1). Толщина нихрома 0.2—0.4 мм, сопротивление петли 2—5 ом. При пропускании через петлю электрического тока последняя нагревалась и у голубя развивался шейный калорический нистагм.

Температура нагрева контролировалась при помощи микротермосопротивления, прикрепленного вблизи кончика нихромовой петли. Термосопротивление представляло собой одно из плеч уравновешенного моста постоянного тока (рис. 2), в диагональ которого включались измерительные приборы для отчета температуры — микроамперметр М-24 на

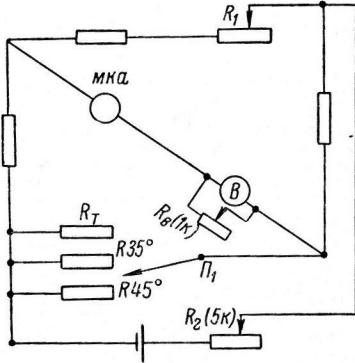


Рис. 2. Мост постоянного тока для измерений температуры полукружного канала.

Элементы моста подбираются соответственно величине микротермосопротивления ( $R_T$ ).  $B$  — электромагнитный вибратор.

Остальные объяснения в тексте.

100 мкА с шунтом, снижающим его внутреннее сопротивление до 300 ом, и вибратор типа X (внутреннее сопротивление около 50 ом). Микроамперметр использовался для визуального контроля, вибратор — для записи на шлейфом осциллографе. Вибратор типа X был выбран из-за своего сравнительно большого внутреннего сопротивления и высокой чувствительности.

При комнатной температуре 18—20° температура обнаженного полукружного канала голубя составляет примерно 33—35°. Максимальное приращение температуры в наших экспериментах обычно не превышало 10°. Термосопротивление предварительно калибровалось при помощи ультратермостата таким образом, что полное отклонение вибратора (20 мм на пленке) соответствовало подъему температуры на 10°. Чувствительность вибратора регулировалась переменным сопротивлением  $R_n$ . При необходимости, снижая за счет шунта внутреннее сопротивление микроамперметра, можно значительно повысить чувствительность вибратора и точность измерений.

Нуль отсчета, совпадающий с температурой обнаженного полукружного канала, устанавливается переменным сопротивлением  $R_1$ ; чувствительность моста регулируется сопротивлением  $R_2$  в цепи питания. Сопротивления  $R_{35}$  и  $R_{45}$  соответствуют величинам микротермосопротивления при указанных температурах (35 и 45°) и служат для проверки чувствительности моста к приращению температуры на 10°. Когда переключатель  $\Pi_1$  находится в положении  $R_T$ , то вначале сопротивлением  $R_1$  устанавливается нуль отсчета, затем  $\Pi_1$  переводится в положение  $R_{45}$  и с помощью переменного сопротивления  $R_2$  устанавливается величина максимального отклонения

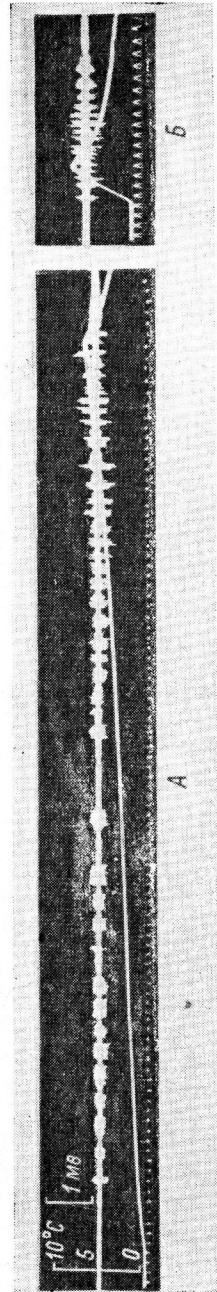


Рис. 3. Нистагм в электромиографическом выражении и изменения температуры полукружного канала при калоризации.

А — шейный калорический нистагм голубя в случае использования мотора, В — без использования мотора. Время — 1 гд.



приборов и соответственно цена деления при измерениях. После этого переключатель вновь переводится в положение  $R_7$ , после чего может производиться проба.

Развивающийся калорический нистагм записывался в электромиографическом выражении с помощью усилителя переменного тока и шлейфного осциллографа. Потенциалы отводились стальными игольчатыми электродами от контралатерального бокового сгибателя шеи (*m. rectus capitis posticus major*). Подобный способ регистрации нистагма является весьма чувствительным (см., например, Еуск а. о., 1957).

Когда через нихромовую петлю проходит постоянный ток, ее температура повышается, как показано на рис. 3, Б. При этом имеет место резкий начальный подъем температуры, крутизна которого далее снижается. Нистагм же обычно развивается именно на круто восходящем отрезке температурной кривой, поэтому определение порога реакции в таком случае является затруднительным и неточным. Для устранения этого недостатка в раздражающую цепь было введено переменное сопротивление 10 ом (рис. 4,  $R_1$ ), движок которого соединялся с осью редуктора небольшого мотора постоянного тока. Такой способ позволил сделать более пологой «рабочую часть» характеристики температурного раздражения (рис. 3, А), благодаря чему точность определения порога значительно увеличилась. Конечное значение температуры

задавалось декадным магазином сопротивлений (рис. 4). Скорость вращения мотора и соответственно крутизна нарастания температурного стимула могли в широких пределах изменяться за счет изменения напряжения, питающего мотор. Движок связанного с мотором переменного сопротивления мог описывать полный оборот за время от 1 до более чем 10 мин. в зависимости от напряжения питания.

После того как движок сопротивления описывал один оборот, мотор отключался благодаря размыканию блокировочных контактов. Одновременно прекращался нагрев нихромовой петли. Затем нажимом включенной параллельно блокировочным контактам кнопки движок перегонялся вперед, до исходного положения.

На рис. 3, А показан нистагм, возникающий при таком замедленном нарастании температуры.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Орлов И. В., Физиолог. журн. СССР, 48, № 8, 916, 1962; Электрофизиологическая характеристика вестибуло-моторных рефлекторных дуг. Автореф. дисс. Л., 1963.  
 Вагану R., Mschr. Ohrenheilk, 40, 191, 1906.  
 Dohlman G. F., Acta Otolaryng., suppl. 159, 15, 1961.  
 Еуск M. van, L. B. W., Jongkees, J. J. Klijn, Acta Otolaryng., 47, № 5, 402, 1957.

Поступило 20 V 1964

## DETERMINATION OF THE THRESHOLD EXCITABILITY OF SEMICIRCULAR CANALS WITH THERMAL STIMULATION METHOD

By R. S. Bogdanov and I. V. Orlov

From the I. P. Pavlov Institute of Physiology, Leningrad

## ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ПЬЕЗОКЕРАМИЧЕСКИЙ ДАТЧИК ДЛЯ РЕГИСТРАЦИИ ТАХООСЦИЛЛОГРАММЫ ПЛЕЧЕВОЙ АРТЕРИИ

В. С. Фомин

Москва

Способ измерения артериального давления с помощью механокардиографа, основанный на принципе регистрации тахоосциллограммы плечевой артерии по Н. Н. Савицкому, получил всеобщее признание при оценке функционального состояния сердечно-сосудистой системы. Однако промышленный выпуск механокардиографов ограничен, так как последние построены на пределе возможностей механики, что обуславливает недостаточную надежность и крайнюю уязвимость чувствительного элемента. Кроме того, пользование механокардиографом трудоемко и связано с большим расходом дорогостоящих фотоматериалов. Широкое распространение электронно-усилительных регистрирующих устройств (электрокардиографы, электроэнцефалографы и др.) побуждает к изысканию способов их использования с целью регистрации тахоосциллограммы. Для этого, вместо дифференциального манометра с зеркальцем, необходим датчик, с помощью которого можно преобразовывать механические колебания чувствительной мембраны дифференциального характера в соответствующие электрические сигналы.

Предлагаемый нами дифференциальный пьезокерамический датчик отличается от дифференциального манометра механокардиографа тем, что у него, вместо резиновой мембраны, в качестве чувствительного элемента использован пьезокерамический диск. На рис. 1 представлена схема устройства предлагаемого нами датчика. Корпус 1

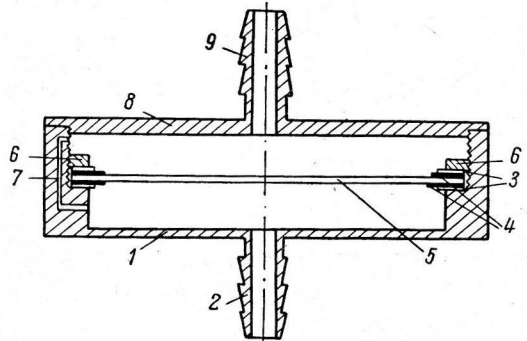


Рис. 1. Схема дифференциального пьезокерамического датчика для регистрации тахоосциллограммы.

1 — корпус датчика; 2 — штуцер; 3 — резиновые прокладки; 4 — контактные кольца; 5 — пьезокерамический диск; 6 — навинчивающееся кольцо; 7 — калиброванное отверстие; 8 — навинчивающаяся крышка; 9 — штуцер.

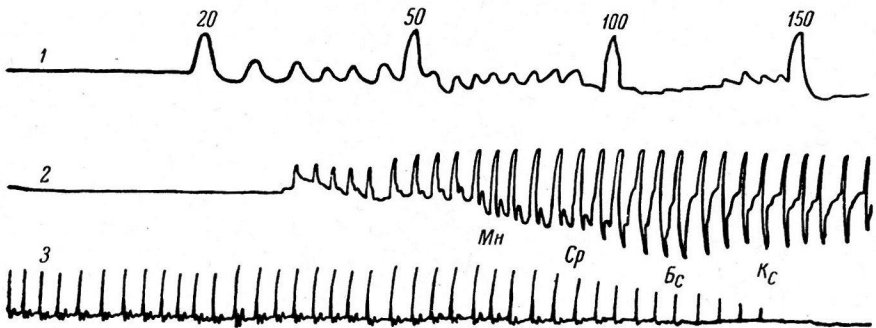


Рис. 2. Тахоосциллограмма плечевой артерии испытуемого К.

1 — кривая давления воздуха в манжете; 2 — дифференциальная кривая; 3 — осциллограмма лучевой артерии.

Остальные объяснения в тексте.

со штуцером 2 для присоединения резиновой трубки и навинчивающаяся крышка 8 со штуцером 9 представляют собой герметичную полость с двумя отверстиями: одно для соединения с источником подачи воздуха, другое для присоединения к манжете испытуемого. Эта полость перегороджена пьезокерамическим диском 5 диаметром 30 мм. Диск герметично укреплен на внутреннем уступе корпуса датчика между контактными кольцами 4 и резиновыми прокладками 3 с помощью металлического навинчивающегося кольца 6. Обе полости сообщаются между собой посредством узкого

калиброванного отверстия 7, величина просвета которого регулируется специальным винтом (на схеме не показан). Контактные кольца 4 с помощью двойного экранированного шнура соединяются со входом усилителя электрокардиографа или другого аналогичного регистрирующего прибора.

При постепенном нагнетании воздуха через штуцер 2 в нижнюю полость начнет постепенно повышаться давление в манжете, так как воздух проникает через отверстие 7 в верхнюю полость. Таким образом, давление воздуха в обеих полостях будет одинаковым (так же как и в дифференциальном манометре механокардиографа), а пьезокерамический диск останется в ненапряженном состоянии. При появлении противоволны, вызванной осцилляцией артерии, давление в верхней полости окажется на короткий период (в зависимости от скорости воздушного толчка) выше, чем в нижней, в результате пьезокерамический диск будет деформироваться книзу, что вызовет появление э. д. с. В период расслабления стенки артерии изменение давления воздуха в полостях происходит в обратном направлении, а э. д. с. возникает с противоположным знаком.

Для нормального режима работы датчика, как и при использовании механокардиографа, необходимо собрать схему для постепенного нагнетания воздуха через датчик в манжету, укрепленную на плече испытуемого. Устройство этой схемы заключается в следующем: к воздушному баллону емкостью 2—3 л присоединяются манометр и редуктор с двухходовым краном, которые обеспечивают плавный подъем давления воздуха в манжете и быстрый спад его после записи дифференциальной кривой.

На рис. 2 приведен пример регистрации тахоосциллограммы плечевой артерии с помощью дифференциального пьезокерамического датчика на приборе 4ПДФ-7. На дифференциальной кривой 2 видны характерные эволюции диастолического участка, соответствующие минимальному ( $M_n$ ), среднему ( $C_p$ ) и боковому — истинному систолическому ( $B_c$ ) давлению. Для выявления конечного систолического давления ( $K_c$ ) осциллограмма лучевой артерии (3) регистрировалась с помощью электромагнитного датчика пульса, построенного на базе головного телефона типа ТОН-2. На верхней кривой 1 записано давление воздуха в манжете.

Поступило 22 VI 1964

## DIFFERENTIAL PIESO-CERAMIC RECEPTOR FOR RECORDING TACHI-OSCILLOGRAM FROM BRACHIAL ARTERY

By V. S. Fomin

Moscow

УДК 612.337.08

## МЕТОДИКА ЗАПИСИ ДВИГАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КИШКИ ПРИ НОРМАЛЬНОМ ЕЕ УЧАСТИИ В ПРОЦЕССЕ ПИЩЕВАРЕНИЯ У ПТИЦ

В. В. Лу и А. Ч. Лу

Кафедра кормления сельскохозяйственных животных  
Зоолого-ветеринарного института, Семипалатинск

Для регистрации моторной деятельности предложены многочисленные методики. Одной из наиболее распространенных методик является запись двигательной функции путем введения в кишечник через фистулу баллона, соединенного с капсулой Марья. Эта методика имеет ряд недостатков: резиновый баллон сам является раздражителем, вызывающим сокращения стенки кишечника, при этом чем сильнее надут баллон, тем сильнее сокращения кишки; если баллон вводится в кишку через фистулу, то он вызывает нарушение проходимости кишки; если для изучения моторики кишечника используется животное с фистулой Тири—Велла, то в этом случае движения изолированной кишки не характеризуют ее деятельность при нормальном процессе пищеварения в данной петле.

В целостном организме в процессе пищеварения на стенки кишечника воздействует комплекс химических и механических раздражителей, который невозможно воссоздать в условиях опыта.

Для наблюдения за моторикой кишечника животных часто пользуются рентгенографической и рентгеноскопической методиками. Однако они не дают графически документированной характеристики двигательной функции кишечника.

И. Д. Христофоров (1956) для изучения моторики кишки у кур выводил кишку наружу брюшной стенки и вворачивал в кожный лоскут в виде чемоданной ручки. Для записи движения кишки он предложил соответствующий прибор. Данная методика имеет существенный недостаток, заключающийся в том, что в «чемоданной ручке» после операции в результате воспаления происходит спайка кишки и кожи и разrost

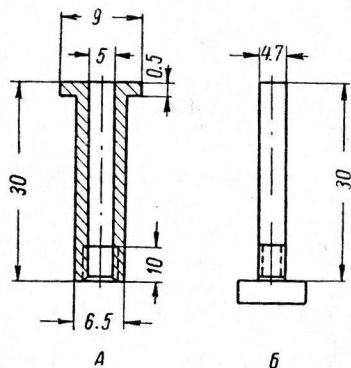


Рис. 1. Фистульная трубка для тонкого отдела кишечника птицы.

А — трубка; Б — ввинчивающаяся пробка к трубке.

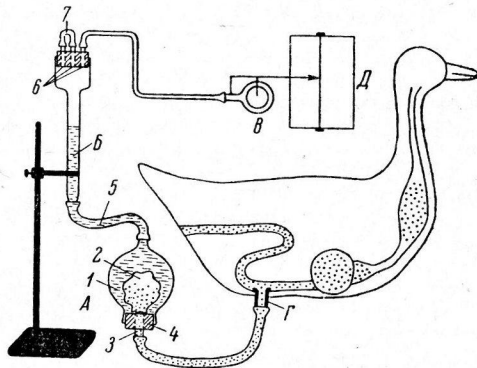


Рис. 2. Схема прибора для записи моторики кишки при нормальном ее участии в процессе пищеварения у птицы.

Объяснения в тексте.

соединительной ткани, что ведет к потере эластичности и подвижности кишки. Наряду с этим указанную операцию невозможно производить на таких птицах, как утки.

Для изучения моторной деятельности кишечника пользуются другими методами, которые также не исключают выше отмеченных недостатков.

Нами в 1962 была предложена методика, позволяющая одновременно изучать всасывательную и моторную функции кишечника в условиях хронического опыта.

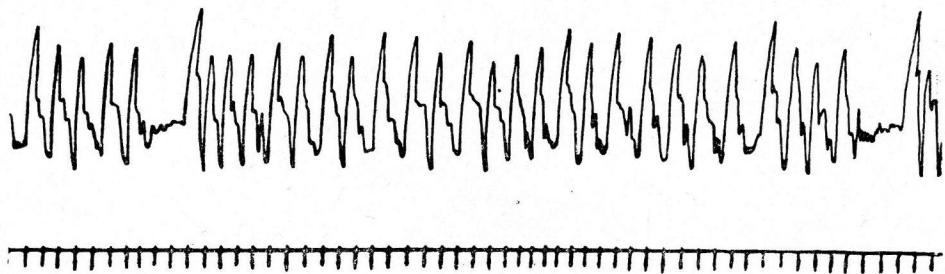


Рис. 3. Запись моторики тонкой кишки при нормальном протекании в ней процесса пищеварения.

Однако и эта методика также не позволяет регистрировать моторику кишки при нормальном протекании процесса пищеварения в последней.

В связи с изложенным выше мы поставили перед собой задачу разработать общедоступную методику регистрации двигательной деятельности кишки при нормальном ее участии в процессе пищеварения.

Предлагаемая методика изучения моторной деятельности тонкой кишки заключается в следующем.

В двенадцатиперстную кишку или в другой отдел тонких кишок вставляют фистульную трубку, формы и размеры которой представлены на рис. 1. Птицы с фистулами тонкого отдела кишечника живут многие месяцы.

Для записи моторики кишки птицу фиксируют в станок (Ли, 1957) и к фистульной трубке присоединяют специальный прибор, устройство которого показано на рис. 2.

Основной частью прибора является датчик А. Он представляет собой шарообразную воронку 1, внутри которой имеется резиновый баллон 2. Последний соединен с трубкой 3, которая пропущена через пробку воронки 4. Воронка 1 при помощи ре-

зиновой трубки 5 соединяется с цилиндром *Б*. Последний сверху плотно закрыт пробкой, через который вставлены три трубки 6. Одна из них резиновой трубкой соединяется с капсулой Маррея *В*, а другие соединены между собой короткой резиновой трубкой 7.

Прибор готовят к работе следующим образом. Снимают один конец резиновой трубки 7 и через нее цилиндр *Б* заполняют водой на две трети, следя за тем, чтобы шарообразная воронка *Г* полностью заполнилась жидкостью; затем цилиндр *Б* ставят на требуемую высоту и датчик *А* присоединяют при помощи резиновой трубки к фистульной трубке *Г*.

У птиц в двенадцатиперстной и тощей кишках химус имеет жидкую и подвижную консистенцию.

В тонком отделе кишечника имеется два вида сокращений — перистальтические и маятникообразные, в результате которых происходит перемещение и перемешивание химуса. Эти сокращения вызывают повышение давления химуса в кишечнике, и вследствие этого химус через фистулу поступает в резиновый баллон 2 и вытесняет жидкость, находящуюся в воронке *Г*, в цилиндр *Б*. Уровень жидкости в нем повышается, а расслабление кишки способствует обратному поступлению химуса из резинового баллона в полость кишки под нажимом жидкости в воронке *Г*, и уровень жидкости в цилиндре *Б* падает. Эти колебания жидкости в цилиндре *Б* точно соответствуют моторике кишки и регистрируются капсулой Маррея на ленте кимографа *Д*.

При этом процесс пищеварения в кишке протекает в обычном порядке.

Кимограмма моторики кишки приведена на рис. 3.

При необходимости можно вставить в кишечник несколько фистул и одновременно регистрировать моторику кишки в разных участках.

Таким образом, предлагаемая методика позволяет записывать движения кишки, происходящие при нормальном протекании процесса пищеварения без каких-либо дополнительных воздействий на кишечник.

Предлагаемая методика может быть рекомендована также для изучения двигательной функции тонкого отдела кишечника млекопитающих.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ли В. В., Тр. Алма-атинск. зооветинст., 8, 562, 1957.  
 Ли В. В., А. Ч. Ли, Физиолог. журн. СССР, 48, № 8, 397, 1962.  
 Христофоров И. Д., Тр. Саратовск. зооветинст., 6, 179, 1956.

Поступило 15 III 1964

#### TECHNIQUE FOR RECORDING MOTILITY OF INTESTINE ENGAGED IN NORMAL DIGESTIVE FUNCTION IN BIRDS

By V. V. Li and A. Ch. Li

From the Department of Farm Animal Nutrition,  
 Zoo-Veterinarian Institute, Semipalatinsk



## ИЗ ИСТОРИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

УДК 612.28

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ ДЫХАНИЯ  
В ТРУДАХ И. М. СЕЧЕНОВА

Г. А. Вакслейгер

Кафедра нормальной физиологии Медицинского института, Оренбург

Направление работ И. М. Сеченова по исследованию процессов газообмена определялось его стремлением к нахождению физико-химических закономерностей в деятельности живого организма, которые он охотно и умело облекал в математические формулы. Он говорил, что физиолог — это «физико-химик, имеющий дело с явлениями животного организма» (1860).

Начало этому направлению в мышлении Сеченова было положено его воспитанием в стенах Главного инженерного училища, повлиявшим на его логическое мышление и научные устремления.

Уже в начале научной деятельности, работая в лаборатории К. Людвига, Сеченов приходит к мысли о создании «кровенного насоса с возобновляемой пустотой и возможностью сгорания крови» — «абсорпциометра».

В 1859 г. Сеченов дает подробное описание прибора и сообщает полученные им данные о содержании газов в артериальной крови собак в норме и при асфиксии. Эти цифры отличаются от тех, которые получались раньше. В выводах Сеченов указывает, что «вытесняемая из артериальной крови . . .  $\text{CO}_2$  превышает в 3—4 раза то количество, которое находили в ней до сих пор».

Вопрос о связывании углекислоты кровью представлялся, однако, еще далеко не ясным, и, для того чтобы «распутать трудный вопрос о состоянии  $\text{CO}_2$  в крови», Сеченов переходит к исследованию закономерностей растворения углекислого газа в растворах солей. Для этого оказалось необходимым конструирование новой, более совершенной модификации прибора, которую он и описывает в статье об итогах своих опытов (Сеченов, 1875).

Как видно на рисунке, эта модель по простоте и изяществу приближается к современным приборам, заимствовавшим отсюда тот же принцип: создание вакуума и измерение давления по уровню ртути в барометрической трубке (прибор Ван-Слайка).

Настойчиво и терпеливо на протяжении двух десятков лет Сеченов проводит опыты. Он исследует особенности поглощения углекислоты водными растворами различных солей и устанавливает, что при поглощении газа раствором соли происходит химическое связывание  $\text{CO}_2$  в зависимости, во-первых, от степени разведения раствора и, во-вторых, от сравнительной силы исследованных кислот. Сеченов смог доказать, вопреки существовавшему в то время взгляду, что не только физическое растворение, но и химическое связывание  $\text{CO}_2$  зависит от напряжения газа над жидкостью.

В итоге он формулирует законы нарастания коэффициентов поглощения газа в зависимости от степени концентрации соли в растворителе и предлагает формулу для выражения этого закона.<sup>1</sup>

После переезда в Москву (1889 г.) Сеченову приходит в голову новая блестящая мысль: проверить законы растворимости газов в растворах солей путем растворения какой-либо соли в солевом растворе. На основе полученных данных он приходит к заключению об аналогии законов растворения газов и солей (Сеченов, 1891), причем и то и другое происходит в соответствии с предложенной им формулой.

В настоящее время признано, что законы растворимости солей и газов, установленные Сеченовым, имеют общее значение и можно говорить о «законе Сеченова» (Кохтоянц, 1946).

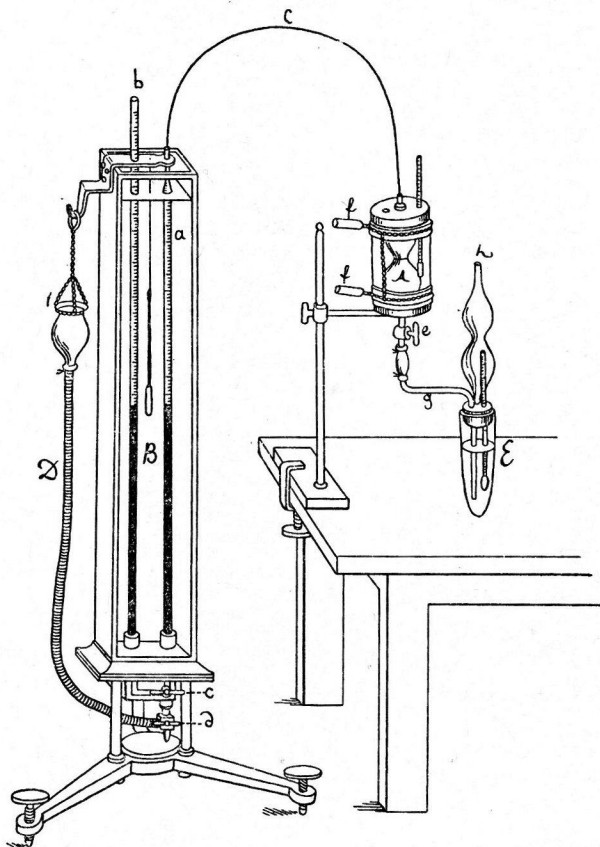
Таким образом, Сеченов смог на основе изучения процесса растворения  $\text{CO}_2$  — газа, который интересовал его как физиолога, открыть общие закономерности поглощения газов жидкостями.

<sup>1</sup> В «Автобиографических записках», Изд. АМН СССР, 1952, стр. 274, формула

Сеченова  $y = ae^{\frac{k}{x}}$  приведена в искаженном виде.

По данным Сеченова (1879), реакция  $\text{CO}_2$  с сывороткой крови имеет характер слабого химического соединения газа с жидкостью; однако только часть этого соединения падает на образование бикарбоната; наряду с этим связывание  $\text{CO}_2$  осуществляется при участии органических веществ, которыми являются глобулины сыворотки.

Продолжая опыты Ал. А. Шмидта, доказавшего в 1867 г., что не только плазма, но и эритроциты способны связывать углекислоту химически, Сеченов обнаруживает, что наибольшие количества  $\text{CO}_2$  в эритроцитах связывает гемоглобин, а не щелочи, как это предполагал Цунтц. Это вытекало из того, что поглощение  $\text{CO}_2$  происходит



Абсорпциометр, усовершенствованный И. М. Сеченовым.

одинаково как растворами чистого гемоглобина, так и со взвесью эритроцитов. Позже, в XX в., было подтверждено, что  $\text{CO}_2$  может присоединяться к гемоглобину в форме карбаминной связи, причем оказалось, что эта связь находится в зависимости от напряжения  $\text{O}_2$  в крови.

Оценивая значение примеси эритроцитов для химического связывания  $\text{CO}_2$  сывороткой крови, Сеченов (1879) делает важные наблюдения, что присутствие гемоглобина резко повышает способность сыворотки связывать углекислоту, а с другой стороны, образование оксигемоглобина способствует выделению  $\text{CO}_2$  из крови.

Экспериментальное доказательство взаимозависимости между  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  при поглощении их кровью было дано учеником Сеченова Б. Ф. Вериго (1892), и потому это явление (освобождение  $\text{CO}_2$  из крови при образовании оксигемоглобина) законно называть эффектом Сеченова—Вериго, а не Бора—Холдена (Ходоров, 1951).

Полученные данные о газообмене были широко использованы Сеченовым для дальнейших обобщений и заставляют признать его приоритет в вопросах теории состава альвеолярного воздуха.

И. М. Сеченов заслуженно носит имя основоположника авиационной физиологии (Бресткин, 1954).

Продолжателем работ Сеченова по исследованию газообмена явился М. Н. Шатерников, с которым они сконструировали приборы для изучения газообмена у человека.

Свои взгляды об устройстве дыхательного центра и принципах его деятельности Сеченов высказал в ряде работ. Опираясь

на опыты Флурана и Легаллуа, Сеченов принимает локализацию дыхательного центра в продолговатом мозгу и подчеркивает, что отсюда следует, что «причина периодичности дыхательных движений лежит в устройстве этих центров и не зависит от связи продолговатого мозга с прочими отделами спинномозговой системы». Он приводит данные о том, что отделение продолговатого мозга от моста, а равно и раздражения среднего мозга могут видоизменять нормальный ритм дыхательных движений. Однако он не склонен видеть в этих явлениях доказательство наличия дополнительных дыхательных центров, расположенных выше продолговатого мозга, и считает, что «можно думать, что в приведенных опытах все сводится на возбуждение путей» (Сеченов, 1891).

Сложность конструкции дыхательного центра не ограничивается делением его на главные и побочные части. В самом дыхательном центре продолговатого мозга следует различать инспираторный и экспираторный отделы.

Напомним, что подобные взгляды в дальнейшем развивались Н. А. Миславским (1885), а также М. В. Сергиевским (1950). Как известно, дискуссия о локализации дыхательного центра и его конструкции продолжается с пользой и сейчас.

Более возбудимым из двух отделов дыхательного центра Сеченов признает дыхательный, считая, что при покойном дыхании выдох происходит пассивно. Более того, в каждом из этих двух отделов «возбуждаемость отдельных членов не может быть одинакова: она всего больше в тех, которые приводит в сокращение мышцы, деятельные при условиях самого покойного дыхания, и наоборот» (Сеченов, 1866). Современные исследования подтвердили этот взгляд Сеченова о необходимости различать в составе дыхательного центра отдельные части, соответствующие диафрагмальному и грудному дыханию (Сергиевский, 1950; Маршак, 1961; Пурпура), на что указывает возможность диссоциации дыхательных движений соответствующих групп мышц.

Основное значение для возбуждения дыхательного центра имеет химический состав крови (накопление  $\text{CO}_2$  и недостаток  $\text{O}_2$ ).

«Возбуждаются ли при этом те центральные образования, из которых непосредственно выходят двигательные импульсы, или в состав дыхательных центров входят эквиваленты чувствующих нервов и действие крови падает на последние, неизвестно. Если иметь в виду, что по опытным данным дыхательные движения можно считать рождающимися из едва заметного непрерывного чувства задыхания . . . то можно было бы думать об эквивалентах чувствующих центров» (Сеченов, 1891). В этих словах Сеченова об «эквивалентах чувствующих центров» нельзя не видеть предвидения существования хеморецепторов в стенках кровеносных сосудов.

Подытоживая свои мысли по вопросу о происхождении автоматии дыхания, Сеченов пишет: «Другими словами, и в категории „автоматической деятельности“ центры действуют не иначе как под воздействием извне» (1891). Это высказывание нельзя понять иначе, как признание рефлекторного характера происхождения дыхательной автоматии.

Сеченов развивает свою теорию возникновения ритмической деятельности из непрерывного раздражения. Он исходит из способности нервных центров суммировать эффекты притекающих к ним раздражений. Если отдельные импульсы не способны возбуждать центр в одиночку, то ряд притекающих импульсов может привести к нарастанию возбуждения до такой высоты, когда «накопившаяся энергия переливается, так сказать, от последнего толчка через край и в живую силу переходит запас, развившийся не из одного, а из нескольких импульсов»; после этого наступает состояние покоя, необходимое для нового накопления энергии (Сеченов, 1891). Сеченов указывает, что сводить автоматическую деятельность к прямому возбуждению центров очень трудно, если не признать «регуляции с периферии», т. е. влияния со стороны афферентной иннервации. Он имеет здесь в виду схему рефлекторной саморегуляции дыхания Э. Геринга и Брейера (1891).

Представляет интерес его трактовка происхождения усиленных дыхательных движений после веновой задержки дыхания.

Объяснение этого явления Сеченов дает, основываясь на законах физиологии нервных центров. «Покуда действует тормоз, нервная система продолжает заряжаться как всегда чувственными влияниями извне; но энергия, не находя обычного выхода, остается в скрытом виде до тех пор, пока тормоз не распущен». Таким образом, и здесь Сеченов строит объяснение на основе суммации возбуждения и «возбуждения вслед за торможением», что, конечно, представляется более обоснованным.

Значение блуждающего нерва, по Сеченову, заключается в том, что он является «регулятором дыхательных движений», который находится при нормальных условиях в слабом тоническом возбуждении. Поэтому его перерезка «равнозначна устранению физиологического возбуждения, действующего на регулятор из периферии», что и объясняет замедление дыхания, наступающее после двухсторонней ваготомии. Напротив, раздражение блуждающего нерва приводит к учащению дыхательных движений, которые становятся при этом и менее глубокими. При известной силе раздражения отдельные дыхательные движения «сливаются в одно общее тетаническое сокращение дыхателей» и происходит остановка дыхания на вдохе, при сокращенной диафрагме. При дальнейшем усилении раздражения «возбуждение разливается за пределы дыхательных мышц и распространяется вообще на все мышцы туловища и ко-

нечностей». Это указывает, по Сеченову, на вероятную связь дыхательных центров с двигательными аппаратами всех мышц тела. Мы хотели бы особенно обратить внимание на эти взгляды ученого потому, что мнения исследователей по вопросу о роли блуждающего нерва в регуляции дыхания и в настоящее время расходятся. Если опыты на ненаркотизированных животных полностью подтверждают концепцию Сеченова, то применение наркоза видоизменяет эффект раздражения блуждающего нерва, вызывая торможение дыхания, что и явилось основанием для многих исследователей признать его тормозящим нервом. Последний случай не соответствует действию блуждающего нерва в естественных условиях (Вакслейгер, 1947, 1954).

И. М. Сеченов одним из первых приступил к анализу электрической активности головного мозга, и ему принадлежит честь установления ритмических колебаний потенциала продолговатого мозга (Сеченов, 1882). Результаты его опытов крайне интересны и могут быть сопоставлены с влиянием афферентных нервов на дыхательный центр. Сеченов различает два случая — учащение спонтанных разрядов и замедление их. Первое Сеченов рассматривает как результат повышенной возбудимости мозга и добавляет: «С виду явление сходно с учащением дыхательных движений при слабой тетанизации центрального отрезка перерезанного бродящего нерва». Второй же случай «есть случай задерживающего или тормозящего действия». Мы хотели бы подчеркнуть, что, открыв новую особенность ц. н. с. — наличие «спонтанных» ритмических потенциалов, Сеченов вновь аналогизирует это явление с ритмической деятельностью дыхательного центра.

Работы И. М. Сеченова по физиологии дыхания представляют интерес не только с точки зрения истории науки. Они имеют важное значение и как выражение взглядов материалиста, рассматривающего с позиций последовательного материализма вопросы, связанные с осуществлением автоматической деятельности, вопросы еще далеко неполностью изученные и понятия.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бресткин А. П., Физиолог. журн. СССР, 40, № 5, 540, 1954.  
 Вакслейгер Г. А., VII Всесоюзн. съезд физиолог., биохим., фармаколог., 289, М., 1947; XV Научн. сесс. Мед. инст., 20, Куйбышев, 1954.  
 Вериго Б. Ф. (1892). Цит. по: Б. И. Ходоров, 1951.  
 Коштоянц Х. С. Очерки по истории физиологии в России. Изд. АН СССР, 1946.  
 Маршак М. Е. Регуляция дыхания у человека. Медгиз, 1961.  
 Миславский Н. А. (1885), Избр. произв., М., 1952.  
 Сергеевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих животных. М., 1950.  
 Сеченов И. М. (1859), Собр. соч., I, 1, Изд. МГУ, М., 1907; (1860) Избран. произв., 2, 35, Изд. АН СССР, 1956; Физиология нервной системы. СПб., 1866; (1875) Собр. соч., I, Изд. МГУ, М., 1907; (1879), там же, стр. 150; (1882), там же, стр. 39; (1884), Физиологические очерки, 2, 1923; Физиология нервных центров. СПб., 1891; Автобиографические записки, 1907, приведен. по: Изд. АМН СССР, М., 1952.  
 Ходоров Б. И., Журн. общ. биол., 12, № 1, 55, 1951.

Поступило 21 IV 1964

#### I. M. SECHENOV'S CONTRIBUTIONS TO CERTAIN ASPECTS OF RESPIRATORY PHYSIOLOGY

By G. A. Vaksleiger

From the Department of Physiology, Medical Institute, Orenburg



## КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 612 67

## РЕЦЕНЗИЯ

на книгу: Л. Комадел, Э. Барта и М. Кокавец  
«Физиологическое увеличение сердца»

Изд. Словацкой АН, Братислава, 1964, стр. 332 (на словацком языке)

В монографии словацких физиологов рассмотрены изменения сердца, возникающие под влиянием физических упражнений и вообще под влиянием систематической мышечной деятельности и часто обозначаемых термином «спортивное сердце». Большинство исследователей имеет в виду физиологические явления, но некоторые характеризуют этими словами также и патологические изменения в сердце, возникающие в результате занятий спортом. Авторы книги разбирают физиологическое влияние упражнений и поэтому пользуются названием, поставленным ими в заголовке.

В рецензируемом труде широко освещена литература вопроса и приведены результаты собственных исследований авторов — наблюдения за квалифицированными спортсменами и материалы опытов на животных. Группа собак была подвергнута экспериментальной тренировке, плаванию по 1—4 часа ежедневно, в течение 12—21 месяца. Среди многих приведенных фактов особый интерес представляют данные об относительной гипотонии, а также о меньших величинах ударного и минутного объемов сердца у тренированных людей и животных по сравнению с нетренированными. Как известно, до настоящего времени существуют различные взгляды на характер изменений ударного и минутного объемов сердца у спортсменов. Авторы приводят материалы, свидетельствующие об уменьшении под влиянием тренировки этих величин в состоянии покоя, но, к сожалению, не рассматривают вовсе фактов, доказывающих иную точку зрения.

Следующая глава посвящена основным закономерностям работы сердца. Показано, что закон Старлинга не применим к целому и здоровому организму. Увеличение ударного и минутного объема обеспечивается прежде всего за счет использования остаточного объема крови в полостях желудочков сердца. Только после исчерпания этого резерва дальнейшее увеличение происходит благодаря большему наполнению и растягиванию полостей желудочков. В опытах на животных сила сокращений и ударный объем сердца мало менялись при удалении надпочечников и под влиянием симпатомиметических веществ. В то же время атропин существенно уменьшал эти показатели. Авторы пишут в связи с этим о важной роли вагусной иннервации для повышения работоспособности сердечной мышцы.

Далее обсуждается физиологическая природа увеличения сердца под влиянием мышечной тренировки. Приводятся обширные статистические данные о размерах сердца у спортсменов и рассматривается увеличение сердца у животных под влиянием экспериментальной тренировки. Эти изменения происходят за счет одновременно гипертрофии и дилатации. При гипертрофии сердечной мышцы число венечных капилляров увеличивается, но в меньшей степени, чем масса сердечной мышцы. В результате каждый капилляр снабжает кровью больший участок миокарда, чем до тренировки. Несмотря на это, в результате благоприятных изменений обмена в гипертрофированных мышечных волокнах кровоснабжение их оказывается достаточно удовлетворительным. Электрокардиографические исследования показывают, что у квалифицированных спортсменов не наблюдается признаков недостаточного кровоснабжения даже при очень напряженной и продолжительной мышечной работе.

В интересных опытах были изучены функциональные возможности сердца тренированных собак в условиях сердечно-легочного препарата. Оказалось, что сердца тренированных собак не обладали преимуществами по сравнению с сердцами нетренированных животных. Следовательно, гипертрофия и дилатация могут способствовать увеличению работоспособности сердца только при наличии экстракардиальных нервных и гуморальных регулирующих факторов.

Возникновение рабочей гипертрофии прослежено также в процессе экспериментальной тренировки, при которой животные получали парасимпатомиметические и парасимпатолитические вещества. В этих опытах получены важные данные о роли трофических влияний, приходящих по блуждающему нерву, для физиологического увеличения сердца.

В заключение приводится подробный разбор показателей ЭКГ у спортсменов, а также рассмотрено значение двигательной активности для профилактики и лечения сердечно-сосудистых заболеваний.



Обширный перечень литературных источников, около 800 названий, будет полезен читателям, интересующимся влиянием мышечной деятельности на сердце. К сожалению, не все вопросы, относящиеся к этой проблеме, освещены в одинаковой степени. Авторы оставляют в стороне материалы фазового анализа сердечного цикла — методический подход, с помощью которого последнее время получено очень много интересного в вопросе о влиянии мышечной деятельности. Не полно рассмотрены исследования гемодинамики при мышечной работе. Однако, несмотря на эти минусы, монография словацких товарищей представит немалый интерес для всех, кто работает в области физиологии кровообращения, физиологии труда и спорта. К этой книге должен обратиться каждый, кто интересуется физиологией кровообращения у работающего человека.

*К. М. Смирнов.*

Поступило 19 IV 1965

---

#### REVIEWS

L. KOMADEL, E. BARTA AND M. KOKAVETS  
«PHYSIOLOGIC CARDIAC HYPERTROPHY» (SLOVAK)  
PUBLISHED BY SLOVAK ACAD. SCI., BRATISLAVA, 1964, 332 pp.

Reviewed by *K. M. Smirnov*, Leningrad

---

## СЪЕЗДЫ И КОНФЕРЕНЦИИ

УДК 612.766(063)

## О ПРОБЛЕМЕ ФИЗИОЛОГИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ТРУДА

Изучение физиологии сельскохозяйственного труда имеет огромное значение для сельскохозяйственной экономики страны. В Ленинграде проходило совещание, посвященное этой важной проблеме. В совещании приняли участие представители различных институтов Москвы, Киева, Саратова, Минска, Новосибирска, Тбилиси и других городов. Были заслушаны вступительное слово Н. В. Черниговского и 6 докладов. Все участники активно обсуждали поставленные в докладах актуальные проблемы физиологии сельскохозяйственного труда.

В. Г. Крыжановский (Киев) сформулировал основные задачи в области физиологии сельскохозяйственного труда на ближайшие годы: а) изучение организации труда и сдвигов физиологических функций при работе на сельскохозяйственных машинах, особенностей рабочего места, рабочей позы, рабочих усилий и движений, а также разработка предложений по физиологической рационализации; б) изучение режимов труда и отдыха в различных отраслях сельского хозяйства (в частности, на сельскохозяйственных машинах) с разработкой и внедрением наиболее физиологически рациональных режимов; в) изучение особенностей и организации труда в связи с массовым применением химических веществ в сельском хозяйстве; г) расширение работ по изучению влияния разных видов сельскохозяйственного производства на физиологические функции организма; д) разработка специальной аппаратуры и методик, пригодных для исследований в условиях сельского хозяйства; е) разработка норм трудовой нагрузки для учащейся молодежи, подростков и детей, вопросы наиболее правильного сочетания физического и умственного труда в условиях сельскохозяйственного производства; ж) изучение особенностей и организации труда: допустимых нагрузок (с учетом физиологических состояний), условий, организации труда и др.; з) исследование влияния факторов и особенностей климатических условий внешней среды на работоспособность и состояние организма; и) пропаганда знаний по физиологии труда среди широких слоев сельского населения и медицинского персонала.

В. Н. Козлов (Саратов) отметил, что механизация сельского хозяйства приводит к снижению физической нагрузки механизаторов, но вместе с тем возрастают нервные напряжения и нагрузки на различные аналитические системы. Не изучены особенности процесса утомления у механизаторов. Мало внимания уделяется влиянию гигиенических факторов. Одной из главных причин отставаний физиологии сельскохозяйственного труда докладчик считает отсутствие координации работы физиологов. Он указал, что назрело время для создания в стране специального научно-исследовательского института по физиологии труда с отделом по сельскохозяйственному производству.

В докладах Б. Я. Шейнина (Харьков), Е. И. Кандауровой (Москва) и И. Ф. Лакеевой (Москва) была дана физиолого-гигиеническая оценка труда трактористов, работающих на скоростных тракторах.

Б. Я. Шейнин характеризовал некоторые физиологические функции (сердечно-сосудистая, дыхательная и др.) у механизаторов при работе на новых образцах машин. У трактористов, работающих на новых тракторах, не наблюдалось развития выраженного утомления, что, возможно, объяснилось несовершенством применяемых приемов исследований. Е. И. Кандаурова показала, что ряд типов тракторов нуждается в значительных конструктивных усовершенствованиях. И. Ф. Лакеева указала, что на тракторе типа Т-125 необходимо применять кондиционер.

В. Л. Мдинарадзе (Тбилиси) осветил состояние и перспективы развития научных исследований в области физиологии труда чаеводов.

При обсуждении докладов значительное место было уделено организационным вопросам, связанным с развитием физиологии сельскохозяйственного труда. О. К. Кубяк (Киев) отметила, что до сих пор по-прежнему не было творческого сотрудничества между инженерами-конструкторами сельскохозяйственных машин и физиологами труда. С. И. Горшков (Москва) подчеркнул связь отставания физиологии сельскохозяйственного труда с общим отставанием физиологии труда и с отсутствием специальных институтов, занимающихся проблемами физиологии труда. С. А. Косилов (Москва) указал на необходимость совершенствования методики изучения утомления рабочих, занятых в сельском хозяйстве. В выступлении инженера-экономиста И. П. Алтай

ского (Москва) отмечалась слабая связь между экономистами и физиологами труда в области организации сельскохозяйственного труда. На вопросе подготовки кадров остановился К. С. Точиллов (Ленинград). Он указал, что в настоящее время в СССР имеется лишь одна лаборатория (при кафедре высшей нервной деятельности в Ленинградском университете), которая специально готовит кадры физиологов труда. В стороне от проблем физиологии труда стоит Академия наук и, в частности, в Физиологическом институте им. И. П. Павлова нет специальной лаборатории по физиологии труда. Отставание физиологии сельскохозяйственного труда Е. Д. Улицкий (Москва) связывал с недостаточным использованием достижений кибернетики и других смежных областей. А. В. Коробков (Москва) подчеркнул, что при наблюдающемся уменьшении мышечной нагрузки у рабочих, занятых в сельском хозяйстве, резко возрастает для них значение занятий физическими упражнениями.

Выступление З. М. Золиной (Москва) было посвящено усилению исследовательской работы по физиологии труда. В частности, был затронут вопрос о необходимости централизованного изготовления физиологической аппаратуры. Было отмечено, что физиология сельскохозяйственного труда может дать реальную помощь сельскому хозяйству только тогда, когда будут усилены ряды физиологов труда.

В ряде других выступлений (Т. В. Румянцевой, Ю. П. Кундиева, Е. Я. Улицкого, К. М. Смирнова, С. А. Рубенбург и др.) также подчеркивалось недостаточное развертывание исследовательской работы по физиологии труда.

В принятой резолюции была отмечена необходимость значительного расширения исследований в области физиологии труда, и в особенности физиологии сельскохозяйственного труда.

*В. С. Аверьянов.*

Поступило 12 IX 1964

CONGRESSES, CONFERENCES, CYMPOSIA  
CONFERENCE ON PROBLEMS RELATED TO PHYSIOLOGY  
OF AGRICULTURAL OCCUPATIONS

By *V. S. Averianov*, Leningrad

УДК 612.1/8(07)

О ПРЕПОДАВАНИИ ФИЗИОЛОГИИ В ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ  
ЗАВЕДЕНИЯХ СТРАНЫ

В течение последних лет Объединенный научный совет «Физиология человека и животных» АН СССР совместно с Центральным советом Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова при АН СССР проводили работу по обсуждению состояния преподавания физиологии в высших учебных заведениях страны. Так, в декабре 1963 г. Ленинградское общество физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова провело расширенное пленарное заседание, на котором обсуждался вопрос «О состоянии преподавания физиологических дисциплин в вузах города». Присутствующие преподаватели ленинградских вузов, а также представители 11 городов приняли резолюцию, которая была направлена в ученые советы высших учебных заведений Ленинграда.

Значительную работу в этом плане провели Центральный совет Всесоюзного общества физиологов и Комиссия по преподаванию физиологии и изданию учебников (председатель М. В. Сергиевский).

Условия преподавания физиологии в вузах обсуждались на VIII и IX Всесоюзных съездах физиологов, I, II и III Поволжских конференциях физиологов, в Украинском физиологическом обществе, в многочисленных отделениях Всесоюзного общества (Башкирском, Киргизском, Куйбышевском, Ростовском, Туркменском, Краснодарском, Львовском, Ижевском, Кишиневском).

В марте 1964 г. Объединенным научным советом была создана комиссия для обобщения материалов и предложений по вопросам преподавания физиологии в вузах (председатель Э. Ш. Айрапетьянц). Комиссия рассмотрела все основные предложения, обобщила их и представила докладную записку в Научный совет.

Материалы комиссии, а также дополнительные предложения по улучшению преподавания физиологии явились предметом обсуждения на объединенном заседании

плenuma Центрального совета Всесоюзного физиологического общества и Научного совета «Физиология человека и животных» АН СССР 11 мая 1965 г. в Москве. На заседании был заслушан проект докладной записки об улучшении преподавания физиологии в вузах (М. В. Сергиевский). Выступавшие согласились с основными положениями проекта резолюции и дополнили его рядом предположений и замечаний.

Центральный совет признал целесообразным пересмотреть учебные программы и при этом учесть необходимость выработки отдельных программ по физиологии соответственно профилю института; в связи с формированием смежных дисциплин следует четко ограничить задачи и размеры преподаваемого курса; следует провести координацию учебного плана, программ и объема курса физиологии в комплексе с другими дисциплинами (биохимия, фармакология, биофизика, анатомия и др.).

Ведущим методом преподавания является лекция, в которой студент получает основные сведения по физиологии. При этом лекция должна не повторять, а расширять материал учебников. Поэтому существенно возрастает значение лекционной демонстрации, для проведения которой требуются высококвалифицированные лекционные ассистенты, воспитанные самой кафедрой. Необходимо добиваться учреждения постоянной штатной должности лекционного ассистента при кафедрах физиологии. Целесообразно также установить в вузах статус стажеров для оставления наиболее способных оканчивающих студентов к подготовке будущих преподавателей.

Важное значение в преподавании имеют наглядные пособия. Учитывая существующее ненормальное положение, признано необходимым возбудить ходатайство перед издательством «Высшая школа» об изготовлении наглядных пособий (таблицы, схемы, альбомы и т. д.) для высших учебных заведений. Целесообразно всемерно расширять кинофикацию учебного процесса, наладить централизованную подготовку новых учебных фильмов, снабдить кафедры узкопланетной кинопроекционной аппаратурой.

Участники заседания подчеркнули недопустимость проведения практических занятий по физиологии, демонстраций и практикумов на имеющемся сейчас устаревшем оборудовании. Необходимо поставить перед соответствующими организациями вопрос о срочном обновлении оборудования и организации централизованного снабжения кафедр новейшей аппаратурой, материалами, реактивами и т. д. Центральный совет поручил Е. Б. Бабскому при участии П. К. Анохина и Г. И. Косицкого составить записку о снабжении кафедр физиологии аппаратурой, а также списки стандартного учебного оборудования. Отмечено также, что следует обратиться в министерство с просьбой увеличить на кафедрах количество вспомогательного инженерно-технического и лаборантского персонала.

Повышение квалификации преподавателя подразумевает в качестве обязательного условия тесное сочетание лекционной работы с интенсивной научной работой. Необходимо обратить самое серьезное внимание министерств и ведомств на чрезвычайно большую загрузку преподавателей, что задерживает научный рост педагогических кадров и снижает качество преподавания. Следует значительно сократить педагогическую нагрузку профессорско-преподавательского состава. Опыт ряда кафедр физиологии показал целесообразность широкого привлечения научных сотрудников АН СССР и АМН СССР и других отраслевых учреждений к педагогической деятельности в вузах с включением этих лиц в число внештатных преподавателей кафедр. Следует также возбудить ходатайство о восстановлении докторантуры (сроком на 1—2 года) специально для преподавателей вузов.

Для повышения педагогического мастерства и научного уровня преподавателей следует систематически проводить семинары-декадни на базе ряда головных институтов, обеспечить работникам периферических вузов командировки на съезды и конференции, а также в крупнейшие вузы для консультаций, проведения экспериментов и овладения новыми методиками.

Центральный совет поручил группе специалистов составить докладную записку о преподавании физиологии в вузах различного профиля.

Намечено провести в 1966 г. Всесоюзный симпозиум по вопросам преподавания физиологии в вузах страны.

*А. С. Батуев, Е. Ф. Огнева.*

Поступило 15 VI 1965

## ON TEACHING PHYSIOLOGY IN INSTITUTIONS FOR HIGHER EDUCATION THROUGHOUT THE COUNTRY

By *A. S. Batuev and E. F. Ogneva*

Leningrad



## ЮБИЛЕЙНЫЕ ДАТЫ

УДК 612.8.(092)

НИКОЛАЙ ВАСИЛЬЕВИЧ ГОЛИКОВ

К 60-летию со дня рождения

22 августа 1965 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 40 лет научной, педагогической и общественной деятельности профессора Н. В. Голикова, заведующего кафедрой физиологии человека и животных Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова.



Поступив 16-летним юношей на физико-математический факультет Ленинградского университета Н. В. Голиков специализировался в области физиологии человека и животных под руководством А. А. Ухтомского. По окончании аспирантуры, с 1929 года, он непрерывно работает в Ленинградском университете. Не прекращая работы в университете, он окончил в 1937 г. лечебный факультет 2-го Ленинградского медицинского института.

В 1926 г. на II Всесоюзном съезде физиологов Николай Васильевич доложил результаты своей первой научной работы, посвященной следовым процессам в нервных центрах. При анализе механизмов 4 типов следовых реакций он использовал почти забытый в то время параметр физиологической лабильности Н. Е. Введенского и возобновил интерес к этой концепции. Широко используя параллельные измерения параметров порога возбудимости, полезного времени, рефрактерной фазы и лабильности, он показал наличие трофического, повышающего лабильность действия слабых и умеренных раздражений на нервную ткань и получил факты, послужившие А. А. Ухтомскому (1927, 1930) основанием для развития учения об усвоении ритма.

В 1933 г. Н. В. Голиков установил двухфазность изменений лабильности и трехфазность изменений возбудимости нерва при различных альтерациях и выдвинул поляризационно-деполяризационную теорию раздражения, дополнившую и развившую учение Н. Е. Введенского. Электрофизиологическое и эксцитометрическое изучение реакций нерва и нервных центров при различных их состояниях позволило Н. В. Голикову рассматривать процесс развития парабоза как последовательную смену аналектогонического синдрома синдромом катэлектроническим и затем синдромом катодической депрессии. Закономерные изменения состояния клеток при длительных раздражениях идентифицировались с эволюцией электротона при длительной поляризации (1940). Близкие взгляды позже были развиты Ллойдом. В 1943 г. Н. В. Голиков в докторской диссертации, посвященной проблеме физиологической лабильности, сформулировал закон оптимальных значений поляризации и лабильности нервной и мышечной тканей. Исчезновение возбудимости и проведения как при гиперполяризации, так и при глубокой деполяризации и наличие высокого уровня возбудимости при умеренной деполяризации впоследствии были подтверждены в условиях внутриклеточного отведения потенциалов в лаборатории Н. В. Голикова и за рубежом.

Развивая учение Н. Е. Введенского о местном возбуждении, Н. В. Голиков в условиях электроэнцефалографических исследований показал, что различный уровень функционального состояния нервной ткани благоприятствует местным или распространяющимся ответам. Он предложил различать реактивность как способность отвечать на раздражение местной реакцией и возбудимость как способность к распространяемому ответу (1947, 1949, 1952). Электрофизиологические и клинко-физиологические исследования Н. В. Голикова позволили ему выдвинуть оригинальную теорию электроэнцефалографии (1950, 1956, 1960).



Изучая механизмы системных реакций нервных центров, Н. В. Голиков показал особенности следовых процессов при фазных и тонических рефлекторных реакциях, отметил связь состояния доминанты в моторных элементах нервной системы со снижением, а в сенсорных (вставочных) элементах — с повышением уровня их лабильности (1927, 1940, 1950). Развивая учение об усвоении ритма, еще в 1949 г. он ввел термины «внутренняя и внешняя синхронизация активности нейронов» и «репродукция усвоенного ритма». Позже те же термины были предложены известным французским физиологом Фессаром.

Показанные Н. В. Голиковым соотношения между уровнем поляризации (величиной тока покоя и тока действия), лабильностью и возбудимостью за последние годы многократно подтверждены в различных экспериментальных условиях в отечественных и зарубежных лабораториях.

Развивая учение о доминанте как учение о системных реакциях нервных центров, Н. В. Голиков в качестве основных закономерностей формирования доминанты подчеркивает 3 закона — закон иррадиации возбуждений в сторону нейронов, характеризующихся повышенной возбудимостью, закон сопряженного торможения и закон синхронизации активности нейронных групп, входящих в доминантную констелляцию. Показывая закономерности доминанты в формировании и репродукции временных связей, он подчеркивает тот факт, что для образования условного рефлекса необходимы не только совпадение со времени состояния возбуждения в центрах условного и безусловного рефлексов, но и длительная сохранность следов раздражения в этих центрах.

Важные исследования проведены Н. В. Голиковым и в области патологической физиологии нервной системы. Им обнаружены закономерные изменения функционального состояния нервной системы при развитии столбняка, при шоковых состояниях, при возникновении децеребрационной ригидности и после закрытой травмы головного мозга человека.

Н. В. Голиковым опубликовано свыше 80 научных работ.

Н. В. Голиков в течение многих лет воспитывает высококвалифицированных специалистов физиологов. Многие талантливые советские физиологи являются учениками Николая Васильевича. Они с благодарностью вспоминают его лекции по общему и специальным курсам физиологии, насыщенные современным материалом и поднимающие новые проблемы.

Специальные курсы нейрофизиологии и электрофизиологии, читаемые Н. В. Голиковым, привлекают к себе не только студентов, но и научных сотрудников из других научных учреждений. Наряду с большой педагогической деятельностью ученый-коммунист много времени отдает общественной работе в качестве члена партийного бюро, председателя философского семинара факультета, члена ряда комиссий. Николай Васильевич — член Центрального совета Всесоюзного общества физиологов, Научного совета АН СССР по проблеме «Физиология», Редакционного совета Физиологического журнала СССР, проблемных комиссий АН СССР и АМН СССР.

Крупному ученому, воспитателю и учителю новых кадров, хорошему и доброму человеку желаем здоровья и дальнейших творческих успехов.

*Группа товарищей и учеников.*

Поступило 5 VI 1965

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
М. И. Никифоров. Биотоки головного мозга у кроликов после удаления лобных долей на фоне тормозного состояния, вызванного введением гексенала . . . . .	1277
Л. В. Донская и А. П. Шакурова. Электрическая активность мышц при проприоцептивном рефлексе в процессе развития экспериментального столбняка . . . . .	1285
М. И. Сологуб. Внутриклеточные потенциалы действия и лабильность переживающего чувствительного нейрона . . . . .	1291
Г. Д. Головачев. Анализ наследования зависимости между силой и длительностью порогового электрического раздражения . . . . .	1301
В. В. Васильева и Н. А. Степочкина. Некоторые гемодинамические показатели в периоде восстановления после мышечной деятельности . . . . .	1308
А. А. Фуфачева. О тоническом влиянии блуждающих нервов на деятельность сердца низших обезьян . . . . .	1315
И. Стоянов. К вопросу о механизме рефлекторных влияний с желудка на кровяное давление и дыхание . . . . .	1323
В. Б. Троицкая и Е. К. Фунтикова. Секреторная деятельность поджелудочной железы в процессе развития атрофии, вызванной наложением фистулы большого протока . . . . .	1327
А. А. Алцев и М. Г. Аширов. Влияние высокой температуры внешней среды на секреторную функцию поджелудочной железы и отдела тонких кишек крупного рогатого скота . . . . .	1335
П. А. Золотов. Экологические и сезонные изменения температуры кожи у человека . . . . .	1343
Н. И. Таранов и Н. Е. Панферова. Изменение мышечной работоспособности после пребывания человека в условиях гипокнезии . . . . .	1351
Я. Яцина, В. Тишлер, А. Гомбош и Е. Матэова. Метаболизм глюкозы, лактата и пирувата в почках собаки <i>in vivo</i> . . . . .	1356
А. П. Гуль. Стимуляция воспроизводительной функции крупного рогатого скота в различные фазы полового цикла . . . . .	1363

*Методика физиологических исследований*

Р. С. Богданов и И. В. Орлов. Определение порога возбудимости полукружных каналов способом температурной стимуляции . . . . .	1370
В. С. Фомин. Дифференциальный пьезокерамический датчик для регистрации тахоосциллограммы плечевой артерии . . . . .	1373
В. В. Ли и А. Ч. Ли. Методика записи двигательной функции кишки при нормальном ее участии в процессе пищеварения у птиц . . . . .	1374

*Из истории физиологической науки*

Г. А. Вакслейгер. Некоторые вопросы физиологии дыхания в трудах И. М. Сеченова . . . . .	1377
--	------

*Критика и библиография*

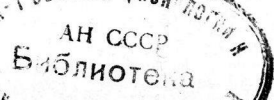
К. М. Смирнов. Рецензия на книгу Л. Комадел, Э. Барта и М. Кокавец «Физиологическое увеличение сердца». Изд. Словацкой АН, Братислава, 1964, стр. 332 (на словацком языке) . . . . .	1381
--	------

*Съезды и конференции*

В. С. Аверьянов. Совещание по проблемам физиологии сельскохозяйственного труда . . . . .	1383
А. С. Батуев и Е. Ф. Огнева. О преподавании физиологии в высших учебных заведениях страны . . . . .	1384

*Юбилейные даты*

Группа товарищей и учеников. Николай Васильевич Голиков (к 50-летию со дня рождения) . . . . .	1386
--	------



## CONTENTS

	Page
M. I. Nikiforov. Brain potentials in rabbits after frontal lobectomy ring state of inhibition induced by hexenal administration . . . . .	1277
L. V. Donskaia and A. P. Shakurova. Muscle electrical activity accompanying proprioceptive reflex with development of experimental tetanus . . . . .	1285
M. I. Sologub. Intracellular action potentials and lability of surviving sensory neurone . . . . .	1291
G. D. Golovachev. Analysis of heredity in relationship between force and duration of threshold stimulation current . . . . .	1301
V. V. Vasilieva and N. A. Stepochkina. Certain haemodynamic indices in recovery period following muscle exercise . . . . .	1308
A. A. Fufacheva. Tonic vagal influence on cardiac activity in lower monkeys . . . . .	1315
I. Stoyanov. Contribution to mechanism of reflex gastric influence on blood pressure and respiration . . . . .	1323
V. B. Troitskaia and E. K. Funtikova. Pancreatic secretion during development of atrophy caused by major duct fistula . . . . .	1327
A. A. Aliev and M. G. Amirov. Effect of high environmental temperature on pancreatic and small bowel secretion in cattle . . . . .	1335
P. A. Zolotov. Ecologically conditioned and seasonal variations of skin temperature in man . . . . .	1343
N. I. Taranov and N. E. Panferova. Changes in working capacity of muscle after exposure of man hypokinetic conditions . . . . .	1351
J. Tacina, V. Tishler, A. Combos and E. Mateova. Glucose, lactate and pyruvate metabolism in vivo in the dog kidney . . . . .	1356
A. P. Gul'. Stimulation of reproductive capacity in cattle at different phases of sexual cycle . . . . .	1363

### *Techniques of physiological investigation*

R. S. Bogdanov and I. V. Orlov. Determination of the threshold excitability of semicircular canals with thermal stimulation method . . . . .	1370
V. S. Fomin. Differential piezo-ceramic receptor for recording tachi-oscillogram from brachial artery . . . . .	1373
V. V. Li and A. Ch. Li. Technique for recording motility of intestine engaged in normal digestive function in birds . . . . .	1374

### *Historical notes*

G. A. Vaksleiger. I. M. Sechenov's contributions to certain aspects of respiratory physiology . . . . .	1377
---	------

### *Reviews*

K. M. Smirnov. Review of Physiologic Cardiac Hypertrophy by L. Komadela, E. Barta and M. Kokavets . . . . .	1381
---	------

### *Congress, Conferencis, Symposia*

B. C. Averianov. Conference on problems related to physiology of agricultural occupations . . . . .	1383
A. S. Batuev, E. F. Ogneva. On teaching physiology in institutions for higher education throughout the country . . . . .	1384

### *Personalia*

A group of colleagues. N. V. Golikov (On his 60th birthday) . . . . .	1386
---	------

## 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, 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 указывается том, №, страница, год. Например: Петрова Н. И., Физиолог. журн. СССР, 39, № 1, 144, 1953. Номер тома подчеркивается. После названия книги и диссертации указать стр., место издания и год. При ссылке на работы классиков необходимо еще указать первоначальный год издания трудов.

Рукописи направляются в Редакцию в 2 экземплярах. Один из них — первым машинописным экземпляром. Фамилии иностранных авторов в тексте статей должны даваться в русской, а при первом упоминании и в иностранной транскрипции. Работа русского автора, опубликованная на иностранном языке, включается в русский алфавит, причем пишется по-русски в круглых скобках перед иностранным написанием фамилии автора.

Рукопись, присланная без соблюдения указанных правил, Редакцией не принимается и возвращается автору. Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи. В случае возвращения статьи автору на переработку первоначальная дата ее поступления сохраняется за ней в течение срока до 2-х месяцев. При отклонении статьи один экземпляр возвращается автору.

После принятия статьи к печати вместе с корректурой автор должен прислать реферат статьи, согласно требованиям инструкции ВИНТИ (см. № 1 журнала за 1964 г.).

*В конце статьи обязательно указать имя, отчество и фамилию автора, домашний и служебный адрес и телефоны.*

Рукопись следует направлять по адресу: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1, Издательство «Наука», Редакция «Физиологического журнала СССР». Телефон А 2-79-72.