

РУССКИЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА

Почетный редактор И. П. ПАВЛОВ

Ответственный редактор В. В. САВИЧ

Редакция: ВЕСЕЛКИН, Н. В. (Ленинград); ДАНИЛЕВСКИЙ, В. Я. (Харьков); КУЛЯБКО, А. А. (Москва); МИСЛАВСКИЙ, Н. А. (Казань); ЛАВРОВ, Д. М. (Одесса); ЛИХАЧЕВ, А. А. (Ленинград); ОРБЕЛИ, Л. А. (Ленинград); САМОЙЛОВ, А. Ф. (Казань); ЧАГОВЕЦ, В. Ю. (Киев); ШАТЕРНИКОВ, М. Н. (Москва).

Т. X

Выпуск 5

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ НАУЧНЫМИ УЧРЕЖДЕНИЯМИ (ГЛАВНАУКА)

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

1927

СОДЕРЖАНИЕ

	СТР.
И. А. Смородинцев и А. Н. Адова. Оптимум P_H при переваривании казеина трипсином	339
Н. П. Резвяков. Стадия возбуждения при парабриозе. 5 рис.	349
Ю. М. Уфлянд. Явления торможения при гормональной доминанте. 3 рис.	363
Г. В. Гершуни. Наблюдения над прямой возбудимостью поперечнополосатой мышцы лягушки. 14 рис.	393
Отчет о заседаниях Физиол.-Биологической Секции Моск. Научн. Общ. врачей	423

12-1

РУССКИЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА

Почетный редактор *И. П. Павлов*

Ответственный редактор *В. В. Савиц*

Редакция: ВЕСЕЛКИН, Н. В. (Ленинград); ДАНИЛЕВСКИЙ, В. Я. (Харьков); КУЛЯБКО, А. А. (Москва); МИСЛАВСКИЙ, Н. А. (Казань); ЛАВРОВ, Д. М. (Одесса); ЛИХАЧЕВ, А. А. (Ленинград); ОРБЕЛИ, Л. А. (Ленинград); САМОЙЛОВ, А. Ф. (Казань); ЧАГОВЕЦ, В. Ю. (Киев); ШАТЕРНИКОВ, М. Н. (Москва)

Т. X, вып. 5

инв. 1031

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ НАУЧНЫМИ УЧРЕЖДЕНИЯМИ (ГЛАВНАУКА)

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

МОСКВА

1927

ЛЕНИНГРАД





Гиз № 22550.
Ленинградский Гублит № 49433.
5¼ л. — Тираж 800 экз.

Оптimum R_H при переваривании казеина трипсином *).

(Рефрактометрический метод.)

Из отделения химиотерапии Тропического института.

И. А. Смородинцев и А. Н. Адова.

(Поступила 20/X 1926 г.)

I.

Несмотря на громадное количество работ о протеокластических ферментах, до сих пор нет твердо установленной классификации их и строгого разграничения функций отдельных протеаз.

Оппенгеймер выделяет истинные протеазы, которые, по его мнению, вызывают дезагрегирование белковых комплексов путем присоединения молекулярной гидратной воды **), гидратазы¹, в отличие от гидролаз, производящих их гидролиз, т.-е. расщепление крупных молекул на более мелкие, при чем OH' и H' воды присоединяются к двум различным продуктам распада бóльшей молекулы. К протеазам он причисляет триптазы и пепсиназы, относительно которых, по его мнению, доказано, что они не в состоянии расщеплять полипептидных связей².

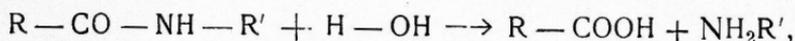
Протеазам противопоставляются пептидазы, которые гидролизуют пептидные связи и действуют не на первичные белки, а на альбумозы и пептоны и вообще на полипептиды.

Вопреки взглядам Оппенгеймера и Абдергальдена³, Вилльштеттер утверждает, что не только трипсин, но и

*) Доложено на заседании конференции кафедры биологической химии 2 МГУ 5 октября 1926 г.

**) Недавно Оппенгеймер отказался от гипотезы существования гидратаз. Biochem. Zs. 179, 261 (1926).

пепсин ⁴ нельзя отнести к дезагрегирующим, деполимеризующим ферментам, потому что под влиянием их происходит увеличение в растворе количества COOH — и NH₂ — групп, а следовательно прежнее представление о том, что протеазы разлагают пептидные связи



остается в силе. Значительное образование аминокислот наблюдается уже в первые стадии действия трипсина на белки ⁵.

Основа рациональной классификации протеокластических ферментов подрывается тем, что одним и тем же термином «пептазы» одни авторы [Вайнс и Лунден (Vines и Lunden)] ^{6, 7} называют пепсиназы растений, а другие (Абдергальден) — полипептиды и пептоны расщепляющие ферменты.

Эта шаткость основных понятий о протеазах не могла не внести некоторой сбивчивости и противоречий в изучение свойств этих ферментов. Так как со времени Данилевского ⁸ считалось установленным, что трипсин расщепляет белки до аминокислот, то многие авторы при изучении свойств трипсина мерилком выбирали накопление аминокислот под его влиянием.

В настоящее время вполне выяснилось, что «трипсин» есть собирательное имя для ряда ферментов. Если существование «ангидразы» и «вальденазы» ⁹ может вызывать сомнение ¹⁰, то присутствие карбоксилазы [Френкель (Fränkel)], дезамидазы ¹¹ и особенно пептазы или пептидазы надо считать окончательно доказанным ¹².

По общему правилу, действие фермента можно проследить или по исчезновению субстрата, или по обнаружению продуктов переваривания. Если мы станем на ту точку зрения, что появление аминокислот под влиянием трипсина обусловливается содержанием в нем пептазы, и способность триптазы отщеплять аминокислоты непосредственно от белкового комплекса не доказана, то тем самым должны признать, что те работы, которые базировались при изучении свойств трипсина исключительно на появлении аминокислот, в лучшем случае могли проследить преимущественно одну функцию трипсина, а именно пептазную, и не учитывали другой — триптазной...

На основании этого Оппенгеймер¹³ считает не разрешенным вопрос об optimum'e pH собственно для протеазы трипсина. Действительно, по Лонгу (Long) и Хуллю (Hull)¹⁴ этот optimum для расщепления казеина лежит при 6—6,5, по Мейеру (Meyer)¹⁵ при 7,6—8,3, по Шерману и Ненну (Shermann u. Nenn)¹⁶ при 8,0, по Лундену¹⁷ при 8,3, а по Нортропу (Northrop)¹⁸ при 8,6; для других белков optimum pH также сильно колеблется по показаниям различных авторов²⁵.

Оставляя в стороне вопрос о том, следует ли признать появление аминокислот первичной функцией триптической протеазы, или нет, мы считали возможным подойти к решению вопроса о положении pH для протеазы трипсина путем измерения исчезающего субстрата и воспользовались для этого рефрактометрическим²³ и нефелеметрическим²⁴ методами.

II.

Рефрактометрия по Робертсону (Robertson)¹⁹, несколько видоизмененная нами, дает удобный и достаточно чувствительный метод для суждения о количестве белка, исчезающего под влиянием протеазы. Составив смесь из белка, фермента и потребного количества щелочи, помещают ее на определенный срок в термостат. В известный момент удаляют непереваренный казеин осаждением уксусной кислотой и определяют показатель рефракции фильтрата. В контрольном опыте точно такого же состава, лишь с заменой фермента равным объемом соды, одновременно также осаждают казеин уксусной кислотой и определяют рефракцию. Разница в показателях преломления основного и контрольного опытов укажет количество исчезнувшего под влиянием трипсина белка. Приготовив ряд смесей с различной концентрацией ионов H^+ в среде, мы смогли установить, при каких концентрациях H^+ энергичнее идет переваривание казеина, и таким путем выяснить положение оптимума pH для действия протеазы трипсина на казеин. Так как уксусная кислота осаждает только неизмененный казеин и оставляет в растворе продукты его распада, то этот метод дает возможность судить именно о силе собственно протеокластического действия трипсина, т.-е. о содержании истинной протеазы в нем.

Т А Б Л И Ц А.
 Перезаривание продолжалось 1 час при 38°; рефрактометрия производилась при 20°.

№ по порядку	Смесь из 10 см ³ казенна				Р _n смеси	Рефракто- метрический индекс филь- тра от укусной кисл.	n _D — n _D разница в рефракто- метрическом индексе основного и контроль- ного опытов	То же с по- правкой на разведение	% перева- ренного ка- зеина (вы- числен. по Робертсону)
	0,5 см ³ Na ₂ CO ₃ или фермента	H ₂ O в см ³	0,1 n NaOH или 0,1n HCl в см ³ .	Р _n смеси					
1*) a	фермент	2	—	7,65	1,33413 **)	0,00118	0,00236	1,55	
	сода	2	—	—					
	фермент	1,36	0,64 HCl	6,63					
	сода	1,36	0,64 HCl	—					
c	фермент	0,08	1,92 NaOH	10,57	1,33293	0,00117	0,00204	1,34	
	сода	0,08	1,92 NaOH	—					
2 a	фермент	2	—	7,62	1,33387	0,00087	0,00174	1,44	
	сода	2	—	—					
	фермент	1,68	0,32 HCl	7,31					
	сода	1,68	0,32 HCl	—					
c	фермент	1,36	0,64 HCl	6,68	1,33295	0,00105	0,00196	1,29	
	сода	1,36	0,64 HCl	—					
d	фермент	1,60	0,4 NaOH	8,25	1,33387	0,00083	0,00144	0,95	
	сода	1,60	0,4 NaOH	—					
3 a	фермент	2	—	7,65	1,33280	0,00088	0,00198	1,30	
	сода	2	—	—					
	фермент	1,68	0,32 HCl	7,31					
	сода	1,68	0,32 HCl	—					
c	фермент	1,36	0,64 HCl	6,68	1,33293	0,00115	0,00215	1,41	
	сода	1,36	0,64 HCl	—					
d	фермент	1,60	0,4 NaOH	8,25	1,33390	0,00103	0,00179	1,18	
	сода	1,60	0,4 NaOH	—					
4 a	фермент	2	—	7,63	1,33287	0,00124	0,00280	1,84	
	сода	2	—	—					
	фермент	1,68	0,32 HCl	7,32					
	сода	1,68	0,32 HCl	—					
b	фермент	1,68	0,32 HCl	7,32	1,33415	0,00123	0,00230	1,51	
	сода	1,68	0,32 HCl	—					
b	фермент	2	—	7,63	1,33282	0,00133	0,00266	1,76	
	сода	2	—	—					
b	фермент	1,68	0,32 HCl	7,32	1,33405	0,00123	0,00230	1,51	
	сода	1,68	0,32 HCl	—					

c	фермент	1,36	—	—	6,70	1,34408	0,00125	0,00218	1,43
	сода.	1,36	0,64 HCl	—	—	1,33283	—	—	—
d	фермент	1,60	0,40 NaOH	—	8,24	1,33392	0,00116	0,00261	1,72
	сода.	1,60	0,40 NaOH	—	—	1,33276	—	—	—
5 a	фермент	2	—	—	7,62	1,33395	0,00120	0,00240	1,59
	сода.	2	—	—	—	1,33275	—	—	—
b	фермент	1,52	0,48 HCl	—	7,05	1,33398	0,00118	0,00213	1,39
	сода.	1,52	0,48 HCl	—	—	1,33280	—	—	—
c	фермент	1,36	0,64 HCl	—	6,69	1,33391	0,00111	0,00193	1,27
	сода.	1,36	0,64 HCl	—	—	1,33280	—	—	—
d	фермент	1,50	0,50 NaOH	—	8,09	1,33397	0,00124	0,00273	1,84
	сода.	1,50	0,50 NaOH	—	—	1,33273	—	—	—
6 a	фермент	2	—	—	7,65	1,33405	0,00120	0,00240	1,59
	сода.	2	—	—	—	1,33285	—	—	—
b	фермент	1,52	0,48 HCl	—	6,86	1,33402	0,00117	0,00212	1,39
	сода.	1,52	0,48 HCl	—	—	1,33285	—	—	—
c	фермент	1,60	0,40 NaOH	—	8,19	1,33400	0,00120	0,00259	1,72
	сода.	1,60	0,40 NaOH	—	—	1,33280	—	—	—
d	фермент	1,50	0,50 NaOH	—	8,99	1,33402	0,00115	0,00253	1,67
	сода.	1,50	0,50 NaOH	—	—	1,33287	—	—	—
7 a	фермент	2	—	—	7,65	1,33413	0,00133	0,00266	1,76
	сода.	2*	—	—	—	1,33280	—	—	—
b	фермент	1,52	0,48 HCl	—	7,05	1,33420	0,00140	0,00253	1,67
	сода.	1,52	0,48 HCl	—	—	1,33280	—	—	—
c	фермент	1,36	0,64 HCl	—	6,68	1,33413	0,00132	0,00230	1,51
	сода.	1,36	0,64 HCl	—	—	1,33281	—	—	—
d	фермент	1,50	0,50 NaOH	—	8,09	1,33405	0,00118	0,00260	1,72
	сода.	1,50	0,50 NaOH	—	—	1,33287	—	—	—
8 a	фермент	2	—	—	7,65	1,33405	0,00132	0,00264	1,74
	сода.	2	—	—	—	1,33273	—	—	—
b	фермент	1,60	0,40 NaOH	—	7,96	1,33368	0,00111	0,00240	1,59
	сода.	1,60	0,40 NaOH	—	—	1,33277	—	—	—
c	фермент	1,50	0,50 NaOH	—	8,33	1,33393	0,00098	0,00215	1,41
	сода.	1,50	0,50 NaOH	—	—	1,33295	—	—	—

*) Переваривание продолжалось 1 ч. 40'.

**) Рефрактометрическое определение производилось при 18°.

***) Рефрактометрическое определение производилось при 19°.

№ по порядку	Смесь из		10 см ³ казеина		Рефрактометрический индекс филь-тра от укусной кисл.	п — P ₁ разница в рефрактометрическом индексе основного и контрольного опытов	Тоже с по-правкой на разведение	% перева-ренного ка-зеина (вы-численн. по Робертсону)									
	0,5 см ³ Na ₂ CO ₃ или фермента	H ₂ O в см ³	0,1 п NaOH или 0,1п HCl в см ³	P _H смеси													
9 a	фермент сода фермент сода фермент сода	2 2 1,60 1,60 1,50 1,50	— — 0,40 NaOH 0,40 NaOH 0,50 NaOH 0,50 NaOH	7,70 — 8,16 — 8,32 —	1,33370 1,33281 1,33368 1,33288 1,33366 1,33288	} } } } } }	0,00178 0,00173 0,00172	1,18 1,14 1,14									
									10 a	фермент *) сода фермент сода фермент сода фермент сода	2 2 1,50 1,50 1,40 1,40 1,20 1,20	— — 0,50 NaOH 0,50 NaOH 0,60 NaOH 0,60 NaOH 0,80 NaOH 0,80 NaOH	8,26 — 9,63 — 9,67 — 9,82 —	1,33404 1,33275 1,33364 1,33275 1,33552 1,33275 1,33338 1,33280	} } } } } }	0,00258 0,00196 0,00181 0,00175	1,70 1,29 1,19 1,15

*) Рефрактометрическое определение производилось при 22°.

**) Естественный поджелудочный сок собаки, полученный от академика И. П. Павлова из Института экспериментальной медицины в Ленинграде. Пользуемся случаем еще раз поблагодарить глубокоуважаемого Ивана Петровича за его любезность.

По данным Робертсона²⁰, концентрация и природа щелочи и кислоты, в которой растворен казеин, не оказывают влияния на показатель преломления казеина. На основании этого, разделив разность показателя рефракции основного и контрольного опыта, увеличенную соответственно разведению, на 0,00152 (рефракция 1% раствора казеина), мы получаем содержание казеина в процентах.

Производство определения: 2 г казеина, полученного С. Е. Меншутиным из молока, мы растворяли при нагревании в 16 см³ 0.1 NaOH доводили объем до 100 см³ водой и отфильтровывали ничтожный осадок.

В качестве ферментного препарата был взят трипсин, приготовленный нами по Виттиху (Wittich)²¹; 0,01 г этого порошка сполна растворяется в 10 см³ 1/50-нормальн. Na₂CO₃, так что фильтровать или центрифугировать не представлялось надобности.

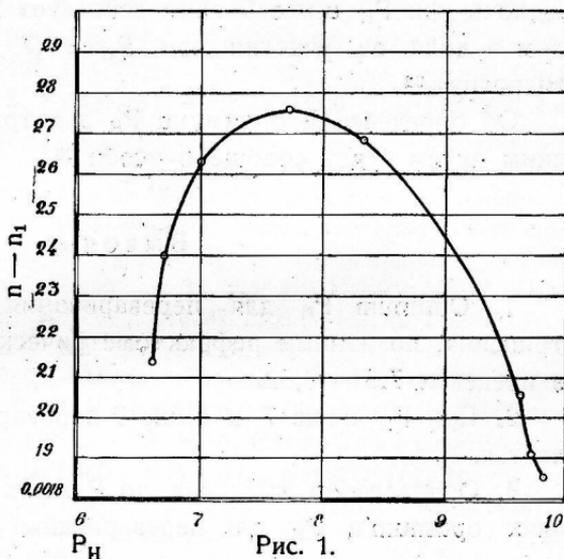


Рис. 1.

Для каждого опыта мы брали 10 см³ казеина, 0,5 см³ трипсина и 2 см³ воды или потребное количество щелочи или кислоты, доводили общий объем до 12,5 см³ и ставили в термостат при 38°, обычно на один час. Уже внешний вид смесей показывал, где лучше идет переваривание. Из 2 см³ смеси мы осаждали казеин 2 см³ 1/40-нормальн. уксусной кислотой, увеличивая (или уменьшая) это количество по расчету соответственно добавленной щелочи (или кислоте) в каждом отдельном опыте. Осадок отфильтровывали и пропускали жидкость два раза через шведский фильтр; после третьего фильтрования непосредственно на призму рефрактометра Аббе определяли рефракцию совер-



шенно прозрачного раствора и записывали среднее из 6—10 определений.

Данные некоторых наших опытов приведены в таблице, и на основании их вычерчена кривая. (Рис. 1).

Наши опыты показали, что переваривающая сила протеазы трипсина в отношении казеина проявляется приблизительно в одинаковой степени в сравнительно широком интервале R_H от 7,31 до 8,32. При R_H ниже 7 и выше 9 всегда замечается определенное ухудшение переваривания казеина. При выяснении предела в щелочную сторону не нужно упускать из вида, что щелочь при R_H выше 9 сама действует гидролизующим образом и доля ее участия при $R_H=9,7$ достигает 50% общего гидролиза²².

Об определении оптимума R_H для трипсина нефелометрическим путем будет сообщено особо²⁶.

Выводы.

1. Optimum R_H для переваривания казеина α протеазой трипсина, по данным рефрактометрического определения лежит, в пределах 7,31—8,32.

2. При R_H ниже 7 и выше 9 переваривание казеина замедляется.

3. Определение трипсина по Робертсону ведется в условиях optimum'a R_H для переваривания казеина.

ЛИТЕРАТУРА.

1. C. Oppenheimer. Fermente, 5. Aufl. 813 (1925).—2. Ibid. 840 (1925).—3. E. Abderhalden. Naturwiss. 12. 716 (1924).—4. E. Waldschmidt-Leitz. Naturwiss. 14, 129 (1926).—5. R. Willstätter. Ber 59. 13, 11 (1926); 15. Lustig. Bioch. Zs. 169, 139 (1926).—6. S. H. Vines. Ann. of Bot. 17, 237, 597 (1903); 19, 149, 171 (1905); 22, 103 (1907) и др.—7. H. Lunden, Bioch. Zs. 131, 193 (1922).—8. А. Данилевский. Virch. Arch. 25, 267 (1862).—9. S. Fränkel, Bioch. Zs. 120, 218; 130, 592; 134, 308; 145, 225 (1924).—10. С. Oppenheimer. Fermente, 5. Aufl. 892 (1925).—11. A. Hunter и R. G. Smith. Journ. biol. chem. 62, 649 (1925).—12. E. Waldschmidt-Leitz и A. Harteneck. Zs. physiol. Chem. 147, 286; 149, 203, 221 (1925).—13. С. Oppenheimer, Fermente, 5 Aufl. 910 (1925).—14. J. H. Long и M. Hull. Journ. am. chem. soc. 39, 1051 (1917).—15. K. Meyer. Bioch. Zs. 32, 275 (1911).—16. H. C. Sherman и D. E. Nenn. Journ. am. chem. soc. 38, 2203 (1916); 40, 1138 (1918).—17. H. Lunden. Bioch. Zs. 131, 193 (1922).—18. J. H. Northrop. Journ. gen. phys. 5, 263 (1922).—19. T. B. Robertson. Journ. of biolog. chem. 12, 23 (1912).—20. T. B. Robertson. Die physikalische Chemie der Proteine, 319. Dresden. (1912).—21. И. А. Смородинцев и А. Н. Адова. Fermentforschung, 9; (1926). Изв. Акад. Наук (1926) стр. 1491.—22. E. Waldschmidt u. Leitz. Zs. physiol. Chem. 132, 181, 196 (1924).—23. И. А. Смородинцев. Ферменты раст. и животн. царства, ч. III, стр. 44 (1922).—24. И. А. Смородинцев, *ibid.*, стр. 42.—25. И. А. Смородинцев. Успехи биологической химии, вып. 4, 79 (1926).—26. Смородинцев и Адова. Zs. S. f. phys. Chem. 160 (1926).
-

The optimum of the P_H — value for the digestion of Casein.

J. Smorodinzew and m-ss A. Adova.

Our results clearly indicate that the digestive power of trypsin protease on casein is almost the same in the relatively large interval of P_H values from 7,31 to 8,32. When the P_H values are below 7 and above 9 a distinct reduction of the digestion of casein is always stated. In searching the limit on the alkaline side one must always bear in mind that above the P_H value 9 the alkali by itself acts hydrolytically and when $P_H = 9,7$ the alkali share in the general hydrolysis attains 50%²².

Data upon nephelometric estimation of optimal P_H -value will be reported separately²⁶.

Conclusions.

1. The value for the optimum action of the trypsin-protease on casein lies in the limits between P_H 7,31—8,32.
 2. When the P_H value is lower than 7 or above 9 the velocity of the digestion of casein is increased.
 3. The estimation of trypsin by Robertson's method is carried at the P_H -value optimal for the casein digestion.
-

Стадия возбуждения при парабиозе.

Из физиологической лаборатории Петергофского естественно-научного института.

Н. П. Резвяков.

(Поступила 20/XI 1926 г.)

При изучении действия на живую ткань различного рода агентов можно наблюдать ряд возникающих при этом основных изменений в состоянии раздражительности. В этом отношении богатый материал для изучения всей эволюции изменений возбудимости дают исследования по парабиозу. Это явление, установленное Введенским ¹, несомненно имеет огромное значение как для выяснения вопросов физиологии, так и патологии. Достаточно сказать, что теория центрального торможения Введенского почти вся целиком основана на учении о парабиозе.

Для наблюдения различного рода деталей в изменении раздражительности весьма удобным объектом является нервно-мышечный препарат лягушки. Пользуясь пробным индукционным раздражением и варьируя силу и частоту раздражения, мы имеем возможность в любой момент времени легко определять возбудимость ткани.

При рассмотрении основных изменений раздражительности при действии внешних агентов включительно до развития полного парабиоза, когда приостанавливается физиологическая деятельность данного аппарата, следует заметить, что степень выявления различных стадий зависит как от силы и характера действия того или иного агента, так и от состояния ткани. Конечно, весь цикл изменений раздражительности во всех деталях в каком-нибудь частном случае парабиоза довольно трудно проследить. Если доза раздражения является слишком значительной, то все стадии изменений раздражительности могут

настолько быстро пройти, что некоторые из них могут остаться совершенно незамеченными экспериментатором, т.е. почти сразу вслед за приложением внешнего агента парабиотический участок может вовсе отказаться отвечать на пробное раздражение. Наоборот, при сравнительно слабых дозах раздражения прежде всего может наблюдаться положительный эффект раздражения— возбуждение или стадия повышенной возбудимости; более же глубоких изменений раздражительности может долго не быть совсем. Затем в период развития парабиотического торможения, сначала наблюдается провизорная и парадоксальная стадии, а затем появляется тормозящая стадия, и парабиоз. При некоторых, сравнительно малых дозах раздражителя парабиоз может оказаться настолько поверхностным или неглубоким, что может поддерживаться долгое время в данном препарате, не вызывая в нем каких-либо вредных, глубоких изменений⁽¹³⁾. Далее, парабиотическое торможение по своей глубине может быть и неповерхностным, но, однако, таковым, что сравнительно легко может исчезать на время, если даже и не ослабляется при этом сила действия внешнего агента. Так, нагревая измененный участок нерва или усиливая доступ к нему кислорода, мы можем, как известно, получить временное восстановление деятельности нерва. При известной силе или продолжительности действия раздражителя торможение может оказаться столь глубоким, что оно может исчезнуть лишь при устранении агента, вызвавшего его. Наконец, сила и продолжительность действия раздражителя могут быть таковыми, что парабиотическое торможение не исчезает и по устранении раздражителя, а постепенно переходит в отмирание ткани.

Таким образом, эволюция изменений раздражительности при парабиозе охватывает собой самые разнообразные отношения, какие только могут быть при действии на ткань постороннего раздражителя. Иногда при известном соотношении силы действия агента и внутреннего состояния ткани та или другая стадия может долгое время поддерживаться в одном положении.

В настоящей статье наше внимание сосредоточено на стадии обычного возбуждения или повышенной возбудимости при парабиозе. В виду того, что эта стадия не является столь постоянной, Введенским не было обращено на нее достаточного внима-

ния. Между тем она является самой первой стадией, возникающей весьма часто в самом начале приложения раздражителя, и самой последней, появляющейся по устранении раздражителя, при восстановлении от парабиоза. Совершенно естественно ожидать, что различного рода раздражители, как таковые, если они не являются чрезмерными, должны прежде всего действовать на ткань раздражающим образом, подобно катоду постоянного тока, и лишь спустя некоторое время вызывать депрессию или парабиоз. Требуется подобрать для данной цели соответствующую дозу раздражения. Если вызванное сравнительно сильным агентом парабиотическое торможение было довольно продолжительным и глубоким, то по устранении данного агента восстановление деятельности нерва обыкновенно слишком затягивается во времени и, кроме того, часто не достигает достаточной полноты. В таких случаях, очевидно, трудно наблюдать после парабиоза и стадию повышенной возбудимости.

В идеальном случае стадия положительного возбуждения должна появляться, если мы признаем вместе с Введенским, что при восстановлении от парабиоза изменения раздражительности проходят перед нами в виде тех же стадий, как и при вызове парабиоза, но только в обратном порядке. Стало быть если стадией повышенной возбудимости начинается действие раздражителя, то этой же стадией оно должно и заканчиваться, когда вслед за парабиозом раздражитель устраняется.

Для теории центрального торможения Введенского указанная стадия возбуждения при парабиозе имеет чрезвычайно важное значение. Если после факта относительной неустойчивости нерва при парабиозе, с точки зрения энергетики, нет больше никаких оснований отрицать возможность образования центрального торможения по типу парабиоза, то, с другой стороны, могли бы возникнуть затруднения иного характера. В самом деле, для центров давно известен факт возбуждения вслед за торможением (Сеченов², Шеррингтон³). Следовательно, если мы допускаем, что центральное торможение складывается по типу парабиоза, то и после обычного парабиоза, вызванного на нерве, также должно иметь место возбуждение или повышенная возбудимость.

В вышеприведенной форме вопрос возник у меня осенью 1925 года после выступления проф. А. А. Ухтомского ⁴ с докладом «О состоянии возбуждения в доминанте». На основании работ Блатовой, Ухтомский высказался за возможность перехода доминанты в парабиоз. Блатова показала, что в зависимости от силы и частоты раздражения чувствующего нерва можно сначала получить в соответствующих центрах очаг возбуждения, а затем проследить, как это возбужденное состояние постепенно переходит в парабиотическое. Естественно было после этого сообщения поставить вопрос в обратном виде: возможен ли переход парабиоза в доминанту. Имевшиеся в моем распоряжении факты, полученные на нерве, указывали, что вслед за парабиозом вполне возможно появление стадии повышенной возбудимости.

О стадии повышенной возбудимости при парабиозе упоминалось Л. Л. Васильевым ⁵ и Д. С. Воронцовым ⁶, однако, без приведения ими фактических доказательств. Поэтому в мою задачу входит теперь рассмотрение различных данных, имеющих отношение к выдвинутому здесь столь важному в теоретическом отношении вопросу.

Подобно тому как само парабиотическое торможение представляется многим явлением чисто патологическим, основанным на процессах умирания нерва, точно так же и стадия повышенной возбудимости, наблюдавшаяся во многих случаях после устранения парабиоза, часто ставилась в связь с тем же процессом умирания нерва. Этим объясняется, почему физиологи вообще долгое время были так далеки от перенесения выводов, добытых при изучении парабиотических явлений в нерве, к объяснению разного рода других явлений, наблюдаемых в организме.

Впервые в отчетливой форме стадия возбуждения перед парабиозом и после — наблюдалась мною ⁷ в бытность мою студентом, когда я, по поручению Н. Е. Введенского, должен был изучать действие на нерв щелочных солей марганцевой кислоты. Обработывая известный участок нерва марганцевокислым кали, примешанным к физиологическому раствору, можно наблюдать в данном участке не только стадию повышенной возбудимости, но и стадию явного возбуждения, сопровождающегося сокращениями в соответствующих мышцах. Озна-

ченная стадия при известных концентрациях раствора может длиться несколько часов, пока она не перейдет в другие стадии парабриоза. При отмывании раздражающего агента физиологическим раствором получается восстановление деятельности нерва, при чем в некоторых случаях опыта довольно ясно выступает видимое возбуждение препарата с соответствующими сокращениями мышц, и постоянно наблюдается стадия повышенной возбудимости.

Приводимая диаграмма № 1 показывает весь ход изменений раздражительности при парабриозе, вызванном действием MnO_4K .

На диаграмме по линии абсцисс отложено время; по линии ординат нанесены пороги раздражения индукционным током, выраженные в сантиметрах индуктория. Сплошной линией (в) изображены изменения возбудимости парабриотического участка нерва, пунктирной линией (а) — изменения проводимости того же участка.

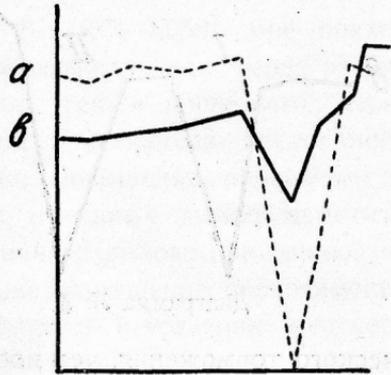


Диаграмма № 1.

Необходимо заметить следующее. Если действие раствора MnO_4K довольно сильное, то часто стадия повышенной возбу-

димости почти совсем не успевает выявиться, вместо нее сразу возникает угнетение и парабриоз. Подробности в изменениях функциональных свойств нерва при марганцевом парабриозе описаны мной в отдельной статье ⁷.

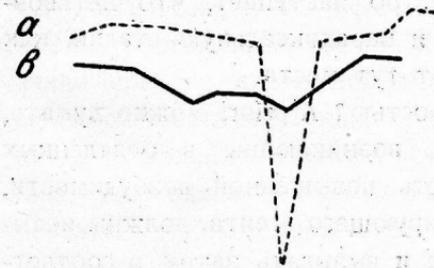


Диаграмма № 2.

В опытах Данемарка ⁸ с действием на нерв дистилли-

рованной воды в некоторых случаях также замечалось повышение раздражительности вслед за парабриозом, как это показано на диаграмме № 2*.

При повторном развитии фарадизационного парабриоза в нерве, помещенном в атмосферу водорода, мне ⁹ также приходилось

* Диаграмма № 2 имеет те же самые обозначения, как и предыдущая.

наблюдать повышение раздражительности как после первого вызова парабиоза, так и после вторичного парабиотизирования током, при чем последующее вторичное повышение раздражительности было еще большим по сравнению с первым повышением ее после первого парабиоза, что можно видеть на диаграмме № 3.

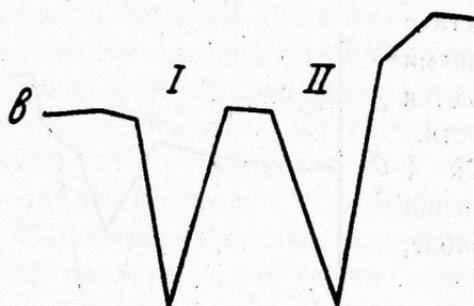


Диаграмма № 3.

На диаграмме № 3 показан только ход изменений раздражительности после первого (I) парабиоза и после вторично вызванного (II).

Стадию повышенной возбудимости часто значительно легче наблюдать перед развитием парабиотического торможения, чем после него.

Так, выдерживая известный участок в условиях едва заметного подсыхания при температуре нерва выше средней в течение 15 минут и быстро переходя затем к температуре несколько ниже комнатной, мы можем видеть при этом чрезвычайно сильное возбуждение препарата, сопровождающееся тетаническими сокращениями мышц. Вслед за этим часто сразу развивается полная непроходимость, при чем парабиотическое торможение так быстро наступает, что нет возможности уловить провизорную и парадоксальную стадии, как будто последние совсем не имеют тут места.

Как обстоит дело с проводимостью? А priori можно думать, что слабые волны возбуждения, возникающие в отдаленных участках нерва, попадая в область повышенной возбудимости, вызванной действием парабиотизирующего агента, должны испытывать здесь некоторое усиление и вызывать затем в соответствующей мышце повышенный эффект сокращения. Другими словами, в стадию повышенной раздражительности измененного участка проводимость в нем также должна быть повышенной. Однако это не всегда наблюдается. Даже можно наблюдать нечто противоположное. Часто повышенная проводимость наблюдается как раз при понижении раздражительности измененного участка. Повидимому, это зависит от того, что в соседней области, где прикладывается индукционное раздражение, по

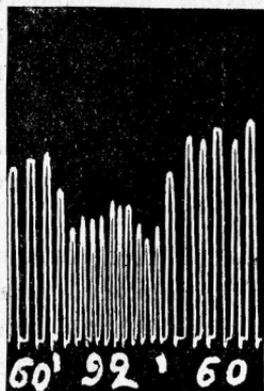
принципу реципрокных изменений раздражительности¹⁰, развивается противоположное ее состояние, вследствие чего повышение эффе́ктов проведения может зависеть исключительно от повышения раздражительности в месте приложения пробного раздражения, определяющего проводимость парабиотического участка.

При действии на нерв низкой t° и KCl 0,95% мне приходилось наблюдать повышение проводимости как перед развитием парабиотического торможения, так и после него. Применяя совместное действие низкой t° и катода постоянного тока, можно наблюдать не только повышение проводимости по устранении первого парабиоза, но также можно заметить усиление проводимости после вторичного вызова комбинированного парабиоза. Как обычное явление, повышение проводимости перед развитием парабиоза наблюдается в условиях местного действия на нерв гипотонических растворов.

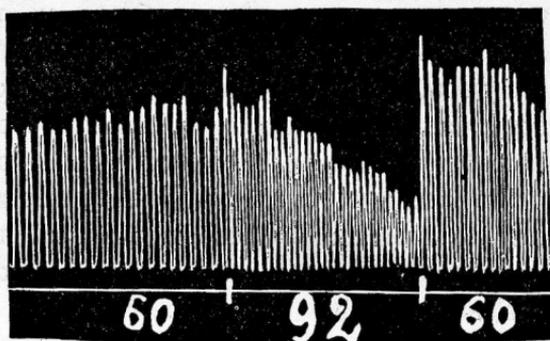
Приведенные выше данные, доказывающие существование стадии повышенной возбужденности перед развитием парабиоза и после него, получены при искусственной форме раздражения. Теперь спрашивается, как обстоит дело при естественной форме стимуляции. В этом отношении чрезвычайно интересной является работа студентов Куневич, Семеновой, Шейдин и Фарфель (1924 г.). Ими были поставлены опыты с эргографом Mosso. В одной серии опытов они заставляли средний палец поднимать груз известного веса с определенной частотой, скажем, 60 раз в минуту. В тот момент, когда утомление становилось заметным, они, согласно заданию, переходили к еще большей частоте (92 раза в минуту), развивая таким образом еще большее напряжение и усилие и вместе с тем, конечно, еще более выраженное утомление, а затем не прерывая эксперимента, сразу возвращались к первоначальной частоте (60) поднятия груза. Оказалось, что теперь подопытный субъект в состоянии был снова начать работу, не давая отдыха пальцу, при чем кривые поднятия сразу становились значительно больше, чем они были вначале до перехода к частоте 92, как об этом можно судить по приводимой ниже эргограмме 1.

В некоторых случаях перед тем, как частота 92 вызывала еще большее угнетение, замечалось появление стадии повышенной возбудимости, как это можно видеть на эргограмме 2.

На основании подобного рода отношений можно считать, что угнетение, вызванное частотой поднятия груза (92), по природе своей есть не что иное, как парабиотическое торможение. Мы можем иметь здесь стадию повышенной возбудимости не только перед угнетением, но и после, при ослаблении тормозящего или угнетающего фактора.



Эргограмма 1.



Эргограмма 2.

Опыты с эргографической записью можно толковать следующим образом.

При развитии утомления в мышце возникают химические изменения, действующие раздражающим образом на окончания чувствующих нервов. Отсюда по чувствующим нервам раздражение достигает соответствующих нервных центров, вызывая в них или через них в центральном рабочем аппарате *pessimum* раздражения по Введенскому, или, другими словами, парабиотическое торможение. Вследствие этого происходит полное прекращение импульсов со стороны центров, нервующих данную мышцу пальца, и последний таким образом приостанавливает свою работу. Так как за время прекращения работы в мышце могли произойти восстановительные процессы, то не удивительно, что вслед за переходом к первоначальной частоте поднятия груза в центрах должно произойти не только

обычное растормаживание под влиянием ослабления раздражения со стороны чувствующей сферы, но и некоторое повышение возбудимости (стадия возбуждения вслед за парабиотическим торможением), что и выражается в поднятии высот сокращения флексора пальца.

Подобное наблюдается и в том случае, если изменять при утомлении не частоту поднятия груза, а величину последнего.

Принимая во внимание данные Введенского¹¹ относительно optimum'a и pessimum'a силы и частоты раздражения, мы можем думать, что торможение в опытах студентов складывается именно по типу парабиоза. С другой стороны, имея в виду, что лябильность центров по Введенскому меньше, чем лябильность мышцы или нерва или окончаний двигательного нерва, мы должны допустить, что торможение, вызванное утомлением, образовалось именно в нервных центрах, а не в каком-либо другом передаточном механизме или части рефлекторной дуги.

Не лишним будет здесь вспомнить условия воспроизведения рефлекса Сеченова. Сильно раздражая тетанизирующим током чувствующий нерв той или иной рефлекторной дуги, можем вызвать глубокое торможение в соответствующих центрах. По прекращении раздражения часто наблюдается сильное возбуждение.

Как нами уже было указано в начале, в зависимости от специальных условий раздражения, его интенсивности и продолжительности, а также в зависимости от скорости нарастания или прекращения раздражения может наблюдаться или, наоборот, остаться незамеченной то та, то другая из стадий парабиоза.

Идеальным раздражителем, вызывающим почти все основные или главные стадии парабиоза, является катод постоянного тока. Вслед за замыканием цепи в области приложения катода возникает возбуждение. Вслед за возбуждением наблюдается стадия повышенной раздражительности (катэлектротон), затем через некоторое время следуют провизорная и парадоксальная стадии, и, наконец, наступает так называемая катодическая депрессия (частный случай парабиоза). По устранении тока можно снова наблюдать парадоксальную, а затем провизорную стадии. Что касается последней стадии, стадии повышения раздражительности, то ее легче всего наблюдать при восстановлении нерва

после парабиоза, вызванного комбинированным действием катода постоянного тока и какого-нибудь химического раздражителя. В этом случае исчезающий катод ведет себя подобно исчезающему аноду, т.-е. вслед за угнетением наступает повышение возбудимости. Опуская все промежуточные стадии, мы получаем тогда обычную схему:

Возбуждение — торможение — возбуждение.

Энергия, затраченная раздражителем на развитие торможения, как бы снова возвращается по прекращении тормозящего раздражения. Накопление известного количества энергии здесь тем более вероятно, что в заторможенной ткани не расходуется энергия на передачу возбуждения. Поистине, торможение подготавливает возбуждение, а возбуждение в свою очередь может привести к торможению.

В физиологии известны различные случаи перехода торможения в возбуждение. Так, согласно Пфлюгеру, в области приложения анода развивается в нерве понижение возбудимости — анэлектротон. При размыкании же тока пониженная возбудимость переходит в явное возбуждение (действие исчезающего анода). На основании появления стадии возбуждения вслед за анодическим торможением можно сделать предположение, что основой анэлектротона является торможение той же самой природы, как и при парабиозе.

Если состояние парабиотического участка сходно с состоянием анэлектротона, то в таком случае побочную парабиотическую область можно сравнивать с областью катэлектротона.

Как известно, возбуждение вслед за торможением наблюдается и на сердце. И здесь торможение рассматривалось Введенским¹² с точки зрения его основных взглядов на торможение. Доказав при слабом раздражении *vagus*'а усиление пульсаций сердца, а при более сильном раздражении вызывая остановку сердца, Введенский решительно высказался за то, что торможение с *vagus*'а образуется по тому же самому типу, как и в обычном нервно-мышечном препарате, т.-е. по типу *pessitum*'а раздражения или, что то же, по типу парабиоза. Применяя короткое раздражение блуждающего нерва, Введенский затем отмечал вслед за остановкой сердца появление сердечных сокращений гораздо более высоких, чем при норме. «После

непродолжительного тормозящего влияния сердце производит сокращение с усиленным размахом и при усиленном тоне», говорит Введенский.

При рассмотрении изменения раздражительности ткани под влиянием различного рода агентов нам необходимо ответить на вопрос, все ли изменения раздражительности должны считаться парабиотическими. Очевидно, то состояние раздражительности, которое соответствует стадии повышенной возбудимости, правильно было бы ставить лишь в генетическую связь с парабиозом, при чем можно рассматривать ее как основу доминантных явлений (Ухтомский). Само собою разумеется, как степень возбуждения при доминанте, так и степень торможения при парабиозе могут быть самыми разнообразными. Возможны бесчисленные переходы от одного состояния к другому.

Стадия возбуждения при парабиозе имеет глубокий теоретический интерес и в другом отношении. При ходе отдельной волны возбуждения ей, повидимому, соответствует экзальтационная фаза, возникающая вслед за рефракторной фазой, которую можно рассматривать как парабиотическое торможение.

ЛИТЕРАТУРА.

1. Введенский. Возбуждение, торможение и наркоз. Спб. 1901. —
2. Сеченов. Об электрическом и химическом раздражении спинномозговых нервов лягушки. Спб. 1868. —
3. Sherington. Flexion reflex of the limb. Journ. of Physiol. Vol. 40, p. 98. 1910. —
4. Ухтомский. О состоянии возбуждения в доминанте. Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, т. II, 1926. —
5. Васильев. Об основных функциональных состояниях нервной ткани. Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, стр. 26, 1925. —
6. Воронцов. О функциональном парабиозе. Смоленск, 1926 г. —
7. Резвяков. Изменения в функциональных свойствах нерва под влиянием щелочных солей марганцевой кислоты. Работы физиол. лабор. Петрогр. унив. IX—X годы 1914—1915 —
8. Данемарк. Влияние дистиллированной воды на функции нерва. Раб. физиол. лабор. Петербург. унив. 1906. —
9. Резвяков. К вопросу о состоянии нерва при парабиозе. Работы физиол. лабор. Петерб. у-та, 1913. —
10. Он же. Konjugierte Veränderungen der Erregbarkeit und Para-biose des Nervs. Pflüger's Arch. Bd. 205. —
11. Введенский. О со-

отношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. Спб. 1886. — 12. Он же. Взаимное подкрепление (корроборация) обоих блуждающих нервов в их действии на сердце. Русск. врач, № 51, 1913 г. — 13. Резвяков. Относительная неутомляемость нерва при парабiose и факторы утомления, вызывающие парабiose. — Новое в рефлексол. и физиол. нервн. сист. 1926 г., т. II.

Erregungsstadium bei der Parabiöse.

Aus dem physiologischen Laboratorium des Peterhofer Naturwissenschaftlichen Instituts.

N. P. Reswjakow.

Das Erregungsstadium erscheint als das allererste Stadium, welches sehr oft bei Beginn der Anwendung des Erregers zustande kommt, der dann die parabiotische Hemmung hervorrufen kann, und als das allerletzte, welches nach der Beseitigung des Erregers im Augenblicke der Wiederherstellung von der Parabiöse auftritt. Wenn die Dosis des Erregers zu gross ist, so können alle Stadien der Erregungsveränderungen bei der Parabiöse so rasch ablaufen, dass einige von ihnen unbemerkt bleiben. Wenn die durch ein verhältnismässig starkes Agens erzeugte parabiotische Hemmung ziemlich langdauernd und tief war, so zieht sich nach Beseitigung des in Rede stehenden Agens die Wiederherstellung der Nervtätigkeit gewöhnlich zeitlich zu sehr in die Länge und erreicht ausserdem oft nicht die genügende Vollständigkeit. In diesen Fällen ist es augenscheinlich schwer nach der Parabiöse auch das Stadium der gesteigerten Erregbarkeit zu beobachten.

Für die Theorie der zentralen Hemmung von Wwedenski ist das erwähnte Erregungsstadium bei der Parabiöse von ausserordentlich grosser Bedeutung. In der Tat ist an den Zentren die Tatsache der Erregung unmittelbar nach der Hemmung längst bekannt. Somit muss, wenn wir zulassen, dass die zentrale Hemmung nach dem Typus der Parabiöse zustande kommt, auch nach der am Nerv erzeugten gewöhnlichen Parabiöse eine Erregung oder gesteigerte Erregbarkeit statt finden.

Das Erregungsstadium vor der Parabiöse und nach derselben habe ich zuerst in deutlicher Form bei der Einwirkung der alka-

linischen Salze der Mangansäure auf den Nerv beobachtet (Diagramm 1). In den Versuchen von Dänemark mit der Einwirkung von H_2O auf den Nerv konnte man auch in einigen Fällen die Steigerung der Erregbarkeit unmittelbar nach der Parabiose (Diagramm 2) beobachten. Indem ich wiederholt die Faradisationsparabiose an einem in eine Wasserstoffatmosphäre versetzten Nerv erzeugte, konnte ich auch Steigerung der Erregbarkeit sowohl nach der ersten Erzeugung der Parabiose als auch nach dem zweiten Parabiotisieren des Nervs beobachten (Diagramm 3). Äusserst interessant sind die Ergebnisse, welche von den Studenten Kunevitsch, Ssemenowa, Scheidin und Farfel (1924) erhalten sind. Sie arbeiteten mit dem Ergograph von Mosso. Sie liessen den Mittelfinger eine Last von einem bestimmten Gewicht mit bestimmter Frequenz (60 Mal in der Minute) heben. In dem Augenblick, als die Ermüdung bemerkbar wurde, gingen sie auf meinen Vorschlag zu noch grösserer Frequenz (92 Mal in der Minute) über, dabei entwickelten sie eine noch grössere Spannung und Anstrengung, das zog noch tiefere Ermüdung und Hemmung nach sich, dann aber kehrten sie, ohne das Experiment zu unterbrechen, zur ursprünglichen Frequenz (60) der Lasthebung zurück. Es erwies sich nun, dass die Versuchsperson imstande sei die Arbeit wieder zu beginnen, ohne den Finger ausruhen zu lassen, dabei wurden die Kurven sofort bedeutend höher als sie im Anfang vor dem Übergang zur Frequenz 92 waren (Erg. I.).

Ziehen wir die Angaben von Wwedenski über das Optimum und Pessimum der Intensität und der Frequenz des Reizes in Betracht, so können wir annehmen, dass die durch die Ermüdung erzeugte Hemmung in den Versuchen der Studenten, eben nach dem Typus der Parabiose zustande kam. Das Ergogramm zeigt nun die Steigerung der Erregbarkeit nach der Parabiose an.

Es leuchtet ein, dass bei der Entstehung der Ermüdung im Muskel Veränderungen zustande kommen (und zwar chemische) welche erregend auf die Endigungen der sensiblen Nerven (auf dem Muskelsinn) einwirken. Hieraus folgt, dass die Impulse zu den entsprechenden Nervenzentren entsendet werden, welche in ihnen oder durch Vermittelung derselben im zentralen Arbeitsapparat ein Pessimum für die Erregung oder, anders gesagt, eine parabiotische Hemmung erzeugen. Infolgedessen kommt ein völliges Sistieren

der Impulse von seiten der Zentren, welche den Vorliegenden Fingermuskel innervieren, zustande, und der Muskel stellt auf diese Weise seine Arbeit ein. Der ganze Verlauf des Versuchs erweist, dass die Ermüdung eine Hemmung nach dem Typus der Parabiose zur Folge hat.

Die Energie, welche von dem Erreger auf die Entwicklung der Hemmung verwandt wird, kehrt nach Sistieren der hemmenden Erregung zurück. Die Speicherung einer bestimmten Energiemenge ist hier umso wahrscheinlicher, da in dem gehemmten Gewebe die Energie auf die Überleitung nicht verbraucht wird. In der Tat muss man sagen: die Hemmung bereitet die Erregung und die Erregung kann ihrerseits zur Hemmung führen.

Явления торможения при гормональной доминанте.

Ю. М. Уфлянд.

Работа начата в физиологической лаборатории Ленинградского университета, продолжена в физиологической лаборатории Госуд. института медиц. знаний.

(Поступила 10/1 1927 г.)

1. Предварительные данные.

Доминанта может быть вызвана искусственно различными факторами. Локальное отравление центров возбуждающими веществами, ритмическое раздражение определенного пункта электрическим током или механическим прикосновением — все эти моменты могут вызвать доминанту в центрах. Вся центральная нервная система приходит при этом в такое состояние, при котором она поддерживает тот очаг возбуждения (очаг понимается в функциональном смысле), который искусственно создан. Раздражение, вызывающее доминанту, обычно длительно и ритмично. Проф. Ухтомский и Каплан¹, Виноградов², Уфлянд³ вызывали доминантное состояние центров у лягушек путем локального отравления (стрихнином или фенолом). Ветюков⁴, Виноградов и Ухтомский⁵ вызывали спинальную доминанту путем электрического раздражения чувствующего нерва определенной рефлекторной дуги. Ухтомский⁶ вызывал то же самое, искусственно создавая условия для глотательного движения или акта дефекации.

Для состояния возбуждения в доминанте характерны, по определению Ухтомского⁷, четыре момента: повышенная возбудимость, стойкость возбуждения, способность к суммированию возбуждений и инерция.

Во всех указанных выше экспериментах эти четыре момента были налицо. Отравление ядом или длительное ритмическое

раздражение определенной рефлекторной дуги вызывало в соответствующих центрах повышенную возбудимость. Эта повышенная возбудимость длилась значительное время, т.е. была стойкой; наконец, в возбужденных центрах в значительной мере усиливалась способность к суммированию возбуждений, так как ранее индифферентные для данных центров раздражители вызывали теперь в них определенный эффект. Эта искусственно вызванная доминанта обладает в большей или меньшей степени и инерцией. После прекращения раздражения явления доминанты исчезают не внезапно, а постепенно.

То же самое относится и к изученным доминантам, возникающим естественным путем. Примером такой естественной доминанты может служить состояние самца лягушек и жаб в весенний половой период. Спалланцани (Spallanzani)⁸, Гольц (Goltz)⁹, Альбертони (Albertoni)¹⁰, Тарханов¹¹, Штейнах (Steinach)¹² и Бальони (Baglioni)¹³ изучали половой рефлекс лягушек и жаб и констатировали наличие некоторых признаков, характерных для обнимательного рефлекса. Повышенная возбудимость мозолей больших пальцев, кожи груди и передних лапок с внутренней стороны сразу бросается в глаза. Эти пункты в совокупности и составляют рецептивное поле полового (обхватывательного) рефлекса. Всякое раздражение, хотя бы крайне незначительное по силе, уже вызывает характерное сокращение флексоров передних лапок самца. Таким образом, 1-е условие доминанты — повышенная возбудимость — ясно выражено.

2-е условие — стойкость возбуждения — тоже имеется налицо; обнимательный рефлекс длится, не прерываясь, в течение 7 — 14 дней.

3-е условие — инерция доминанты — выступает здесь чрезвычайно резко; если половой рефлекс начался, то он будет долго поддерживаться спонтанно. Даже если самка мертва (а такие случаи не столь редки), то обнимательный рефлекс все же продолжается еще в течение ряда часов, вплоть до целых суток. Кроме того, инерция обнимательного рефлекса выражается еще и в том, что склонность к последнему не исчезает, если внезапно насильственно прервать половой рефлекс. Обнимательный рефлекс скоро спонтанно возобновляется.

Остается еще решить вопрос о 4-м условии для доминанты — о способности возбужденных центров к суммированию. Этот вопрос разрешен в положительном смысле в специальной работе, посвященной данному вопросу.¹⁴ Индифферентные для рефлекса сгибания передних лапок раздражения различных пунктов тела самцов лягушек вызывают усиление тонического напряжения лапок — обнимательный рефлекс усиливается.

Итак, обнимательный рефлекс лягушек может быть рассматриваем как пример естественной доминанты. Что последняя вызвана к жизни гормональным путем, показали тщательные опыты Штейнаха¹² — впрыскивание обычным самцам вытяжек из семенников и из центральной нервной системы самцов, обхватывающих самок, вызывало половой рефлекс. Раз так, то понятно, что это гормональное влияние будет длиться известный период, возбуждение центров флексоров в брахиальной области будет стойко и не исчезнет при насильственном прерыве обнимательного рефлекса.

Вопрос о том, какова природа столь длительного сокращения передних лапок самца, нельзя считать выясненным. Одни считают это сокращение тоническим; другие же стараются убедить, что длительное сокращение флексоров передних лапок поддерживается рефлекторным путем — раздражениями, исходящими от самки. Кан (Kahn)^{15, 16, 17, 18, 19}, Шпигель (Spiegel)^{20, 21}, Фрелих и Мейер (Fröhlich u. Meyer)²², Вахгольдер (Wachholder)²³, Люллиес (Lullies)²⁴ и Вагнер (Wagner)^{25, 26} указывают, что токи действия в мышцах передних лапок самца появляются только при движениях его или самки. Люллиес в последней работе²⁷ указывает на то, что появляющиеся в *M. carpi radialis* самца токи действия синхроничны с дыхательными движениями самки. При отсутствии рефлекторных раздражений сжатие ослабевает почти до нуля. Нам представляется, что в обнимательном рефлексе играют одинаковую роль оба фактора — и тоническое, и тетаническое напряжения флексоров передних лапок самца. На фоне тонических возбуждений легко могут возникать доминанты. Можно указать на старый опыт Введенского²⁸ — при тоническом возбуждении центров дыхания любое раздражение действует так, как раздражение чувствующего нерва, непосредственно связанного

с данными центрами дыхания. Можно еще указать на вызов доминанты у лягушек действием холода на центры сгибательного рефлекса²⁹, на тонические иннервации для удержания тела в определенном положении³⁰.

И половой рефлекс лягушек проявляется на фоне тонического напряжения флексоров передних лапок самцов — напряжения, вызванного воздействием половых гормонов на определенные центры. В дальнейшем протекании обнимательного рефлекса значительную роль играют рефлекторные явления, тем более, что все сторонние, обычно индифферентные раздражения способствуют, как уже указывалось выше, усилению полового рефлекса. Сторонние раздражения вызывают усиление обнимательного рефлекса, на ряду с обычным местным рефлексом, соответствующим раздражаемому рецептивному полю. А раз так, то возникает вопрос, в каком состоянии находится возбудимость рефлекторных центров, не связанных непосредственно с половым актом.

Целый ряд работ различных авторов позволяет думать, что некоторые центры должны быть заторможены при наличии доминанты. Так, Ухтомский и наблюдал падение возбудимости кортикального центра передних лап кошки при глотании или подготовке акта дефекации⁶. Виноградов отмечает пониженную возбудимость сгибательного рефлекса задней лапки лягушки при локальной стрихнинизации центров в брахиальной области.² Что касается явлений торможения во время гормональной доминанты, то уже Бальони отметил заторможенность защитных рефлексов передних лапок в период обнимательного рефлекса¹³. А priori можно предположить, что либо тормозящее влияние половой доминанты сказывается на всех рефлексах, не связанных с половым актом, либо возбудимость различных рефлекторных дуг представляет собою сложную мозаику: одни дуги заторможены, другие — нет, в зависимости от функциональных связей с центрами флексоров передних лапок.

Выяснению состояния рефлекторной деятельности лягушки-самца в период обхватывательного рефлекса и посвящена настоящая работа.

2. Явления торможения у самца при электрическом раздражении.

Методика опытов была следующая. Пары лягушек помещались в специальные стеклянные банки, каждая пара отдельно. Бралась те пары, у которых обнимательный рефлекс обладал известной силой. Если самец, приподнятый вверх, удерживал своими передними лапками самку, свободно висящую в воздухе, то обнимательный рефлекс считался достаточно прочным для производства над ним соответствующих опытов. У таких самцов вызывались рефлекторные движения раздражением кожи различных пунктов, т. е. определялась степень возбудимости различных рефлекторных дуг; затем самка заменялась баллоном, и снова измерялась чувствительность кожи в различных пунктах тела. То же самое повторялось на том же самом свободном самце, при отнятии самки или баллона, и, наконец, рефлекторная возбудимость измерялась в четвертый и последний раз по возобновлении обнимательного рефлекса, когда самцу возвращалась самка, которую он обхватывал обычно моментально.

В качестве раздражителей применялись электрический ток индуктория Дюбуа-Раймона и прикладывание к коже бумажек, смоченных раствором серной кислоты. Электрическое раздражение прикладывалось к коже при помощи переносных электродов; сила тока в первичной цепи равнялась 2 вольтам, число оборотов во вторичной катушке было 6 500; в качестве прерывателя тока в первичной цепи служил обычный прерыватель Гальске. О степени рефлекторной возбудимости судили по порогу раздражения. Опыты продолжались несколько более месяца — срок, в течение которого наблюдается обнимательный рефлекс у *Rana temporaria*; опыты повторялись весной в течение нескольких лет (1923 — 1926 гг.).

Опыты данной серии были поставлены над 39 самцами; над каждым из них производились эксперименты в течение ряда дней, начиная от первого дня полового рефлекса или от дня поимки пары, если начало обнимательного рефлекса не было известно, и кончая последним днем, когда пара спонтанно расходилась.

Обычно и самец и самка сидят спокойно, если нет раздражителей. Легкое прикосновение, в частности, прикосновение

подносимых электродов, большую часть не вызывает никаких рефлекторных движений. Этот факт сам по себе уже указывает на то, что чувствительность самцов несколько притуплена.

При замене самки баллоном вести эксперимент значительно труднее. Самец обхватывает баллон, но держит его недолго. После болевых раздражений он производит усиленные движения, осложняющие ведение опыта. Чтобы исключить значительное перемещение самца, а также с целью уменьшения вообще спонтанных движений, у ряда самцов были удалены большие полушария головного мозга. Из 39 самцов подвергались исследованию 21 самец с удаленными полушариями и 18 с целым головным мозгом.

Раздражение прикладывалось всегда к определенным пунктам, а именно: 1) около анального отверстия, 2) к стопе задней лапки, 3) к коже бедра с наружной стороны, 4) в области паха, 5) к коже туловища, на спинке или по бокам, и 6) к плечу передней лапки с наружной стороны. Число нанесенных раздражений каждому самцу различно. Одним самцам, у которых обнимательный рефлекс длился долго на наших глазах, наносилось по несколько десятков раздражений, конечно, в течение нескольких дней и при различных условиях. Некоторым самцам нанесено всего несколько раздражений. В различной комбинации было произведено 421 раздражение электрическим током. Как на пример изменения чувствительности кожи в различных пунктах тела, можно указать на приводимые ниже данные одного из опытов (таблица 1).

Из этой таблицы видно, что пороги раздражения при замене самки баллоном повышаются на 1,0—4,0 *см*. При отнятии баллона чувствительность самца поднимается еще выше, но второе повышение возбудимости меньше первого — пороги повышаются только на 0,5—2,0 *см*. Чтобы проверить, зависит ли это повышение рефлекторной деятельности самца от прекращения обнимательного рефлекса, неизменно ставился контрольный опыт: самцу давалась самка, и по возобновлении обнимательного рефлекса снова исследовалась чувствительность самца к электрическому раздражению, — пороги, как видно из 4-го столбца таблицы, неизменно падают и на значительную величину, от 1,0 до 7,0 *см*. Возобновление обнимательного рефлекса

ТАБЛИЦА 1.

Изменения рефлекторной возбудимости самца, в связи с обнимательным рефлексом.

(Из протокола № 86 от 19/IV 1926 г.; 7-й день протекания обнимательного рефлекса.)

Место раздражения	Пороги раздражения			
	♂ + ♀	♂ + баллон	один ♂	снова ♂ + ♀
1. Около anus'a . . .	15,0 см	17,0 см	18,0 см	15,0 см
2. Стопа	16,0 »	19,0 »	20,5 »	16,0 »
3. Бедро с наружной стороны	14,0 »	18,0 »	18,5 »	14,0 »
4. Паховая область	16,0 »	18,0 »	19,0 »	16,0 »
5. Спина	18,0 »	19,0 »	20,0 »	19,0 »
6. Плечо передней лапки с наружн. стороны	15,0 »	18,0 »	20,0 »	13,0 »

влечет резкое падение чувствительности самца к посторонним раздражениям. Связь состояния рефлекторной возбудимости с обнимательным рефлексом в данном случае очевидна.

Как часты и насколько закономерны приведенные колебания чувствительности? Если мы возьмем данные всех проведенных опытов с заменой самки баллоном, то увидим, что повышение чувствительности наблюдается в $\frac{3}{4}$ случаях (в 151 случае при 203 раздражениях).

ТАБЛИЦА 2.

Изменение рефлекторной возбудимости самца при замене самки баллоном.

Место раздражения	Число случаев (в %/о) с повышением чувствительности	Число случаев (в %/о) без изменения чувствительности	Число случаев (в %/о) с понижением чувствительности
1. Около anus'a	77,8	11,1	11,1
2. Стопа	80,0	8,6	11,4
3. Бедро с нар. стороны	82,8	8,6	8,6
4. Паховая область	81,8	12,1	6,1
5. Спинка	51,5	18,2	30,3
6. Плечо передней лапки с наружной стороны	71,5	9,7	19,3
В среднем	74,4	11,3	14,3

Из таблицы 2 видно, что обычно при замене самки баллоном чувствительность повышается; при этом место раздражения существенного значения не имеет. Однако повышение чувствительности выражено резче на нижних сегментах (задние лапки, *apus*), чем на верхних (передние лапки и особенно туловище). Иногда при замене самки баллоном возбудимость не меняется (в наших опытах в 11% случаев); иногда даже несколько повышается (в 14% опытов).

Кроме частоты случаев с повышением возбудимости, при замене самки баллоном, необходимо учесть и степень изменения рефлекторной деятельности в указанных выше опытах. Таблица 3 показывает, что, в среднем, возбудимость повышалась на 21,4 *мм*, или на 13% своей начальной величины.

ТАБЛИЦА 3.

Степень изменения возбудимости самца при замене самки баллоном.

Место раздражения	Пороги возбудимости у самца во время обни-мального рефлекса (в <i>мм</i>)	Пороги возбудимости у самца при обхваты-вании баллона (в <i>мм</i>)	На какую величину в <i>мм</i> увеличился по-рог при замене самки баллоном	Каковы пороги возбу-димости у самца при обхватывани им бал-лона, если пороги во время обнимательного рефлекса считать рав-ными 100 (в <i>мм</i>)
1. Около <i>apus</i> 'а .	161	179,8	18,8	111,7
2. Стопа	162	180,5	18,5	111,2
3. Бедро с наруж-ной стороны .	155	174,0	19,0	112,3
4. Паховая область.	161	187,5	26,5	116,5
5. Спинка	180	198,6	18,6	110,3
6. Плечо передней лапки с наруж-ной стороны . .	155	180,1	25,1	116,2
В среднем .	162	183,4	21,4	113,1

Если мы рассмотрим числа порогов раздражения, то обра-тим внимание, что возбудимость кожи задних лапок, около анального отверстия и передних лапок, приблизительно одина-

кова, пороги равны 15,5 — 16,2 *см*. Чувствительность кожи спины несколько выше — 18,0 *см*; надо сказать, что об эффекте раздражения спинки судили по брюшному рефлексу (Карасик³¹), появляющемуся часто раньше, чем защитный рефлекс потирательного характера задней лапки.

Степень повышения возбудимости приблизительно одинакова в разных пунктах тела; пороги раздражения различных пунктов тела повышаются приблизительно на одну и ту же величину, на 18,5—26,5 *мм*, или на 10 — 16,5% начальной величины порога. В таблице даны средние величины многих измерений; в отдельных случаях наблюдалось повышение порога не на 2,0 *см*, а на 4,0—6,0 даже на 8,0 *см*. Это говорит за то, что нормально протекающий обнимательный рефлекс тормозит возбудимость всех исследованных рефлекторных дуг, не связанных непосредственно с половым актом. Правда, было 14,3% случаев, где возбудимость не повышалась, а, наоборот, падала; падение это было незначительно, пороги понижались на 0,5—1,5 *см* (в среднем, на 1 *см*). Чем объяснить это явление?

Нам думается, что падение возбудимости при замене самки баллоном зависит от различной силы обнимательного рефлекса в отдельных случаях. Уже Тарханов¹¹ указывал, что сила обнимательного рефлекса сильно колеблется и что на ряду с обнимательным рефлексом, не прекращающимся при сильнейших раздражениях, встречаются случаи, когда легкое раздражение уже тормозит сокращение лапок самца. Нам представляется, что отдельные исключения из общего вполне закономерного явления и могут быть связаны с самцами, у которых обнимательный рефлекс в силу каких-то внутренних причин был развит слабее, чем у других.

Итак, подытоживая сказанное, мы должны сделать следующий вывод: замена самки баллоном повышает рефлекторную возбудимость самца (в наших опытах это повышение возбудимости отмечено в 75% случаев), при чем это повышение охватывает всю поверхность тела самца более или менее равномерно.

Интересно было проследить дальнейшие изменения возбудимости самца после отнятия и баллона, когда обнимательный рефлекс не мог уже проявляться. Как видно было уже из

данных протокола, приведенного в табл. 1, после отнятия баллона чувствительность самца снова повышается, но это повышение значительно слабее, чем при замене самки баллоном. Если взять все данные определения порогов раздражения в разных пунктах тела самца при обхватывании баллона и после его отнятия, то мы увидим, что повышение чувствительности наблюдается приблизительно в 60% случаев.

ТАБЛИЦА 4.

Изменение рефлекторной возбудимости самца при отнятии баллона.

Место раздражения	Число опытов (в %) с повышением возбудимости.	Число опытов (в %) без изменения возбудимости	Число опытов (в %) с понижением возбудимости
1. Около anus'a	56,2	31,3	12,5
2. Стопа	59,4	25,0	15,6
3. Бедро с наружн. стороны	48,3	20,7	31,0
4. Паховая область	51,9	25,9	22,2
5. Спинка	69,6	21,7	8,7
6. Плечо передней лапки с наружной стороны	65,2	17,4	17,4
В среднем	57,8	24,1	18,1

Вспомним, что при замене самок баллонами возбудимость повышалась в 75% случаев. На табл. 4 мы видим, что при отнятии баллона рефлекторная деятельность самца большей частью повышается (почти в 60% случаев); однако довольно часто она не претерпевает никаких изменений (в 24% опытов); число опытов с понижением возбудимости незначительно, не достигает даже 1/6 всех произведенных исследований; однако это число (18%) несколько выше, чем при замене самки баллоном (14%). Уменьшение числа опытов с повышением возбудимости идет за счет увеличения числа случаев с неизменной чувствительностью. Повидимому, раз частота случаев с повышением возбудимости во 2-й серии опытов меньше, чем в 1-й, то и степень изменения возбудимости должна быть тоже меньше.

И действительно, повышение рефлекторной возбудимости самца после отнятия баллона колеблется в пределах 0,5—4,0 см, в то время как при замене самки баллоном это повышение достигало в отдельных случаях 6,0 и даже 8,0 см. Средняя величина повышения порога равна 1,5 см (точнее 14,9 мм); вспомним, что та же величина при замене самки баллоном превышала 2,0 см. Из табл. 4 видно, что повышение чувствительности распространяется более или менее одинаково на все раздражаемые пункты. Абсолютные же числа порогов (см. табл. 5) поднимаются с 18,0 см до 20,0 см, а в отдельных случаях, конечно, превышают и эту величину.

ТАБЛИЦА 5.

Степень изменения возбудимости самца при отнятии баллона.

Место раздражения	Пороги возбудимости у самца при обхватывании им баллона (в мм)	Пороги возбудимости у самца после отнятия баллона (в мм)	На сколько мм повысились пороги после отнятия баллона	Пороги возбудимости у самца после отнятия баллона, если пороги во время обнимательного рефлекса считать равными 100 (в мм)
1. Около anus'a . . .	179,8	194,9	15,1	121,1
2. Стопа	180,5	196,9	16,4	121,5
3. Бедро с наружной стороны	174,0	188,5	14,5	121,7
4. Паховая область	187,5	201,0	13,5	124,8
5. Спайка	198,6	214,5	15,9	119,2
6. Плечо передней лапки с наружной стороны	180,1	193,9	13,8	125,1
В среднем.	183,4	198,3	14,9	122,2

Из таблицы мы видим, что повышение возбудимости во всех пунктах приблизительно одинаково и равно 1,5 см шкалы индукториума. Колебания в ту или иную сторону для разных пунктов тела самца не превышает 1—2 мм.

Следовательно, мы можем сделать вывод, что рефлекторная возбудимость самца, по отношению к электрическому раздражению, повышается при отнятии баллона, заменяющего самку. Повышение это меньше, чем при замене самки баллоном. Степень повышения чувствительности одинакова в разных пунктах тела самца. Правда, иногда наблюдается понижение чувствительности, но таких случаев было сравнительно немного (18%), и величина наблюдавшегося понижения значительно меньше, чем величина отмеченного повышения (наблюдающееся иногда при отнятии баллона понижение возбудимости не превышает 1,0 *см*).

Если сравнить величину порогов для рефлекторного возбуждения у самца во время обнимательного рефлекса и после его прекращения (напомним, что в наших опытах сначала самка заменялась баллоном, а потом только последний отнимался совсем), то мы заметим резкое изменение возбудимости: пороги повышаются на 3,0—4,0 *см* (см. табл. 6, 1-й столбец), сильнее всего при раздражении паха и передней лапки; меньше всего меняются пороги при раздражении бедра. Однако, если сравнить величину порогов в разных пунктах тела при прекращении обнимательного рефлекса с первоначальными порогом, приравняв последние к 100, то мы заметим, что пороги возрастают при раздражении разных пунктов тела приблизительно на одинаковую величину, на 20—25% своей начальной величины во время обнимательного рефлекса (см. 4-й столбец в табл. 5).

Интересно было проследить, как меняется возбудимость самца, если у него сразу отнять самку, не заменяя ее предварительно баллоном. Такие опыты были поставлены, но в небольшом количестве: всего было сделано 50 измерений. Данные приведены во 2-м столбце табл. 6.

Мы видим, что если сначала заменить самку баллоном, а затем, через некоторое время, отнять и баллон, то наблюдается более резкое повышение возбудимости самца, чем при простом отнятии самки. В первом случае пороги электрического раздражения повышаются, в среднем, на 3,6 *см*, во втором—на 2,5 *см*. Повышение порогов при отнятии самки выражено несколько резче, чем при замене самки баллоном (ср. табл. 3), и значительно резче, чем при отнятии баллона (ср. табл. 5).

ТАБЛИЦА 6.

Повышение порогов раздражения при прекращении обнимательного рефлекса.

Место раздражения	Повышение порогов у самца (в <i>мм</i>)	
	при постепенном прекращении обнимательного рефлекса (сначала самка заменяется баллоном, затем баллон отнимается)	при резком прекращении обнимательного рефлекса (самка отнимается сразу)
1. Около ануса	на 33,9	на 22,0
2. Стопа	» 34,9	» 18,8
3. Бедро с наружной стороны	» 33,5	» 15,0
4. Паховая область	» 40,0	» 25,9
5. Спинка	» 34,5	» 21,2
6. Плечо передней лапки с наружной стороны	» 38,9	» 26,6
В среднем	на 36,0	на 24,9

Из всего изложенного ясно выступает довольно резкое повышение рефлекторной возбудимости самца при прекращении обнимательного рефлекса.

Все же для контроля полученных данных производилось измерение рефлекторной возбудимости вновь по возобновлении обнимательного рефлекса. Как видно на табл. 7, почти неизменно (в 85% случаев) наблюдалось обратное понижение чувствительности, при чем степень этого понижения была довольно значительна, — пороги, в среднем, понижались на 2,5 *см*.

Что касается изменения возбудимости в разных участках тела, то эти изменения, судя по числу случаев понижения возбудимости и по величине изменения порога, почти одинаковы. Отмечается только несколько более редко встречающееся понижение возбудимости при раздражении спины. Величина падения порога при раздражении спинки равна приблизительно 1,5 *см* в то время как на других участках тела наблюдается падение на 2,0—3,0 *см*. Иногда, при возобновлении обнимательного рефлекса, не отмечается изменений возбудимости у самца или наблюдается даже некоторое повышение чувствительности, но эти явления, вместе взятые, наблюдаются только в 15% случаев.

ТАБЛИЦА 7.

Понижение возбудимости у самца при возобновлении обнимательного рефлекса.

Место раздражения	Число опытов (в %/о) с пони- жением возбу- димости	Средняя вели- чина падения порога в <i>мл</i>
1. Около anus'a	81,8	20,6
2. Стопа	87,5	19,3
3. Бедро с наружной стороны	88,8	30,5
4. Паховая область	87,5	28,6
5. Спинка	71,4	15,9
6. Плечо передней лапки с наруж- ной стороны	88,8	30,0
В среднем	84,6	24,2

Интересно отметить, что величина понижения порогов у самца при возобновлении обнимательного рефлекса (24,2 *мл*) очень близко подходит к величине повышения порога при прекращении полового рефлекса (см. 2-й столбец табл. 6).

Таким образом, приведенные контрольные опыты вполне подтверждают прежние наблюдения. Прекращение обнимательного рефлекса влечет повышение возбудимости самых разнообразных участков кожи самца к электрическому раздражению; наоборот, возобновление обнимательного рефлекса снова понижает возбудимость всех рефлекторных дуг, не связанных с половым актом. Точное измерение порогов возбудимости позволяет не только отметить этот факт, но и указать степень изменения возбудимости у самца в половой период: при прекращении обнимательного рефлекса пороги во всех точках возрастают на 20 — 25% ; почти на такую же величину (10 — 20%) они снова падают при возобновлении полового рефлекса. При разборе изменений возбудимости в разных пунктах бросаются в глаза приблизительно одинаковые колебания возбудимости на протяжении всего тела. И число случаев с повышением возбудимости при прекращении обнимательного рефлекса, и степень увеличения порога — приблизительно одинаковы для всех 6 исследованных пунктов. Несколько выделяются только колебания возбу-

димости брюшного рефлекса, которые, хотя и связаны с наличием или отсутствием обнимательного рефлекса, однако эта связь обнаруживается несколько реже, чем для других рефлексов.

Таковы изменения рефлекторной возбудимости у самца лягушки в период обнимательного рефлекса, — явные и резкие явления торможения по отношению к электрическому раздражению.

Чтобы окончательно подтвердить заторможенность исследованных рефлекторных дуг, надо было измерить их возбудимость при употреблении других раздражителей, более адекватных для кожи лягушки. В качестве такого раздражения был взят химический агент; следующая серия опытов и разбирает тот же вопрос о состоянии возбудимости самца в связи с половым рефлексом — по отношению к химическим раздражениям.

3. Явления торможения у самца при химическом раздражении.

На тех же экзemplярах, на которых измерялась рефлекторная возбудимость по отношению к электрическим раздражениям, ставились и опыты с химическим раздражением. Кусочки фильтровальной бумажки, величиной в $\frac{1}{4}$ см², смоченные раствором серной кислоты, прикладывались к коже брюшка сбоку; по метроному определялось время рефлекса; рефлекторное движение заключалось либо в поеживании (брюшной рефлекс), либо в движении задней лапки соответствующей стороны; последнее движение носило обычно характер типичного потирательного рефлекса; иногда наступала и общая локомоция. Если после приложения бумажки с кислотой в течение 30'' не наступало рефлекторного движения, то раздражитель считался ниже порога. О степени возбудимости судили и по времени рефлекса, и по концентрации кислоты, нужной для вызова движения; применялась кислота 0,1%, 0,2%, 0,4%, 1,0% и 1,5%. Первый и последний растворы (0,1% и 1,5%) применялись редко, ибо для самцов во время обнимательного рефлекса, как показали опыты, раствор серной кислоты 0,1% чересчур слаб; этот раствор не только никогда не вызывал рефлекторных движений

во время обнимательного рефлекса, он редко бывал действителен и при насильственном перерыве полового рефлекса. Применять 1,5% раствор тоже почти не приходилось, так как обычно действовали более слабые раздражители. Все же иногда приходилось применять и столь сильное раздражение. В табл. 8 приведены выдержки из одного протокола.

ТАБЛИЦА 8.

Изменения рефлексорной возбудимости у самца, в связи с обнимательным рефлексом.

(Из протокола № 88 от 23/IV 1926 г.)

Концентрация H ₂ SO ₄	Время рефлекса			
	♂ + ♀	♂ + баллон	один ♂	снова ♂ + ♀
0,40%	—*)	15''	8''	—
1,00%	—	3''	2''	3''
1,50%	10''	не	приме	нялся

Мы видим, что у самца, обхватывающего самку, нельзя вызвать рефлексорных движений применением кислоты 0,40% и 1,00% крепости. Только столь крепкий раствор, как 1,50%, вызывает рефлекс, и то только через 10 секунд. Правда, так было только в 2 опытах. Обычно (в 65% случаев) достаточно применить 1,00% раствор. Иногда действует и 0,40% раствор (в 28% опытов) и изредка 0,20% (только в 8% случаев). Эти цифры сами по себе уже говорят за притупленность чувствительности самца в половой период, так как растворы 0,40% и 1,00%, нужные для вызова рефлексорного движения, очень высоки.

Для проверки, действительно ли связана заторможенность рефлексорной деятельности с обнимательным рефлексом, самка заменялась баллоном. При этом возбудимость неизменно повышалась (так было в 3/4 опытов, точнее в 72%), иногда она не менялась (14% опытов) и иногда даже слегка снижалась (тоже 14% опытов).

* Черточка означает, что при данной концентрации кислоты рефлекса не наступало в течение 1/2 минуты.

Какова же степень повышения возбудимости, наблюдаемого в $\frac{3}{4}$ случаев? Как видно из табл. 8, после замены самки баллоном, можно вызвать рефлекс у самца, применяя кислоту в 4 раза более слабую, чем во время естественного полового рефлекса (0,4% серной кислоты, вместо 1,5%). Кислота в 1,0%, которая во время обнимательного рефлекса не оказывает на самца никакого влияния, вызывает, после замены самки баллоном, защитный рефлекс—и довольно быстро, через 3 сек. Конечно, после каждого раздражения место прикладывания бумажки с кислотой тщательно обмывалось водой, и к следующему раздражению мы прибегали только через несколько минут.

В подавляющем большинстве опытов мы получили результаты, аналогичные приведенным в табл. 8. При замене самки баллоном не только уменьшается время рефлекса, но и значительно понижается и концентрация порогового раздражения. Так, например, в протоколе № 92 от 24/IV 1926 г. во время обнимательного рефлекса растворы 0,4% и 1,0% не вызывают никакого движения; при замене самки баллоном уже 0,4% раствор вызывает защитный рефлекс через 10 секунд; если отнять у самца баллон, то рефлекс наступает еще быстрее, через 3 сек. Наконец, если снова вызвать обнимательный рефлекс, то чувствительность снова притупляется—прежние раздражители (0,4% и 1,0% раствор) оказываются снова недействительными.

Так же, как при замене самки баллоном, наблюдается подъем рефлекторной возбудимости у самца при отнятии баллона. В среднем, среди всех произведенных опытов возбудимость повышалась в 85% случаев. Иногда она не изменялась (в 10% опытов) и совсем изредка слегка повышалась (в 5% случаев). Эти данные показывают, что при прекращении обнимательного рефлекса чувствительность к химическому раздражению повышается чаще, чем при электрическом раздражении. В контрольных опытах, при возобновлении обхватывательного рефлекса, чувствительность самца к химическому раздражению неизменно падала,—так было почти во всех без исключения случаях.

В то время как при электрическом раздражении изменения рефлекторной возбудимости самца во время обнимательного рефлекса и при его прекращении выражались в перемещении порога раздражения на 1,0—4,0 *см* в ту или иную сторону,

при применении химического раздражения те же изменения чувствительности выражены значительно резче; меняется не только время рефлекса, но и пороговая концентрация кислоты, при чем концентрация изменяется в 2—3 раза. В табл. 9 приведены суммарные данные об изменении пороговой концентрации кислоты, в связи с обнимательным рефлексом.

ТАБЛИЦА 9.

Изменение рефлекторной возбудимости самца, в связи с обнимательным рефлексом.

Когда нанесено раздражение	Число опытов (в ‰), в которых пороговым раздражением была кислота данной концентрации:		
	0,2‰	0,4‰	1,0‰
Во время обнимательного рефлекса.	8	28	64
При замене самки баллоном	24	43	33
На свободном самце	29	52	19
При возобновлении обнимательного рефлекса.	6	22	72

Из этой таблицы ясно видно, что число опытов, где потирательный рефлекс может быть получен у самца при раздражении более слабой кислотой (0,2‰ и 0,4‰), растет при прекращении обнимательного рефлекса.

То же самое получается, если прекращать обнимательный рефлекс не постепенно (заменять самку баллоном, а потом отнимать баллон), а сразу отнять самку. Число опытов, где для вызова защитного рефлекса нужен крепкий раствор, напр., 1,0‰, значительно падает при перерыве обнимательного рефлекса. Стоит только снова возобновить половой рефлекс, и вызов рефлекса потирания у самца становится затруднительным.

Наблюдались отдельные случаи, где потирательный рефлекс вызывался кислотой одной и той же концентрации во время обнимательного рефлекса и при его прекращении; в этих опытах, однако, менялось время рефлекса: оно уменьшалось при прекращении обнимательного рефлекса и снова удлинялось при его возобновлении. Пример приведен в табл. 10.

ТАБЛИЦА 10.

Изменение времени потирательного рефлекса, в связи с обнимательным рефлексом.

(Из протокола № 108 от 8/V 1926 г. Раздражитель — бумажка, смоченная 0,4% раствором серной кислоты.)

	♂+♀	♂+баллон	Один ♂	Снова ♂+♀
Время рефлекса. . .	10''	8''	6''	9''

Итак, потирательный рефлекс задней лапки самца тормозится во время обнимательного рефлекса; пороговая концентрация серной кислоты, нужная для вызова рефлексорного движения, повышена и время рефлекса значительно удлинено. При прекращении обхватывания самки рефлексорная возбудимость самца повышается — пороговая концентрация понижается, а время рефлекса укорачивается. При возобновлении обнимательного рефлекса возбудимость снова резко падает — потирательный рефлекс тормозится.

Следовательно, в половой период у самца лягушки тормозится возбудимость как по отношению к электрическому раздражению, так и к химическому. Для лучшей иллюстрации этих данных проводим на рисунке 1 (стр. 382) миограммы из опыта, в котором за рефлексорным ответом следилось не на глаз, а велась миографическая запись икроножной мышцы самца.

4. Связь между торможением и силой обнимательного рефлекса*.

Установив, что во время полового периода возбудимость самца понижена по отношению к электрическому и химическому раздражению, мы решили проследить связь между степенью торможения рефлексорной деятельности и силой обнимательного рефлекса.

* Опыты данной серии были доложены II Всесоюзному съезду физиологов 25/V 1926 г. в секции центральной нервной системы.

Косвенные указания на зависимость рефлекторной деятельности от силы обнимательного рефлекса мы находим в том обстоятельстве, что защитные рефлексы легче наступают на самца, держащем баллон, чем на самца, обхватывающем самку.

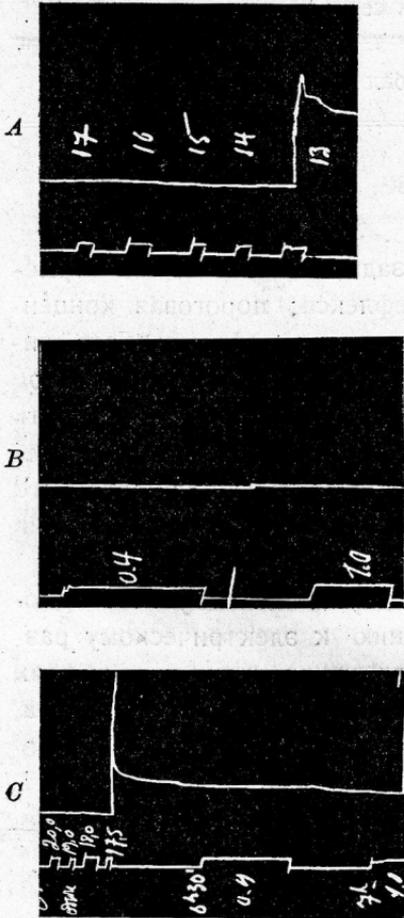


Рис. 1. Изменение порогов раздражения при электрическом и химическом раздражении.

Из опыта № 83 от 18/IV 1926 г. Верхняя линия (рис. 1) — запись икроножной мышцы. Подъемы нижней линии отмечают время раздражения кожи с наружной стороны бедра.

A — самец обхватывает самку; цифры показывают расстояние II катушки индукториума от I. Для вызова сокращения икроножной мышцы понадобилась сила тока при 13,0 см.

B — то же, при химическом раздражении; растворы 0,4% и 1,0% серной кислоты не вызывают сокращения икроножной мышцы.

C — то же, на одном самце (самка отнята).

Для вызова сокращения икроножной мышцы при электрическом раздражении достаточно расстояние II катушки от I в 17,5 см; 0,4% раствора не вызывает сокращения, но 1,0% раствор влечет сильные повторные сокращения икроножной мышцы.

Далее, среди 421 электрического раздражения и 315 химических, нанесенных самцу во время обхватывания самки или баллона, наблюдалось 30 случаев, когда приложенное раздражение тормозило обнимательный рефлекс и последний прерывался;

из этих 30 случаев 27 приходится на самцов, обхватывающих баллон, а не самку, т.е. в условиях, когда естественный обнимательный рефлекс несколько ослаблен. Остальные 3 случая приходится на конец периода обхватывания самки, на начало икрометания; через несколько часов после нанесенных раздра-

жений возобновившийся обнимательный рефлекс спонтанно прекратился. К концу полового периода, когда самка начинает выделять уже икру, рефлекторная возбудимость самца несколько повышается.

Эти наблюдения позволяют говорить, что чем слабее обнимательный рефлекс (при обхватывании баллона вместо самки или к концу полового периода), тем выше рефлекторная возбудимость. При только что указанных обстоятельствах сравнительно легко можно вызвать торможение обнимательного рефлекса болевым раздражением.

Для того чтобы проследить более тесную связь между силой обнимательного рефлекса и явлениями торможения, была поставлена специальная серия опытов в весенний период 1925 г. У 42 самцов во время обнимательного рефлекса были удалены большие полушария, и самка была заменена резиновым баллоном. Последний соединялся системой трубок с нагнетательной грушей, при помощи которой можно создать любое давление внутри баллона, охваченного самцом. Кроме того, этот же баллон, заменяющий самку, соединялся с водяным манометром. Высота воды в манометре показывала силу обнимательного рефлекса самца.

Путем нагнетания воздуха в баллон, заменяющий самку, или путем ритмического изменения давления внутри баллона можно вызвать рефлекторное усиление сжатия передних лапок самца. Показания манометра складываются из давления воздуха, нагнетенного в систему, состоящую из трубок, баллона и манометра, и давления, производимого самцом активным сжатием баллона передними лапками. Для того, чтобы узнать истинную силу обнимательного рефлекса, надо из показаний манометра вычесть давление нагнетенного воздуха. Последнее легко узнать, отняв баллон от самца. В приводимых ниже цифрах, показывающих силу обнимательного рефлекса, всюду учтено только что отмеченное обстоятельство.

Для определения зависимости рефлекторной деятельности самца от силы половой доминаты, надо было остановиться на регистрации какого-нибудь определенного рефлекса. Мы остановились на рефлексе потирания, поскольку в других сериях чаще всего приходилось иметь дело именно с этим рефлексом.

С этой целью отпрепаровывался дистальный конец трехглавой мышцы бедра; сокращения данной мышцы записывались при помощи миографа, одновременно с записью силы обнимательного рефлекса. Правда, необходимые для этой серии опытов фиксация задней лапки самца и перерезка кожи и сухожилия часто тормозили обнимательный рефлекс, прекращавшийся во время препаровки. Так, из 42 самцов, подвергавшихся соответствующей препаровке, обнимательный рефлекс сохранился только у 20, т.-е. у 48%; было высказано предположение о зависимости успеха препаровки от длительности обнимательного рефлекса. У самцов, у которых половой рефлекс недавно начался, или, наоборот, близился к концу, легко затормозить данный рефлекс посторонними раздражениями, связанными с препаровкой. Однако сопоставление опытов, в которых половой рефлекс затормозился при препаровке, с длительностью обнимательного рефлекса показало, что прекращение обнимательного рефлекса при сильных раздражениях, сопровождающих всякую препаровку, должно быть объяснено не длительностью полового рефлекса, а просто неодинаковой силой обнимательного рефлекса у отдельных лягушек, что, между прочим, согласуется и со старыми данными Тарханова¹¹.

В тех опытах, где обнимательный рефлекс сохранился после препаровки, самец раздражался прерывистым индукционным током, приложенным прямо к коже бедра с его наружной стороны. Чаще всего при таком раздражении наступал одновременный подъем обеих линий, записываемых на кимографе, — усиливался обнимательный рефлекс и сокращалась трехглавая мышца; так было в 16 из 20 опытов как при электрическом раздражении, так и при механическом*).

Только в одном опыте раздражение бедра вызвало усиление обнимательного рефлекса, не вызвав сокращения трехглавой

* В качестве последнего применялось прикосновение кончиком волоска, прикрепленного к колесу прибора Виноградова; при вращении колеса волосок задевает кожу лягушки, один раз при каждом повороте колеса. Надо оговориться, что это легкое тактильное раздражение далеко не всегда вызывало рефлекторный ответ у исследованных самцов, так как чувствительность последних, как известно, сильно притуплена в половой период.

мышцы; в двух опытах, наоборот, то же раздражение, вызывая сокращение записываемой мышцы, не отразилось нисколько на протекании полового рефлекса. И, наконец, в одном опыте нанесенное раздражение затормозило обнимательный рефлекс, прервав его совсем.

Какова же связь между получаемым эффектом и силой обнимательного рефлекса? Приведем несколько примеров из наших экспериментов.

Напр., в протоколе № 39 от 21/IV 1925 г. (рис. 2) раздражение паха усиливает обнимательный рефлекс и только; трехглавая мышца осталась в покое; сила обнимательного рефлекса равна 9,0 см водяного столба.

Из протокола № 39 от 21/IV 1925 г.

Верхняя линия — сокращения трехглавой мышцы, нижняя линия показывает силу обнимательного рефлекса. Цифры 1 и 2 на миограмме обозначают раздражение паховой области прикосновением концом стеклянной палочки.

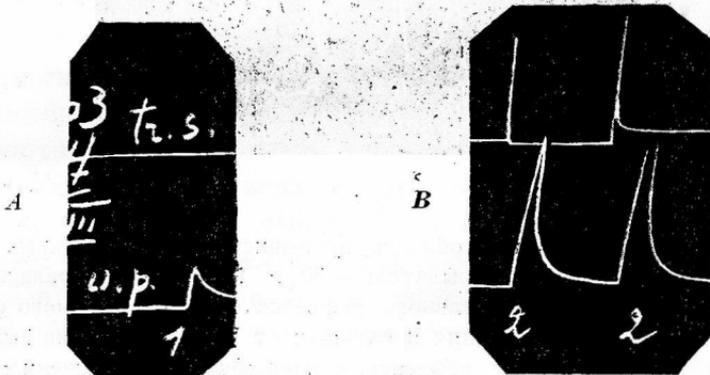


Рис. 2.

А — эффект при силе обнимательного рефлекса = 9,0 см водяного столба.

В — то же при силе обнимательного рефлекса = 6,0 см.

При уменьшении силы обнимательного рефлекса до 6,0 см и приложении того же раздражения наблюдается уже не только усиление обнимательного рефлекса, но и сокращение трехглавой мышцы. Ослабление обнимательного рефлекса способствует повышению возбудимости в центрах трехглавой мышцы. Стоит

ослабить обнимательный рефлекс еще, до 4,0 *см*, и то же раздражение даст снова иной эффект — сильное сокращение трехглавой мышцы и прекращение, торможение обнимательного рефлекса.

Или другой пример — рис. 3.

Из протокола № 57 от 26/IV 1925 г.

Верхняя линия — запись сокращений трехглавой мышцы.

Нижняя линия — запись обнимательного рефлекса.

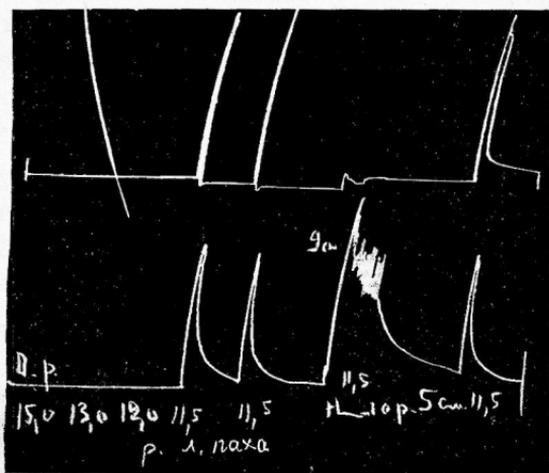


Рис. 3.

Раздражается паховая область прерывистым индукционным током (в первичной цепи 2Д, прерыватель — 50 в 1''). Первые раздражения нанесены при силе обнимательного рефлекса в 5,0 *см* водяного столба. Порог равен 11,5 *см* отстояния II катушки от I; эта сила тока вызывает усиление обнимательного рефлекса, одновременно с сокращением трехглавой мышцы. При усилении обнимательного рефлекса до 9,0 *см* то же раздражение уже почти не вызывает сокращения. При новом ослаблении обнимательного рефлекса до 5,0 *см* раздражение дает первоначальный эффект (последняя запись справа):

При силе обнимательного рефлекса = 5,0 *см* водяного столба электрическое раздражение паховой области вызывает сокращение трехглавой мышцы. При усилении обнимательного рефлекса до 9,0 *см*, что достигается ритмическим надавливанием на баллон, то же раздражение вызывает едва заметное сокращение трехглавой мышцы.

Были поставлены также опыты, где обращалось внимание не просто на наличие или отсутствие сокращения мышцы, а главным образом на порог раздражения. Раздражается паховая область электрическим током и при этом раздражении наблюдается сокращение трехглавой мышцы и усиление обнимательного рефлекса. Но порог раздражения для данного эффекта при различной силе обнимательного рефлекса различен (табл. 11).

ТАБЛИЦА 11.

Изменение порога раздражения при усилении обнимательного рефлекса.

(Из протокола № 54 от 26/IV 1925 года.)

Сила обнимательного рефлекса	Порог раздражения	Эффект раздражения
6,0 <i>см</i>	13,5 <i>см</i>	Сокращение трехглавой мышцы и усиление обнимательного рефлекса.
9,0 »	12,0 »	

Чем сильнее обнимательный рефлекс, тем труднее вызвать сокращение трехглавой мышцы той же высоты.

Иногда при изменении силы обнимательного рефлекса эффект остается тот же, но меняется его интенсивность. Так, напр., в одном из опытов одинаковое механическое раздражение вызывает при обнимательном рефлексе силой в 7,0 *см* столба воды и в 2,5 *см* один и тот же эффект — и усиление обнимательного рефлекса, и сокращение трехглавой мышцы. Только в первом случае сокращение трехглавой мышцы слабое, а во втором — сильное.

Эти опыты показывают, что по мере усиления возбуждения в доминантных центрах возбудимость некоторых других центров падает; для вызова соответствующего рефлекса нужно более сильное раздражение.

Итак, чем сильнее обнимательный рефлекс, тем резче понижена рефлекторная возбудимость центров потирательного рефлекса, вызываемого раздражением бедра и паховой области.

Все проведенные опыты освещают вопрос о состоянии центральной нервной системы самца лягушки в половой период.

Из приведенных экспериментов (гл. 2, 3 и 4) можно сделать следующие основные выводы:

1. Рефлекторная возбудимость самца по отношению к электрическому, химическому и механическому раздражениям понижена во время обнимательного рефлекса.

2. Чем сильнее обнимательный рефлекс, тем резче понижена и рефлекторная возбудимость.

5. Явления торможения у самки.

Все приведенные данные относятся к центральной нервной системе самца во время обнимательного рефлекса. Невольно напрашивается вопрос, каково же состояние рефлекторной возбудимости у самки в тот же половой период?

Опыты в этом направлении только начаты; поставлено было 74 опыта с определением порога рефлекторного ответа на раздражение брюшка во время обнимательного рефлекса и при его прекращении. При насильственном перерыве полового рефлекса чувствительность самки повышается как к электрическому раздражению, так и к химическому. С возобновлением обнимательного рефлекса чувствительность падает. Мы имеем у самки изменения рефлекторной возбудимости, напоминающие изменения при аналогичных условиях у самца.

Однако наблюдаемые колебания возбудимости у самки выражены слабее, чем у самца. Напр., при прекращении обнимательного рефлекса возбудимость повышалась по шкале индукториума, в среднем, на 15 *мм* (у самцов повышение, в среднем, более чем на 20 *мм*), и повышение это наблюдалось только в 60% опытов (у самцов в 75%). Создается впечатление, что самец своим давлением передних лапок и их мозолей на грудь самки несколько затормаживает рефлекторную возбудимость самки.

Однако, еще больший подъем возбудимости наступает у самки после икрометания. Соответствующих опытов почти еще не ставилось; они будут поставлены в ближайшем будущем. Пока можно говорить только о предварительных данных, а последние указывают на изменения рефлекторной возбудимости

у самки в связи с икрометанием. Повидимому, раздражения, исходящие из половых органов, переполненных яйцами, оказывают еще более сильное тормозящее влияние на рефлекторную возбудимость самки, чем сжатие ее лапками самца. Для разрешения вопроса о состоянии нервной системы самки в половой период нужны еще дальнейшие эксперименты.

ЛИТЕРАТУРА.

1. И. И. Каплан и А. А. Ухтомский. Русский физиол. журн. т. VI, 1923, стр. 71. — 2. М. И. Виноградов. *Иб.*, стр. 47. — 3. Ю. М. Уфлянд. *Иб.*, т. VII, стр. 167. — 4. И. А. Ветюков. Труды II Всесоюзного съезда физиологов. Лнгр., 1926, стр. 125. — 5. Проф. А. А. Ухтомский и М. И. Виноградов. Сборник, посвященный 75-летию академика И. П. Павлова. Лгр.—Москва, 1925, стр. 47. — 6. А. Ухтомский. О зависимости двигательных кортикальных эффектов от побочных центральных влияний. Юрьев. 1911. — 7. А. А. Ухтомский. Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы. Сборн. 2-й. Лнгр, 1926, стр. 3. — 8. Spallanzani's Versuche über die Erzeugung der Thiere und Pflanzen. Перевод с франц. д-ра Michaelis. Leipzig, 1786, SS. 91—4 и 319—22. — 9. Goltz. *Centralbl. f. medicin. Wissensch.*, 1865 (№ 19, S. 289), 1866 (№ 18, S. 273). — 10. F. Albertoni. *Arch. ital. de Biologie*, t. IX, 1888, p. 19. — 11. I. K. Tarchanoff. *Pflügers Archiv*, 40, 1887, S. 330. — 12. Dr. E. Steinach. *Pflügers Archiv*, 56, 1894, S. 304; *Zentralbl. f. Physiol.*, в d. 24, № 13, 1910, S. 551. — 13. S. Baglioni. *Zentralbl. f. Physiol.*, bd. 25, № 6, 1911, S. 233. — 14. I. M. Ufland. *Pflügers Arch.* 208, 1925, S. 49. То же в сборнике «Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы», Лнгр. — Москва, 1925, стр. 80. — 15. R. H. Kahn. *Pflügers Arch.*, 177, 1919, S. 294. — 16. Его же *Иб.*, 192, 1921, S. 93. — 17. Его же *Иб.*, 195, 1922, S. 166. — 18. Его же *Иб.*, 205, 1924, S. 381. — 19. Его же. *Zeitschr. f. Biologie*, 82, 1925, S. 569. — 20. Spiegel u. Sternschein. *Pflügers Arch.*, 192, 1921, S. 115. — 21. Они же. *Иб.*, 196, 1922, S. 458. — 22. A. Fröhlich u. H. H. Meyer. *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol.*, 87, 1920. S. 173. — 23. Kurt Wachholder. *Pflügers Arch.*, 200, 1923, S. 511. — 24. Hans Lullies. *Иб.*, 201, 1923, S. 620. — 25. K. Wagner. *Zeitschr. f. Biologie*, 82, 1924, S. 21. — 26. Его же. *Иб.*, 82, H. 6, 1925, S. 571. — 27. Hans Lullies. *Pflügers Arch.*, 214, 1926, S. 416. — 28. Н. Е. Введенский. Труды Спб. о-ва естествоисп., т. XI, 1880, стр. 201. То же в *Pflügers Arch. f. d. gesamte Physiol.*, 25, 1881, S. 129. — 29. I. M. Ufland. *Pflügers Arch.*, 208, 1925, S. 87. — 30. R. Magnus. *Körperstellung*. Berlin, 1924, S. 272. — 31. W. M. Karassik. *Pflügers Arch.* 204, 1924, S. 549.

Hemmungserscheinungen bei hormonaler Dominante.

(Zusammenfassung.)

Von *I. M. Ufland*.

Die Arbeit hatte die Aufgabe den Zustand der Reflextätigkeit des Männchens von *Rana temporaria* während des Umklammerungsreflexes zu verfolgen. Der sexuelle Reflex bei Fröschen kann als natürliche Dominante angesehen werden, weil in dieser Zeit das Nervensystem des Männchens die, für die Dominante charakteristischen Eigenschaften aufweist (A. A. Uchtomsky⁷). Charakteristisch für den Umklammerungsreflex sind gesteigerte Erregbarkeit der Flexorenzentren der Vorderbeine und die Stabilität, die Inerz dieser Erregung. (Spallanzani⁸, Goltz⁹, Albertoni¹⁰, Tarchanow¹¹, Steinach¹², Baglioni¹³), ferner die Fähigkeit zum Summieren, zur Anziehung anderwärtiger Reize (Ufland¹⁴). Diese Dominante wird, wie Steinach bewies, von Hormonen hervorgerufen.

Die Methodik der Ursache bestand im Folgenden. Es wurden bei 39 Männchen, sowohl mit intaktem Hirn, wie auch nach Exstirpation der Hemisphären, 6 verschiedene Körperstellen der Reizung durch elektrischen Induktionsstrom unterworfen (die Region des Anus, die Pfote, die Aussenfläche des Oberschenkels, die Region der Weichen, der Rücken und die Aussenfläche der Schulter des Vorderbeine) und die Schwelle für Auflösung der Reflexe bestimmt. Die Reizung wurde angewandt, während das Männchen das Weibchen umklammerte, darauf, nach dem das Weibchen durch einen Gummiballon ersetzt worden war, ferner am Männchen allein, nach Unterbrechung des Umklammerungsreflexes und endlich beim Wiedereintritt des sexuellen Reflexes. Nach Ersatz des Weibchens durch den Ballon trat gewöhnlich Steigerung der Erregbarkeit ein, nämlich in 75% aller Fälle. Die Steigerung der Erregbarkeit äusserte sich

in Aufsteigen der Reflexschwelle um einige Centimeter, durchschnittlich um 2,1 *cm*; in einzelnen Fällen wurde eine Steigerung der Reflexschwelle um 4,0—8,0 *cm* konstatiert. Beim Entfernen des Ballons trat ebenfalls Steigerung der Erregbarkeit ein (im 67⁰/₁₀₀ der Fälle), obwohl weniger ausgesprochen — die Schwelle stieg im Durchschnitt um 1,5 *cm*. Wenn der Umklammerungsreflex plötzlich unterbrochen wurde, ohne dass vorher das Weibchen durch den Ballon ersetzt worden wäre, stieg die Erregbarkeit in noch stärkerem Maasse. In den Kontrollversuchen, bei Wiedereintritt des Umklammerungsreflexes, sank die Erregbarkeit stets (in 85⁰/₁₀₀) — die Schwellensenkung betrug durchschnittlich 2,5 *cm*. Der Anlegeort des Reizes blieb ohne wesentliche Bedeutung — die auftretenden Veränderungen der Erregbarkeit waren für alle 6 Punkte fast die gleichen.

Dieselben Resultate bewirkte chemischer Reiz — Anlegen von mit H₂SO₄ Lösung getränkten Stückchen Filtrierpapier auf die Bauchhaut des Männchens. Bei Unterbrechung des Umklammerungsreflexes verkürzte sich bedeutend der zur Reflexauslösung von der Haut erforderliche Zeitabschnitt, häufig sank auch die Schwelle für reflexauslösende Konzentration der Säure (z. B., von 1,0⁰/₁₀₀ — 0,2% Lösung). Beim Wiedereintritt des Umklammerungsreflexes verhielt es sich umgekehrt — Verlängerung der zur Reflexauslösung erforderlichen Zeitdauer und Steigen der Schwellenkonzentration der Säure.

Eine Reihe Versuche wurde speziell zum Studium der Beziehung des schützenden Abwischreflexes zur Stärke des Umklammerungsreflexes unternommen. Die Kraft des Umklammerungsreflexes wie auch die Kontraktionen des *M. tricipitis* wurden kymographisch registriert. Das Weibchen wurde durch einen Ballon ersetzt, der in Verbindung stand mit einer registrierenden Mareyschen Kapsel, mit einem Wassermanometer und mit einem Gummiballon zum Einblasen der Luft. Bei Verstärkung des Umklammerungsreflexes wurde Hemmung des Abwischreflexes beobachtet, indem derselbe ganz ausfiel oder eine Schwellensenken für seine Auslösung stattfand, oder die Höhe der Kontraktionen des *M. tricipitis* abnahm. Elektrische, chemische und mechanische Reize übten diese analogische Wirkung aus. Ausser der Experimente an Männchen wurde eine kleine Anzahl einleitender Versuche zum Studium der Reflexfähigkeit des Weibchens während des Umklammerungsreflexes unternom-

men. Diese Versuche bewiesen, dass die Reflexerregbarkeit des Weibchens während des Umklammerungsreflexes gehemmt wird, jedoch in geringerem Grade, als es beim Männchen der Fall ist. Bei Unterbrechung des Umklammerungsreflexes steigt die Reizschwelle für verschiedene Körperstellen durchschnittlich um 1,5 cm. Indem wird eine viel bedeutendere Steigerung der Erregbarkeit beim Weibchen nach dem Laichen konstatiert. Es scheint, dass der von den mit Eiern überfüllten Geschlechtsorganen ausgehende Reiz eine stärkere hemmende Wirkung auf das Weibchen ausübt, als die Umklammerung der Vorderextremitäten des Männchens.

Наблюдения над прямой возбудимостью поперечно-полосатой мышцы лягушки.

Г. В. Гершуни.

Из физиол. лабор. Ленингр. мед. ин-та. Завед. проф. Л. А. Орбели.

(Поступила 2/XII 1925 г.)

I.

Влияние симпатической нервной системы на прямую возбудимость поперечно-полосатой мышцы лягушки.

В целом ряде работ, вышедших из лабораторий проф. Л. А. Орбели^{1, 2, 3}, была доказана с несомненностью физиологическая связь, существующая между симпатической нервной системой и поперечно-полосатой мышцей. Так, Гинецинский⁴ в 1923 г. доказал увеличение работоспособности утомленной мышцы под влиянием раздражения симпатического нерва. Стрельцов⁵ обнаружил положительное, а в некотором небольшом количестве случаев отрицательное батмотропное влияние симпатикуса на раздражаемую с нерва мышцу. В дальнейшем Стрельцову⁶ удалось обнаружить, что в начальных стадиях отравления кураре, под влиянием раздражения симпатикуса, возбудимость раздражаемой с нерва мышцы временно восстанавливается. Так же, как раздражение симпатикуса, действует симпатомиметический яд — тетрагидро- β -нафтиламин. Эти исследования, однако, оставляли совершенно открытым вопрос о том анатомическом субстрате, на который преимущественно действует симпатикус. Логически рассуждая, тут могли быть следующие возможности: действие симпатикуса может быть приурочено, во-первых, к области собственно-концевой пластинки

двигательного нерва, во-вторых, к рецептивной субстанции промежуточной области, в-третьих, к мышечной ткани собственно и, наконец, могли иметь место те или другие сочетания этих трех возможностей. Однако, некоторые путеводные нити в этом отношении существовали, и еще в 1923 году проф. Орбели ⁷ писал: «Если роль симпатической иннервации сводится к обеспечению наиболее полной утилизации запасных сил, к доставлению мышце возможности дольше, энергичнее работать и реагировать на более слабые раздражения, то действие симпатических волокон должно быть направлено именно на те части нервно-мышечного аппарата, которые легче всего утомляются и ограничивают возможность дальнейшей мышечной работы. А ведь давно доказано, что явления утомления и парабриоза разыгрываются именно в области концевых пластинок». Таким образом, чисто теоретически можно было предположить наиболее вероятную локализацию действия симпатического нерва на мышцу. И, действительно, некоторые данные, полученные в этом отношении, вполне согласовались с только-что высказанной точкой зрения. Стрельцов в 1924 году, изучая влияние симпатикуса на непрямую возбудимость мышцы, одновременно для контроля состояния ее, временами определял пороги возбуждения самой мышечной ткани *. В то время как возбудимость с нерва после раздражения симпатикуса претерпевала ряд изменений, в отношении прямой возбудимости ему каких-либо отклонений отметить не удалось. Очень ценные результаты в этом отношении были получены вслед за тем Гинецинским ⁸. Гинецинский раздражал мышцу максимальными индукционными ударами, следующими друг за другом в ритме 36 в 1', попеременно при помощи двух пар электродов, одних — приложенных к корешкам, других — непосредственно к мышце. Соединяя мышцу с пером миографа, он получал запись сокращений мышцы, раздражаемой то непосредственно, то с нерва, на одной и той же кривой. После раздражения симпатикуса, на кривой утомления мышцы усиливались только те сокращения, которые соответствовали непрямому раздражению. Прямая возбудимость оставалась при этом без видимых изменений. Таким образом, при раздражении сим-

* Личное сообщение.

патикуса происходила диссоциация прямой и непрямой возбудимости мышцы. Точно такие же результаты были получены Гинецинским на фоне отравления хлорал-гидратом.

Только в одном опыте (из 120) было обнаружено положительное влияние симпатикуса на прямую возбудимость мышцы. По поводу этого случая Гинецинский высказывает два предположения: 1) симпатикус вызывает функциональные изменения в самой мышечной ткани, но для обнаружения этого влияния нужны какие то дополнительные, дотоле невыясненные условия, оказавшиеся налицо в данном случае; 2) в разбираемом случае мы имели ненормальные количественные соотношения между мышечной и нервной тканью, в пользу последней. При непосредственном раздражении мышечной ткани, раздражаются также в очень большом количестве в ней находящиеся нервы и нервные окончания, так что здесь можно говорить лишь о кажущейся прямой возбудимости. Вопрос этот, впрочем, Гинецинский оставляет открытым.

Таким образом, вопрос о влиянии симпатического нерва на прямую возбудимость мышцы подлежал дальнейшему планомерному изучению. В этом отношении весьма важным представлялось выяснение влияния симпатикуса на порог непосредственно раздражаемой мышцы.

По предложению проф. Л. А. Орбели, я занялся изучением этого вопроса. В качестве объекта для исследования была выбрана мышца аддукторной группы бедра лягушки — *muscul. gracilis major*, по терминологии Гауппа (Gaupp)⁹ *. Эта мышца получает свою иннервацию от мелких нервных стволиков, отходящих от глубокой ветви седалищного нерва⁹; что касается более тонкого распределения нервных волокон и окончаний в самой мышце, то оно для большого количества мышц лягушки было подробно изучено Мейсом (Mays)⁸⁸. Мейс нашел, что в целом ряде мышц (в том числе и в *muscul. gracil. major*), дистальные и проксимальные концы свободны от нервных волокон и их разветвлений. В дальнейшем, данные Мейса были

* Эта мышца от различных авторов получает самые разнообразные названия. См. по этому поводу работу Нуссбаума (Nussbaum, Nerv u. Muskel)¹⁰.

вполне подтверждены физиологическими и одновременно с ними производившимися гистологическими исследованиями [Лэнглей (Langley) ¹¹, Гофман и Блааз (Hofman und Blaas) ¹², Майнс (Mines) ¹³].

Таким образом, при ограниченном раздражении дистального конца *musculi gracil. major*, мы надеялись достигнуть изолированного раздражения мышечных волокон, при минимальном раздражении находящихся в мышце нервных волокон и окончаний.

Опыты были произведены над лягушками (*Rana temporaria*), большей частью самцами. Лягушки убивались разрушением головного и спинного мозга; вскрывалась брюшная полость и все внутренности удалялись; от ствола аорты отпрепаровывался правый симпатический нерв, перерезались все *rami communicantes*, за исключением 8 и 9, и симпатикус брался на лигатуру. Затем передняя (верхняя) часть позвоночника, примерно до первых поясничных позвонков, отрезалась. С правого бедра лягушки осторожно срезалась кожа, и препарат клался во влажную камеру. В камере уже, в дистальную часть *musculi gracil. major*, вкалывались сделанные из чрезвычайно тонкой (0,15 мм) платиновой проволоки электроды с межполюсным расстоянием в 2 мм. При сокращениях мышцы, электроды, следуя за движением мышечных волокон, вздрагивали, служа таким образом при очень слабых, еле заметных сокращениях мышцы своего рода сигналом. После укрепления электродов в мышце, отпрепарированный симпатический ствол клался на электроды (платиновые), и крышка камеры закрывалась. Камера обильно увлажнялась, и применялись все меры для недопущения подсыхания нерва. Проводники тока в местах соприкосновения со стенками камеры были заключены в изолирующие резиновые трубки.

Источником тока для раздражения мышцы служили двухвольтовый аккумулятор и санный аппарат Дюбуа-Реймона в 6500 оборотов вторичной спирали. Порог определялся для одиночных размыкательных ударов каждую минуту или каждые три минуты. В большей части опытов замыкательный удар отводился. Критерием при определении порога служили минимальные, часто еле уловимые сокращения мышцы.

Источником тока для раздражения симпатикуса служили элемент Грене и санный аппарат Дюбуа-Реймона вышеуказанного типа. Симпатикус раздражался тетанизирующим индукционным током в течение 1—1½ минут, с промежутками времени между отдельными раздражениями от 15 до 30 минут. Сила тока, употреблявшаяся для раздражения симпатикуса, соответствовала 7—9 см расстояния вторичной спирали от первичной в аппарате Дюбуа-Реймона*).

В опытах с миографической записью методика в существенном не отличалась от вышеизложенной. Перерезались сухожилия всех мышц, идущих к коленному суставу и голени, за исключением сухожилий мышц аддукторной группы. Затем голень перерезалась в верхней своей трети, и к оставшемуся обрубку кости прикреплялась нитка, идущая к перу миографа. На кривых записывались сокращения, соответствующие супралиминальным раздражениям. Всего опытов с переживанием в обычных условиях было сделано 71, из них с раздражением симпатикуса—54, без раздражения—17.

Необходимо еще отметить, что после препаровки мышца выдерживалась до начала опыта во влажной камере в течение 1—1½ часа.

Мышца, находящаяся в условиях влажной камеры, теряет свою возбудимость, обычно, весьма медленно. Так, в одном из опытов, являющемся в этом отношении весьма типичным, возбудимость мышцы в течение 23 часов пала с 23 см до 8 см. р. к. Не во всех опытах возбудимость падает с одинаковой быстротой; наоборот, в этом отношении существуют весьма большие индивидуальные различия, но, как правило, мышца никогда не теряет своей возбудимости раньше суток. Часто этот срок значительно удлиняется. Порог возбудимости, в условиях наших опытов (втыкание электродов в мышцу), не был абсолютно постоянен и давал колебания в ту или другую сторону. Однако, эти колебания в среднем не превышали известного предела, и на их фоне симпатические эффекты могли бы быть так или иначе уловлены. На рис. 1 (опыт № 56) изображена кривая падения возбудимости мышцы без раздражения симпатикуса.

*) В дальнейшем изложении сила тока будет просто выражаться в сантиметрах расстояния катушек.

Как видно на кривой, возбудимость падает постепенно, без особых колебаний. На рис. 2 (опыт № 13) мы видим подобного же рода кривую возбудимости мышцы. В местах, отмеченных +, происходит раздражение симпатикуса. Как мы видим, кривая опыта № 13 очень походит на таковую же опыта № 56 (рис. 1). В местах раздражения симпатикуса мы не находим никакого изменения возбудимости ни в сторону повышения, ни в сторону понижения ее; точно так же не изменяется и весь характер кривой соответствующий планомерному падению возбудимости.

Подобного же рода отношения получены в целом ряде других опытов. Раздражение симпатикуса не сопровождается

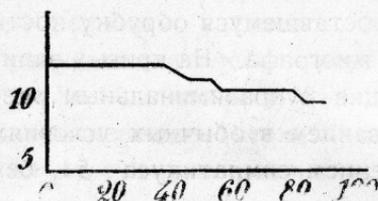


Рис. 1. Кривая опыта № 56.

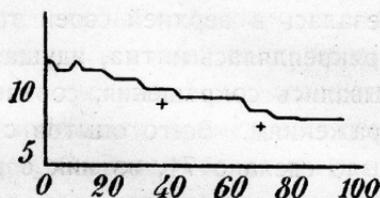


Рис. 2. Кривая опыта № 13.

На оси абсцисс отложено время в минутах, на оси ординат возбудимость, выраженная в сантиметрах расстояния катушек. В местах, отмеченных +, происходит раздражение симпатикуса.

никаким видимым изменением характера падения возбудимости. На табл. 1 представлены результаты некоторых опытов. Таблица требует пояснения; в первом столбце обозначены номера опытов, во втором—раздражения симпатикуса, в третьем, четвертом и пятом столбцах обозначены пороги возбуждения мышцы, в сантиметрах расстояния катушек до, во время и после раздражения симпатикуса. Время, отделяющее одно определение порога от другого (т.-е. между 3 и 4 и 4 и 5 столбцами), соответствует трем минутам. В шестом, седьмом и восьмом столбцах обозначены пороги той же мышцы во время контрольного периода опыта (до первого раздражения симпатикуса). Промежутки времени между этими определениями также соответствуют трем минутам. Как видно из таблицы, колебания порогов в столбцах 3, 4, 5, с одной стороны, и в столбцах 6, 7 и 8—с другой—совершенно одинаковы.

ТАБЛИЦА 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9			
№ опыта	Раздраж. симп.	Порог до раздр. симп. (за 2 м. 20 ск.)	Порог на фоне раздр. симп.	Порог после раздр. симп. (через 2 м. 40 ск.)	Порог раздр. контр. 1	Порог раздр. контр. 2	Порог раздр. контр. 3	Примечания			
15	I II	12 11,5	12,0 12,0	12,0 12,0	} 11,0	11,5	11,5				
23	I II	17,0 16,5	17,0 16,0	17,5 15,5				} 17,5	18,0	18,0	
24	I II	13,0 10,0	12,5 9,5	13 9,5	} 13	13,5	13				
26	I II	9,0 9,0	9,0 9,0	9,0 9,0				} 11,5	11,5	11,5	
29	I II III	10,5 11,0 10,5	11,0 11,0 10,5	10,5 11,0 10,5	} 10,5	11,0	11,0				
7	I II III	10,5 10,5 10,0	11,0 10,5 10,0	10,5 10,5 10,0				} 11,0	11,5	11,0	

На рис. 3 представлена запись отдельных, следующих друг за другом, через каждые полминуты, сокращений мышцы. В этой серии опытов (с миографической записью) мы раз-

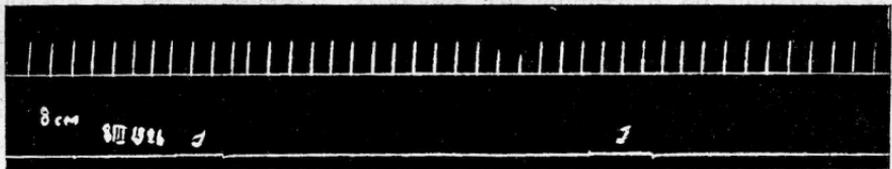


Рис. 3. (Уменьш. в 2 раза). Запись следующих друг за другом через каждые $\frac{1}{2}$ минуты сокращений мышцы; сила тока 8 см. В местах, отмеченных «S», происходит раздражение симпатикуса.

дражали мышцу супралиминальной силой тока и о величине порога судили по изменению силы сокращений при одном и том же растяжении катушек. На представленной миограмме величина

сокращений колеблется очень незначительно. В местах, обозначенных буквой «s», происходило раздражение симпатического нерва. Как видно на миограмме, записанные во время раздражения симпатикуса сокращения мышцы совершенно не отличаются по своей величине от сокращений, полученных в промежутки времени, свободные от раздражения симпатикуса

Вследствие отрицательных результатов наших опытов возникло предположение, что этот результат, может быть, обуславливается слишком редкими испытаниями функционального состояния мышцы. При нерезко выраженных и быстро преходящих симпатических влияниях, возможность обнаружения изменений функционального состояния мышцы значительно возрастала при более частых определениях такового. Исходя из этих

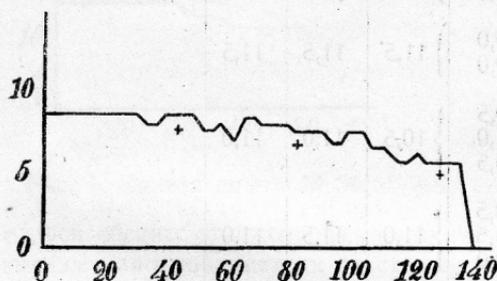


Рис. 4. Кривая опыта № 4. После третьего раздражения симпатикуса наступает быстрое падение возбудимости до 0.

предположений, нами был произведен ряд опытов, в которых найденный порог проверялся, при одной и той же силе тока, каждые 20 секунд. Об изменениях порога можно было судить по изменениям в размахе сокращений (при одной и той же силе тока, конечно). Результаты этих опытов приведены на табл. 2. Как

видно из приведенных на таблице данных, величина пороговых сокращений не претерпевает никаких изменений ни во время, ни после раздражения симпатического нерва. Имеющиеся в опытах №№ 45 и 50 изменения слишком незначительны для того, чтобы их можно было принять за результат влияния со стороны симпатикуса.

Однако в одном случае (рис. 4), после троекратного раздражения симпатикуса, мы получили полную, не восстановившуюся потерю возбудимости мышцы. В протоколе этого опыта было записано следующее: «При полном сдвигении катушек, мышца совсем не отвечает на раздражение; при более внимательном осмотре удается подметить легкие подергивания отдельных мышечных пучков. С левой стороны, где раздражения симпати-

ТАБЛИЦА 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	Примечания
№ опыта	Раздраж. симп.	Сила тока в см. р. к.	Велич. сокр. за 10 ск. до раздр. симп.	В первые 20 ск. раздр. симп.	Во вторые 20 ск. раздр. симп.	В третьи 20 ск. раздр. симп.	Через 10 ск. после раздр. симп.	
39	1	16,5	+	+	+	+	+	Крестиками обозначены одной и той же величины сокращения мышцы, соответствующие указанной в каждой строке силе тока. Крестики минусами тоже — только более слабые (еле различимые глазом). В опыте № 45 0 означает полное отсутствие сокращений при силе тока в 14 см, они получают затем при силе тока в 13,5 см.
	2	16,5	++	++	++	++	++	
	3	16,5	+	+	+	+	+	
41	1	16,5	+	+	+	+	+	
	2	16,5	++	++	++	++	++	
	3	16,5	+	+	+	+	+	
45	1	14	+	+	+	+	+	
	2	14	++	++	++	+	+	
	3	14	++	++	++	0	+ 13,5	
47	1	19,5	+	+	+	+	+	
	2	19,5	++	++	++	++	++	
	3	19,5	+	+	+	+	+	
48	1	17,5	+	+	+	+	+	
	2	17,5	++	++	++	++	++	
	3	18	+	+	+	+	+	
50	1	14,5	±	±	±	±	±	
	2	14,5	++	++	++	++	++	
	3	14,5	+	+	+	+	+	
53	1	17	+	+	+	+	+	
	2	12	++	++	++	++	++	
	3	12	++	++	++	++	++	

куса не происходило, получают резкие сокращения, при более слабых силах тока».

Таким образом, в данном случае наступила полная потеря возбудимости через 3 ч. 46 м., после окончания препаровки и через 2 ч. 21 м. после начала опыта, т.е. в такой промежуток времени, в который мышца обычно никогда не теряет своей возбудимости.

Один раз после раздражения симпатикуса было замечено, на весьма равномерном фоне, увеличение размаха сокращений (см. рис. 5).

Не получив определенных результатов с переживающей в обычных условиях мышцей, мы решили изменить условия эксперимента. Дело в том, что симпатические эффекты особенно хорошо проявляются в условиях пониженной жизнедеятельности органа. Так, влияние симпатического нерва резко сказывается на утомленной (Гинецинский)⁴ или отравленной (Стрельцов)⁵ мышце, чем на мышце, поставленной в более благоприятные условия переживания, например, при перфузии Ringer'овской жидкостью. Подобные же отношения были доказаны для сердечной мышцы (Тонких¹⁴, Bohnekamp und Eichler)¹⁵.

Таким образом, выявлению симпатической регуляции сложных физико-химических процессов, происходящих в самой мышечной

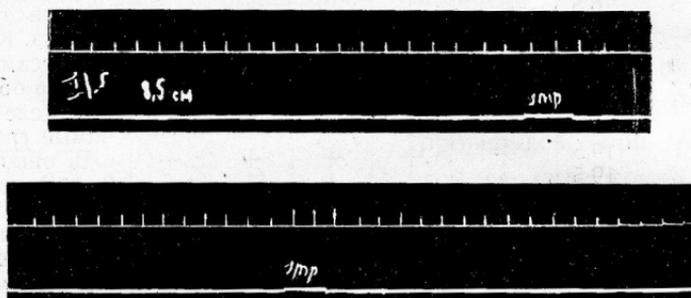


Рис. 5. (Уменьш. в 2 раза). Два отрезка одной и той же миограммы. В местах отмеченных «Smp» — раздражение симпатикуса. После каждого раздражения — увеличение размаха сокращений. Эффект отчетливо выражен в последствии после второго раздражения симпат.

ткани, больше всего могли способствовать искусственно создаваемые условия гиподинамии. Такие условия легче всего могли быть созданы при отравлении мышцы. В качестве яда был выбран KCl, соединение, как известно (Overton)¹⁶, весьма сильно угнетающее жизнедеятельность мышечной ткани. Опускание мышцы в раствор хлористого калия вызывает падение возбудимости (быстрота зависит от концентр. раствора), доходящее до полного паралича.

Не имея возможности входить в рассмотрение вопроса о механизме действия солей калия на мышцу, отметим только, что какого бы ни придерживаться взгляда, будь то взгляд, высказанный Овертоном (Overton)¹⁶ и ныне развиваемый Гебе-

ром (Höber) ¹⁷, приписывающий потерю возбудимости при отравлении калием изменению самих пограничных оболочек мышечных волокон (Muskelfasergrenzschichten), или будь то взгляд Эмбдена (Embden) и его школы [Фогель (Vogel)] ¹⁸, объясняющий калиевый паралич проникновением ионов калия непосредственно в самую протоплазму мышечных волокон и вызываемыми ими там изменениями, все равно — факт глубоких нарушений, вызываемых этим соединением в мышечной ткани, не может подвергаться сомнению, независимо от его толкования.

На фоне такой падающей возбудимости отравленной мышцы, мы решили испытать действие симпатического нерва.

Методика опытов отличалась от вышеизложенной в следующем: при препаровке принимались все меры к более полному обескровливанию животного. Ствол брюшной аорты тщательно отпрепаровывался, перерезался под верхней бифуркацией, и в периферический конец его вставлялась канюля, соединенная при помощи резиновых трубок с Мариоттовыми сосудами, в которых находились нужные растворы. Жидкость, втекающая в периферический конец аорты, вытекала затем по брюшной вене. (Портальные вены почки при этом перевязывались.) Остальная препаровка производилась совершенно так же, как в опытах с переживанием в обычных условиях. Опыты с перфузией KCl велись обыкновенно параллельно на мышцах правой и левой стороны.

После окончания препаровки, мышца в течение 1 — 1½ часа промывалась чистым Ringer'овским раствором. Разведения KCl готовились таким образом, что в Ringer'e увеличивалось содержание хлористого калия до нужной величины. При этом соответственно уменьшалась концентрация NaCl для сохранения изотонности раствора. Всего опытов с перфузией KCl было поставлено 38, из них 32 двусторонних*). Из них с раздражением сампятикуса — 20, без раздражения — 18. Предварительно было произведено несколько (шесть) опытов с перфузией чистой Ringer'овской жидкостью.

Опыты с Ringer'ом были произведены в качестве предварительной пробы; принимая во внимание, что, в условиях перфузии

*) Таким образом, течение потери возбудимости при отравлении KCl было прослежено на 70 мышцах.

Ringer'овской жидкостью, симпатические эффекты выявляются весьма слабо (Стрельцов⁵), трудно было в наших опытах ждать каких-либо положительных результатов.

Однако, совершенно неожиданно, один раз, получилось отчетливое изменение возбудимости, которое можно было толковать, как результат влияния симпатикуса. На фоне относительно небольших колебаний возбудимости, каждый раз после раздражения симпатикуса замечается подъем ее, довольно значительный. На таблице 3 приведены выдержки из протокольной записи, относящейся к этому опыту.

Т А Б Л И Ц А 3.

Раздраж. симпат.	Порог до раздраж.	В первые 30 сек. раз-драж.	Во вторые 30 сек. раз-драж	Через 30 сек. по прекр. раздраж.	Через 1 м. по прекр. раздраж.
I*)	13,75	14,25	14,75	15,0	13
II.	12,75	13,50	14,0	14,0	13
III.	13,0	13,0	13,5	13,5	13
IV.	13,0	13,0	13,5	14	13

Как видно из приведенных цифр, эффект медленно нарастает и резче всего выражается в последствии. Подобный характер нарастания возбудимости, как известно, весьма характерен для симпатикуса. Этот опыт можно толковать двояко: во-первых, его можно считать результатом случайного совпадения; но появление эффекта, каждый раз после раздражения симпатикуса, медленность нарастания и период последствия делают это предположение маловероятным; скорее к данному случаю приложимо следующее толкование: исследуемая мышца находилась в каких-то особенно благоприятных условиях, способствующих проявлению симпатического влияния. Может быть, в этом случае мы имели дело с таким же, еще совершенно невыясненным состоянием мышцы, как в одном только (из 120) опыте Гинцинского⁸, в котором обнаружилось влияние симпатической нервной системы на прямую возбудимость мышцы. В остальных

* Во время первого раздражения симпатикус раздражался несколько секунд.

опытах с перфузией Ringer'ом нами, никакого влияния симпатикуса на прямую возбудимость мышцы обнаружить не удалось.

Обратимся теперь к опытам с KCl. Нами было испробовано несколько концентраций его, начиная от 0,055% и кончая 0,2%. После ряда проб мы остановились на концентрации — 0,18% KCl, как наиболее удобной, и большинство опытов было произведено с ней.

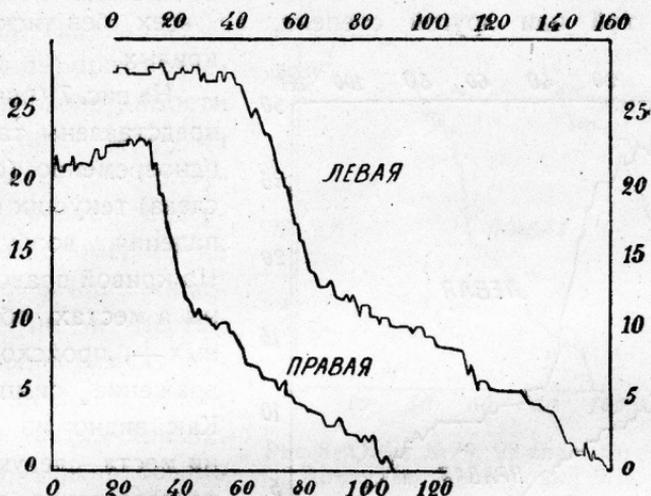


Рис. 6. Опыт № 74. 17 апр. 1926 г. Перфузия Ringer'ом, содержащим 0,18% KCl. Кривые представляют собой одновременное течение возбудимости мышц правой и левой стороны одной и той же лягушки. Каждой кривой соответствует своя система координат, обозначения, на которых подобны таковым же на предыдущих рисунках. Правая мышца приходит в состояние невозбудимости в течение 108 мин., левая — в течение 160 мин.

В среднем, полная потеря возбудимости в первой половине наших опытов наступала через полтора часа, с колебаниями в ту или другую сторону. Величина этих колебаний была довольно значительна. Этот факт больших индивидуальных различий у лягушек по отношению к KCl, был отмечен еще в 1908 г. Гофманом и Блаазом (Hofmann u. Blaas)¹², указывавшими, что нередко одна и та же доза яда в очень различной степени понижает возбудимость мышц различных особей.

На рис. 6 (опыт № 74) представлены две кривые возбудимости muscul. gracil. majog. правой и левой стороны одной и той же

лягушки при перфузии 0,18% KCl. Как видно из рисунка, кривые правой и левой стороны совершенно параллельны при разных абсолютных значениях координат. Течение изменения возбудимости можно при этом разбить на два периода (см. рис. 6, 7). Первый период — легкого повышения,*) со следующим затем крутым падением возбудимости; второй период — постепенного, более медленного падения возбудимости. Эти два периода выражены, в той или другой степени, во всех без исключения

кривых.

На рис. 7 (опыт № 85) представлены также два одновременно (справа и слева) текущих процесса падения возбудимости. На кривой правой стороны в местах, обозначенных +, происходит раздражение симпатикуса. Как видно из рисунка, ни места, следующие непосредственно за +, ни общий характер кривой правой стороны не обнаруживают никакого отклонения от таковых же другой стороны, где раздражение симпатикуса не происходило. Совершенно

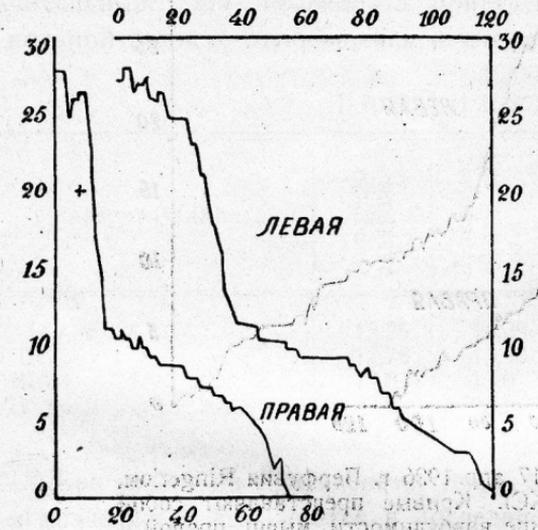


Рис. 7. Опыт № 85. 29 апр. 1926 г. Перфузия Ringer'ом, содержащим 0,18% KCl. Через 42 мин. после начала опыта производилось вторичное раздражение симпатикуса, которое по ошибке не отмечено на кривой.

совершенно такие же данные получены нами во всех остальных опытах. Нам ни разу не удалось отметить сколько-нибудь заметного влияния раздражения симпатикуса на ход падения возбудимости отравляемой мышцы (см. рис. 8, опыт № 79).

Принимая во внимание, что в различные периоды отравления функциональные состояния мышцы могут быть совершенно раз-

* Это повышение возбудимости в первые минуты перфузии наблюдается не во всех опытах. В этих случаях (без повышения) имеет место равный по длительности период мало меняющейся возбудимости.

личны, мы пробовали раздражать симпатикус в начальных, промежуточных и конечных стадиях отравления мышц. Однако, и в этих случаях также никаких симпатических влияний на прямую возбудимость мышцы обнаружить не удалось.

Пробовалось также действие симпатикуса при других концентрациях KCl. Так, на рис. 9 (опыт № 59) представлена кривая возбудимости мышцы при перфузии 0,055‰ KCl*. Возбудимость падает совершенно закономерно, не претерпевая никаких изменений ни в местах раздражения симпатикуса (+), ни в следующих за ними частях кривой.

Было испробовано влияние симпатикуса на

восстанавливающейся в Ringer'e, после полной потери возбудимости в результате перфузии KCl, мышце. И в этом случае

раздражение симпатикуса никакого влияния на процесс восстановления возбудимости не оказало.

В некоторых случаях перфузии KCl были замечены ритмические подергивания; наступающие через 4—6 минут после начала перфузии.

Ритмические сокращения начинаются обыкновенно постепенно, с сокращения отдельных групп

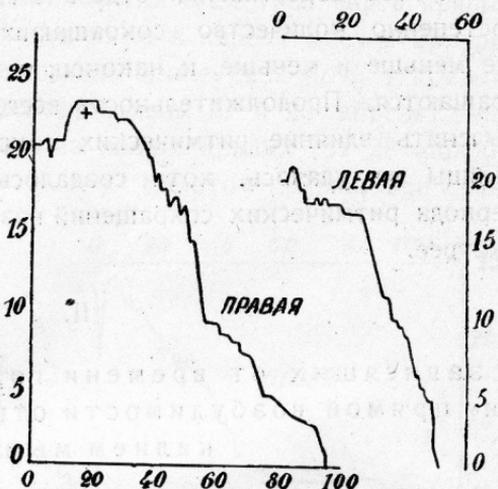


Рис. 8. Опыт № 79. 22 апр. 1926 г. Перфузия Ringer'ом, содержащим 0,18‰ KCl.

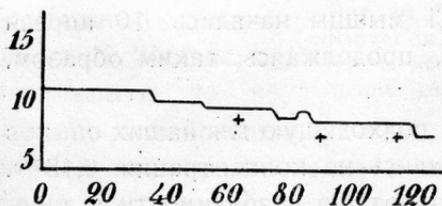


Рис. 9. Опыт № 59. Перфузия Ringer'ом, содержащим 0,055‰ KCl.

* Надо иметь в виду, что характер кривых падения возбудимости мышцы, при различных концентрациях, совершенно различен. Указанный выше тип возбудимости относился только к концентрациям в пределах от 0,15 до 0,2‰.

мышечных волокон; затем количество сокращающихся групп волокон увеличивается, и вся мышца, или значительная часть ее, начинает ритмически сокращаться. Сокращения, достигая известной предельной величины, начинают постепенно ослабевать; вновь начинаются подергивания отдельных групп мышечных волокон: постепенно количество сокращающихся волокон становится все меньше и меньше, и, наконец, сокращения совершенно прекращаются. Продолжительность всего явления—от 3 до 10 мин. Выяснить влияние ритмических сокращений на возбудимость мышцы не удалось, хотя создалось впечатление, что после периода ритмических сокращений возбудимость начинает падать быстрее.

II.

О зависящих от времени года колебаниях падения прямой возбудимости отравляемой хлористым калием мышцы.

В наших опытах с перфузией 0,18% KCl нами было прослежено течение падения возбудимости на 61 мышцах. Совершенно неожиданно для нас самих, при разборе материала, было обнаружено некоторое вполне закономерно повторяющееся явление, на котором мы считаем нужным остановиться несколько подробнее. Наши систематические наблюдения над возбудимостью отравляемой 0,18% KCl мышцы начались 10 апреля и закончились 7 июня 1926 г., продолжаясь, таким образом, как раз два месяца.

В начале апреля, подыскивая подходящую для наших опытов концентрацию KCl, мы остановились на концентрации 0,18%/. Эта концентрация давала полную потерю возбудимости в течение полутора часов (в среднем). Такой промежуток времени казался нам весьма удобным для пробы действия симпатикуса.

Приведенные выше рисунки (рис. 6 и 7) как раз представляют собой кривые опытов, произведенных в первой половине апреля. На кривых правой и левой стороны мы видим совершенно ясно обе стадии изменения возбудимости мышцы, первую—легкого повышения (см. примеч. на стр. 406) со следующим затем крутым падением; вторую—постепенного падения. В опыте № 74

(рис. 6) вторая стадия выражена весьма резко; в опыте № 85 (рис. 7), наоборот, особенно резко выражена первая стадия, вторая стадия не так отчетлива. В опыте № 79 (см. рис. 8) еще более резко выражена первая стадия, за счет укорочения второй. Однако, несмотря на указанные различия, тип всех трех видов кривых один и тот же. Из полученных нами в апреле месяце 23 кривых, 19 были совершенно аналогичны вышеуказанным; 4 кривых, относящихся к опытам, произведенным 21 и 28 апреля, были несколько другого типа. Одна из наших кривых (от 28 апреля) приведена на рис. 10 (опыт № 84). На этой кривой, при сравнении ее с предыдущими, мы замечаем следующие отличия:

во-первых, не так резко выражен период крутого падения возбудимости, во-вторых, в периоде постепенного падения, возбудимость падает настолько медленно, что кривая имеет почти горизонтальное направление. При сравнении этой кривой с кривыми опыта № 74 (рис. 6), или опыта № 85, (рис. 7) это бросаю-

щееся в глаза различие не может не остановить на себе внимание. В то время как в опыте № 74 (правая кривая), во втором периоде, возбудимость в течение часа падает на 10 см, или, как в опыте № 85 (рис. 7), в котором в той же стадии возбудимость падает еще быстрее, в течение 40 минут на 10 см, в кривой опыта № 84 (рис. 10) возбудимость падает в течение 1 ч. 20 м. на 2 см. Опыт № 84 продолжался два часа, и в течение второго часа, возбудимость падала настолько медленно, что всякая надежда на наступление полного паралича, в течение ближайшего времени, должна была быть оста-

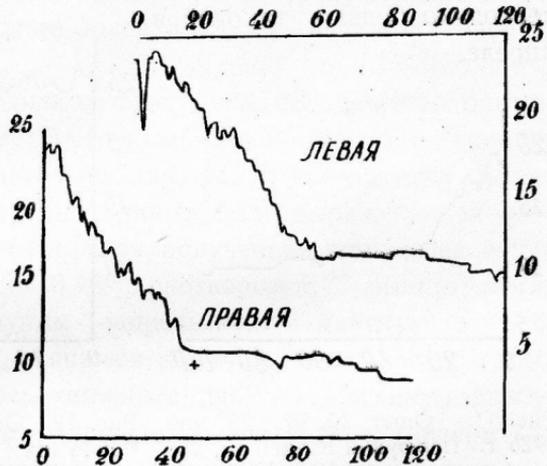


Рис. 10. Опыт № 84. 28 апр. 1926 г. Перфузия Ringer'ом, содержащим 0,18% KCl. Через 9 мин. после начала опыта производилось раздражение симпатикуса, которое по ошибке не отмечено на кривой.

влена. Подобные же соотношения были получены в опыте от 21 апреля.

В мае месяце мы обратили внимание на то обстоятельство, что, при той же продолжительности опытов, возбудимость падала значительно медленнее, чем в апреле. Из всех майских опытов только один раз нам удалось дожидаться полной потери возбудимости. Таким образом, из всех майских кривых, числом 24, только две демонстрировали падение возбудимости до 0, в остальных 22 случаях нам ни разу не удалось дожидаться полного паралича. Необходимо при этом отметить, что средняя продолжительность опытов в мае и в начале июня была даже несколько больше таковой в апреле.

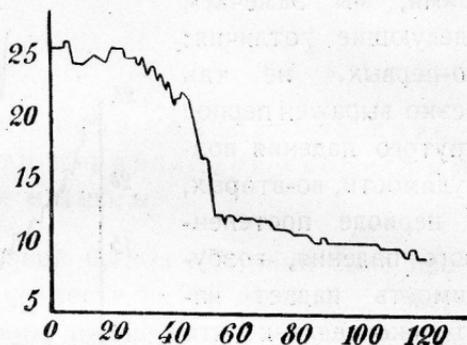
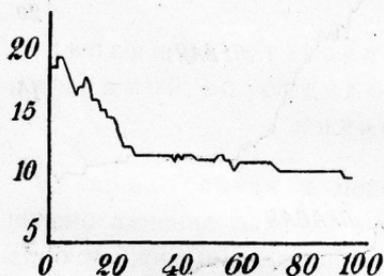


Рис. 11. Опыт № 97. 22 мая 1926 г. Перфузия Ringer'ом, содержащим 0,18% KCl.

Рис. 12. Опыт № 100. 5 июня 1926 г. Перфузия Ringer'ом, содержащим 0,18% KCl.

При внимательном рассмотрении майских кривых (рис. 11) нельзя не отметить большого сходства их с кривой опыта № 84 (рис. 10). Та же слабо выраженная стадия крутого падения возбудимости, тот же чрезвычайно пологий спуск кривой. (В течение часа возбудимость падает на 2 см.) Опыт с быстрым падением возбудимости до 0, о котором уже упоминалось, чрезвычайно похож на предыдущие опыты апрельской группы (см. опыт № 85). (Интересно, что этот опыт относился к началу мая.) Остальные кривые майской группы были совершенно аналогичны изображенным на рис. 11 и 12 (опыты №№ 97 и 100).

В ряде опытов (7) у нас получилось несимметричное падение возбудимости правой и левой стороны. Толкование таких кривых чрезвычайно затруднительно. Конечно, трудно допустить

различные функциональные состояния мышц правой и левой стороны одного и того же животного. Скорее разрешение вопроса надо было искать в недостатках постановки опытов. Так, в трех случаях был обнаружен очень неравномерный отек правой и левой мышц, ведущий на стороне большего отека к более сильному падению возбудимости. Неравномерность отека может иметь своей причиной закручивание сосуда одной стороны и, обусловленный этим, неодинаковый приток жидкости. В остальных четырех опытах заметных на глаз проявлений неравномерности не было, но, конечно, здесь мог иметь место целый ряд трудно-учитываемых условий, способствующих не в одинаковой мере справа и слева более быстрому падению возбудимости мышцы.

Весьма интересен, однако, факт, что большинство опытов несимметричных (6 из 7) относились к периоду времени от 30 апреля до 8 мая, т. е. как раз к промежутку между сроками, в которых оба типа кривых были выражены наиболее резко. Таким образом, 61 кривая, полученная при исследовании возбудимости, отравляемой 0,18% раствором KCl мышцы, могли быть разбиты на две группы — апрельскую и майскую (в которую входят и опыты, относящиеся к началу июня), из которых каждая характеризовалась типичным для нее падением возбудимости. В группе кривых, полученных в апреле (числом 23), 4 кривых походили на майские; в группе кривых, полученных в мае и в начале июня (числом 24), 2 кривые походили на апрельские. В 14 кривых произошла диссоциация кривых правой и левой стороны. 12 кривых этой группы относились к последним числам апреля и первым числам мая и 2 к первым числам апреля.

Из анализа этих кривых нам кажется возможным сделать вывод следующего характера: возбудимость отравляемой хлористым калием мышцы в апреле и мае месяцах падает с неодинаковой быстротой.

О влиянии времени года на течение отравления мышцы хлористым калием мы нашли в литературе указание в работе Овертона¹⁶, подробно разбирающего влияние солей калия на мышцу. Овертон указывает, что мышцы осенних лягушек, опущенные в раствор KCl, могут при этом очень долго сохранять

свою жизнеспособность: при переносе в Ringer'овский раствор они более или менее полно восстанавливают свою возбудимость. Из этого можно заключить, что мышцы лягушек других времен года менее стойки; однако прямого указания на это в работе Овертона не имеется.

В той же работе Овертон отмечает, что при небольших концентрациях КСl возбудимость мышцы лягушки особенно быстро падает в первый час отравления, а затем в течение многих часов может оставаться почти неизменной. Наши данные, вполне совпадая, таким образом, с указаниями Овертона, говорят за то, что скорость наступающих при отравлениях КСl функциональных изменений мышцы неодинакова как при сравнении различных промежутков времени в ходе процесса калиевого отравления одной и той же мышцы, так и при сравнении течений процессов отравления, определяемых в различные месяцы. Бэте и Франце (Bethe u. Franze)²⁰, изучая калийную контрактуру мышцы, отмечают разницу в быстроте наступления контрактуры у зимних и весенних лягушек.

Эти данные становятся значительно более интересными при сопоставлении их с работами, вышедшими из лаборатории Эмбдена о калиевом параличе мышцы. Эмбден и его школа (Embden u. Adler)¹⁹, придавая огромное значение явлениям проницаемости пограничных слоев протоплазмы в динамике жизненных процессов¹⁹, подошли с такой точки зрения к изучению калиевого паралича. Изучавший этот процесс в лаборатории Эмбдена Фогель (Vogel)¹⁸ нашел, что скорость наступления калийного паралича находится в прямой зависимости от состояния проницаемости * пограничных оболочек. Все факторы, способствующие увеличению проницаемости (сокращения, опускание в раствор тростникового сахара, утомление), ведут к более быстрой потере возбудимости находящейся в растворе солей калия мышцы. Таким образом, чем быстрее наступает паралич, тем проницаемость больше; значит, по скорости падения возбудимости отравляемой калием мышцы можно судить о состоянии проницаемости ее пограничных оболочек. Сам КСl,

* О состоянии проницаемости судят по количеству H_3PO_4 , выделившейся в жидкость, в которой находятся мышцы.

по исследованиям Фогеля, не вызывает повышения проницаемости, а скорее, наоборот, уменьшение ее. Дальнейшие исследования Ланге (Lange)²¹, однако, показали, что действие хлористого калия двухфазно. В первый период, продолжающийся очень недолго (от нескольких минут до получаса), наступает быстро преходящее увеличение проницаемости, во втором, весьма длительном периоде наступает стойкое уменьшение ее.

Принимая во внимание эти данные, нам нетрудно будет объяснить значение обнаруженных нами двух периодов течения процесса возбудимости при калийном отравлении мышцы. Первый период; сопровождающийся быстрым падением возбудимости, соответствует как раз первой, быстро преходящей фазе повышенной проницаемости, вызывающей, вследствие внезапного проникновения очень большого числа ионов калия внутрь мышечных волокон, указанный эффект. Второй период на наших кривых — постепенного падения возбудимости — соответствует второй фазе — уменьшенной проницаемости; ионы калия, в значительно меньшем количестве в каждый промежуток времени, проникают в мышечные волокна, и, соответственно этому, возбудимость начинает падать более постепенно. Как указывает сам Ланге²¹, первая фаза — увеличенной проницаемости — очень непостоянна. И, действительно, на наших кривых мы видим значительные колебания в этом отношении. Так, на кривой опыта № 97 (рис. 11) период быстрого падения возбудимости почти не выражен; наоборот, на кривой опыта № 79 (рис. 8) он выражен настолько резко, что второй период — постепенного падения — почти совершенно отсутствует. Можно себе представить, что в опыте № 97 первая фаза была или очень мимолетна, или совершенно отсутствовала, так что для проникновения ионов калия внутрь мышечных волокон создались неблагоприятные условия, в смысле уменьшения проницаемости. В опыте № 79 первая фаза была выражена настолько резко, что происшедшие во время нее глубокие изменения в мышечной ткани повели за собою быструю потерю возбудимости.

Итак, если считать, что быстрота падения возбудимости, при калийном отравлении, является мерилем состояния проницаемости (Фогель)¹⁸, то позволительно будет заключить, что проницаемость в апреле и в мае месяцах в наших опытах

была различна. Это предположение станет еще более вероятным, если мы вспомним, какие глубокие изменения во всем организме лягушки происходят в зависимости от времени года.

Еще в 1899 году А т а н а з и у (Athanasiu) ²² доказал, что количество гликогена, содержащееся в организме лягушек, претерпевает вполне закономерные сезонные изменения. В зимние месяцы количество гликогена наибольшее, весной оно резко понижается, достигая минимума в летние месяцы, и в сентябре вновь начинает повышаться. В дальнейшем, данные А т а н а з и у были проверены и подтверждены П ф л ю г е р о м (Pflüger) ²³.

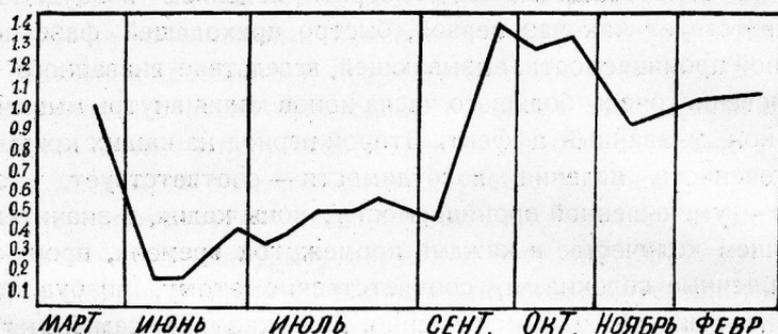


Рис. 13. Кривая, содержания гликогена в организме лягушки в зависимости от времени года (по Athanasiu); цифры показывают количество гликогена в граммах, на 100 грамм веса животного.

П ф л ю г е р, кроме того, отметил весьма важный факт, заключающийся в том, что колебания в содержании гликогена происходят совершенно независимо от питания животного и обязаны, таким образом, каким-то самостоятельным сезонным процессам. На рис. 13 приведена кривая колебания содержания гликогена по месяцам, взятая из работы А т а н а з и у. Обращает на себя внимание тот факт, что апрель и май месяцы, т.-е. время производства наших опытов, находятся как раз в области падения кривой содержания гликогена, т.-е. между более высокими и низкими постоянными цифрами. Таким образом, время производства наших опытов относилось, как видно, к периоду больших колебаний в содержании гликогена.

В недавнее время были также обследованы колебания в содержании лактоцидогена в мышцах лягушки, в зависимости от времени года (Adler) ²⁴. Содержание лактоцидогена дости-

гает в противоположность содержанию гликогена, максимума в летние и минимума в зимние месяцы.

О различном содержании и неодинаковом влиянии одной и той же концентрации неорганических солей в разные времена года имеются также некоторые указания. Так, Майнс (Mines)¹³, изучая влияние солей кальция на ритмические сокращения мышцы лягушки, нашел, что концентрация соли, необходимая для получения одного и того же эффекта в весенние месяцы, должна быть значительно больше, чем в осенние. Де бур (De-Boer)²⁵ отмечает, что перфузионная жидкость для сердца лягушек должна быть летом богаче Са, чем зимой; этот факт находит себе объяснение в большем содержании кальция в крови летних лягушек. Цваардемакер и Цеехуйзен (Zwaardemaker u. Zeehuisen)²⁶, изучая влияние солей калия на деятельность сердца лягушки, отмечают, что, для получения одного и того же эффекта, в зимние месяцы необходимо употреблять совершенно другие концентрации (в 4—5 раз большие), чем в летние. На этом основании авторы даже вводят понятие «зимнего и летнего сердца» («Winterherz», «Sommerherz»). Некрасов²⁷, изучая влияние ионов К и Са на явления электротона, отмечает затруднения и даже полную невозможность получения эффектов в зимние месяцы. Из старых работ о сезонных колебаниях в состоянии лягушек следует отметить статьи Гауле (Gaule)²⁸ и Бюркера (Bürker)²⁹, разбирающих и литературу вопроса.

Эти, хотя и отрывочные, данные говорят о том, насколько глубоки сезонные изменения в организме лягушек*. Уже одно изменение в содержании солей Са должно повести к нарушению ионного равновесия (Emmerich u. Lange³¹, Zondek³²), к усилению или ослаблению синтеза лактоцидогена^{21, 31}, к изменению в ту или другую сторону клеточного дыхания²¹, т.е. к процессам, имеющим весьма важное значение в жизни клетки³². Если смотреть при этом на проницаемость как на физико-химическую функцию происходящих в мышце физических и химических процессов¹⁹, то очень большая вероятность

* Имеются также указания на сезонные колебания в содержании гликогена и адреналина у теплокровных (кроликов)³⁰.

изменения ее в различные времена года, в связи с вышесказанным, станет совершенно очевидной.

К очень близким с нашими выводам, на основании изучения совершенно другого ряда явлений пришли Вертгаймер и Пафрат (Wertheimer und Paffrath)³³. Изучая скорость диффузии соединений группы холина через кожу лягушки (*R. temporaria*), авторы могли отметить, что вещества вышеназванной группы диффундируют с неодинаковой быстротой через кожу зимних и весенних лягушек. В то время как у зимних лягушек для наступления диффузионного равновесия требуется от 10 до 15 сек., у майских лягушек диффузионное равновесие наступает только через 15—20 минут. Эти взаимоотношения проявлялись во всех опытах с абсолютным постоянством. Из этих фактов Вертгаймером и Пафратом был сделан совершенно естественный вывод, гласящий, что состояние проницаемости кожи лягушек, по отношению к соединениям группы холина, находится в тесной зависимости от происходящих в организме лягушки сезонных процессов. Одновременно, на основании теоретических предпосылок, ими было высказано предположение об очень большой вероятности сезонных изменений проницаемости не только кожи, но и других тканей и органов лягушки. Как мы видим, это предположение вполне согласуется и подтверждается полученными нами данными.

При изучении влияния симпатической нервной системы на мышцу, вышеизложенные данные о сезонных изменениях могут иметь весьма существенное значение. Импульсы, идущие по симпатическому нерву к мышце, падая в различные времена года на совершенно неодинаковую в функциональном отношении ткань, должны соответственно этому вызывать в ней неодинаковые эффекты. И действительно, работающими по симпатической нервной системе в лабораториях проф. Л. А. Орбели было замечено, что получить симпатический эффект в отношении раздражаемой с нерва мышцы в летние месяцы чрезвычайно трудно, в то время как зимой он получается относительно легко.

С другой стороны, мы знаем, что симпатикус влияет на целый ряд физических и химических процессов в мышце. Так, происходящие в мышце окислительные процессы, безусловно

подвержены симпатической регуляции (Степанов³⁴, Орбели³⁵, Крестовников)³⁶. Имеются также указания на влияние симпатикуса на образование молочной кислоты и лактацидогена в мышце [Бютнер (Büttner)³⁷]. Точно так же доказано влияние симпатических нервных волокон на электропроводность мышечной ткани; принимая во внимание, что величина электропроводности может быть в сильной мере обусловлена состоянием проницаемости пограничных оболочек мышечных волокон, изменение последней, под влиянием симпатической н. с., делается весьма вероятной (Лебединский)³⁹.

При сочетании этих двух рядов фактов — сезонных изменений, с одной, и изменений под влиянием симпатикуса, с другой стороны, получается чрезвычайно сложная картина; существующие сезонные колебания могут препятствовать или способствовать проявлению симпатических влияний, и, наоборот, раздражения, исходящие из симпатической нервной системы, могут извращать нормальный ход сезонных изменений.

Этот очень интересный, мало разработанный вопрос представляет собой весьма обширное поле для дальнейшего исследования и требует к себе весьма внимательного и серьезного отношения.

Выводы и заключение.

Полученные нами данные о влиянии симпатических нервных волокон на прямую возбудимость поперечно-полосатой мышцы не позволяют нам сделать в настоящее время никакого окончательного вывода.

Из произведенных нами 78 опытов с раздражением симпатикуса при различных условиях, только в трех случаях получилось изменение возбудимости, которое может быть связано с влиянием симпатической нервной системы. Именно, в двух опытах после раздражения симпатикуса произошло повышение возбудимости, в одном опыте — полная потеря ее. Являются ли эти три опыта делом случая, или свидетельствуют о действительном симпатическом влиянии, — сказать трудно. Во всяком случае, принимая во внимание абсолютно-тождественную методику в остальных опытах, правильность первого предположения кажется нам маловероятной. Полученные результаты говорят

за то, что если влияние симпатической нервной системы на прямую возбудимость мышцы и существует, то выявление его удастся в очень небольшом проценте случаев (3 из 78 = 4%). Для этого, как видно, требуются какие-то редко встречающиеся, в условиях наших опытов, состояния мышечной ткани.

В 96% случаев (75 из 78) никакого влияния раздражения симпатикуса на прямую возбудимость мышц обнаружить не удастся. В виду крайне ограниченного числа положительных случаев влияния раздражения симпатикуса на прямую возбудимость мышцы, нам кажется возможным предположить, что симпатические эффекты, разыгрывающиеся в мышце, в смысле тех или иных изменений физико-химических структур мышечного вещества, очень мало отражаются на прямой возбудимости мышечных волокон, по крайней мере, в экстраневральных частях их. С другой стороны, принимая во внимание несомненное влияние симпатической н. с. на непрямую возбудимость мышцы, доказанное Гинецинским^{4, 8} и Стрельцовым^{5, 6} на скелетной мышце лягушки и Орбели⁴¹, Фидельгольцом и Гинецинским на мускулатуре языка собак, и, при сопоставлении этого ряда фактов с полученными нами данными, совершенно естественным является вывод, что вызываемые симпатикусом изменения в мышечной ткани отражаются, главным образом, на функциональных свойствах переходной нервно-мышечной области (мио-невральная спайка). Этот вывод вполне соответствует взгляду, высказанному проф. Орбели, и данным, полученным Гинецинским⁸. Вопрос о том, какое участие в изучаемом нами явлении принимают собственно концевая пластинка двигательного нерва с одной стороны и рецептивная субстанция промежуточной области—с другой, нашим исследованием, конечно, не разрешается и подлежит дальнейшему изучению.

При разборе кривых, полученных при калиевом отравлении мышцы, нам удастся выявить два типа их, относящиеся к различным месяцам производства опытов. Апрельский тип характеризуется значительно более быстрым падением возбудимости, чем майские. При сопоставлении полученных нами данных с указаниями, имеющимися в литературе, нами высказывается предположение, что разница в скорости падения возбудимости

обусловлена различной проницаемостью пограничных оболочек мышечных волокон в апреле и мае месяцах.

В заключение, считаю приятным долгом выразить искреннюю благодарность своему глубокоуважаемому учителю, проф. Л. А. Орбели, как за предложенную тему, так и за постоянные советы и руководство работой.

ЛИТЕРАТУРА.

1. Орбели Л. А. Сборник, посвященный 75-летию акад. И. П. Павлова, стр. 403, 1925. — 2. Он же. Труды II Всесоюзного съезда физиологов. — 3. Он же. Успехи экспер. биологии 1927 г. — 4. Гинецинский. Русск. физиол. журн., т. VI, 1923. — 5. Стрельцов. Русск. физиол. журн., т. VII, 1924. — 6. Стрельцов. Русск. физиол. журн., т. IX, 1926. — 7. Орбели Л. А. Известия научн. инстит. им. Лесгафта, т. VI, 1923. — 8. Гинецинский. Русск. физиол. журн., т. IX, 1926. — 9. Ecker u. Wiedersheim. Anatomie des Frosches; bearbeitet von Gaupp. 1896. — 10. Nussbaum. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 52, S. 367, 1898. — 11. Langley. Journ. of Physiol. Vol. 36, p. 347, 1907. — 12. Hofmann u. Blaas. Pflüg. Archiv. Bd. 125, S. 137, 1908. — 13. Mines. Journ. of Physiol. Vol. 37, p. 408, 1908. — 14. Тонких. Русск. физиол. журн., т. VI, 1923. — 15. Bohnenkamp u. Eichler. Pflüg. Archiv. Bd. 212, S. 707, 1926. — 16. Overton. Pflüg. Archiv. Bd. 105, S. 179, 1904. — 17. Höber. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, стр. 631 и сл., 1924. — 18. Vogel. Zeitschrift für Physiol. Chemie. Bd. 118, S. 50, 1922. — 19. Embden u. Adler. Zeitschr. für Physiol. Chemie. Bd. 118, S. 1, 1922. — 20. Bethe u. Franze, Biochem. Zeitschr. Bd. 156. S. 190, 1925. — 21. Lange. Zeitschr. für Physiol. Chemie. Bd. 137, 1924. — 22. Athanasiu. Pflüg. Archiv. Bd. 74, S. 561, 1899. — 23. Pflüger. Pflüg. Archiv. Bd. 120, S. 253, 1907. — 24. Adler. Zeitschr. für Physiol. Chemie. Bd. 113, 1921. (реферат по Berichte über die ges. Physiologie und experim. Pharmakologie. Bd. VIII, S. 145, 1921). — 25. De-Boer. Archives Neerland. de physiologie de l'homme et des animaux, t. II, p. 352, 1918. — 26. Zwaardemaker u. Zeehuisen. Pflüg. Arch. Bd. 204, S. 144, 1924. — 27. Некрасов. Русск. физиол. журн., т. IX, стр. 217, 1926. — 28. Gaule. Pflüg. Arch. Bd. 87, S. 473, 1901. — 29. Bürker. Pflug. Arch. Bd. 116, S. 1, 1907. — 30. Tujii Iguro. Tohoku journ. of exp. med. Bd. 5, № 4—5 (реф. по Berichte über die ges. Physiol. и т. д., Bd. XXXI. S. 383, 1925). — 31. Emmerich u. Lange. Zeitschr. für Physiol. Chemie. Bd. 141, 1924. — 32. Zondek. Klin. Wochenschr. Nr. 17, S. 809, 1925. — 33. Wertheimer u. Paffrath. Pflüg. Archiv. Bd. 207, S. 254, 1925. — 34. Степанов. Извест. Научн. ин-та им. Лесгафта, т. VI, 1923. — 35. Орбели.

Неопублик. сообщение. — 36. Крестовников. * Труды II Всесоюзного съезда физиол. — 37. Büttner. Zeitschr. für Physiol. Chemie. Bd. 161, S. 282, 1926. — 38. Mays. Zeitschr. für Biologie. Bd. 20, S. 449. 1884. — 39. Лебединский. Русск. физиол. Журн., т. IX, 1926. — 40. Орбели и Фидельгольц. Русск. физиол. журн., т. X, 1927. — 41. Орбели и Гинецинский. Русск. физиол. журн., т. X. 1927.

Beobachtungen über die direkte Erregbarkeit der quergestreiften Muskeln des Frosches.

(Aus dem physiologischen Laboratorium des Leningrad. Medizinischen Instituts. Vorstand: Prof. Dr. L. A. Orbeli.)

Von *G. W. Gerschuni*.

I.

Von den Ergebnissen ausgehend, welche in den Laboratorien von Prof. L. A. Orbeli über den Einfluss des sympathischen Nervensystems auf die Erregbarkeit des vom Nerv aus gereizten Muskels (indirekte Erregbarkeit) erhalten sind, untersuchte Verf. die Wirkung des Sympathicus auf die Erregbarkeit des unmittelbar gereizten Muskels (direkte Erregbarkeit).

Als Untersuchungsobjekt diente der *M. gracilis major* des Frosches. Um die Entgegnung, dass bei dem Durchgange des elektrischen Stromes durch die Substanz des Muskels auch die in ihm befindlichen Nervenfasern und Endigungen gereizt werden, zu entkräften, wurde mittels dünner Platinelektroden mit der Entfernung von 2 mm zwischen den Polen nur das distale Ende des Muskels gereizt, welches nach den seitherigen Untersuchungen Mays von Nervendigungen frei ist. Die Schwelle der direkten Erregbarkeit des Muskelgewebes wurde regelmässig im Laufe einiger Stunden alle 1—3 Minuten bestimmt. Nach bestimmten Zeitzwischenräumen (20—30 Minuten) geschah die Reizung des zu diesem Zweck abpräparierten Stamms des Sympathicus der mit dem Muskel gleichnamigen Seite.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen, welche bei der indirekten Muskelreizung (Ginetzinski, Sstrel'tzov) erzielt sind, erwies sich die Reizung des Sympathicus an der Schwelle der direkten Erregbarkeit in keiner Weise wirksam.

Da durch die Arbeiten der vorhergehenden Forscher bewiesen war, dass für die Äusserung der sympathischen Einflüsse sowohl am Herzmuskel (Tonkich) als auch am quergestreiften Muskel (Sstreltsov) sich besonders günstig die Intoxikationszustände des Muskelgewebes erweisen, stellte Verf. eine Reihe der Versuche mit der Intoxikation des Muskels mit 0,15 — 0,20% KCl Lösungen an. Die Ringer'sche Flüssigkeit mit dem bis zur notwendigen Konzentration gesteigerten Gehalte des KCl (wobei natürlich die isotonische Eigenschaft der Lösung eingehalten wurde) strömte durch eine in das periphere Ende der Aorta eingebundene Kanüle ein, passierte das Gefässsystem der unteren Extremität und floss durch die durch schnittene Abdominalvene ab.

Jedoch gelang es auch unter diesen Versuchsbedingungen nicht, irgendeinen Einfluss des Sympathicus auf die direkte Erregbarkeit des Muskels zu erweisen.

Somit ist die Schlussfolgerung zu ziehen, dass die sympathischen Einwirkungen, welche sich im Muskel im Sinne dieser oder jener Veränderungen der physikalisch chemischen Struktur der Muskelsubstanz abspielen, sich sehr wenig an der direkten Erregbarkeit der Muskelfasern wenigstens in ihren extraneuralen Abschnitten äussern. Zieht man den zweifellosen Einfluss in Betracht, den das sympathische Nervensystem auf die indirekte Erregbarkeit des Muskels ausübt, so wird die Annahme natürlich, dass die durch den Sympathicus erzeugten physikalisch chemischen Veränderungen des Muskelgewebes sich hauptsächlich an den funktionellen Eigenschaften des neuromuskulären Uebergangsgebiets kundgeben.

Diese Schlussfolgerung entspricht den von L. A. Orbeli und Konsorten ausgesprochenen Ansichten über die vorzugsweise Lokalisation der sympathischen Einflüsse im Gebiet des myoneuralen Bindeglieds.

II.

In den angestellten Versuchen mit der Intoxikation des Muskels mit KCl erwies Verf. die Abhängigkeit des Intoxikationsverlaufs von dem Zeitpunkte der Versuchsanstellung. Die Versuche wurden im April, Mai und Anfang Juni 1926 ausgeführt. Im April versetzte die angewendete Konzentration des KCl (0,18%) den Muskel in den Zustand der vollständigen Unerregbarkeit im Durchschnitt im

Laufe von anderthalb Stunden. Im Mai und Juni gelang es nur in zwei Fällen die vollständige Lähmung während derselben Zeitspanne zu beobachten. In den übrigen Mai- und Juniversuchen bewahrten die Muskeln, welche mit der KCl-Lösung im Laufe sogar bedeutend längerer Zeit als im April durchspült wurden, darauf in bedeutendem Grade ihre Erregbarkeit.

Zieht man den Standpunkt von der E m b d e n'schen Schule in Betracht, welche die Schelligkeit des Eintritts der Kaliumlähmung in Abhängigkeit vom Zustande der Permeabilität der Muskelfaser-grenzschichten setzt, spricht Verf. die Annahme aus, dass die von ihm beobachtete Differenz in der Schnelligkeit des Eintritts der Kaliumlähmung in den verschiedenen Monaten von der ungleichen Permeabilität im April, Mai und Juni — Monat abhängt. Auf Grund der Analyse der in der Literatur vorhandenen Hinweise über die Jahreszeitveränderungen im Froschmuskel gewinnt diese Annahme eine noch grössere Gewissheit.

**Bericht über die Sitzungen der physiologisch-biologischen
Abteilung der Moskauer Wissenschaftlichen Ärztegesellschaft.**

12/II 1926 — 13/V 1926.

I. Sitzung am 12. Februar 1926.

Prof. N. A. Kabanoff. *Klinische Bedeutung physiologischer Beobachtungen über die vasomotorischen Eigenschaften des Blutes.*

Vortr. weist auf die Wichtigkeit der im physiologischen Laboratorium z. A. an W. A. Obuch über die Frage nach den gefäßverengernden Eigenschaften des Blutes angestellten Arbeiten hin. Diese Arbeiten sind für die Klinik in den Fragen über den Mechanismus der Blutverteilung im Organismus unter verschiedenen Bedingungen, wie Verdauung, Muskelarbeit usw. wichtig. Zum Schluss spricht sich Vortr. dahin aus, dass es notwendig sei, in jedem klinischen Laboratorium eine physiologische Abteilung und an jedem physiologischen Institut eine klinische Abteilung zu besitzen.

P. P. Ssacharoff. *Beobachtungen und Experimente über die Variabilität und Erbllichkeit der Karauschen (Cyprinus carassius).*

Die Autoren, welche die Karauschen studiert haben, teilten sie in einzelne Arten, Abarten oder Morphen ein. Als Differenzierungszeichen der Systematik gebrauchte man gewöhnlich die Rückenlänge, wobei jeder Gruppe die ihr vermeintlich eigentümlichen Schwankungen zugeschrieben wurden. Vortr. studierte bis 800 Karauschenexemplare und entdeckte das Vorhandensein aller Uebergangsformen. Er stellte die Variabilität der Körperlänge, der Schuppen, der Wirbelsäule, der Schwimmblase, des präcaudalen Streifens, der Funktion der Geschlechtsorgane fest. Es ist eine sehr wichtige Tatsache der abgeschlossenen Variabilität im Bereiche des Teiches festgestellt: diese Erscheinung schlägt Vortr. als «Teichisolation» zu bezeichnen vor. Ausserdem sind von ihm Beobachtungen über den Einfluss des Hungerns angestellt. Durch die Wirkung des Hungerns gelang es die Fische vom Typus eines Teiches (einer Rasse) in allen Besonderheiten des Aufbaus in der Richtung zu den Karauschen einer anderen Rasse hin zu verändern.

In den Schlussfolgerungen schlägt Vortr. vor, für formbildende Faktoren ausschliesslich die Existenzbedingungen anzusehen.

II. Sitzung am 26. Februar 1926.

Prof. B. M. Schitkoff. *Über einige neue Richtungen in der angewandten Biologie.* (Referat ist nicht zugestellt.)

W. A. Musykantoff. *Zur Frage über die Wirkung einiger Gemüse auf die Magensaftsekretion.*

Votr. untersuchte die Wirkung auf die Magensaftsekretion des Kohls, der Gurken, der Rüben, Beten und der Mohrrüben, die dem Tier (Hund) in Püreeform vorgesetzt wurden. Nach den Angaben des Votr. verteilen sich die fünf untersuchten Gemüsearten nach der Intensität der safttreibenden Wirkung in folgender Reihenfolge: Kohl, Gurken, Rüben, Beten, Mohrrüben. Nach der Dauer der Saftabsonderung und insbesondere nach dem Charakter derselben zerfallen die untersuchten Gemüse in zwei Gruppen: 1. Kohl, Rüben, Beten, Gurken; 2. Mohrrüben.

W. S. Brandhändler. *Die Wirkung der Kohlensäure und des Sauerstoffs auf die vasomotorischen Eigenschaften des Blutes.*

Votr. erwies: 1) dass die Durchleitung durch eine Blutlösung eines Sauerstoffstrahls eine Zunahme der gefässverengernden Eigenschaften des Blutes nach sich zieht. 2) Die Durchleitung durch die Blutlösung eines Kohlensäurestrahls ruft eine Abnahme der gefässverengernden Eigenschaften des Blutes nach sich. 3) Es liegt eine gewisse Grenze für die Sättigung des Blutes mit Kohlensäure vor, hinter der die Kohlensäuredurchleitung die gefässverengernden Eigenschaften des Blutes vergrößert.

III. Sitzung am 19. März 1926.

A. N. Magnitzki. *Über die Theorien der Nervenhemmung.*

Votr. bespricht den Begriff «Erregung». In diesen Begriff fallen die Erregung *sensu stricto* — die «Zunahme des dissimilatorischen Zerfalls»; «Reception» — physikalisch-chemische Prozesse, welche den dissimilatorischen Zerfall befreien, und die «Reaktion» — die Gesamtheit der Prozesse, welche als Folge des dissimilatorischen Zerfalls auftreten und mit der Energiebefreiung verknüpft sind. Die aufgezählten Elemente des Vorgangs verlaufen nicht immer normal.

Mit der Erregung im weiten Sinne des Worts ist die Hemmung verbunden, und sie wird in allen Fällen der Wechselwirkung zweier Erregungen im physiologischen Sinne beobachtet. Die Hemmung ist die Summation der Erregungen, in deren Folge entweder die Beeinträchtigung oder sogar völliger Schwund der Tätigkeit zustande kommt. Das führt auf den Gedanken, dass die Hemmung infolge der Verstärkung jener Prozess eintritt, welche der Erregung zu Grunde liegen, weshalb Votr. die Definition der Hemmung — als «Übererregung», die von N. E. Wwedenski gegeben ist, annimmt.

In die Hemmung verwandelt sich jede Erregung in dem Masse ihrer Verstärkung. Bei lange dauernder Wirkung des Reizes kann ein Insult zustande kommen, und das System geht in einen pathologischen Zustand über — in die Parabiose, welche in den Tod übergeht.

Die Analyse der modernen Lehre über die Erregung führt zum Schluss, dass die Reception die optimale Veränderung der Konzentration der Kationen ist und zum Teil kolloidale Veränderungen des erregbaren Systems (Ionentheorie der Erregung).

Der dargestellte Standpunkt gibt eine genaue Abgrenzung der Begriffe «Erregungsabfall», «Hemmung», «Erschöpfung» und «Ermüdung». An der Diskussion nahmen Teil: A. N. Kabanoff, I. P. Rasenkoff, G. W. Derwis, I. P. Tschukitscheff, P. P. Ssacharoff.

E. K. Ssokolowa. *Der Einfluss der Muskelarbeit auf die Magensaftsekretion.*

Die Muskelarbeit übt einen gewissen Einfluss auf die Sekretion des Magensaftes aus. Die Veränderungen hängen von der Intensität der Arbeit und der Nahrungssorte ab. Bei mässiger Arbeit beobachtet man eine Sekretionshemmung mit der Abnahme der Verdauungskraft des sezernierten Saftes. Bei anstrengender Arbeit vermerkt man eine Entstellung des normalen Sekretionsverlaufs.

A. N. Ptschelina. *Der Einfluss der Muskelarbeit auf die Pankreassekretion.*

Die Tätigkeit der Bauchspeicheldrüse verändert sich nach der Muskelarbeit des Tieres. Am prägnantesten äussert sich diese Wirkung bei der Fütterung des Tieres mit Brot und Butter. Dabei beobachtet man bei der Brotfütterung auf der Kurve der Saftabsonderung eine Verschiebung des Maximums auf die erste Stunde; bei der Butterfütterung wird die ganze Sekretionskurve entstellt. In beiden Fällen vermerkt man eine Abnahme der Fermente im Pankreassaft.

IV. Sitzung am 2. April 1926.

M. W. Wolotzkof. *Moderne Richtungen in der Eugenik.*

Vortr. bestimmt die Aufgaben der Eugenik als ein Bestreben zur bewussten Handhabung des Prozesses der menschlichen Evolution, indem er fordert auf, die richtige Bahn einzuschlagen, ohne in diese junge wissenschaftliche Disziplin enge biologische Konstruktionen einiger Autoren einzuführen.

Beim Aufbau des eugenischen Systems ist vor allem notwendig alle Eigentümlichkeiten der menschlichen Evolution in Betracht zu ziehen, die für das menschliche Geschlecht unter dem Zeichen der Sociabilität verlaufen ist. Im zweiten Teil der Mitteilung wurde eine Tabelle demonstriert, welche die Methoden, die Entwicklungs-

bedingungen und die wissenschaftliche Basis jener bio-socialen Eugenik darstellt, die nach Vortr. Erachten in der U. d. S. S. R. ausgearbeitet und durchgeführt werden muss.

P. P. Ssacharoff. *Einwirkung der Temperatur auf die Formbildung der Mäuse.*

Mäuse, die in der Thermostatkammer bei 28—30° C erzogen werden, weisen eine starke Verlängerung des Schwanzes, eine bedeutende Vergrößerung der Ohrmuskel und eine Verlängerung der Extremitäten auf. Die Unterschiede zwischen den Kontroll- und Versuchstieren sind am prägnantesten bis zum 6—7 wöchigen Alter: darauf werden diese Unterschiede vertuscht. Die Wirkung der Temperatur ist am aktivsten bis zur Periode, wenn beim Tier die Behaarung beginnt; bei den der Temperatur ausgesetzten Exemplaren ist die Behaarung sehr licht und die Haare dünner als bei normalen. Die herabgesetzte Temperatur hat eine entgegengesetzte Wirkung. Endlich werden die durch erhöhte Temperatur bei den Eltern erzeugten Veränderungen auch bei ihren Nachkommen erhalten, die in normale Existenzbedingungen versetzt werden. (Vorerst ist nur eine Generation verfolgt.)

V. Sitzung am 15. April 1926.

B. A. Jordanski. *Über die Wirkung verschiedener Nahrungsmittel auf die vasomotorischen Eigenschaften des Blutes.*

Das Hungerblut, d. h. das im nüchternen Zustande entnommene, gibt in der Regel gar keinen Effekt oder einen gefässerweiternden. Das Blut vom gefütterten gibt einen gefässerengernden Effekt. Dieser gefässerengernde Effekt nimmt zu, erreicht sein Maximum und wird ausgeglichen in Abhängigkeit von dem Moment der Blutentnahme nach der Fütterung. Für jede Art der Nahrungsmittel erhalten wir eine charakteristische Kurve der Zunahme der vasomotorischen Bluteigenschaften. Unter gleichen Bedingungen findet sie sich in enger Abhängigkeit von der Menge der verabreichten Nahrung. So verschiebt die doppelte Menge der verabreichten Nahrung das Verengerungsmaximum um zwei Mal. Der Charakter der Kurve verändert sich schroff von den Veränderungen in der Verdauungsarbeit des Organismus.

VI. Sitzung am 28. April 1926.

A. A. Mittelstedt. *Über die Reservekräfte des Herzens.*

Vortr. berührt einige Bedingungen der Entfaltung der Reservekräfte durch das Herz. Das normale Herz antwortet, wenn an dasselbe erhöhte Forderungen gestellt werden, durch Steigerung der Arbeit beider Abschnitte sowie durch Steigerung des Blutdruckes.

Die Unversehrtheit der Herznerven hat einen Einfluss auf den Charakter des kompensatorischen Prozesses am Herzen.

A. M. Blinowa. *Der Einfluss der Körperlageveränderungen auf den Blutdruck bei erwachsenen und jungen Tieren.*

Die Reaktion des Blutdruckes auf die Veränderung der Körperlage ist bei erwachsenen und jungen Tieren verschieden. Die Durchschneidung der NN. vagi und splanchnici äussert sich am Charakter der Reaktion; für den Charakter der Reaktion hat auch die Blutanfüllung des Gefässsystems eine Bedeutung.

I. P. Tschukitscheff. *Einfluss der Milzexstirpation auf die Magensaftsekretion.*

Nach der Splenektomie beobachtet man 1) eine dauernde Abnahme der absoluten Menge des Magensaftes, 2) eine Verlängerung der gesamten Verdauungsperiode auf alle Nahrungsreize, 3) die Zunahme der latenten Periode der Magensaftabsonderung und eine Abnahme ihrer reflektorischen Phase. Alle erwähnten Veränderungen sprechen für den trägen Charakter der Saftabsonderung nach der Splenektomie im Vergleich mit der Norm.

VII. Sitzung am 13. Mai 1926.

A. N. Kabanoff. *Über die Schutzfunktion der Leber.*

Bei der Durchleitung einer bleihaltigen Nährflüssigkeit durch die isolierte Leber, wird ein Teil des Bleis in ihr zurückgehalten. Bei der weiteren Durchspülung der Leber gelingt es nicht, aus ihr das früher zurückgehaltene Blei auszuwaschen. Die Durchleitung einer bleihaltigen Lösung durch die Leber steigert ihre zuckerbildende Funktion und scheint die Glykogenfunktion zu hemmen.

A. N. Ptschelina. *Wirkung der Milzexstirpation auf die Gallensekretion.*

Die Splenektomie äussert sich auf der Gallensekretion durch Störung der Regelmässigkeit der Sekretionsperioden, die man in der Norm beobachtet. In der Galle nimmt prägnant die Bilirubinmenge ab; der Zeit nach, fällt das mit der Zunahme der Erythrocytenmenge im Blute zusammen. Man beobachtet eine Neigung zur Zunahme in der Galle von Substanzen, welche die Lipase des Pankreassaftes aktivieren.

A. N. Kabanoff. *Wirkung der Milzexstirpation auf die Pankreassekretion.*

Die Splenektomie erzeugt eine Reihe qualitativer und quantitativer Veränderungen in der Tätigkeit des Pankreas, dabei sind diese Veränderungen gegenüber verschiedenen Nahrungsmitteln verschieden.

A. N. Magnitzki. *Einfluss des im satten und hungernden Zustande entnommenen. Blutes auf die Gefässe und das Herz des Frosches.*

Beim Studium des Einflusses dem gefütternden und hungerndem Hunde entnommenen Blutes auf die Gefäße und das isolierte Herz des Frosches kommt Verf. zum Schlusse, dass auf die Gefäße des Frosches das dem satten und hungernden Tier entnomme Blut denselben Einfluss ausübt wie auf die Gefäße der Warmblüter. In den Gefäßen am Herzen erhielt er: bei der Durchleitung durch das Herz des Blutes eines Hundes, der nicht weniger als 18 Stunden hungerte, erweist sich entweder gar keien Effekt oder eine Rythmusverlangsamung, mitunter mit Vergrößerung der Kontraktionsamplitude. Das dem satten Hunde entnommene Blut ruft eine Rhythmusbeschleunigung nach sich.

G. W. Derwis und S. E. Ssewerin. *Die Veränderung der Alkalinität und der Menge der Chloriden im Blute bei der Verdauung.*

Die Autoren kommen zum Schluss, dass 1) im dem gefütterndem Tier entnommenen Blute die Reservealkalinität höher ist als im Blute des hungernden Tiers. 2) Es gelingt nicht eine bestimmte Gesetzmässigkeit in der Veränderung des Chloridgehalts in dem dem satten und dem hungernden Tier entnommenen Blute zu bemerken.



От редакции.

1) В журнале помещаются оригинальные статьи по физиологии, физиологической химии, фармакологии, общей патологии и другим отделам естествознания, имеющие общий биологический интерес.

2) Журнал издается на русском языке, при чем размер статей ни в каком случае не может превышать $\frac{1}{2}$ листа (20 тыс. букв). К статьям должны быть представляемы краткие рефераты для перевода на иностранный язык.

3) Рукописи должны быть написаны четко (желательно на машинке), на одной стороне листа, с оставлением полей, и не красными чернилами.

4) На рукописи должен быть обозначен адрес автора.

5) Фамилии иностранных авторов в рукописях должны быть даны в русской транскрипции, при чем, при первом упоминании фамилии в скобках приводится оригинальная транскрипция.

6) Литературный указатель помещается обязательно в конце статей, при чем имена авторов даются в оригинальной транскрипции.

7) В случае несоблюдения авторами вышеуказанных правил, редакция не отвечает за своевременность печатания материала.

8) Редакция убедительно просит авторов ограничить число рисунков и кривых.

Адрес редакции:

Ленинград, Лопухинская, 12, Институт Эксперим. Медицины, Отдел физиологии, В. В. Савичу.



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

О Т К Р Ы Т

СПЕЦИАЛЬНЫЙ КНИЖНЫЙ МАГАЗИН

„ТЕХНИКА и МЕДИЦИНА“

Проспект Володарского, 64 (угол Просп. 25 Октября)

Цена 2 рубля



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО РСФСР
ГЛАВНАЯ КОНТОРА

ПЕРИОДИЧЕСКИХ И ПОД-
ПИСНЫХ ИЗДАНИЙ

МОСКВА, Воздвиженка, 10/2.
ЛЕНИНГРАД, Просп. 25 Октября, 28.

ПРОДОЛЖАЕТСЯ ПОДПИСКА на 1927 год на
РУССКИЙ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА,
JOURNAL RUSSE DE PHYSIOLOGIE,
ИЗДАВАЕМЫЙ ГЛАВНАУКОЙ и ГОСИЗДАТОМ

Почетный редактор И. П. ПАВЛОВ
Ответственный редактор В. В. САВИЧ.

СПИСОК СОТРУДНИКОВ

Авроров, П. П., Аничков, Н. Н., Аничков, С. В., Архангельский, В. М., Бах, А. И., Беритов, И., Боюмолец, Быков, К. М., Вершинин, Викторов, Воронцов, Д. С., Граменицкий, М. И., Гулевич, В. С., Данилевский, В. Я., Завадовский, Б. М., Завадовский, М. М., Зеленый, Г. П., Ильин, Н. Д., Карташевский, Е. С., Кронтовский, А. А., Лавров, Б. А., Лавров, Д. М., Лазарев, П. П., Леонтович, Л. В., Лондон, Е. С., Лукьянов, С. А., Миславский, Н. А., Михайловский, Никифоровский, П. М., Николаев, В. В., Палладин, А. В., Подкопаев, Н. А., Понировский, Н. Г., Разенков, И. П., Репрев, А. В., Рожанский, Н. А., Розанов, Л. П., Ростовцев, П. Ю., Садиков, А. А., Самойлов, Н., Сахаров, Г. П., Синельников, Е. И., Скворцов, Н. И., Смирнов, А. И., Смородицев, И. А., Спасский, Н. С., Степун, О. С., Тур, Ф. Е., Ухтомский, А. А., Фольборт, Ю. В., Фролов, Ю. П., Цитович, И. С., Чаговец, В. Ю., Шкавера, Г. Л., Штерн, Л. С., Юдин, А. А.

Сотрудникам журнал бесплатно не высылается.

Выходит 6 книг в год.

Оригинальная цена: на год — 8 руб., на 1/2 года — 4 р. 50 к.

ГЛАВНОЙ КОНТОРОЙ ПОДПИСНЫХ И ПЕРИ-
МОСКВА. Воздвиженка, 10/2.