

М. Р. МОГЕНДОВИЧ

РЕФЛЕКТОРНОЕ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ
ЛОКОМОТОРНОЙ
И ВИСЦЕРАЛЬНОЙ
СИСТЕМ

МЕДИЦИЗ — ЧРСТ

М. Р. МОГЕНДОВИЧ

РЕФЛЕКТОРНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ
ЛОКОМОТОРНОЙ И ВИСЦЕРАЛЬНОЙ
СИСТЕМ



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

М Е Д Г И З

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ . 1957

ПРЕДИСЛОВИЕ

В течение многих лет автор с коллективом сотрудников вел экспериментально-физиологические исследования в области взаимодействия важнейших внутренних афферентных систем (так называемой интероцепции и проприоцепции). Это изучение мы проводили в соответствии с замечательной традицией отечественной науки (И. М. Сеченов, В. М. Бехтерев, И. П. Павлов, Л. А. Ухтомский) рассматривать вегетативную и анимальную сферы организма в единстве.

В отличие от высшей нервной деятельности, осуществляющей поведение животных и человека во внешнем мире, установление соотношения и интеграции частей внутри организма И. П. Павлов называл низшей нервной деятельностью. Однако обе эти системы нервной деятельности должны рассматриваться в единстве, так как низшая является в известной степени основой высшей, а последняя в свою очередь корригирует низшую. По мнению И. П. Павлова, основные процессы всей центральной нервной системы одни и те же.

Значительное место в наших исследованиях занимало изучение закономерностей взаимодействия внутренних анализаторов в сфере низшей нервной деятельности. Часть исследований была проведена методом условных рефлексов, так как высшая нервная деятельность является ведущей и в отношении внутренних анализаторов в порядке субординации функций организма и приспособления внутреннего к внешнему. Особое внимание мы уделили локомоторному аппарату и его рецепции — кинестезии, или проприоцепции. Мы стремились сочетать в своей работе эксперименты на животных с изучением человека — здорового и больного. Представляет глубокий теоретический и практический интерес детальное изучение функциональных взаимоотношений, существующих между отдельными системами органов. Об организме И. П. Павлов сказал: «Раз это система, то элементы, конечно, взаимодействуют друг с другом, а наше дело начинать изучение с взаимодействия их»¹. Тем не менее, последовательная

¹ Павловские среды, 2, 1949, стр. 565.

разработка этой важнейшей проблемы физиологии до сих пор не производилась. Между тем ясно, что углубление соответствующих знаний способствует не только расширению физиологических представлений о механизмах координации организма, но дает направление для наиболее рациональной терапии.

Таковы предпосылки наших исследований, которые могли быть выполнены лишь благодаря активной творческой работе всего коллектива сотрудников: доцента В. И. Бельтюкова, доцента В. П. Рюмина, доцента А. К. Чуваева, И. Г. Беляева, М. Ф. Головкиной, И. Б. Губмана, И. А. Дмитриева, В. П. Колычева, А. Г. Маркина, В. И. Николаева, Т. П. Романовой-Дмитриевой, М. Г. Рыклина, Г. Е. Скачедуба, Р. Г. Скачедуб, Е. Г. Урицкой, Г. З. Чуваевой и О. С. Шерстневой.

ВВЕДЕНИЕ

Ведь в природе ничто не совершается обособленно. Каждое явление действует на другое и обратно, и в забвении факта этого всестороннего движения и взаимодействия и кроется в большинстве случаев то, что мешает нашим естествоиспытателям видеть ясно даже самые простые вещи.

Ф. Энгельс

Одной из замечательных страниц современной физиологии является созданная И. М. Сеченовым и И. П. Павловым теория анализаторов. Ими было показано, что в процессе взаимодействия организма с внешней средой первостепенную роль играют анализаторы, как специальные приборы, тонко приспособленные к восприятию разнообразных по своей природе раздражений. Рецепторная часть любого анализатора, воспринимающая действие этих многочисленных раздражителей, связана с афферентными нервами, по которым импульсы возбуждения передаются в центральную нервную систему, где и происходят дальнейшие сложные процессы восприятия и переработки их, прежде чем центральное возбуждение поступит на эфферентные проводники и рабочие органы (эффекторы). Таким образом, первоначальный и сравнительно простой анализ, происходящий в периферической части анализатора — рецепторе, заканчивается дальнейшим тончайшим анализом и синтезом воздействий раздражителей в центральной части анализатора — центральной нервной системе и его высшей части — больших полушариях головного мозга. Показано, что большие полушария являются высшим органом анализа и синтеза не только в отношении факторов внешнего мира, но и в отношении внутренних раздражителей. «...В коре вместе с грандиозным представительством внешнего мира через афферентные волокна... имеется также и широкое

представительство внутреннего мира организма, т. е. состояний, работы массы органов и тканей, массы внутренних органических процессов». ¹ В другом месте И. П. Павлов писал: «Нет сомнения, что для организма важен не только анализ внешнего мира — для него так же необходимо сигнализирование вверх и анализирование и того, что происходит в нем самом». ²

В результате разработки этих вопросов, ведущейся с прошлого века, в настоящее время принято независимо от разнообразия и сложности строения разделять все анализаторы организма на две основные группы: органы внешней рецепции и органы внутренней рецепции. Органы внешней рецепции (анализаторы внешней среды) воспринимают раздражения, приходящие извне, из окружающего мира. Разнообразные внутренние рецепторы улавливают изменения, совершающиеся в самом организме, и в свою очередь делятся на две большие самостоятельные группы: а) рецепторы, находящиеся в мышечно-суставном (локомоторном) аппарате и относящиеся к кинестетическому анализатору и б) рецепторы, находящиеся в органах грудной и брюшной полостей и относящиеся к висцеральному анализатору. К последнему относятся также воспринимающие приборы кровеносных и лимфатических сосудов. Таким образом, наряду с внешней сигнализацией существует корковая и подкорковая проекция сложного и разнообразного аппарата внутренних афферентных систем.

Проблема взаимодействия внутренних анализаторов относится к числу тех проблем физиологии, разрешение которых неразрывно связано с развитием современной медицины. Следуя материалистическим, идеям основоположников русской физиологии, советские ученые идут в разработку этой проблемы по пути, указанному И. М. Сеченовым и И. П. Павловым. Своей деятельностью они обогащают науку и практику данными о закономерностях и особенностях функционирования внутренних анализаторов и о значении их взаимодействия для физиологии и патологии человека и животных.

По существу мы еще только вступили в пределы этой сложной области науки о рефлекторном взаимодействии органов и систем, однако уже и сейчас ясно, какое огромное значение имеют разнообразные мельчайшие контактно воспринимающие приборы — рецепторы, находящиеся буквально во всех тканях и органах нашего тела. Возбудимость внутренних рецепторов очень высока и часто не уступает возбудимости внешних рецепторов. «Малейшее колебание внешней среды или внутреннего мира, часто едва уловимое или совершенно неподозреваемое, резко меняет ход явлений». ³

¹ И. П. Павлов. Полное собрание трудов, 3, 1949, стр. 417.

² И. П. Павлов. Полное собрание трудов, 3, 1949, стр. 169.

³ И. П. Павлов. Лекции о работе больших полушарий, 1937, стр. 403.

С помощью внутренних анализаторов на низших уровнях нервной деятельности осуществляются: а) местная регуляция через периферические нервные сплетения и узлы, б) рефлекторная саморегуляция кровоснабжения всех тканей и их обмена веществ через спинной мозг и низшие отделы головного мозга и в) согласование функций различных частей одной и той же системы органов (например различных желез и гладкой мускулатуры пищеварительного канала). Посредством этих же нервных механизмов осуществляется взаимодействие отдельных систем организма между собою, например дыхания и кровообращения, пищеварения и мочеотделения, их координация с мышечной работой и т. д. Вслед за И. П. Павловым следует подчеркнуть, что в нормальных условиях деятельность органов и тканей, кроме скелетно-двигательного аппарата, саморегулируется главным образом в низших отделах центральной нервной системы. Эти физиологические внутренние импульсы сигнализируют центральной нервной системе и, в частности, большим полушариям о состоянии и деятельности органов, из которых они исходят. На базе кинестетических и висцеральных импульсов возникают не только безусловные рефлексы, но и условнорефлекторные связи, которые являются частью первой сигнальной системы и именно той ее частью, которая обращена к улавливанию изменений, совершающихся в самом организме, в глубинах его органов и тканей.

Импульсы, поступающие в большие полушария из внутренних афферентных систем, оказывают также большое влияние на высшую нервную деятельность (у человека на нервно-психическую сферу) не только в норме, но особенно в патологии. Сигнализируя об изменениях и нарушениях функций внутренних органов и двигательного аппарата, они вызывают особые эмотивные состояния и болевые ощущения, которые являются для клинициста, наряду с объективными данными, основанием при постановке диагноза.

Основываясь на допавловских представлениях, многие физиологи и врачи привыкли рассматривать внутренний орган лишь как эффекторный аппарат с секреторной или двигательной функцией. Это, однако, далеко не полная, а следовательно не истинная оценка. Любой внутренний орган — сердце, сосуд, легкие, желудок, почки и т. д., не говоря уже о мышечно-суставном аппарате, является не только исполнительным, но одновременно и воспринимающим, рецепторным прибором, — и это имеет большое значение для регуляции функций и осуществления единства организма. Развитие и жизнедеятельность организма как целого, совершенствование отдельных его функций требует различных условий внешней и внутренней среды. При этом приобретают большое значение внутренние афферентные системы, как механизмы «обратной афферентации».

Складывающиеся в советской физиологии и науке других стран представления о внутренних анализаторах заставляют заново пересмотреть многие положения теоретической и практической медицины и смежных областей знания. Поэтому они привлекают к себе внимание специалистов различных областей медико-биологической науки — морфологов, физиологов, психологов, фармакологов, патофизиологов и клиницистов.

Особо следует отметить значение проблемы взаимодействия внутренних анализаторов в познании единства организма.

На определенном этапе развития физиологии изучение отдельных функций и органов было необходимо. Как указывал К. А. Тимирязев, «без этого экспериментального изолирования отдельных отправлений физиология животных не сделала бы ни шага вперед и все еще стояла бы беспомощной перед загадкой непонятого целого» (стр. 34).

Но одного знания функций изолированных органов, как бы глубоко оно ни было, еще недостаточно для понимания целостного организма и единства его со средой.

Шеррингтон писал, что взаимодействие рефлексов принадлежит к числу самых основных проблем нервной координации.

Большой шаг вперед был сделан, когда физиологи, учитывая то принципиальное положение, что части даже в сумме далеко не равны целому, перешли вслед за И. П. Павловым и Шеррингтоном от обособленного изучения изолированных органов к изучению функционирования систем органов в целом организме. Организм потому невозможно рассматривать как простую сумму его частей, что суммой нельзя выразить физиологической связи составных частей и их взаимно регулируемой зависимости. Следует согласиться с А. Ф. Самойловым, когда он говорит, что мы не поймем жизни фрагмента, не понявши всего целого, и не поймем целого, не узнав тайны фрагмента.

Упрочившийся в науке взгляд на организм как материальное целое не только не исключает, но, наоборот, предполагает детальное изучение взаимодействия его частей. Проблему физиологического взаимодействия прекрасно понимал и глубоко разрабатывал И. П. Павлов; он отчетливо выразил это следующими словами: «Мы узнаём таким образом новые и более тонкие связи органов, скрытые их силы. Если разрушение не остановилось на одном органе, а цепляясь, распространяется дальше, мы опять еще раз на новый лад изучаем функциональную связь органов и, наконец, определяем тот момент и механизм, когда истощается объединяющая сила организма как целого... Разве это с начала и до конца не физиология, углубление в связи и значение частей организма?»¹

Этого же настойчиво требует и клиника. Между тем, фактический материал в физиологии разработан еще совершенно недо-

¹ И. П. Павлов. Полное собрание трудов, 2, 1946, стр. 348,

статочно как в отношении рефлекторного взаимодействия различных внутренних органов между собою, так и в отношении взаимодействия всего комплекса внутренних органов с двигательным аппаратом.

Хотя научная разработка физиологии и патологии взаимодействия внутренних афферентных систем находится еще у своих истоков, «предыстория» вопроса велика. Еще древние философы и первые исследователи — врачи и естествоиспытатели, наблюдавшие отправления животного организма, отмечали значение взаимосвязи органов. Они представляли себе, что для правильной жизнедеятельности организма должна существовать связь между его частями. Гиппократ учил: «Болезни начинаются во воем теле... Отдельные части тела сейчас же вызывают болезнь одна в другой, как только где-либо приводятся в движение: живот — в голове, голова — в мышцах и животе, и все. Остальное также соответственно тому, что делает живот для головы и голова—для мышц и живота... Части служат причиной болезни одна другой. И действительно, наилучшим способом будет лечить больные места через те части, которые причиняют поражение, ибо таким путем лучше всего можно дойти до начала поражения».¹

Лукреций в своей поэме «О природе вещей» писал:

«...И внутри повсюду по мясу проходит
Чувство, пока, наконец, до мозга костей не достигнет —
Будь удовольствие то иль противное жгучее чувство».²

В XVIII веке мы находим об этом совершенно отчетливые представления у М. В. Ломоносова, Дени Дидро и др. М. В. Ломоносов указывал, что живые организмы «так составлены и связаны между собою, что все взаимно соединенные части имеют одно причинное происхождение как единого целого». Дидро (Diderot) в своих «Элементах физиологии» отмечал, что каждый орган оказывает свое влияние на другие органы. Этим объясняется разнообразие симптомов, кажущихся свойственными одному органу и чуждыми другим органам, которые, однако, испытывают их действие.

Русский профессор физиологии второй половины XVIII века Матвей Пекэн³ (о котором, кстати сказать, не упоминается ни в одном из существующих трудов по истории физиологии) отводил большую роль взаимодействию органов. Он писал «о сострадании, коему дальние части тела человеческого подвержены от припадков прочих отдаленных членов». «Сего нельзя, — писал он дальше, — инако уразуметь, как из взаимного союза и сообщения

¹ Гиппократ. Сочинения, 3, 1941, стр. 128.

² Лукреций. О природе вещей, 1936, кн. 3, стих 250.

³ Давно забытая книга М. П е к э н а «Физиология, или наука о естестве человеческом» (1787) была обнаружена нами в 1948 г. и после нашей публикации теперь цитируется многими авторами.

сосудов, равного состава оных частей, связи перепонок., соединения чувствительных жил (нервов. — М. М.) и происхождения оных из общего чувствилища» (мозга. — М. М.) (стр. 150). Русский врач Х. Иноевс (1853) писал, что «мозг есть истинный центр всех органов, ...он принимает все наружные и внутренние впечатления» (стр. 4).

Однако от утверждения в общей форме мысли о соотношении частей в организме до установления фактического механизма их зависимости друг от друга должны были пройти века. Лишь постепенно гипотетические, сплошь и рядом ошибочные предположения об этих связях заменялись конкретным знанием физиологических закономерностей. Этот процесс можно наблюдать еще и в настоящее время.

Среди старых авторов большую роль в этой проблеме сыграл Биша (Bichat). Но наряду с некоторыми положительными моментами многие черты в воззрениях этого крупного французского исследователя конца XVIII века оказались отрицательными. Сюда относится прежде всего метафизическое противопоставление друг другу анимальной и вегетативной нервных систем как самостоятельных. Предложенное Биша деление всех функций организма и соответствующих им нервных элементов на анимальные и вегетативные сохранило в некоторой степени свое значение, представление же, что эти две системы автономны, независимы друг от друга, ныне отвергнуто. Достижения павловской школы создали фактическую возможность уничтожить древнюю идеалистическую аксиому о пропасти между вегетативными и анимальными процессами, в частности опровергнуть воззрение Биша и его последователей о самостоятельности и раздельности функционирования двух сфер организма — телесной и психической. С точки зрения современной физиологии деятельность внутренних органов хотя обычно и не подчинена прямым волевым усилиям, несомненно регулируется нервными центрами различных уровней.

Впрочем, наблюдения С. П. Боткина, И. Р. Тарханова и др. показали, что имеются субъекты, которые могут непосредственно управлять деятельностью своего сердца. В этой связи интересно следующее замечание И. П. Павлова: «В нашей коре представлена вся соматика. Если у кого есть охота посвятить этому свою жизнь, то, вероятно, всякий, тренируясь, сможет сделать массу произвольного произвольным».¹

Следует заметить, что уже в середине прошлого века критически подошел к взглядам Биша русский медик М. Зеленский (1856), который возражал против разграничения вегетативных и анимальных функций. М. Зеленский хорошо понимал значение взаимодействия и утверждал наличие «сильной и взаимной связи между мозгоспинной и узловатой системами». «Ежедневный опыт убеждает нас, что очень часто изменения в области нервов

¹ Павловские среды, 1, 1949, стр. 199.

мозгоспинных вызывают изменения в отправлениях узловой системы при совершенно нормальном состоянии последней; также точно и наоборот» (стр. 7—14).

М. Зеленский свидетельствует также, что русский физиолог Загорский (по-видимому, речь идет об А. П. Загорском) признавал рецепцию внутренних органов и утверждал, что мы не чувствуем деятельности органов, находящихся под влиянием симпатического нерва, оттого, что мы привыкли к этим ощущениям и не замечаем их однообразного действия, а не от того, что эти части нечувствительны.

Критика со стороны М. Зеленого и Других ученых-материалистов не достигла в то время цели — воззрения Биша продолжали крепко держаться в науке в течение всего прошлого века и перешли даже в наше столетие. Однако все более доминирующей становилась мысль, что внутренние органы в своей деятельности не являются автономными и что они способны реагировать на внешние воздействия. Существенно важно, что в свою очередь и раздражение внутренних рецепторов — не только проприоцепторов, но и интероцепторов — в состоянии оказывать закономерные влияния на процессы, происходящие в анимальной сфере. Л. А. Орбели (1935) неоднократно подчеркивал, что «... в сущности между анимальной и, как мы ее привыкли понимать, вегетативной нервной системой уже нет такого расщепления» (стр. 336).

С развитием в филогенезе внутренней рецепции изменяется функциональное соотношение между вегетативными и анимальными процессами. А. А. Ухтомский считал, что по мере возрастания размеров тела (и в филогенезе и в онтогенезе) ритм вегетативных процессов замедляется. Совершенно обратное наблюдается в нервном процессе: скорость его возрастает. «Мы видим, — пишет А. А. Ухтомский (1945), — что рабочий ритм растительных процессов и ритмы нервных реакций, т. е. ритмы возбуждения будут тем больше сталкиваться (в смысле дивергенции, расхождения их во времени), чем организм зрелее или чем животное крупнее. Значит, с увеличением размеров и с возрастом животного нервный аппарат его будет все чаще играть роль системы, навязывающей свой ритм, ускоряющей наличную темповку жизнедеятельности органов в порядке их стимулирования» (стр. 44).

Но для того, чтобы регулировать и стимулировать ритм того или иного органа, центральная нервная система должна получать соответствующие афферентные импульсы-сигналы, характеризующие состояние этого органа, его ритм, о действующих на него гуморальных факторах, местных процессах и воздействиях. Так возникают специальные аппараты внутреннего анализа, в том числе так называемые интероцепторы и проприоцепторы (Ч. Шеррингтон — Sherrington, 1906). Сравнительно-физиологические исследования И. М. Догеля, Баркрофта (Barcroft),

Х. С. Коштоянца указывают, что у ряда низших животных интероцепция может являться ведущей формой рецепции в определении характера и силы общей локомоции животного. Однако наряду с возрастанием в филогенезе роли внешней рецепции и одновременным усложнением строения нервной системы, в особенности с развитием коры больших полушарий можно, как будто, констатировать тенденцию к ограничению биологического значения интероцептивных импульсов. Висцеральный анализатор поздно кортикализуется (А. М. Гринштейн, 1946), и тогда висцеральные афферентные импульсы, будучи сильно выраженными на низших ступенях эволюции в виде висцеро-моторных рефлексов, ограничиваются преимущественно пределами взаимодействия внутренних органов (висцеро-висцеральные рефлексy) при уменьшении рефлекторного влияния этих импульсов на локомоторную сферу. Такое мнение возникло у нас из наблюдений двигательных реакций конечностей и туловища на висцеральные раздражения у ряда исследованных нами животных, стоящих на различных ступенях эволюционного развития (лягушка, белая крыса, кролик, кошка, собака), в сравнении с наблюдениями на людях. Интересно, что к такому же мнению пришел на основании экспериментов на спинальных животных М. Г. Дурмишьян (1955). Нами (1941) было высказано предположение, что с усложнением животного организма прямое рефлекторное («пусковое») действие с висцеральных органов на поперечнополосатую мускулатуру уменьшается, приобретая все более характер трофических влияний. Д. А. Бирюков (1948) также присоединился к нашей точке зрения.

В последнее время установлено, что подобная закономерность наблюдается и в онтогенезе. Так, у новорожденных животных двигательные реакции при раздражении внутренних органов вызываются более легко, чем у взрослых. Н. А. Моисеева (1953) обнаружила, что афферентные импульсы с желудка оказываются более сильными у щенков раннего возраста, чем у более взрослых животных. Уменьшение этого рода реактивности с возрастом подтвердил И. М. Вул с сотрудниками (1955).

Наоборот, локомоторная сфера в процессе развития все больше подчиняет, приспособляет к своим потребностям деятельность внутренних органов. Е. М. Кобакова (1953) показала, что влияние электрического раздражения лобных долей у кроликов и щенят на моторику тонких кишок с возрастом усиливается. Так же усиливается влияние с внешних анализаторов. В. А. Трошихин с сотрудниками (1955), изучавшие становление условной и безусловной рефлекторной деятельности в онтогенезе животных, установили, что с возрастом влияние оборонительных рефлексов на перистальтику кишечника проявляется все более отчетливо тормозящим образом. А. А. Волохов (1956) по вопросу о взаимоотношении соматических и вегетативных реакций в онтогенезе приходит к выводу, что в процессе развития условных рефлектор-

пых актов раньше возникают вегетативные компоненты и позже — соматические. Угасание этих компонентов идет в обратном порядке.

И. А. Аршавский (1948) указал на значение мышечной активности в антенатальном периоде как фактора, определяющего скорость кровообращения у плода. Кровяное давление у плода во время обобщенной двигательной реакции может подниматься на 10—20 мм Hg. Но, по мнению этого автора, мышечная активность осуществляет лишь функцию мышечного насоса, т. е. чисто механически способствует усилению циркуляции крови у плода. В последующем, после рождения, по данным Э. И. Аршавской (1955), в те переломные периоды, которые характеризуются возникновением новых форм мышечного тонуса ребенка (2 месяца, 4—5 месяцев, 9—10 месяцев), артериальное давление повышается наиболее интенсивно. А. Ф. Зеленский (1951) отмечает связь между сосудистым и мышечным тонусом у новорожденных детей: у крепких, доношенных детей сила сосательных движений больше, а кровяное давление выше, чем у недоношенных и слабых детей. При резкой общей мышечной гипотонии (болезнь Дауна) отмечаются низкие показатели кровяного давления, брадикардия, малый вольтаж зубцов электрокардиограммы.

С. И. Еникеева (1951) показала, что устойчивость изолированного сердца к действию различных раздражителей тем ниже, чем моложе организм. В. Д. Розановой в лаборатории И. А. Аршавского доказано, что устойчивость нервных центров в раннем возрасте ниже, чем у взрослого организма. Р. А. Фельбербаум (1953) отмечено, что у недоношенных детей висцеральные раздражения доминируют над внешними, но кинестетическое раздражение (пассивное сгибание руки ребенка) преобладает над висцеральным.

В самое последнее время Н. Н. Тимофеев (1956), занимаясь изучением сравнительной физиологии рецепторов пищеварительного канала, пришел к выводу, что в ряду позвоночных животных, от холоднокровных до птиц и млекопитающих, наблюдается нарастание возбудимости рецепторов желудка, выражающееся в расширении взаимосвязи с другими органами, снижении порога раздражения и в большем дифференцировании качества раздражителей. Однако в процессе постепенного совершенствования внешних анализаторов висцеральная афферентная система, несмотря на ее развитие, все больше попадает под тормозящее влияние высшего отдела центральной нервной системы. Ряд интересных мыслей по вопросу об эволюционных основах развития коры больших полушарий и других отделов головного мозга высказал П. А. Рожанский (1956).

Таким образом, в общей системе жизнедеятельности и регуляции функций растущего организма, как и в филогенезе, внешне факторы становятся все более главенствующими, как бы

маскирующими влияние висцеральных афферентных импульсов. Вместе с кортикализацией функций внутреннее все больше подчиняется внешнему. По И. П. Павлову, основным проявлением высшей нервной деятельности животных является движение, локомоция.

Соответствующие явления А. А. Ухтомский (1911) наблюдал уже в самом начале изучения доминантного механизма, когда в острых опытах выяснилось, что корковая стимуляция внутренних органов достигается легче, чем торможение локомоции с висцеральных афферентных систем. «Явления корроборации возбуждений кишечного аппарата со стороны кортикального фокуса задних конечностей оказываются, ло-видимому, более постоянными, чем явления торможения соответствующих кортикальных иннерваций задних конечностей вследствие усиления внутрикишечного давления» (стр. 212). Впоследствии А. А. Ухтомский неоднократно отмечал то особенно важное для висцеральной рецепции положение, что в доминантных механизмах имеют значение не столько сильные и кратковременные раздражения, сколько относительно слабые, но длительно действующие.

Таким образом, несколько выясняется становление нервного механизма взаимодействия висцеральных органов с поперечнополосатой мускулатурой как в онто-, так и в филогенезе. Совсем не разработанным остался этот вопрос в отношении патологии. Можно привести лишь мнение П. П. Гончарова (1945), что большая частота случаев вздутия кишок, наблюдающаяся в естественных условиях, не может не приводить в процессе филогенетического развития к выработке рецепторных приборов, реагирующих при действии этого далеко не безразличного для организма висцерального раздражителя. Было доказано, что слабые длительные адекватные раздражения рецепторов желудка и кишечника оказывают различное безусловнорефлекторное влияние на величину условных секреторных рефлексов, т. е. различным образом действуют на возбудимость больших полушарий головного мозга (С. И. Гальперин, 1934, 1936).

Из исследований советских и зарубежных физиологов следует, что висцеральное рецепторное поле оказывает через центральную нервную систему разнообразное влияние не только на органы висцеральной сферы, но и на скелетную мускулатуру. Подытоживая вопрос, мы писали в 1941 г. (из лаборатории С. И. Гальперина), что при всяком изменении в состоянии различных внутренних органов (сердца, кровеносных сосудов, легких, ротовой полости, желудка, печени, селезенки, желчного пузыря, мочевого пузыря) приходят в действие сложные рефлекторные процессы как в анимальной, так и в вегетативной системах организма. Мы обосновали тогда этот вывод главным образом систематическим применением в исследовании висцеральной рецепции метода хронаксиметрии скелетных мышц как своеобразной формы висцеро-моторных рефлексов. Этот метод оказался

одним из чувствительнейших индикаторов висцеральной рецепции и дал возможность установить закономерность висцеромоторных влияний в норме, ранее многими отрицавшуюся. Это было подтверждено позднейшими исследованиями ряда авторов, в частности И. П. Никитиной (1948), Э. Ш. Айрапетьянцем (1949), а также в клинических исследованиях А. С. Пенцика (1955) и др.

Еще более важны широкие влияния афферентных импульсов-сигналов, возникающих в мышечно-суставном аппарате (проприоцепция, кинестезия). Прежде думали, что эти импульсы ограничиваются лишь «нервным кольцом» между скелетной мышцей и мозгом (Бэлл — Bell, 1830), т. е. процессами саморегуляции. Ч. Шеррингтон (1906), внесший многое в понимание низшей нервной регуляции скелетной мускулатуры, также ограничивал значение проприоцепции лишь как механизма координации локомоторной сферы. Эту же точку зрения поддерживал Гофман (Hoffman, 1922) и др.

Однако в последнее десятилетие отчетливо выяснилось, что в действительности кинестетические импульсы обладают не только координирующим влиянием на аппарат локомоции, но оказывают весьма существенное регулирующее воздействие на деятельность различных внутренних органов. С другой стороны, несомненно наличие некоторого (хотя и более слабого) влияния висцеральных импульсов на локомоторную сферу. Речь идет, следовательно, о широком взаимодействии между всеми без исключения важнейшими системами организма.

Эта точка зрения основывается на современном представлении о структуре и функциях нервной системы в целом, включая сюда и периферические ганглии. Таким образом, окончательно ликвидируются прежние ошибочные воззрения о существовании разрыва между анимальной и вегетативной («автономной») частями нервной системы. Необходимость ликвидации этого неправильного представления указывалась еще И. М. Сеченовым (1866): «Было время, когда все нервные акты в теле животного делили на три главные группы, — движение, чувство и иннервацию так называемых питательных актов; но это деление совершенно негодно» (стр. 3). Современный взгляд на этот вопрос может быть выражен словами А. Д. Сперанского (1929): «Центральная нервная система сама по себе есть орган. Но «е нужно забывать, что, кроме того, в нем заложены и печень, и сердце, и желудок, и зубы, и вообще все ткани и даже клетки периферии» (стр. 51). Л. А. Орбели (1935), отмечая множество афферентных путей от различных внутренних органов, разъяснил вопрос о специфической раздражимости висцеральных органов и промежуточной соединительной ткани и об условиях возникновения соответствующих субъективных состояний (самочувствия). «...Это есть показания, исходящие из интероцептивной системы — чувствительной системы наших внутренних органов и внутренних

частей нашего тела», — писал Л. А. Орбели (стр. 77). Соответствующие данные имеются также у К- М. Быкова (1947).

Все большее значение получает проблема внутренней рецепции и в практической медицине. Интересную концепцию Р. А. Лурья (1944) о «внутренней картине болезней» следует дополнить в порядке раскрытия лежащего в ее основе физиологического механизма новейшими данными по физиологии и патологии внутренней рецепции. (Плодотворный принцип взаимоотношения афферентных систем в «орме и патологии (И. М. Сеченов, 1663; Л. А. Орбели, 1934) должен быть также полностью применен для расшифровки физиологических механизмов «внутренней картины болезней».

Несомненно, что всестороннее изучение проблемы внутренних анализаторов в их взаимодействии имеет не только теоретический, но и большой практический интерес. Многие заболевания внутренних органов и мышечно-суставного аппарата вызывают целый спектр отраженных явлений в вегетативной и анимальной сферах организма: большое число разнообразных рефлекторных явлений различной интенсивности — от ярко выраженных до еле намеченных. Некоторые из них могут быть обнаружены лишь специальными методами: изменение ахроматического зрения, хронаксия мышц, сдвиги возбудимости некоторых областей кожи и т. д. В спектре рефлекторных явлений находят свое выражение и зрачковая реакция, и функциональные сдвиги в различных внутренних органах в связи с изменением возбудимости висцеральных и кинестетических рецепторов. Значительное место в спектре висцеральных афферентных явлений занимают явления со стороны скелетной мускулатуры в виде изменений тонуса и возбудимости, а также в виде напряжения брюшной стенки, вынужденных поз и других форм патологии. И наоборот — широкие изменения в деятельности внутренних органов могут наблюдаться под влиянием кинестетических раздражений как в норме, так и в патологии. Они получили у нас название моторно-висцеральных рефлексов. Изучению этих сложных и многогранных проявлений обеих главнейших систем внутренних анализаторов и посвящена данная книга.

Современная медицина развивается на основе павловской теории как в отношении диагностики и понимания механизмов патологических процессов, так и в отношении новых путей профилактики и лечения. Проблема взаимодействия внутренних анализаторов оказалась плодотворной в физиологии. Можно не сомневаться, что внимательное рассмотрение многих патологических явлений (в том числе давно известных клинике) с этой точки зрения позволит полнее понять патогенез ряда болезней и даст обоснование рациональной терапии. Как указывал И. П. Павлов, одно дело — факт действия и совершенно другое — механизм этого действия.

Павловская школа, после детального изучения роли рецепторов внутренних органов в рефлекторной саморегуляции их деятельности, экспериментально доказала, что условные рефлексы могут быть выработаны с любого рецептора и на любой орган. Богатый экспериментальный материал, обосновывающий эту важную закономерность, был получен также в школе В. М. Бехтерева. Но, естественно, что И. П. Павлов сосредоточил в первую очередь свое внимание на изучении образования условных рефлексов с участием внешних анализаторов, как органов непосредственного общения организма с окружающей средой.

Хотя таким образом была твердо установлена и изучена роль внутренних анализаторов в осуществлении безусловных и условных рефлексов, однако дальнейшее исследование физиологии этих анализаторов, особенно в послепавловский период, оказалось односторонним. Оно шло исключительно по линии повторения и детализирования сведений о висцеральной рецепции (интероцепции) без вскрытия ее физиологических механизмов, а проприоцепция, как важнейший регулятор взаимоотношения организма с внешним миром посредством органов движения, вообще оставалась в тени. В исследованиях лаборатории К. М. Быкова проблема координации деятельности внутренних органов с экстероцептивной и проприоцептивной афферентными системами по существу не решалась.

Этот пробел отрицательно сказался не только на физиологии, но и на медицинской практике. Подавляющее большинство авторов считает, например, что влияние мышечной работы на деятельность внутренних органов, в частности на сердечно-сосудистую систему, имеет «психогенный» характер. В данном случае этим термином прикрывается неумение найти научно-детерминированное и физиологически обоснованное объяснение. Поэтому лечебная физкультура не имеет достаточно разработанной теории, а в клинике еще до сих пор отводится мало места методам функциональной диагностики сердечно-сосудистой системы в виде физической нагрузки. Следовательно, недостаточно учитывается функциональное состояние сердца и сосудов в зависимости от регуляции их нервной системой в соответствии с поведением организма во внешней среде. По нашему мнению, неправомерно изучать функциональное состояние внутренних органов только в условиях так называемого покоя. Еще С. П. Боткин указывал на расстройство нервных механизмов сердца и центральной нервной системы как первопричину страданий сердца. По правильному замечанию С. П. Летунова (1955), функциональная способность внутренних органов определяется не только их состоянием, но главным образом нервной системой.

С другой стороны, для невропатологии и психиатрии важно учесть, что при одной и той же локализации и характере поражения (например опухоли мозга) клинические проявления мо-

гут быть различными в зависимости от йроприоцепции и интероцепции. Импульсы с этих групп рецепторов в условиях патологии будут проявляться соответствующими кинестетическими и вегетативными расстройствами.

Поскольку речь идет о неболевых раздражениях, экстероцепция обычно доминирует над проприоцепцией, а последняя над интероцепцией. Нами получены факты о тормозящем влиянии мышечной нагрузки на желудочно-сердечный рефлекс, а также об ослабляющем влиянии проприоцептивных раздражений на сеченовское торможение (В. А. Александровский). Мышечной деятельностью определяется и работа лимфатических сердец лягушки (Е. Г. Урицкая). Аналогичные факты получены и в других лабораториях (Ш. Л. Джалагония, 1956). Все дело в характере возникающей доминанты, но мы рассматриваем интероцептивную регуляцию внутренних органов в нормальных, а не патологических условиях, как находящуюся под определяющим, ведущим влиянием экстероцепции и тесно связанной с ней проприоцепции. Таким образом, субординация обнаруживается и между афферентными системами.

Следует подчеркнуть, что необходимо изучать не просто «побочные влияния» или равнозначное «взаимодействие органов». «Только „взаимодействие“ — пустота», писал В. И. Ленин.¹

Поэтому мы поставили своей целью изучать закономерности функционального взаимодействия на основе ведущей роли нервной системы, т. е. рефлекторное взаимодействие, причем отдельные системы и части организма неравноценны в этом отношении: вегетативные функции подчиняются локомоторным при ведущей роли высшей нервной деятельности. Последняя же осуществляет тончайшее взаимодействие организма с внешним миром.

Так связываются в единое динамическое целое все функции организма на основе различных афферентных систем. Конкретное же изучение этих механизмов взаимодействия необходимо для всех разделов теории и практики медицины и психологии.

¹ В. И. Ленин. Философские тетради, 1947, стр. 138.

ГЛАВА ПЕРВАЯ

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ВНУТРЕННИХ АНАЛИЗАТОРАХ

До середины XIX столетия было почти общепризнанным мнение о нечувствительности как внутренних органов (грудной, брюшной и тазовой полостей), так и органов движения. Это мнение было господствующим, несмотря на тот широко известный факт, что при заболеваниях внутренних органов часто наблюдаются неприятные ощущения и резкая боль.

Хотя экспериментальное изучение чувствительности внутренних органов было начато еще в XVII столетии, выводы различных авторов на протяжении длительного времени оставались противоречивыми, а проблема — спорной. Большинство авторов считало, что внутренние органы и мышцы не обладают чувствительностью, и лишь немногие утверждали ее наличие.

Одним из первых исследователей, который пытался экспериментально выяснить этот вопрос, был знаменитый В. Гарвей (W. Harvey, 1628). Изучая человека с эктопией сердца, он пришел к выводу, что сердце не обладает никакой чувствительностью к внешним раздражениям. Несколько позднее к аналогичному выводу относительно других внутренних органов пришел на основании своих экспериментов на животных Галлер (Galler, 1765). Он считал совершенно лишенными чувствительности париетальную и висцеральную брюшину и слизистую оболочку тонких кишок. Однако в противоположность этому профессор Кронштадтского врачебного училища Матвей Пекэн (1787) со всей определенностью утверждал, что внутренние органы, а также мускулатура тела обладают чувствительностью. Он писал: «Тонкими чувствованиями одарены кожа, желудок, кишки, внутренняя поверхность легкого, мочевого пузыря, матка, мочеиспускательный ствол, чувственные жилы (нервы. — М. М.) и все мышцы» (стр. 92).

Вместе с тем М. Пекэн отвергал чувствительность некоторых органов тела. Говоря о различной степени чувствительности, он

Отнес к «бесчувственным» частям кости, хрящи, околосоердечную сумку, твердую мозговую оболочку, серое вещество мозга, брюшину и сальник. «Тупое чувство» имеют, по его данным, костный мозг, железы, сосуды. «Легкое имеет множество чувственных жил, рождающихся от VIII пары, возвратных, сердечных и грудобрюшной преграде принадлежащих нервов» (стр. 47). «Сердце снабжено многими чувственными жилами, -происходящими от сплетений междуреберной и скитающейся пары, и есть паче всех прочих внутренностей наичувствительнейшая» (стр. 12). «...Желудок весьма чувствителен, а паче у самого входа пище-приемной кишки» (стр. 192). Поджелудочную железу М. Пекэн именует «языкообразной железой» и пишет о ней: «чувствительность сей внутренности невелика» (стр. 205). «Матка по изобилию ее чувственных жил находится в теснейшем союзе и страдании со всем составом чувственных жил, с желудком и с грудями» (стр. 312). Как видим, прозорливость этого автора в проблеме внутренней рецепции была очень велика!

Так как в дальнейшем история учения о висцеральной и скелетно-мышечной рецепции шла различными путями, то мы изложим их отдельно.

Висцеральная рецепция

Биша (1800), раздражая у собак органы брюшной полости уколами, прижиганиями и разрезами, не наблюдал никаких признаков боли. Однако он указывает, что если в пищеварительный канал ввести какой-либо посторонний предмет, то он вызовет ощущение, подобное осязанию кожи. Любопытно, что Биша обратил особое внимание на чувствительность кровеносных сосудов, которую он доказывал экспериментами с впрыскиванием в артерию разных жидкостей, вызывавших явные признаки болевых ощущений. В конечном счете вывод Биша оказался двойственным: он был убежден в отсутствии внутренней чувствительности и в то же время указывал на ряд исключений.

Вебер (Weber, 1846) также отрицал чувствительность внутренних органов. В результате исследований на людях он пришел к мнению, что кишечник нечувствителен к холоду, давлению и прикосновению. Кл. Бернар (Cl. Bernard, 1871) подтвердил отсутствие чувствительности внутренних органов в нормальном состоянии, но обратил внимание на нарушения, при которых эти органы приобретают чувствительность, равную или даже >льшую, чем чувствительность внешних частей тела.

Исключительный интерес представляют высказывания И. М. Сеченова (1866), решавшего этот вопрос положительно и доказавшего наличие афферентных нервов внутренних органов. Так, по поводу рецепции пищеварительного канала он писал: «Существование чувствующих нервов в стенках кишок доказываетея уже теми болями, которыми сопровождается раздутье

кишечного канала газами или воспаление его. Но кроме этого, в существовании их можно убедиться на животных и прямыми опытами: щипание кишок пинцетом, равно как механическое или электрическое раздражение нервов, оплетающих брыжеечные артерии явственно причиняет животному боль» (стр. 396). Далее И. М. Сеченов указывает, что раздражение чревных нервов «водит..... производит рефлекторное сокращение грудных и брюш-

И. М. Сеченову же принадлежит первая классификация рефлексов внутренних органов, показывающая градации этих рефлексов в смысле осложнения их психическими процессами: осознанием и подчиненностью волевому усилию. «Одни (например действие желудочного жома или отделение желудочного сока) лежат вне сферы обоих влияний; другие, не подчиняясь воле, требуют, по-видимому, сознательных ощущений (чувство тошноты и рвоты)». По поводу актов опорожнения мочевого пузыря и прямой кишки он указывает: «Чувствование, которым начинаются акты, здесь уже всегда сознательное, и сигнальное значите его выступает с особенной ясностью».

В особую категорию И. М. Сеченов выделил так называемые системные чувства, охватывающие все виды внутренних анализаторов. «Общим фоном для относящихся сюда многообразных проявлений служит то смутное валовое чувство (вероятно, из всех органов тела, снабженных чувствующими нервами), которое мы зовем у здорового человека чувством общего благосостояния, а у слабого или болезненного—чувством общего недомогания. В общем, фон этот, хотя и имеет характер спокойного, ровного, смутного чувства, влияет однако очень резко не только на рабочую деятельность, но даже и на психику человека... Фон этот не всегда однако остается спокойным: время от времени в нем происходят нормальные возмущения, и когда это случается, из общей чувственной картины выделяется та или другая специальная форма системного чувства, которая и становится тогда господствующей. Таких нормальных или физиологических форм мы знаем несколько: голод; жажда, половое чувство, позыв на деятельность, усталость и сонливость; у патологов же этих форм, как видоизменений чувства недомогания и (юли, множество» (1923, стр. 66—68).

Эта выдержка показывает, насколько глубоко представлял себе И. М. Сеченов уже тогда роль внутренних анализаторов во всей жизнедеятельности человека.

Подобно И. М. Сеченову, Н. И. Пирогов имел не только теоретические, но и фактические основания утверждать, что «ни один орган не может не приносить от себя ощущений в общий организм, составленный из этих органов. Ни один орган, как часть целого, не может не напоминать беспрестанно о своем присутствии этому целому» (1910, стр. 9).

Много внимания уделял висцеральным афферентным импульсам другой великий врач прошлого века — С. П. Боткин, клини-

ческие наблюдения которого изобилуют примерами самых разнообразных отраженных реакций (рефлексов) с внутренних органов. Экспериментальную патофизиологическую разработку этого вопроса вел сотрудник С. П. Боткина, впоследствии известный клиницист — Н. П. Симановский, показавший рефлекторную зависимость состояния сердечной мышцы от поражений органов пищеварения.

И. П. Павлов, изучая в первую очередь влияния ведущей — внешней — среды на организм, вместе с тем никогда не упускал из виду значение внутренних анализаторов, в частности висцерального.

Уже в первых работах по физиологии кровообращения И. П. Павлов указывал на существование афферентных нервов внутренних органов и сосудов. Много работали в этом направлении его ученики В. Г. Ушаков (1894), Б. П. Бабкин (1904) и др.

В «Лекциях о работе главных Пищеварительных желез», впервые изданных в 1897 г., И. П. Павлов привел конкретные данные о рецепции пищеварительного тракта, в частности указывая, что желудок и в норме является источником известных ощущений, что внутренняя оболочка его обладает некоторой степенью осязательной чувствительности. О «рефлексе с желудка», в частности на локомоторную сферу, И. П. Павлов писал в статье «О пищевом центре», относящейся к 1911 г. Он основывался при этом на опытах В. Н. Болдырева (1907), показавшего, что в условиях мнимого кормления животного этот рефлекс отсутствует. Позже, в 1922 г., Павлов писал: «Основной фонд нормальной нервной деятельности составляет масса рефлексов, т. е. постоянных прирожденных связей внутренних (разрядка моя. — М. М.) и внешних раздражений с определенными деятельностями рабочих органов».¹ Общеизвестно, что роль внутренних рецепций Павлов отмечал постоянно, начиная с работ по кровообращению и пищеварению, и затем не оставлял этого вопроса даже в разгар работ по физиологии высшей нервной деятельности.

В школе И. П. Павлова издавна широко исследовалась условнорефлекторная регуляция различных вегетативных функций (П. М. Никифоровский, 1910; А. В. Тонких, 1912; Н. А. Подкопаев, 1914; И. С. Цитович, 1917; В. А. Крылов, 1924; и др.). И. В. Завадский, работавший в Ростове н/Д, в 1922 г. установил, что индивидуальные особенности кривых лейкоцитоза у человека являются несомненно своеобразной условной реакцией. Далее / Л. Г. Лейбсон в лаборатории Л. А. Орбели выработал впервые / в 1924 г. условный рефлекс на деятельность почек у животных, а Н. И. Красногорский (1925) — у детей. Е. И. Синельников (1926) впервые выработал условный рефлекс на обмен веществ и терморегуляцию (А. Н. Великанов и Е. И. Синельников, 1926).

¹ И. П. Павлов. Собрание сочинений, изд. 2, 1, 1951, стр. 301,

В последующем это направление работ И. П. Павлова широко развернул и детализировал К. М. Быков с сотрудниками, суммировав полученные данные в книге «Кора и внутренние органы» (1944). Не следует забывать при этом положительную роль Шеррингтона (1906) в развитии учения о чувствительности внутренних органов, которую он и наименовал интероцепцией.

Этим термином и пользуются К. М. Быков и его сотрудники, хотя сам И. П. Павлов его никогда не применял.

В процессе изучения разнообразных рефлекторных деятельностей возникающих при раздражении висцеральных афферентных систем, сперва в патологии, а затем и в физиологии произошло логическое разделение этих рефлексов на три основных группы — висцеро-висцеральную, висцеро-моторную и висцеро-сенсорную. Следует сказать, что как общая схема эта классификация полностью исчерпывает все как безусловные, так и условные рефлексы, вызываемые с интероцепторов в организме: на внутренние органы, на локомоторный аппарат и на сенсорную сферу (на возбудимость кожи, на зрачок и т. д.). Термины эти возникли в самом конце прошлого и в начале нынешнего столетий (Гэд — Head, Мэкензи — Mackenzie, Бергман — Bergmann). И настоящее время они применяются довольно широко. Удобство этой терминологии заключается в том, что в ней указываются и рецепторная зона, и эффектор. Весь приводимый нами материал будет систематизирован по этой классификации.

В дальнейшем попытку разработки более детальной классификации висцеральных рецепторов сделали мы (М. Р. Могендович, 1941), в частности выделив из них проприоцепторы висцеральной мускулатуры (их не следует смешивать с шеррингтоновскими проприоцепторами локомоторного аппарата). Вскоре эта наша точка зрения, основанная на физиологических экспериментах, выполненных в лаборатории С. И. Гальперина, получила подкрепление со стороны такого видного морфолога, как Б. И. Лаврентьев (1943). Последний, говоря о рецепторах висцеральных органов, отметил наличие среди них специальных мышечных рецепторов, что получило дальнейшее развитие в исследованиях Т. А. Григорьевой (1954). Но Т. А. Григорьева предлагает называть интероцепторами лишь такие афферентные приборы, раздражители для которых возникают в процессе промежуточного обмена веществ, а экстероцепторами — те, которые воспринимают стимулы из внешней среды даже тогда, когда эти последние действуют на внутренние органы (например растяжение желудка пищей, растяжение легочных альвеол воздухом и т. д.). Как видим, в этом предложении имеются только шеррингтоновские термины, но полностью нарушен принцип шеррингтоновской классификации.

Несомненно, что в сфере низшей нервной деятельности интероцепторы имеют особо интимное отношение к продуктам обмена веществ, чем обуславливается специфическая роль этих рецепторов

в регуляции процессов пищеварения, кровообращения, дыхания, секреции и экскреции не только в физиологии, но и в патологии. Несомненно, что продукты ненормального обмена веществ, действуя на интероцепторы, могут порождать дополнительные нарушения в нервной регуляции важнейших физиологических функций. Однако мы не видим достаточных оснований для подобной переделки шеррингтоновской классификации, в которую включены еще и проприоцепторы скелетной мускулатуры, о которых Т. А. Григорьева ничего не говорит. Как мы указывали еще в 1941 г., гораздо важнее этих общих схем дальнейшая детализация и дифференциация функций интероцепторов. Более дробная классификация этих рецепторов должна быть морфофизиологической. Как раз дополнительные фактические данные Т. А. Григорьевой о сосудистых рецепторах («рецепторах кровяного давления») и являются ценными в этом отношении. Как она пишет, сосудистая система снабжена чувствительными окончаниями, которые воспринимают импульсы от всех факторов, связанных с ее функционированием, начиная от всех степеней давления крови, включая тонкую игру мышечных элементов сосудистой стенки, и кончая многообразными процессами, связанными с обменными реакциями между кровью и снабжаемыми ею тканями.

В последнее время у некоторых авторов возникла совершенно неправомерная тенденция сделать интероцепцию всеобъемлющим понятием, включив в нее и проприоцепцию мышечно-суставного аппарата («Учебник физиологии» под редакцией К. М. Быкова, 1955, некоторые статьи В. Н. Черниговского во 2-м издании БСЭ), о чем мы писали в газете «Медицинский работник», № 28 от 6/IV 1956 г. В этой связи следует вспомнить, что И. П. Павлов требовал, наоборот, не смешивания разнородных понятий, а глубокой детализации и дифференциации физиологических явлений. Он писал, например: «Нет никакого сомнения, что это лишь школьная схематическая фраза, когда говорят, что рефлексов три: самоохранительный, пищевой, половой; их множество, их надо подразделять и подразделять»¹ (разрядка моя — М. М.).

В качестве примера синтетической деятельности висцерального анализатора приведем следующий лабораторный факт.

Если у собаки удалить весь желудок «сшить двенадцатиперстную кишку с концом пищевода при сохранности кардиального сфинктера, то после заживления раны у такой безжелудочной собаки образуется расширение в области двенадцатиперстной кишки. Это расширение является резервуаром, лишь в малой степени по своему объему заменяющим желудок. Такая реконструкция пищеварительного аппарата накладывает отпечаток на пищевое поведение собаки: у нее возникает «чувство меры» в еде, — реакция, несомненно основанная на интероцепции. Жи-

¹ И. П. Павлов. Собрание сочинений, изд. 2, т. 1, 1951, стр. 331.

вотное подходит к миске с пищей, делает 2—3 глотка, отходит в сторону; минут через 10—15 опять подходит к пище, делает несколько глотков, после чего снова выдерживает паузу, и т. д. Таким образом, животное съедает свою пищу не сразу, а принимает ее маленькими порциями, в соответствии с объемом своего дуоденального резервуара.

Интересно отметить значительную роль в этом явлении приспособления к дефекту рецепторной зоны кардиального сфинктера, — если при операции эта область удалена, то «чувства меры» у собаки не развивается: она набрасывается на пищу с обычной жадностью и поглощает ее до тех пор, пока (а это обычно случается довольно скоро) не начнется рвота. При этом рвотные движения имеют иной характер, чем в норме, — у безжелудочной собаки акт рвоты напоминает как бы состояние удушья с напряжением шейной мускулатуры. Причина в том, что пища, не вмещаясь в двенадцатиперстной кишке, останавливается в пищеводе, рефлекторные сокращения которого и выталкивают пищевую массу обратно.

Кстати хотелось бы отметить в этом примере, как многое из того, что приписывается «инстинкту», имеет свою физиологическую основу в механизме висцерального анализатора.

Висцеральные афферентные системы взаимодействуют и с внешними (И. М. Сеченов, 1863; Л. А. Орбели, 1935). Н. К. Гусев (1940) изучал связь деятельности вкусового анализатора человека с висцеральным, в частности с рецепцией пищеварительного канала. Общеизвестно изменение вкусовой рецепции у беременных женщин. Исследования Б. Г. Ананьева (1947) показали, что у беременных женщин особенно повышается висцеральная рецепция.

Подобного рода явления можно обнаружить и в клинике. Установлено, что обоняние изменяется при ранениях периферических нервов (Е. Ф. Юдина, 1944). Зависимость зрительного анализатора от слабых висцеральных раздражений показана К. Х. Кекчевым (1946). Как пример нарушения во взаимодействии анализаторов висцерального и внешних (вкусового и обонятельного) можно привести заболевание геофагией или геоманией, т. е. влечение к поеданию земли и других несъедобных веществ. Оно описано А. Н. Бернштейном (1898), Ф. Ф. Чарнецкий (1904), С. Н. Андрейчиковым (1937) и др. Уже Чарнецкий высказал предположение, что в механизме данного заболевания лежит механическое воздействие песка на слизистую желудка при понижении ее возбудимости вследствие хронического алкоголизма. С. Н. Андрейчиков считает, что такие изолированные расстройства влечения могут возникнуть у лиц с длительными нарушениями со стороны органов пищеварения. Образование подобных привычек, перерастающих в непреодолимое влечение, происходит по типу условных рефлексов на базе инертного возбуждения нервных центров. В связи с этим следует отметить

мнение известного психиатра С. С. Корсакова (1901) о том, что общее чувство изменяется при самых разнообразных болезнях. Иногда органические (внутренние) ощущения ослаблены и, возможно, в этом лежит основание бредовых идей уничтожения внутренностей. С ослаблением органической рецепции связаны расстройства аппетита, полового (влечения, регуляции мочеиспускания и дефекации и т. д.

*
*«

Важную роль в изучении рецепции внутренних органов сыграли исследования 'прошлого века, в которых экспериментально и клинически была показана рефлекторная связь, существующая у внутренних органов между собою — висцеро-висцеральные рефлексы.

Одним из первых наблюдений этого рода является рефлекторная связь между желудком и сердцем, установленная опытами Гольтца (F. Coltz, 1863) на лягушке. Вскоре после этого И. Ф. Ционом и К. Людвигом (K. Ludwig, 1866) был открыт депрессорный нерв, идущий от дуги аорты и влияющий рефлекторно на сердце, а Герингом и Брейером (Hering u. Breuer, 1868) установлено наличие регуляции дыхательных движений с рецепторов легких. Далее Мельтцер (Meltzer, 1883) обнаружил, что акт глотания оказывает рефлекторно тормозящее влияние на дыхание, сердечную деятельность и половые проявления. Разнообразные рефлекторные связи между внутренними органами были раскрыты также в экспериментальных исследованиях Майера и Пржибрама (Mayer и Pribram, 1872), Н. М. Соковнина (1877), Ф. М. Опенховского (1888), в работах С. П. Боткина¹ и его школы (Н. П. Симановский, 1881), в клинических наблюдениях А. А. Остроумова и многих экспериментальных работах павловской школы, выполненных в прошлом столетии. Например, о рефлекторных влияниях с хемморекцепторов кишечника на секрецию желудочного сока И. П. Павлов писал еще в 1897 г. По существу вся разработка школой И. П. Павлова физиологии пищеварительных желез, увенчанная в 1904 г. Нобелевской премией, основана на изучении особенностей рецепции различных отделов пищеварительного канала.

Из экспериментальных работ по изучению патологии висцеро-висцеральных рефлексов первой была работа Н. П. Симановского

1 В частности следует отметить, что С. П. Боткин указывал на рецепцию селезенки: «...на основании клинических наблюдений и физиологических опытов позволительно с положительностью допустить возможность изменения размеров селезенки под влиянием центральных нервных аппаратов с центробежными и центростремительными приводами» (С. П. Боткин. Клинические лекции, 1, СПб., 1899, стр. 298). В последующем вопрос о влиянии мозговой коры и подкорковых узлов на сокращение селезенки изучался школой В. М. Бехтерева (Э. В. Эриксон, 1900).

(1881); который изучал влияние длительного раздражения желчного пузыря и других внутренних органов на деятельность сердца. Но обстоятельности и оригинальности постановки вопроса эта работа не потеряла значения и до сих пор. В частности, Симановский обнаружил, что раздражение желудка вызывает повышение кровяного давления при замедлении сердечных сокращений. Хроническое применение раздражения желудка или желчного пузыря приводит к стойким изменениям функций сосудистой системы и к атрофии сердечной мышцы. Недавно Нелло (Nello, 1954) дал этому новое доказательство: он нашел биохимические изменения в миокарде при растяжении желудка у кроликов. Нелло установил увеличение содержания гликогена и уменьшение количества пиривиноградной кислоты, что, по его мнению, связано с замедлением гликогенолиза. Констатировано также уменьшение содержания цитохрома С, возможно связанное с развивающейся при растяжении желудка гипоксией миокарда. Новые данные о влиянии раздражения желчного пузыря на сердечно-сосудистую систему приведены И. К. Махатадзе (1954).

Кроме того, Н. П. Симановский наблюдал следующее: раздражение желудка собаки слабым электрическим током вызывает учащение работы сердца, и лишь более сильное раздражение — замедление. Впоследствии клиникой В. Ф. Зеленина (М. А. Лясс и А. А. Левин, 1926) установлено, что при раздувании желудка здоровых людей газом (углекислотой) наблюдается на электрокардиограмме учащение пульса — синусовая тахикардия. У больных с органическими поражениями сердца при этом учащались экстрасистолы. В нашей лаборатории В. П. Рюмин (1948) в эксперименте на животных показал, что вибрационное воздействие (частота 100 герц) на желудок вызывает рефлекторные изменения сердечной деятельности, при одних условиях стимулирующие, при других — угнетающие. Таким образом, общеизвестный тормозящий желудочно-сердечный рефлекс Гольтца является лишь второй фазой более сложного нервного механизма влияний с желудка на сердце. Это стимулирующее рефлекторное влияние можно обнаружить при слабом вибрационном воздействии на область желудка у человека. Подобного рода явление под именем извращения рефлекса Гольтца наблюдал на лягушках В. В. Молоков (1950) при изучении особенностей доминанты и вегетативной нервной системе.

Наконец, В. П. Рюмину (1950) удалось обнаружить экспериментально совершенно новый факт рефлекторных влияний с рецепторов сердца на моторику желудка и таким образом установить наличие двустороннего взаимодействия между сердцем и желудком, имеющего определенное значение для клиники внутренних болезней. В настоящее время В. П. Рюмин выяснил все звенья этой рефлекторной дуги.

Близкое к этому наблюдение недавно сделано в лаборатории с.. В. Аничкова (В. Г. Старцев, 1956); установлено, что

существует рефлекс с хеморецепторов каротидных клубочков на верхний отдел пищеварительного тракта — желудок и двенадцатиперстную кишку. Денервация каротидных синусов у собак сопровождается изменениями в секреторной и двигательной деятельности желудка.

К каким серьезным расстройствам деструктивного характера могут привести хронически действующие в патологических условиях (висцеро-висцеральные рефлексy, видно из того, что нарушения в илеоцекальной области отражаются на функциях привратника, вызывая тем самым желудочную ретенцию и даже язву желудка.

Клиницисты и физиологи указывали на такие явления уже давно. Еще С. П. Боткин на основании своих клинических наблюдений утверждал, что в результате висцеральных импульсов отраженного характера возможно возникновение дистрофических изменений в сердечной мышце. То же утверждал он и в отношении рефлекторного сужения пищевода: «Эти спазмодические стриктуры, ... развивающиеся путем рефлекса от раздражения даже отдаленных органов, как например, желчных путей, желудка, матки и т. д., — вместе с тем могут являться результатом и центрального мозгового страдания» (1899, стр. 509). И. П. Павлов видел, что при некоторых способах наложения собакам кишечной фистулы после заживления операционной раны развивались явления stomatitis и дегенерации сердечной мышцы. Поэтому И. П. Павлов, выступая в 1894 г. на V съезде врачей в память Н. И. Пирогова, имел полное основание фактически утверждать, что периферическими окончаниями афферентных нервов пронизаны все органы и все ткани тела. Этими окончаниями являются крайне разнообразные, специфические образования, приспособленные каждое к своему своеобразному внутреннему раздражителю механического, физического или химического характера.

Такова была ясная постановка и решение вопроса о внутренних афферентных системах, впоследствии принятая Шеррингтоном (1906), давшим, в свою очередь, широко известную классификацию рецепторов на экстеро-, проприо- и интероцепторы. Тем не менее и в XX столетии все еще продолжался спор о том обладают ли чувствительностью внутренние органы и мышцы. Так, хирурги Леннандер (Lennander, 1901) и Мэйляр (Maylard, 1905) производили раздражение различных органов в зрелой полости у человека во время операций под местной анестезией и на основании показаний оперируемых пришли к убеждению о полной нечувствительности этих органов как к слабым, так и к сильным воздействиям. В дальнейшем, в опытах проведенных на кроликах, Леннандер подтвердил результаты этих клинических наблюдений и нашел поддержку в экспериментальных исследованиях Мюллера (Müller, 1908), Вильмса (Wilms, 1909), Циммермана (Zimmerman, 1909) и др. Гипотеза о нечувствительности продолжала су-

ществовать, однако появлялись и другие факты, приведшие в конечном счете к опровержению ее. Эти факты накапливались прежде всего в работах школ И. М. Сеченова и И. П. Павлова, а также и в зарубежной науке. Каст и Мельтцер (Kast u. Meltzer, 1907) покрывали у животных под наркозом брюшную полость и по окончании действия наркотика обнаружили, что механическое и электрическое раздражение различных органов (кишечник, почки, селезенка и т. д.) вызывает сильную двигательную реакцию. Далее Риттер (Ritter, 1909), экспериментируя на собаках и кроликах, тоже установил возбудимость органов брюшной полости к уколам и щипкам.

Мансфельд (Mansfeld, 1910) показал, что у животных после перерезки спинного мозга для исключения афферентных импульсов с конечностей тетанизация мышц задних лап вызывает через несколько секунд значительное учащение -пульса; эффект этот получается только при целости обслуживающих нервов. Мансфельд считал, что учащение в этих условиях зависит от раздражения афферентных нервных окончаний в сердце повышенной температурой крови. В контрольных опытах, вливая нагретый до 42—43° физиологический раствор в бедренную вену собакам и кошкам, этот автор наблюдал учащение пульса на несколько десятков ударов в минуту. После экстирпации звездчатого узла нагревание крови не вызывало учащения. Эти доказательства интересны, но не очень убедительны, и результаты опытов Мансфельда могут получить другое объяснение.

Нейман (Neumann, 1910) на слабо наркотизированных собаках подтвердил, что большинство органов брюшной полости и их серозная оболочка обладают чувствительностью к некоторым физическим и химическим раздражителям. Боррутау и Браун (Borrutau u. Braun, 1910) опубликовали данные, детализирующие вопрос о рефлексах с кишечника на сердечную деятельность. Керер (Kehrer, 1910) установил наличие висцеро-висцеральных рефлексов на матку.

В том же году ученик И. П. Павлова П. М. Никифоровский выполнил экспериментальную работу о рефлексах с легких на сердце, о путях и центральных механизмах этих рефлексов. Он установил, что импульсы от легких идут как по блуждающему, так и по симпатическому нервам. П. М. Никифоровский отметил при этом роль внутрицентральной индукции. Он писал: «Изменению сердечного ритма при различных дыхательных фазах способствует взаимодействие центров замедляющего и ускоряющего сердечную деятельность нервов, причем при рефлекторном раздражении центра ускоряющих нервов тормозится деятельность центра замедляющих нервов и, по всей вероятности, тот же механизм имеет место и при обратных соотношениях» (стр. 232).

Эти данные П. М. Никифоровского были в последующем подтверждены рядом авторов (Кромер и Йонг — Cromer a. Jong, 1923 и др.). Однако некоторые авторы получили иные результаты

(Крэгг — Craige, 1922, Дотребайд — Dautrebande, 1933; Бэрри — Barry, 1934).

Гесс и Висс (W. Hess u. Wyss, 1922) обнаружили при раздражении легких более или менее выраженное торможение деятельности сердца. Заальфельд (Saalfeld, 1933) наблюдал после сильного раздувания легких падение кровяного давления и замедление сердечной деятельности. Эти эффекты исчезали после кокаинизации поверхности легких. А. А. Нарычев (1953) в опытах на собаках убедился, что даже в глубоком наркозе раздражение бронха вызывает падение кровяного давления. В последнее время Петраний и Леovej (G. Petranj i. A. Leovej, 1955) измеряли кровяное давление в локтевой вене при вдохе у 100 здоровых людей. В результате у 41 человека отмечено падение давления, а у 45 — повышение его. Авторы предполагают, что эти реакции периферических вен имеют рефлекторное происхождение. Р. О. Файтельберг (1953) установил, что иод влиянием раздражения рецепторов плевры изменяется деятельность почек (опыты на фистульных собаках). Такие же данные получены Д. А. Кочерга (1953).

Еще В. М. Бехтеревым было замечено, что введением в рот воды можно вызвать рефлекторное увеличение диуреза.¹ Такое же действие воды с кишечника на диурез видели Фальк (Falck, 1852), Хёфлер (Höfller, 1888). Особенно доказательными были тщательно проведенные на 10 испытуемых наблюдения Д. Н. Янковского (1889), который установил, что из введенной в кишечник горячей воды подвергалось всасыванию не более 160—180 мл, а суточное количество мочи увеличивалось в среднем на 700 мл. Насколько сам автор приписывал этот эффект именно интероцепции, видно из следующих его слов: «Степень чувствительности прямой кишки, вероятно, в этом отношении имеет важное значение» («Положения диссертации»).

Аналогичное явление отмечал известный клиницист А. А. Остроумов (1895), который в своих лекциях сообщал данные о рецепции кишечника следующим образом: «Мы много раз определяли вводимую с клизмой и выводимую воду, думая, что, не всасывается ли часть воды и тем увеличивает количество мочи, но измерения показали, что прибавка мочи значительно больше количества всосавшейся жидкости. Иногда такое рефлекторное действие клизмы на выделение мочи и желчи весьма значительно» (стр. 74).

В опытах подобного рода на животных влияния с кишечника на почки были воспроизведены К. М. Быковым с сотр. (1928) без ссылки на предшественников. Недавно М. П. Кучинский (1955) в экспериментах на животных исследовал зависимость рефлексов с пищеварительного аппарата на диурез от локализации и

¹ В настоящее время несомненно, что полость рта и желудок являются рефлексогенными зонами для стимуляций диуреза (А. П. Кандель и С. Н. Кнеллер, 1964; Е. Б. Берхин, 1956).

характера висцеральных раздражений. С. С. Полтырев (1955) исследовал влияние сильных (ноцицептивных) раздражений различных внутренних органов на мочеотделение. Новые данные по этому вопросу получены Т. Ф. Макаровой и Г. А. Филяшиной (1956).

В свою очередь афферентная система мочевого аппарата оказывает влияние на другие внутренние органы. Так, Фулл (Full, 1920) в клиническом исследовании показал, что стеноз мочевых путей рефлекторно вызывает повышение кровяного давления, которое исчезает сразу после введения катетера *a'demeure*. Урологам известно, что при затруднении оттока мочи изменяется состояние аппарата кровообращения (рефлекс с рецепторов мочевого пузыря). Имеются наблюдения, что механическое раздражение почки, мочеточника и пузыря вызывает спазм сфинктеров желудка и других органов. Н. И. Богданова (1955) показала, что при экспериментально вызванных циститах у собак с изолированным желудочком секреция желудочного сока нарушается. В период воспаления слизистой пузыря количество сока уменьшается, а затем повышается. Б. Е. Есипенко (1956) в хронических экспериментах на фистульных животных установлено, что секреция слюны (и желчи) находится в антагонистических отношениях с диурезом при водной пробе; угнетение слюноотделения является рефлексом с рецепторов почек.

И установлении рецепции пищеварительного тракта большое значение имеют клинические наблюдения В. Н. Болдырева (1907), Гертца (Hertz, 1911)', Лестера (Loeper, 1912), Карлсона (Carlson, 1913) и др. Что ощущение голода связано с двигательной активностью желудка, знал еще Матвей Пекэн (1787), который писал, что голод «рождается от взаимного весьма чувствительных плев в тощем желудке трения, причиняющего несносную боль. Сие трение происходит от непрерывного извивного движения желудка...» (стр. 169).

Л. Ф. Дмитренко (1916) посвятил свою диссертацию изучению рецепции желудка. Он вызывал у собак рефлексы с желудка на кровообращение и дыхание и установил, что «на раздражение желудка раздуванием кровообращение и дыхание отвечают следующим образом: пульс учащается, кровяное давление повышается, дыхание учащается и углубляется. Наиболее энергично реагирует дыхательный центр» (стр. 274).

Из других данных известно, что при раздувании баллона, введенного в двенадцатиперстную кишку, возникает рефлекторное сужение сосудов пальцев, особенно большого пальца ноги.

Пирси и Ван Лир (Pearsy a. Van Lier, 1927) в экспериментах с механическим раздражением желудка наблюдали рефлекторное сужение сосудов брюшной полости и расширение сосудов конечностей. Многократные раздражения интероцепторов в опытах этих авторов приводили к появлению волн Траубе-Геринга, стойко удерживавшихся в течение нескольких часов.

В' последующем были детализированы факты этого рода в наблюдениях на людях « животных.

Лепер (1912) исследовал влияние приема пищи на кровяное давление и установил три фазы колебаний: подъем, падение и новый подъем; у здоровых людей эти колебания не превышают 20—30 мм Hg. М. Рапорт (1932) указал на наблюдавшуюся им связь расстройства сердечно-сосудистой системы у людей с нерациональным пищевым режимом. К. Х. Кекчев (1946) исследовал влияние растяжения желудка у человека посредством введения 400—800 мл 0,5% раствора; электрокардиографически «показано, что в первый момент этого воздействия сердце реагирует удлинением диастолы, а в последующем удлиняется и систола, и диастола.

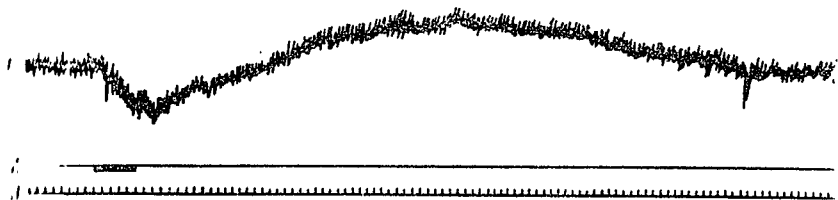
Изменения со стороны сердца наблюдаются и при раздражении рецепторов патологически измененного желудка человека и животных. О. Л. Немцова (1952) в экспериментах на собаках изучала сосудистые реакции во время еды и констатировала учащение пульса и снижение плетизмограммы. Б. А. Вартапетов и К. М. Калмыкова (1956) в хронических опытах на животных исследовали влияние различных пищевых раздражителей на кровяное давление. Оказалось, что качество пищи является фактором, определяющим степень изменения кровообращения. При этом обнаружена положительная зависимость между количеством выделенной слюны и динамикой кровяного давления.

В нашей лаборатории (Н. И. Хайдукова, 1953; М. Р. Могендович и А. К. Чуваев, 1956) изучалось влияние температурных раздражений желудка у человека на плетизмограмму руки. Было исследовано 10 здоровых людей, каждый из них подвергался в разные дни трехкратному наблюдению. Температурные воздействия на желудок осуществлялись приемом 250 мл воды различной температуры. При этом, начиная с контрольного фона, непрерывно регистрировалась плетизмограмма. Установлено, что вода при температуре 22—30° вызывает кратковременное падение плетизмограммы (сужение сосудов руки), которая через 17 минут возвращается к исходному уровню; вода 8—15° вызывает понижение плетизмограммы более длительное — до 3 минут и более; вода 50—52° вызывает две фазы изменений сосудистого тонуса руки: первоначальное падение плетизмограммы сменяется подъемом выше исходного уровня, длящимся около 3 минут (рис. 1). Однозначные изменения плетизмограммы при питье воды различной температуры в первый момент (первая фаза) мы объясняем рефлекторным влиянием акта глотания на тонус сосудов руки (вазоконстрикция).

Для проверки этого предположения в клинических условиях при исследовании молодых больных, имевших Искусственную желудочную фистулу вследствие травматической непроходимости пищевода, мы применяли вливание воды соответствующей температуры непосредственно в желудок. При этом первая фаза действительно отсутствовала (рис. 2).

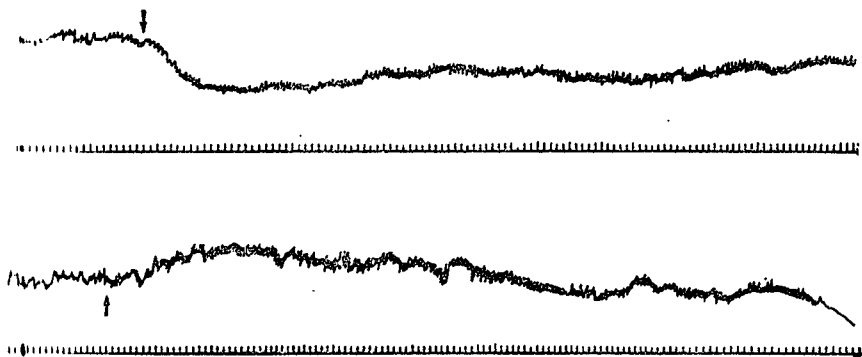
Вторая фаза обусловлена, очевидно, температурными воздействиями на желудок; на это указывает противоположный характер изменений тонуса сосудов руки: при воздействии тепла в этой фазе наступает эффект вазодилатации, а при воздействии холода - продолжается эффект вазоконстрикции.

Из литературных данных известно, что при глотании желудочного зонда у большинства здоровых людей изменяется деятель-



Числ. 1. Двухфазное действие питья горячей воды (испытуемая Б-на, наблюдение № 31, 8/V 1953 г.).

1 — плетизмограмма; 2 — отметка питья воды (52°); 3 — отметка времени 5 секунд.



Числ. 2. Плетизмограмма руки, иллюстрирующая отсутствие первой фазы (больная X-ва, наблюдение 16/XII 1953 г.).

Верхняя кривая — реакция на вливание в желудок через свищ 200 мл воды (13°); нижняя — реакция на вливание в желудок 200 мл воды (55°); стрелкой отмечено начало вливания, отметка времени 5 секунд.

ность сердца в сторону угнетения (Криттенден и Айви, Crittenden a. Ivy, 1933). А. Д. Головский (1954) констатировал изменение условнорефлекторной регуляции сердца после приема пищи. В клинике изучались сосудистые реакции больных шизофренией на пищевой раздражитель (В. Г. Левит и Н. Н. Азеркович, 1954). П. И. Данилов (1955) у здоровых людей наблюдал во время еды возрастание кровотока в руке. А. Х. Хашимов (1955) подтвердил, что акт еды сопровождается у человека увеличением кровотока в руках; это увеличение сохраняется некоторое время и после еды.

Аналогичные данные получены и в опытах на животных. К. В. Мирончик (1953) установлено на собаках, что прием холодной пищи приводит к рефлекторному снижению кровяного давления в первые часы; прием горячей пищи — к постепенному нарастанию кровяного давления в первые несколько часов. Любопытно, что при низкой температуре окружающей среды эта зависимость исчезала. А. Х. Хашимов (1955) отметил в опытах на собаках, что степень повышения кровяного давления во время еды находится в зависимости от «азарта», с которым животное поедает пищу. Этим автором отмечено также, что во время пищеварения усиливаются рефлексы на кровообращение с каротидного синуса.

Кроме влияний на кровообращение, известны рефлексы с аппарата пищеварения на мочеполовую систему в виде изменений тонуса и сократимости матки и мочевого пузыря, влияния на диурез « т. д. Особенно подробно изучалась связь между рецепторами желудка и всей (секреторной и моторной) деятельностью пищеварительного тракта. По этому вопросу имеются физиологические данные у «большого» ряда авторов: Е. Б. Бабский (1927), С. И. Гальперин и Г. Н. Прибыткова (1934), А. В. Рикль и Е. П. Глинская (1934), К. М. Быков и Г. М. Давыдов (1935), Т. Т. Гуреев (1935), К. Дженаб и М. Тефтик (K- Djenab, M. Tev-tik, 1936), И. А. Булыгин (1939), А. И. Иванов (1945), А. К. Чуваев (1948), В. П. Рюмин (1950), И. Т. Курцин (1952), А. Н. Бакурадз© (1955), Я. В. Эрдманис (1955) и др.

Из методов изучения висцеро-висцеральных рефлексов укажем на имеющую клиническое значение колонмегрографию (Уайт, Верлот и Эрейтеиль — White, Verlot a. Ehrenteil, 1940), которая служит для измерения тонуса толстых кишок, их раздражимости и чувствительности. Кишка реагирует на растяжение водой рефлекторным сокращением; в норме ощущение наполнения появляется при давлении 20—30 см H₂O; при давлении 40—50 см появляется сильный позыв к дефекации и мочеиспусканию; при дальнейшем повышении давления возникает боль в нижнем отделе живота. По исследованиям С. С. Полтырева (1941), слизистая прямой кишки является рецептивным полем, при раздражении которого возникают импульсы, влияющие на желудок. Двусторонняя ваготомия под диафрагмой совершенно устраняет передачу этих импульсов к мышечному аппарату желудка.

Патофизиологические и клинические исследования разнообразных висцеро-висцеральных рефлексов как в пределах пищеварительного аппарата, так и в отношении других внутренних органов представили: Р. А. Лурия (1934), В. Н. Смотров (1934), Ю. Н. Соколов (1940), А. Г. Гукасян (1940), А. Г. Терегулс (1940), Р. И. Гаврилов (1942), П. П. Гончаров (1945), О. Л. Гордон (1948), С. Ф. Суровцева (1948), А. Я. Губергриц (1954), Б. Д. Боревская (1954), С. С. Полтырев (1955), А. И. Красильникова (1956), Е. Б. Берхин (1956) и др.

Многие висцеро-висцеральные реакции являются истинными рефлексами. Но важно подчеркнуть, что в механизме висцеро-висцеральных реакций имеются и более простые нервные связи. Так И. П. Разенков (1926) показал, что рефлекторные процессы этого рода могут происходить при участии только симпатических узлов («ганглионарные рефлексы»). Б. И. Лаврентьев (1946) неоднократно указывал, что физиологи очень мало исследовали узлы вегетативной системы — эти вынесенные на периферию группы нейронов, обладающих синаптическими аппаратами для выяснения межнейрональных связей. Вопрос этот — один из наименее ясных вопросов нейрофизиологии. В этом отношении до сих пор справедливы слова И. П. Павлова, что иннервация пищеварительных желез, расположенных в брюшной полости, все еще покрыта густым туманом, несмотря на усилия многочисленных исследователей.

Следует иметь в виду, что общая масса периферических вегетативных нервных клеток так велика, что она, по всей вероятности, превышает массу серого вещества всей центральной нервной системы. Деятельность этих клеток особенно тесно связана с регуляцией висцеральных органов (висцеро-висцеральные и другие связи). Но еще мало изучен вопрос о соподчинении узлов вегетативной нервной системы различным отделам центральной нервной системы. Мы, вероятно, приписываем нервным центрам многое из того, что выполняется самими узлами, так как не знаем, каково взаимодействие этих узлов со спинальными и другими центральными нервными механизмами. В этом отношении имеется интересная аналогия с вопросом о роли спинного мозга и его взаимоотношениях с высшими центрами. Вопрос этот поднят в последнее время М. Г. Дурмишьяном в связи с значением фактора времени в спинальных шоковых явлениях. В статье «О рефлекторной деятельности поврежденного спинного мозга» М. Г. Дурмишьян (1952) указывает на серьезные ошибки, которые могут проистекать из недооценки длительности спинального шока. Возьмем, например, вопрос о центральных путях перехода висцеральных импульсов на вегетативную и соматическую системы. На основании опытов с соответствующими перерезками спинного мозга делают заключение, что переход этот осуществляется не сегментарными механизмами, а через надспинальные образования — головной мозг (В. Н. Черниговский, 1943; Э. С. Толмасская, 1948; и др.). «Едва ли можно признать правильным, — писал М. Г. Дурмишьян (1952) — такое утверждение и полностью отрицать значение спинальных сегментов в переходе висцеральных импульсов. Поэтому есть основание ставить вопрос о пересмотре отрицательных данных, полученных в экспериментах на животных с перерезанным спинным мозгом, где фактор времени недостаточно учитывался» (стр. 454).

Мы полагаем, что существует значительный недоучет и в роли симпатических (вообще вегетативных) узлов. Данные современной

Неврологии и 'клиники заставляют критически относиться к тем принципам, которые были некогда положены в основу системы знаний о морфологии и физиологии вегетативной (автономной) нервной системы. Один из этих принципов приписывал, например, симпатическим узлам роль аппарата, блокирующего волевые импульсы, и считалось, что именно поэтому внутренние органы функционируют автономно, .непроизвольно. Эти принципы требуют серьезного пересмотра с научных позиций И. М. Сеченова и В. М. Бехтерева. В. М. Бехтерев в своих классических «Основах учения о функциях мозга» (1903) писал: «В настоящее время вообще можно считать бесспорным, что симпатические узлы являются местом развития наиболее элементарных рефлексов, происходящих во внутренних органах. Следовательно, они связаны с иннервируемыми ими органами не только центrostремительными, но и центробежными приводами» (стр. 73). Экспериментальные данные, соответствующие этой точке зрения, были представлены целым рядом отечественных и зарубежных ученых. Отметим из них Клода Бернара, А. А. Остроумова (1876), Н. М. Соковнина (1877), Ф. М. Опенховского (1888), В. М. Рожанского (1889), Л. Б. Попельского (1900), Э. В. Эриксона (1900).

После этих исследований о регулирующей деятельности симпатических узлов— исследований, последние из которых выполнены были на рубеже двух столетий, — последовало затишье в этом вопросе, длившееся четверть века. Затем одновременно в ряде экспериментальных и клинических работ эта проблема была поставлена вновь. Прежде всего следует отметить, что определенную точку зрения в этом отношении высказала школа Н. Н. Бурденко.

Л. А. Корейша (1925) в докладе на XVII съезде хирургов, основываясь на собственных данных, пришел к выводу, что «передача эффекта с центрального конца п. vagus через g. nodosum и анастомозы к верхнему шейному узлу дает право утверждать о существовании здесь периферической рефлекторной дуги и выясняет значение анастомозов» (стр. 95). Другой представитель этой школы, В. В. Лебеденко (1926), рассматривал симпатические узлы как суммарные центры, обладающие как центробежными, так и центrostремительными путями.

Специально в отношении сосудистой системы с аналогичными взглядами на основании клинических и экспериментальных исследований выступили С. М. Рубашев (1925) и А. А. Абражанов (1927). Исключительно важная работа принадлежит И. П. Разенкову (1926). Экспериментально проверив, уточнив и детализировав старое наблюдение Соковнина (1877), И. П. Разенков подтвердил и факт, и концепцию «периферического рефлекса», отвергнув толкование, данное этому феномену Ленгли (Langley), и пришел к следующему обобщению: «В симпатических узлах могут происходить самостоятельные, независимые от центральной

нервной системы, рефлекторные процессы» (1926, стр. 76). В дальнейшем Н. Ф. Попов (1934), экспериментируя на собаках с удаленным спинным мозгом и перерезанными блуждающими нервами, пришел к выводу, что «предоставленные самостоятельной работе, периферические нервные образования действительно выявили ту функцию, которая исторически принадлежит им в сложном аппарате нервной системы и в регулирующих системах организма» (стр. 631). Данные Н. Ф. Попова получили высокую оценку со стороны А. А. Ухтомского (1933).

В дальнейшем развитии вопроса принимает большое участие Е. И. Синельников с сотрудниками (1935). В опытах на теплокровных животных ими доказано наличие различных висцеро-висцеральных рефлексов после разрушения спинного мозга; в этом отношении изучены рефлексы с органов тазовой и брюшной полостей на матку, а также с матки на мочевой пузырь и прямую кишку. Авторы пришли к выводу, что между внутренними органами даже после разрушения спинальных центров остается хорошо выраженная рефлекторная связь. Опыты показали, что даже на изолированном препарате, состоящем из группы близлежащих внутренних органов, адекватное раздражение одного из них (кишки, мочевого пузыря, матки) вызывает возбуждение или торможение двигательной деятельности остальных органов, входящих в состав изолированного препарата. Интересно, что в течение первого часа после изоляции реактивность органов подавлена.

Последнее явление получило разъяснение в произведенных в лаборатории Е. Б. Бабского исследованиях Г. Т. Семеновой (1937) и Д. К. Скулова (1938), обнаруживших, что частичное выключение блуждающего нерва посредством перерезки некоторых его ветвей, влечет за собой временное, но резкое угнетение рефлекторной секреции желудка. В связи с этими исследованиями Е. Б. Бабским было высказано предположение, что это угнетение является следствием шока периферического нервного аппарата, управляющего секрецией. А. А. Маркосян (1938) подтвердил, что это угнетение имеет нервное происхождение, т. е. действительно представляет собою шок постганглионарного парасимпатического аппарата желудка. Таким образом, имеются основания к тому, чтобы точку зрения М. Г. Дурмишьяна о факторе времени в спинальном шоке перенести и на симпатические узлы с их рефлекторной деятельностью.

Из иностранных авторов, работавших в это время, Лоусон и Холт (Lowson a. Holt, 1937) нашли после удаления заранее изолированного от нервных центров брыжеечного узла увеличение силы сокращения кишечника. Следовательно, изолированный симпатический узел продолжал посылать по постганглионарным волокнам импульсы, тормозившие перистальтику. Говэртс (Govaerts, 1939) установил, что непосредственно после перерезки преганглионарных волокон нервные импульсы в постганглионарных

волокон звездчатого узла прекращаются, но через несколько дней вишь появляются. Наряду с этим было установлено, что после перерезки постганглионарных волокон звездчатого ганглия (заранее лишённого связи с преганглионарными волокнами) в течение некоторого времени наблюдается уменьшение частоты сердечных сокращений. Этот факт указывает, что, несмотря на отсутствие преганглионарных импульсов, звездчатый узел продолжал оказывать на сердце тоническое влияние положительно хронотропного характера. Дальнейшие исследования Говэртса показали активную функцию верхнего шейного симпатического узла в отношении реакций зрачка и мигательной перепонки. Кунтц и Ван Бэскирк (Kuntz a. Van Buskirk, 1941) установили, что раздражение брыжеечных нервов, а также растяжение тонкой и ободочной кишок вызывают уменьшение желчевыделения. Любопытно, что этот эффект сохраняется и после изоляции чревного узла от центральной нервной системы посредством двусторонней перерезки блуждающих и брыжеечных нервов.

Некоторые экспериментальные данные в пользу существования этих рефлексов привели М. В. Сергиевский (1947), М. А. Вайн-Риб (1949), И. М. Джаксон (1949). В. С. Шевелевой (1949) доказано, что импульсы, распространяющиеся по постганглионарным волокнам, формируются в ганглионарных клетках.

Однако физиологи, изучавшие вопрос о связях между внутренними органами, осуществляемых вне центральной нервной системы, обычно не признают возможности узловых симпатических рефлексов и все наблюдаемые ими явления объясняют связями в пределах одного нейрона, т. е. аксон-рефлексом, в котором отсутствует синаптическая передача. Так, Е. Н. Сперанская и Г. И. Степанов (1921), Е. Н. Сперанская-Степанова (1924), изучавшие реакцию сосудов плавательной перепонки лягушки, пришли к выводу об аксон-рефлекторной природе этой связи.

А. В. Тонких (1925, 1934), А. В. Тонких и Н. В. Раева (1928) дали новые примеры связей между органами, выходящими за пределы висцеральной сферы; в частности, можно думать, что то, что А. В. Тонких (1934) называет аксон-рефлексом, является рефлексом с передних конечностей на сердце, осуществляемым после разрушения спинного мозга через звездчатый узел. По-видимому, таким же нервным механизмом осуществляется наблюдавшееся в нашей лаборатории на бесполушарных лягушках изменение сокращений лимфатических сердец в овязи с дыхательными движениями (Е. Г. Урицкая).

Приведенные данные, характеризующие функциональные особенности вегетативных нервных узлов, пока еще малочисленны. Однако они дают ключ к пониманию нейродинамики вегетативного аппарата регуляции как составной части нервной системы. Для ряда элементарных нервных реакций рефлекторные души, по-видимому, проходят не только в центральной нервной системе, но и в вегетативных узлах, которые могут функционировать в не-

которой степени и в условиях изоляции, т. е. — без связи со спинальными и церебральными центрами. Впрочем, наличие узловых рефлексов не исключает возможности существования аксон-рефлекторных связей путем бессинаптической передачи возбуждения. В лаборатории С. И. Гальперина было показано, что после удаления поясничного и крестцового отделов спинного мозга и надпочечников раздражение центральных концов лучевого и седалищного нервов вызывает сокращение мочевого пузыря (С. И. Гальперин и В. Н. Черниговский, 1936).

Мы полагаем, что посредством узловых рефлексов осуществляются не только некоторые висцеро-висцеральные влияния, но частично и висцеро-моторные. Однако было бы ошибкой считать, что эти рефлексy осуществляются только низшим (узловым) уровнем межнейронных связей и не находятся в подчинении центральной нервной системы.

Вышеприведенная новая точка зрения формировалась в борьбе с концепцией Ленгли (1926) о функциях «автономной» нервной системы. Наряду со многим положительным, что внес Ленгли в физиологию вегетативной нервной системы, мы должны указать, что руются одна за другой физиологические и патофизиологические системы, построенные на его концепции. Сперва пало учение Эппингера и Гесса (Eppinger u. Hess, 1910), затем потеряло смысл утверждение об исключительно анимальной иннервации скелетной мускулатуры, теперь настал черед усомниться в универсальности аксон-рефлекса. Нервная система едина, и ни о какой автономности ее отделов, особенно таких больших, как вегетативный, говорить не приходится.

Обилие висцеро-висцеральных рефлексов и многообразие их механизмов связано с большим распространением внутренних афферентных систем организма. Достаточно сказать, например, что рецепторы одного только пищеварительного тракта расположены на площади, имеющей свыше 60 000 см². Не менее велика и площадь распространения сосудистых, легочных и других внутренних рецепторов.

* * *

Установлена зависимость голодной периодической деятельности желудочно-кишечного тракта от различных интероцептивных раздражений. Рефлекторный механизм этой периодики показан И. Ф. Поповым и А. А. Ющенко (1933): перерезка обоих вагосимпатических нервов влечет за собой исчезновение периодики, оставляя лишь непрерывные сокращения желудка. Н. В. Раева и Л. К. Пупко (1935) изучали голодную периодику у собак после иол мою удаления спинного мозга ниже V—VI шейных сегментов. После этого сокращения желудка становились сильнее, периоды работы удлинлись, интервалы покоя укоротились. Данный эффект объясняется тем, что удаление спинного мозга выключает тормозящее влияние симпатического нерва, тогда как влияние

блуждающего сохранено. Таким образом, голодная периодика обуславливается импульсами из центральной нервной системы и регулируется вегетативными нервами по общему правилу: блуждающий — стимулирует, симпатический — тормозит. С. В. Аничков (1925) обнаружил, что адреналин немедленно останавливает сокращения пустого желудка на непродолжительное время. Атропин также прекращает кратковременно эти сокращения.

Работами В. Н. Болдырева (1914), В. Радзимовской и В. Иванова (1926), В. Иванова и И. Базилевича (1926), И. П. Чукичеоа (1935), Г. П. Мушегян (1940), В. А. Симонгулова (1940), М. Б. Тетяевой (1947) и др. установлено, что синхронно с периодом голодных сокращений желудка у животных изменяется возбудимость центральной нервной системы, температура тела, деятельность сердца, ферментный состав крови, ее лейкоцитарная формула, реакция оседания эритроцитов и др., т. е. периодическая деятельность охватывает многие физиологические функции.

Имеются данные и о патологических рефлекторных влияниях на голодную периодику желудка. Школой А. Д. Сперанского (ил. И. Лебедев, 1952) показано, что ограниченное локально повреждение слизистой оболочки желудка (ожог) приводит к нарушению голодной периодики, вместо которой возникают непрерывные беспорядочные сокращения желудка. Эти нарушения наступают рефлекторно в результате патологического раздражения нервной системы из очага повреждения. Лебедев считает, что при этом в центральных нервных механизмах моторики желудка возникает парабюотическое торможение. Любопытно, что восстановление голодной периодики желудка наступает раньше ликвидации морфологического дефекта слизистой; это объясняется компенсаторной способностью центральной нервной системы.

Р. О. Файтельберг (1953) показал, что под влиянием раздражения рецепторов плевры изменяется секреторная, всасывательная и моторная деятельность желудка. Введение воздуха в плевральную полость увеличивает продолжительность периодов голодных сокращений и укорачивает периоды покоя.

Изучение роли премоторной зоны коры больших полушарий головного мозга у собак в регуляции пищеварения и мочеотделения производилось в лаборатории С. И. Гальперина (И. А. Булыгин, 1941; и другие сотрудники). Оказалось, что после двустороннего удаления премоторных зон действие условных пищевых и оборонительных раздражителей на моторику желудка сохранялось только в 60—70% случаев, изменялось время наступления изменений движений желудка, а также их интенсивность.

Е. М. Кобакова (1953) обнаружила, что двустороннее удаление премоторной зоны у щенят вызывает угнетение моторики кишечника и нарушение голодной периодики вплоть до полного ее исчезновения.

Таким образом, разнообразные патологические влияния с висцерального анализатора, а также центральные поражения нару-

тают нормальный ритм голодной периодики пищеварительного тракта. В последующих главах мы увидим, что мощное влияние на эту периодику оказывает и кинестетический анализатор.

Наличие висцеро-висцеральных рефлекторных влияний в патологии давно подмечалось практическими врачами, но самый термин введен лишь в первой четверти нашего столетия и принадлежит, по-видимому, Бергману (Bergmann, 1913). Несмотря на множество относящихся сюда ярких клинических фактов, на них не обращалось должного внимания. Представители медицинской теории в большинстве случаев также не могли правильно истолковать и обобщить их. Поэтому врачи оставались обычно у поверхности сырого эмпирического материала, а иногда оказывались в тупике, так как исходили только из гуморальных или аксон-рефлекторных механизмов взаимоотношений внутренних органов.

Клиницистам известно, что желудок, в особенности если он оказывается «наиболее слабым органом», может проявлять отраженные расстройства разнообразного и часто неожиданного характера. Вообще следует указать, что афферентные стимулы, исходящие от разных отделов пищеварительного аппарата, а также нервно-психические факторы, проявляются особенно рельефно на желудке ввиду его сложной и многообразной иннервации. Недаром существует поговорка: «Ни один орган не жалуется на своих соседей больше, чем желудок». Влияния эти могут выражаться в рефлекторных нарушениях как моторики, так и секреции желудка, а также его трофики. Направление же сдвигов будет находиться в зависимости от преобладания симпатического или парасимпатического раздражения от особенностей раздражающего фактора и от состояния условнорефлекторной и безусловнорефлекторной деятельности.

Источником афферентных импульсов, влияющих на желудок, могут явиться разнообразные патологические процессы в печени, поджелудочной железе, червеобразном отростке, в лимфатических узлах брюшной полости и т. д.

М. Я Брейтман (1925) обнаружил, что функция замыкания привратника желудка тесно связана с функцией баугиниевой заслонки. При этом автором было указано, что заболевания червеобразного отростка только в том случае ведут к рефлекторному нарушению функции привратника, если нарушена функция баугиниевой заслонки. В дальнейшем этот вопрос был разработан И. И. Грековым (1926) на большом хирургическом материале. Следует иметь в виду, что многие патологические висцеро-висцеральные рефлексы не могут быть объяснены односегментной иннервацией со стороны спинного мозга. В частности, рефлекс с червеобразного отростка на желудок вовлекает орЛны, иннервируемые разными сегментами, не только не перекрывающимися друг друга, но даже не соседними. Это говорит, по-видимому, об участии в данном рефлексе головного мозга.

Приступ печеночной колики, кроме болевых явлений с типичной иррадиацией в область правой лопатки и правой груди, оказывает рефлекторное влияние на желудок и другие органы.

Поражения желчных путей вызывают рефлекторные явления со стороны желудка и кишок не только во время острого приступа колик или в период воспалительного процесса, но и в промежутках между коликами, а также в латентном периоде. Иногда наблюдается возврат колик после операции на желчных путях. Рецидивы могут наступить и при отсутствии камней, — на почве спаек, сращений и т. д. Однако не всегда этими причинами можно объяснить подлинный патогенез резидуальных явлений после операции. Несомненно, что в возникновении этих явлений главная роль принадлежит следовым реакциям центральной нервной системы (С. П. Федоров, 1926; А. Д. Сперанский 1935), в которой остается изолированный очаг инертною возбуждения висцерального анализатора.

Нарушение функций кишечника также вызывает большую гамму патологических рефлексов. Эти рефлексы влияют прежде всего на желудок, и соответствующие клинические проявления носят название «ложных гастропатий кишечного происхождения», или «желудочных реакций кишечного происхождения». «Повседневный клинический опыт, — писал В. Н. Смотров (1934), — учит, что в симптоматологии поражений кишечника нарушение функций желудка занимает очень важное место, иногда оно даже находится на первом плане, так что скрывается на время его истинное кишечное происхождение» (стр. 166). Из новых работ в этом направлении укажем, что в клинике И. Б. Лихшиера изучалось влияние раздражения механорецепторов толстых кишок на моторную (Т. Н. Поликарпова, 1954) и секреторную (М. Е. Ашерова, 1954) функции желудка при хронических колитах. Вопросам клиники и диагностики функциональных расстройств желудка посвящена работа А. В. Булгаковой и Б. Н. Толченова (1951). Можно предполагать, что в результате более полной разработки патологии кишечной рецепции получат разъяснение неясные вопросы патогенеза многих поражений желудочно-кишечного тракта, в том числе острой кишечной непроходимости.

До сих пор мы говорили о патологических рефлексах на Желудок. Но и желудок со своей стороны, так сказать, «не остается в долгу» и оказывает влияние как на выше-, так и на нижележащие отделы пищеварительного канала. Давно известно, что язык является «зеркалом желудка». Напомним, что И. П. Павлов рассматривал это явление как трофический рефлекс с желудка и вообще пищеварительного аппарата при его заболевании.

Рефлекторные явления с желудка особенно активно проявляются при его «раздраженном» состоянии. В это понятие должно быть включено состояние повышенной возбудимости рецепторов слизистой желудка и всего его афферентного аппарата. Отсюда — давно применяемая щадящая диета, которая прежде всего должна

иметь в виду рецепцию пищеварительного канала. В принципе рациональным должно быть также назначение внутрь местно анестезирующих веществ, выключая на время рецепторы желудка, мы тем самым прекращаем гастрогенные нервные импульсы, патологически действующие на другие органы, например на кишечник в случаях «нервной диарреи» при повышенной раздражимости желудка (после приема холодной воды, после завтрака и т. д.). Эмпирически подобный путь нащупывался уже давно (В. Г. Лашкокич, 1886; Гениус — Henius, 1914).

Вышеприведенные данные иллюстрируют многообразие висцеро-висцеральных рефлексов в пределах пищеварительного аппарата. Но еще С. П. Боткин обратил внимание на тот клинический факт, что рефлекторные влияния со стороны пищеварительных органов выходят далеко за пределы этих органов. В частности он указывал на изменения в сосудистой системе при желудочно-кишечных расстройствах. «Нужно думать, что периферическое раздражение нервов желудочно-кишечного канала составляет одну из причин, влияющих через посредство вазомоторного центра на тоническое состояние сосудов в различных частях тела и, может быть, также на мускулатуру селезенки» (1899, стр. 308).

Патологические влияния с желудка на сердечно-сосудистую систему иногда бывают причиной затрудненной диагностики. Так, у большого острого желудочным заболеванием могут проявляться симптомы инфаркта миокарда.

П. Т. Казаков и И. Б. Фридлянд (1937) опубликовали следующее клиническое наблюдение.

Больной 32 лет доставлен с жалобами на резкую боль в области сердца с отдачей в левую руку и лопатку, чувство страха смерти. Пульс малый, ритмичный, 112 ударов в минуту, кровяное давление 103/56 мм Hg. Тоны сердца глухие. Печень болезненна, выступает из-под ребер на два поперечника пальца. Живот мягкий, не вздут, болезненности нет. Через 3 часа больной скончался при картине тяжелого припадка грудной жабы. Клинический диагноз: грудная жаба. Анатомический диагноз: флегмона желудка при полной интактности сердца и коронарных сосудов.

Недавно А. Д. Дахин и Е. И. Ковалев (1954) описали ряд клинических наблюдений, в которых развитие стенокардии зависело от длительного раздражения кишечника скоплением газов. Новые клинические наблюдения о взаимоотношениях между функциональными расстройствами сердца и желудка привела В. Е. Пришвина (1955).

Взаимосвязь между пищеварительным аппаратом и сердечно-сосудистой системой имеет динамический характер и зависит от их исходного функционального состояния. Это видно из параллельных наблюдений над тонусом сердечного и желудочного отдела парасимпатической нервной системы, проведенных в клинике Г. Ф. Ланга (А. Г. Тетельбаум и К. Ф. Зенькевич-Ивашева, 1927) при помощи гастрографии. Атропин, введенный внутривенно

в определенной дозе человеку натошак, прекращает перистальтику желудка, не оказывая влияния на сердечно-сосудистую систему. Но после приема пищи (200 г каши) большая доза атропина, отчетливо парализующая сердечный отдел блуждающего нерва, не вызывает изменений в желудочном его отделе.

А. И. Трегубов (1936) изучав рефлекторные изменения кровообращения у людей под влиянием термического раздражения кишечника. При низкой температуре воздействия (6°) удавалось вызвать довольно резкое падение кровяного давления как у здоровых, так и у больных. Автор подчеркивает, что наибольший эффект получался у гипертоников.

Имеются экспериментальные и клинические данные о патологических висцеро-висцеральных рефлексах с легких. М. Б. Зиле (1902, 1903) в лаборатории Б. Ф. Вериго разработал вопрос о роли блуждающего нерва в остром вздутии легких и показал, что удлинение выдоха при сужении бронхов является рефлекторным. По его же данным, бронхиальная астма возникает как рефлекс вследствие раздражения слизистой оболочки бронхов, а также других внутренних органов — желудка, кишечника, матки и т. д. Затем Портер и Ньюбург (Porter a. Newburgh, 1917) установили, что одышка у собак, больных пневмонией, исчезает после перерезки блуждающих нервов, и приписывали это выключению афферентных импульсов с пораженных легких. М. М. Десницкая, Г. А. Малов и Г. М. Шишкина (1938) обнаружили, что раздражение центрального конца перерезанного правого блуждающего нерва способствует развитию отека легких, возникающего у кошек после введения раствора иодистого натрия. В последнее время вопрос об участии нервной системы в возникновении пневмоний был подробно изучен в экспериментальных работах А. В. Тонких (1949), Г. С. Кана и В. Н. Черниговского (1950) и др.

Значение рецепции легких доказывается также клиническими наблюдениями. Генле (Henle, 1928) описал больного, у которого все клинические симптомы указывали на спастический илеус, тогда как вскрытие показало наличие эмболии легких. Эмбол раздражал афферентные окончания легочной ветви блуждающего нерва и вызвал рефлекторно спазм кишечника. Полляк (Poliak, 1935) сообщил о тяжелом случае атонии желудка с рвотой кровью как следствии базального инфаркта легких. Подробный разбор физиологического и клинического значения рецепции внутренних органов на основе экспериментального и литературного материала произведен С. И. Гальпериным (1936) и в последующем другими авторами.

Все приведенные лабораторные и клинические наблюдения многих авторов, собранные в разное время и в различных условиях, показывают большую роль висцеро-висцеральных рефлексов в патологии внутренних органов, что не нашло еще должного отражения в учебниках.

Со времени исследований И. М. Сеченова и З. Сабинского (1865), И. Булгака (1872) и др. известно, что изменение состава крови влияет на состояние кровеносных сосудов и их рецепцию. В прошлом же веке было установлено, что впрыскивание в артерии веществ, обуславливающих их интенсивное сужение, сопровождается болевыми импульсами. Наложение лигатуры на мелкие сосуды тоже вызывает болевые реакции. В особенности возбудимы к механическим воздействиям коронарные сосуды, которые обуславливают при этом сильные сердечные боли. Уже в то время, исходя из физиологических исследований И. Ф. Циона и И. П. Павлова и морфологических находок А. С. Догеля и других авторов, было совершенно естественно предположить наличие широкой сосудистой рецепции. Некоторые авторы пытались даже всю висцеральную чувствительность свести к сосудистой боли, однако эта точка зрения не выдержала критики и ныне оставлена.

Последняя четверть прошлого века дала некоторые экспериментальные материалы о рецепции не только аорты, но и других артерий. В частности, Латченбергер и Деана (Latschenberger и. Deahna, 1876) нашли, что зажатие у кролика бедренной артерии вызывает рефлекторное повышение кровяного давления.

Применение рефлекса с бедренной артерии на сердечно-сосудистую систему для нужд клиники было разработано отечественным автором Г. Шапиро (1881). Однако исследования его прошли незамеченными. Только в 1904 г. берлинский хирург Катценштейн (Katzenstein) предложил для функционального испытания сердца тот же метод сжимания бедренных сосудов без ссылки на Г. Шапиро. По данным опытов Шапиро, проведенным на здоровых людях, при сжатии бедренной артерии получается замедление биений сердца, изменяется сфигмограмма и кровяное давление.

Изменение кровяного давления при действии на рецепторы бедренной артерии химических раздражителей наблюдал Хегер (Heger, 1887). В условиях острого эксперимента, при котором задняя конечность сохраняла с организмом только нервную связь, введение в нее раствора никотина или азотнокислого серебра вызывало повышение кровяного давления в сонной артерии.

Рецепция сонной артерии первоначально была обнаружена в 1900 г. одновременно и независимо друг от друга Пагано (Pagano) и Адамкевичем (Adamkiewicz). Последний обнаружил, что несколько миллилитров дистиллированной воды, впрыснутой в каротиды, тотчас же вызывают нистагм, нарушение дыхания и пульса, а также сокращение мышц-экстензоров. В контрольных опытах нанесение воды на обнаженный головной мозг не вызывало никаких явлений. После известных работ Геринга (Hering, 1903) (1923) и Е. А. Моисеева (1927) рецепция каротидного синуса, и в последующем и каротидного тельца была изучена детально (Кох Кох, 1932; Швейтцер .Schweitzer, 1937; и др.).

Следует отметить исключительную роль отечественных авторов в борьбе за признание рецепции кровеносных сосудов как источника соответствующих рефлексов. В частности, это проявилось в борьбе с ошибочными взглядами Бира (Bier, 1897) на возникновение коллатерального кровообращения. Этот автор высказал положение, что сосудам присуща особая способность «кровяного чувства тканей» привлекать к себе артериальную и не допускать венозную кровь. Против «теории» Бира были сделаны существенные возражения Н. С. Коротковым (1910) и В. А. Оппелем (1911), а затем патологом А. В. Фохтом (1920), который писал, что объяснение Бира не выдерживает строгой критики при разрешении вопроса о ближайших причинах распределения крови в тканях при механических нарушениях кровообращения.

В 1925 г. с обстоятельной экспериментальной работой выступил хирург С. М. Рубашев, указывая на наличие у кровеносных сосудов рецепции и специальной афферентной иннервации. Затем А. А. Абражанов (1927) в опытах на собаках установил посредством впрыскивания в артерию молочной кислоты наличие рецепции стенки бедренной артерии к химическим факторам. Что болевая реакция животного зависит от рецепции артериальной стенки, а не от поступления кислоты в общий круг кровообращения, видно из того, что впрыскивание кислоты в вену не дает эффекта, а впрыскивание в артерию при зажатой вене вызывает даже более сильную реакцию болевого характера. Опытами с перерезкой нервов Абражанов был приведен к мысли, что в стенках артерий конечностей имеются длинные афферентные пути, помимо тех нервных ветвей, которые сегментарно подходят к артерии со стороны спинальных нервов. Впоследствии обстоятельное систематическое исследование сосудистой рецепции при внутриартериальном и внутривенном введении некоторых химических раздражителей произвел А. Г. Бухтияров (1949).

На основании ряда данных М. Г. Дурмишьян (1939) высказался за наличие рецепции всех сосудов и особенно сосудов печени, селезенки и других внутренних органов, но указал, что эта рецепция является побочной по сравнению с рецепцией выделившихся в ходе эволюции специализировавшихся зон аортальных и каротидных нервов. Еще ранее М. Г. Дурмишьян (1937) предложил обозначить эти зоны и нервы «преосохеморецепторными нервами», подчеркнув тем самым наличие у них высокоразвитой не только механической, но и химической рецепции. В. Н. Черниговский (1940, 1943), работая применяемым с прошлого века методом перфузии, в острых опытах подтвердил наличие не только прессо-, но и хеморецепторов в сосудах различных областей тела животных. Мы не будем подробно излагать содержание ряда этих работ В. Н. Черниговского, поскольку они пользуются широкой известностью и даже заслонили собой значение в принципе подобных же исследований многих предшествовавших авторов.

Из других экспериментальных данных приведем следующие. Имеющие важное значение для клиники сердечный и сосудистый компоненты рефлекса на кровообращение с легочных сосудов изучал В. В. Парин (1941). Рефлекс с сердца на состояние сосудов желудочно-кишечного тракта у жабы обнаружил Гото (Goto, 1954). Рецепторы расположены в стенке правого предсердия. Георгиу с сотрудниками (Gheorghiu, Radulescu, Teodorescu-Exargu, Iagnov) обнаружено наличие рецептивной функции нижней полой вены по общей сосудистой (гипотонической) и сердечной (брадикардической) реакциям. О. П. Минут-Соропига (1953) показала существование термической рецепции подкожных вен. Б. З. Сиротин (1954) установил, что в стенках брыжеечных вен имеются хеморецепторы, участвующие в регуляции дыхания. Ф. Д. Василенко (1955) привел данные о рецепции различных вен к механическим, химическим, температурным и электрическим раздражениям. Количество работ этого рода, как физиологических, так и морфологических интенсивно растет и в нашей стране, и за рубежом.

Накапливаются материалы о влиянии раздражения сосудистых рецепторов на обменные процессы организма, в частности на холестериновый обмен (Т. Г. Пашаев и Г. И. Касимов,^w 1955; К. М. Кагр'аманов, 1956) и на образование адреналина в надпочечниках (С. Р. Оджавердизаде, 1955). Важные работы по (биохимии висцеральных рецепторов проводятся Х. С. Коштоянцем с сотрудниками, а по фармакологии этих рецепторов — в лабораториях С. В. Аничкова, В. В. Закуюова, Н. В. Лазарева, М. Л. Беленького и др. Роль сосудистых рецепторов в общей патологии давно исследуется школой А. Д. Сперанского (В. С. Галкин с сотрудниками, А. Н. Гордиеико, М. Г. Дурмишьян, И. И. Федоров и др.). В общей оценке проблемы нельзя не согласиться с мнением В. С. Галкина (1949), когда он пишет: «Значение огромного рецепторного поля—□ сосудистых стенок — до сих пор недостаточно учитывается в теоретической медицине и почти совсем не учитывается в медицине практической» (стр. IV—V).

Наличие рефлекторных изменений деятельности сердца при раздражении перикарда у животных было отмечено еще А. Б. Фохтом (1920) и Феликсом (Felix, 1925).

Богатый фактический материал в отношении рефлекторных влияний с рецепторов сердца дает клиника. Особенно демонстра-нтка казуистика поврежденных сердца.

Одно из первых клинических наблюдений, свидетельствующих о возбудимости сердца человека к механическому раздражению, принадлежит М. Н. Розанову (1928). Он описал больного с нефиксированным инородным телом (пулей) в сердечной сумке. При этом с точностью эксперимента можно было вызвать ряд рефлекторных явлений вследствие раздражения сердца. Так, пошатывание больного на левый бок вызывало тахикардию, иногда

даже приступ стенокардии. В положении на правом боку больной не испытывал никаких нарушений.

Л. А. Корейша (1934) описал кардио-кардиальные рефлекссы. П. П. Гончаров (1936) в экспериментах на животных разработал метод хронической фистулы перикарда и последовал его рецепцию, установив, что перикард играет роль рефлексогенной зоны, вызывая в определенных условиях торможение сердечной деятельности. Затем, применяя различные экспериментальные методы, получили многообразные рефлекссы с перикарда М. Р. Могендович (1941), В. Н. Черниговский (1941).

Хирурги нередко описывали нарушения сердечной деятельности, возникающие при манипуляциях на сердце. И. И. Греков (1904) привел описание операции на сердце, когда при затягивании шва на левом желудочке произошла длительная остановка сердца. То же наблюдал неоднократно Э. Р. Гессе (1911). Чрезвычайно показателен случай, описанный Н. И. Лепорским (1913), когда при извлечении иглы из сердца у больного наступила длительная остановка сердца и дыхания, сопровождавшаяся судорогами и рвотой.⁴

Нет надобности приводить все описания такого рода, их в литературе имеется много. Клиническое значение висцеральной рецепции разработано нами в ряде статей, опубликованных в свое время (М. Р. Могендович, 1942, 1946, 1947, 1948). Остановимся только на одном заболевании сердца, а именно на грудной жабе, происхождение которой многие авторы рассматривают с точки зрения рефлекторной теории С. П. Боткина. По этой теории большая роль в происхождении приступов грудной жабы отводится раздражению афферентных нервов сердца. Эти приступы, как известно, сопровождаются целым рядом симптомов вегетативного характера, а также чувством страха, болью, которая локализуется не только в области сердца, но широко иррадирует. Вся эта многообразная картина, как считает Н. Д. Стражеско (1925), является следствием раздражения рецепторных окончаний сердечно-аортальных нервов. На такой точке зрения стоят К. К. Монахов (1927), Даниелополу (Danielopolu, 1927), М. М. Губергриц (1932), Н. А. Куршаков (1933), Г. Ф. Ланг (1935), Бергман (1936), Лериш (1937), Е. Н. Коган (1936), В. Ф. Зеленин (1937), Е. С. Шахбазян (1940) и др.

Следует отметить, что в редких случаях заболевания сердца могут симулировать заболевания органов брюшной полости, создавать картину прободной язвы, заворота кишок, аппендицита, гастрита, холецистита и т. д. (В. М. Коган-Ясный, 1932; Д. М. Гротель, 1933; Г. А. Ковтунович, 1935; Н. К. Боголепов, 1949; и др.). Ю. Ю. Джанелидзе (1927) пишет, что в некоторых случаях явления в области живота были настолько резко выражены, что вели к ошибочной диагностике и вынуждали произвести лапаротомию. Надо полагать, что все эти болезненные явления в области живота являлись результатом рефлекторных влия-

пий с пораженного сердца на желудок или другие органы брюшной полости, а также на мускулатуру брюшной стенки. Подобного рода патологические влияния с рецепторов сердца и дыхательного аппарата, которые должны учитываться в сложных вопросах клиники внутренних болезней и хирургии, описаны нами совместно с Н. Г. Сосняковым (1953, 1954).

* □ *

Много внимания уделила вопросу об афферентной иннервации внутренних органов школа Н. Н. Бурденко.

С. С. Брюсовой и В. В. Лебедеко (1930) было предпринято исследование механизмов проведения висцеральной боли. Они выяснили, какие именно спинальные сегменты служат проводниками болевых импульсов от определенных внутренних органов. С этой целью на собаках производилась перерезка спинальных корешков и других нервных проводников. Раздражение рецепторов брюшной полости достигалось пощипыванием, растягиванием или раздуванием органов, впрыскиванием хлористого бария (с целью вызова спазмов) и т. д. При этом учитывались изменения пульса, кровяного давления, дыхания и двигательные реакции.

Авторы убедились, что даже самые широкие техничеки выполнимые радикалтомии не приводят к полному выключению рецепции внутренних органов. После пересечения спинного мозга, эта рецепция также не исчезала полностью, как и после одновременной перерезки обоих пограничных симпатических стволов на уровне V грудного позвонка и даже в комбинации с перерезкой обоих диафрагмальных нервов.

Фактически полиморфностью афферентной иннервации внутренних органов (вместо постулированной Ч. Шеррингтоном скудости их иннервации) объясняется бесплодность многочисленных и разнообразных попыток хирургического лечения висцеральной и «хирургии боли» вообще. Достаточно указать на значительный клинический материал операций с пересечением задних корешков и даже хордотомии, которые не устраняли болевой чувствительности или давали только временный эффект (И. С. Бабчин, 1938). Это происходит вследствие наличия других афферентных путей, имеющих обычно второстепенное значение, но компенсаторно выступающих после выключения главных проводников.

В другом исследовании (В. В. Лебедеко, 1926) было показано, что само по себе вскрытие брюшной полости вызывает гибель отдельных ганглиозных клеток солнечного сплетения. В случаях осложнения опыта подсушиванием внутренних органов или простым перебиранием их в руках, клетки узла претерпевают значительно большие по размерам и тяжести изменения. Эти данные должны предостеречь хирургов от взгляда на лапаротомию как на почти безобидную операцию. Несомненно, что возникающая при этом в результате перераздражения гибель вегетативных

Нервных Клеток не проходит бесследно для функционирования внутренних органов и является в то же время показателем серьезности и длительности реакции организма на такого рода воздействия.

Что касается возможности возникновения болевых импульсов в самом солнечном сплетении, то еще И. О. Зубов (1903) указывал: «Паралич сердца при скоропостижных смертях вероятно часто обуславливается рефлекторным влиянием на сердце со стороны солнечного сплетения» («Положения диссертации»).

Следует помнить также о возможности передачи висцеральных афферентных (и, в частности, болевых) импульсов непосредственно в головной мозг, т. е. минуя спинной, через периартерияльные сплетения и ствол блуждающего нерва (А. М. Гринштейн, 1946). В этом

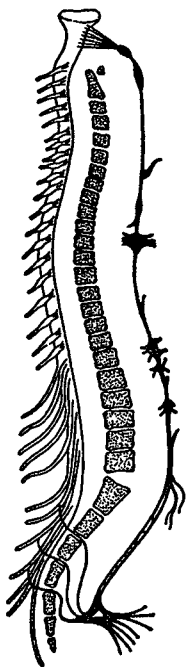


Рис. 3. Схема вагусной цепочки (по Б. М. Соколову, 1943).

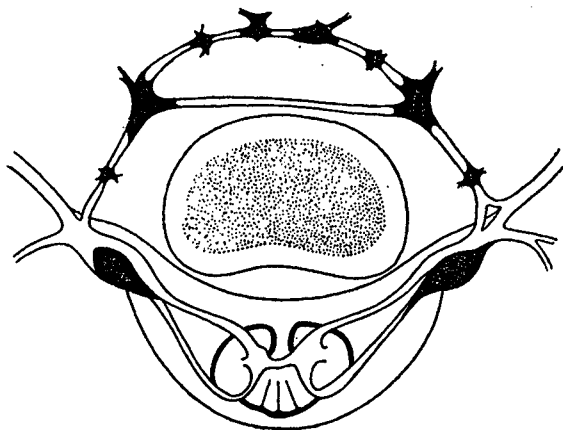


Рис. 4. Схема окологпзвоночного кольцевого нервного сплетения (по Б. М. Соколову, 1943).

отношении представляются весьма ценными морфологические материалы, собранные Б. М. Соколовым (1943) относительно висцеральных нервных связей, сплетений и узлов (рис. 3 и 4). В последнее время эти вопросы разрабатываются Э. С. Толмасковой (1949), Атлас (L. Atlas, 1955), И. А. Булыгиным (1956) и др. исследователями.

Все это, вместе с индивидуальными анатомо-физиологическими вариантами нервных проводников и узлов, делает картину висцеральной рецепции весьма изменчивой, чем создаются дополнительные трудности в диагностике внутренних заболеваний.

Остановимся вкратце на вопросе о корковой части висцерального анализатора. Что процессы, протекающие в коре головного мозга, могут оказывать влияние на деятельность внутренних органов, известно уже давно. Зависимость висцеральных регуляций от больших полушарий, так же как и топография корковой локализации этого анализатора, остается во многом еще неясной. Несомненна большая роль префронтальных отделов коры, по при этом следует помнить указание И. П. Павлова, что «кора служит для проявления нормальной подкорковой деятельности.

< *ми неразрывны».¹

Исторически изучение корковых центров внутренних органов началось сразу же после обнаружения корковых локомоторных центров. Начало этим исследованиям было положено в 1874 г. В. Я. Данилевским, который открыл существование в коре центров висцеральных функций, показав, что лобные доли влияют на деятельность сердца. Затем последовали работы Ленин и Бошфонтэн (Lepine et Bochefontaine, 1875), В. М. Бехтерева и П. А. Миславского (1889); последние изучали влияние раздражения коры на тонус и перистальтику кишечника. Вообще следует отметить, что В. М. Бехтерев по праву должен считаться основоположником представления о наличии вегетативных центров в области зрительных бугров, как и в коре больших полушарий. То, что сделано в этой области до Бехтерева, является противоречивыми и разрозненными фактами. То, что сделано после него, есть продолжение и расширение его исследований. Вклад этой школы в изучение interoцепции в норме и патологии велик.

Харьковский клиницист Ф. М. Опенховский (1889) экспериментально показал регулируемую роль коры в отношении сфинктеров желудка. А. М. Черевков (1889, 1892) изучал корковые влияния на сердечно-сосудистую систему, применяя прямое раздражение мозга. Из своих экспериментов он сделал вывод, что корковые влияния на сердечно-сосудистую систему независимы от влияний на скелетную мускулатуру. Бехтеревым и его сотрудниками описаны разнообразные корковые влияния у животных и человека на сердцебиение, давление крови и дыхание (Бехтерев, 1898), на сокращение селезенки (Э. В. Эрикссон, 1900), на моторику кишечника (В. П. Осипов, 1898), на отделение желчи (Вирепладзе, 1901), на работу почек (А. И. Карпинский, 1901) и другие вегетативные функции.

В «Основах учения о функциях мозга» В. М. Бехтеревым были представлены все данные как экспериментального, так и клинического характера, которые имелись по вопросу о взаимоотношении центральной нервной системы и внутренних органов к началу нашего столетия. Отметим, в частности, что В. М. Бехтерев уже

¹ Павловские клинические среды, 1, 1954, стр. 614.

тогда со всей определенностью утверждал существование специальных афферентных путей для передачи в головной мозг импульсов, дающих общие «ли так называемые органические ощущения, т. е. того, что впоследствии у Ч. Шеррингтона получило название интероцепции. В. М. Бехтерев писал: «Имея в виду, что рефлекторные центры для органических функций содержатся в зрительных буграх, мы должны признать, что к ним же подходят и предварительно в них оканчиваются центростремительные проводники от внутренних органов тела. Отсюда очевидно, что и подкорковыми проводниками, передающими ощущения от этих органов к мозговой коре, должны служить центростремительные волокна, поднимающиеся от зрительных бугров к мозговой коре... Выяснено, что областью органических ощущений в коре являются теменные и центральные извилины» (т. 6, стр. 1201).

Работы В. М. Бехтерева и других сторонников теории кортикальных висцеральных центров в то время не встретили признания со стороны многих физиологов и клиницистов, однако полностью оправдались впоследствии.

То же относится и к корковым нисходящим путям. Неврологическая школа А. М. Гринштейна не только установила наличие безмиелиновых волокон в пирамидном пути (О. С. Вальшонок и З. Ю. Светник, 1935), но и показала то важное обстоятельство, что волокна эти возникают в двигательной зоне коры, а не примешиваются к пирамидным путям ниже коры. Морфологические данные говорят о возможности передачи висцеральных импульсов из двигательной зоны коры как по пирамидному пути, так и по эстрапирамидным путям. Поэтому А. М. Гринштейн (1946) указывает на существование в коре больших полушарий, наряду с соматическими, и висцеральных центров.

В связи с этим возникает ряд вопросов. Во-первых, это вопрос о взаимоотношении соматических и висцеральных центров в коре головного мозга. По А. М. Гринштейну это взаимоотношение определяется тем, что каждый корковый центр является объединенным, т. е. он координирует все компоненты какой-либо определенной сложной функции, как соматические (локомоторные), так и висцеральные (вегетативные). Второй вопрос — вся ли кора состоит из таких сомато-висцеральных центров или они располагаются лишь в некоторых ее частях. А. М. Гринштейн полагает, что вся кора является сомато-висцеральной. На третий вопрос, является ли вся кора равноценной в отношении регуляции висцеральных функций, можно ответить отрицательно. По А. М. Гринштейну, принцип локализованности функций в коре сохраняет свое значение по отношению к висцеральным функциям в такой же мере, как и по отношению к соматическим. Действительно, опытами на животных установлено наличие в коре больших полушарий, а также в мозжечке определенных зон, которые связаны с п. *vagus*, п. *splanchnicus*, п. *chorda tympani*, п. *pelvicus* и другими вегетативными нервами (А. И. Смирнов, 1926; Бэйли и Бремер —

Hailey a. Bremer, 1938; Дэл и Олсон — Dell a. Olson, 1951; Амашан — V. Amassian, 1951; Ньюмэн — Newman, 1952; Видэн — Widen, 1955; Э. А. Асратян, 1956; В. П. Колычев, 1956, и др.). Пул (Pool, 1954) на основании клинических исследований указывает, что представительство внутренних органов в мозгу человека имеется кроме лимбической системы также в моторной и премоторной областях.

Важная роль в развитии физиологии висцерального, как и всех других анализаторов принадлежит методу условных рефлексов. И. П. Павлов неоднократно указывал, что афферентные импульсы из всех внутренних органов и тканей могут доходить до коры. Как и в других анализаторах, эти импульсы могут: а) изменять функциональное состояние больших полушарий, т. е. корректировать их деятельность; б) становиться условными сигналами. Висцеральные импульсы поступают в большие полушария из нижележащих нервных центров, регулирующих вегетативные деятельности организма. В исследованиях И. П. Павлова было точно установлено влияние больших полушарий на центры вегетативных функций в подкорковых областях. Было показано, с одной стороны, что можно выработать условные рефлексы на такие факторы, как пищеварительные железы, и что, с другой стороны, деятельность соответствующих подкорковых вегетативных центров может тормозиться импульсами, приходящими из коры больших полушарий. В частности И. П. Павлов указывал, что внутреннее торможение сказывается и задержкой безусловного рефлекса секреции — собака ест, а слюна не выделяется. Условно-рефлекторная анурия была установлена в лаборатории Л. А. Орбели в 1924 г.

Систематическое исследование висцеральной рецепции методом условных рефлексов было начато, почти 30 лет тому назад К. М. Быковым с сотрудниками посредством выработки рефлексов на раздражения внутренних органов, подобно тому как П. И. Красногорский (1911) вырабатывал условные рефлексы на кинестетические раздражения скелетной мускулатуры. «В руководимых нами лабораториях, — писал К. М. Быков (1949), — исследования были направлены преимущественно на раскрытие моста и роли условного рефлекса в работе разнообразных органов внутренней среды» (стр. 6). Один из первых условных рефлексов с висцеральных рецепторов был получен в 1928 г. Е. С. Ивановой. Она вводила в желудок собаки через фистулу 200 мл воды; это вызывало резкое увеличение диуреза. После 25 таких вливаний было проделано «мнимое» вливание, которое не создаст увеличения количества воды в организме; диурез же и в этом случае увеличивался. В другой серии опытов (Э. Ш. Айрингютянц, 1929) вливание воды в желудок было применено в качестве условного сигнала для деятельности слюнных желез.

В дальнейшем в лабораториях К. М. Быкова были получены условные двигательные рефлексы на раздражение рецепторов

различных отделов желудочно-кишечного тракта и т. д. В этом же направлении вели исследования и другие ученики И. П. Павлова (С. И. Гальперин, М. А. Усиевич и др.).

Значительный вклад в учение о висцеральной рецепции внес С. И. Гальпериным с сотрудниками в отношении деятельности препилорического сфинктера (С. И. Гальперин, 1929), влияния безусловных афферентных импульсов с ротовой полости, желудка и кишечника на деятельность слюнных желез (С. И. Гальперин и Г. Н. Прибыткова, 1934). Кроме того, установлено влияние висцеральных импульсов на условные рефлексy. «В наших опытах, — пишет Гальперин (1936), — впервые было, показано, что интероцептивные импульсы, поднявшись до коры головного мозга, могут изменить ее функциональное состояние (лабильность) и вызвать существенные сдвиги в высшей нервной деятельности» (стр. 75). В дальнейшем в лаборатории этого автора исследования продолжались И. С. Александровым (1940), И. А. Булыгиным (1939, 1940, 1941), И. С. Рубиновым (1940, 1941), А. М. Никитиной (1941), М. Р. Могендовичем (1941), Г. Н. Кузьменко (1947, 1948), Г. И. Буховец (1947, 1949) и др.

Тормозящее влияние висцеральных импульсов на большие полушария методом условных слюнных рефлексy наблюдали Э. Ш. Айрапетьянц и В. Л. Балакшина (1935), И. Т. Курцин (1938) и др. Систематическое исследование зависимости динамики условнорефлекторной деятельности от характера питания проводит лаборатория А. И. Макарычева (1956).

А. И. Смирнов с сотрудниками, развивая теорию функциональных связей между корой и подкорковыми центрами, изучает деятельность некоторых центров продолговатого мозга после фармакологического «ли оперативного выключения всей коры или некоторых участков ее. Изучались функции слюноотделительного и дыхательного центров, а также сердечно-тормозного и желудочно-секреторного центров блуждающего нерва. Удаление *pars praesacruiatum gyri sigmoidei* у собаки вызвало стойкое замедление сердечного ритма; подобное, но временное урежение ритма сердца наблюдалось после инъекции 0,01 г морфина. Было установлено, что после выключения влияний коры, особенно двигательной (кинестетической) зоны, возникала повышенная возбудимость указанных центров подкорки. Кора тормозит нижележащие центры. В свою очередь, подкорковые центры — пищевой, дыхательный, центр кровообращения — своими импульсами могут изменять состояние больших полушарий: висцеральные раздражения создают в подкорке временный очаг возбуждения, влияющий на нору.

Большой интерес представляют исследования Л. С. Черкасовой с сотрудниками (1956), посвященные вопросу о влиянии механического раздражения рецепторов желудка на обменные процессы в условиях нормы и при повреждении коркового конца двигательного анализатора. Исследования проводились на соба-

них, кроликах и белых крысах с хроническими фистулами желудка. Установлено, что растяжение желудка баллоном приводит к резкому понижению содержания сахара в крови в первые 10 минут и некоторому повышению уровня сахара через 30 — 60 минут. Этот же раздражитель влечет за собой значительное понижение способности мозговой ткани к дыханию и повышение проницаемости гликолитических процессов в мышцах. Особенно интересны данные авторов, подтверждающие, что рефлексы с висцеральных рецепторов на обмен веществ осуществляются подкорковыми механизмами: ответная обменная реакция на раздражение механорецепторов желудка у животных с поврежденным корковым концом двигательного анализатора не отличается от таковой у нормальных (контрольных) животных.

Другим методом, имеющим важное значение в установлении корковой локализации висцерального анализатора, является электроэнцефалография. Рядом исследований на животных (Ф. М. Лионца, 1941; Э. С. Толмасская, 1949; В. Е. Делов, 1949; Н. В. Браунштейн, 1956) установлено, что раздражение висцеральных афферентных систем вызывает наибольшие изменения в электрической активности лобных долей.

Широкие влияния са инторецепторов на функции больших полушарий можно проследить и методом хроноаксиметрии. Нами в лаборатории С. И. Гальперина (1941) установлены закономерные изменения хроноаксии скелетных мышц конечностей под влиянием разнообразных раздражений органов дыхания, кровообращения, пищеварения и выделения. Как известно, моторная хроноаксия отражает функциональное состояние коры больших полушарий (Ляпик—L. Lapicque, 1935; Шошар, Шошар и Драбович—L. et V. Chauchard, Drabovitch, 1936; Ю. М. Уфлянд, 1938; и др.).

Методом условных двигательных рефлексов у собак нашей сотрудницей Е. Г. Урицкой (1953, 1955) показано, что раздражение рецепторов желудка растяжением различной степени, как естественным (пищей), так и искусственным (баллоном), изменяет возбудимость двигательной зоны коры: возбужденный в умеренной степени пищевой центр приводит кинестетические клетки коры по механизму отрицательной индукции в тормозное состояние. При слабых, а также при более сильных раздражениях желудка возникает часто обратный эффект—стимуляция двигательного аппарата коры вследствие иррадиации возбуждения. Этому вопросу посвящены также недавние работы Г. В. Скипина с сотрудниками (1955, 1956).

Изменения условного двигательного рефлекса у человека под влиянием приема пищи изучал А. Д. Головский (1954). В нашей лаборатории этот вопрос на человеке изучала Г. З. Чуваева (1954) посредством хроноаксиметрии и тонометрии мышц руки, а Г. Урицкая — посредством изучения скрытого периода условных двигательных рефлексов, выработанных методом предварительной словесной индукции, при-

Таким образом, работами преимущественно советских физиологов доказано, что в центральную нервную систему непрерывно поступает огромный поток висцеральных импульсов, оказывающих иногда глубокое влияние на все функции больших полушарий головного мозга.

Особенно большой интерес (и большую трудность) представляет изучение особенностей функционирования висцерального анализатора у человека и связанный с этим вопрос об осознаваемости внутренних импульсов.

Вопрос этот разрабатывался еще И. М. Сеченовым. Он писал: «В основе всех явлений (нервно-психических. — М. М.) лежит самочувствие — ассоциирование всех впечатлений, идущих извне, с чувствованиями от собственного тела» (1947, стр. 510). В настоящее время исследования в этом направлении ведут П. О. Макаров с сотрудниками (1947, 1949, 1956), А. И. Бронштейн и А. В. Лебединский (1948), А. Т. Пшоник (1949, 1952) и др.

Детальная психо-физиологическая характеристика особенностей висцерального анализатора человека в норме и патологии является еще делом будущего. Какое значение придавал этому вопросу И. П. Павлов, видно из следующих его слов, сказанных при разборе больной — истерички П.: «Может быть во всех этих элементах, которые обусловили это состояние, сердце играло главную роль. Если какие-нибудь неладности в желудке — орган поглубже и попоще, — и то накладывают отпечаток на жизнь, а сердце тем более».¹

Кинестетический анализатор

Мышечная деятельность является одной из основных физиологических функций человека и животных, поэтому изучение регуляции этой деятельности представляет важнейшую задачу современной физиологии. В первую очередь эта задача касается вопроса о мышечной рецепции.

Почти до XIX века мышца обычно рассматривалась морфологами и физиологами как исключительно рабочий орган (эффлектор), не имеющий афферентной иннервации. Долгое время считалось, что мышечная ткань обладает лишь двигательными нервными окончаниями. Все явления мышечной чувствительности, ощущений и боли объяснялись воздействием мышцы на сухожилия и фасции, наличие в которых специальных рецепторов и афферентных нервов было установлено довольно давно. В связи с этим было время, когда на «мышечные веретена» смотрели как на образования либо патологические, либо как на недоразвитые мышечные волокна с обычной двигательной функцией. Рецептивная функция этих образований была установлена экспери-

¹ Павловские клинические среды, 2, 1955, стр. 67.

ментальным путем посредством перерезки спинномозговых корешков у кошек и обезьян (Ч. Шеррингтон, 1894) и у лягушек (Д. Полумордвинов, 1902). Что касается рецепторных нервных окончаний в скелетных мышцах, то они были описаны С. И. Чирьевым (1879), Кершнером (Kerschner, 1888), Руффини (Ruffini, 1893), А. С. Догелем (1901) и др.

По нашим данным, одним из первых ученых, указавших отарделенно на наличие собственной мышечной рецепции, был Матвей Пекэн, который в своем труде «Физиология, или наука о естестве человеческого» (1787) указывал, что все мышцы «одарены тонкими чувствованиями». Французский ученый того времени Биша также обратил внимание на ощущения, возникающие в мышцах, особенно в связи с их утомлением.

Один из основоположников наших знаний о рецепции мышц Бэлл (1830) назвал ее «шестым чувством». Он поставил важнейший вопрос о существовании «нервного кольца» между мышцей и мозгом, тем самым обнаружив рефлекторную саморегуляцию мышечной деятельности. Ч. Бэлл указывал, что если это «нервное кольцо» прервано перерезкой двигательного нерва, то прекращается движение, а если прерван чувствительный нерв, то исчезает ощущение (рецепция) состояния мышцы и поэтому нарушается регуляция ее деятельности.

Вебер (1848) привел наблюдения на больных, у которых координация движений была сохранена несмотря на полную потерю кожной рецепции. Таким образом он отграничил мышечные ощущения (рецепцию) от кожных. Клод Бернар (1858) воспроизвел аналогичное явление в опытах на лягушках, показав, что удаление кожи не нарушает движений, тогда как перерезка задних корешков нарушает координацию движений вследствие потери мышечной рецепции. Дюшен (Duchenne, 1867) мог вызвать изолированное мышечное ощущение у человека с обнаженными мышцами, прикладывая к ним электрическое раздражение. Многочисленные экспериментальные и клинические наблюдения этого рода принадлежат В. М. Бехтереву. Так, в работе «К физиологии равновесия тела» (1883) он указывает на значение афферентных импульсов с периферии (кожных ощущений и мышечно-суставной рецепции). В дальнейшем С. Замков (1911) на основании клинического наблюдения (болезнь Фридрейха) обнаружил у ооального отсутствие не всех мышечных ощущений, а только высшие рецепции мышечного сокращения, тогда как рецепция положения конечности, а также рецепция силы тяжести и пассивных движений была сохранена. Вопрос о детализации мышечно-уставной рецепции заслуживает специальной разработки в физиологии и патологии.

Так в предначертанных Ч. Беллом рамках «нервного кольца», г. с. замкнутой системы саморегуляции мышц, и продолжалось исследование этого вопроса Шеррингтоном (1906), подчеркивающим наличие собственной рецепции мускулатуры термином

проприоцепция. В этом же плане шли исследования Магнуса (Magnus, 1924) и многих других авторов.

Гофман (1922), введя термин «Eigenreflexe» еще раз подчеркнул исключительно узкое значение мышечной рецепции в регуляции моторики. Он даже считал, что «Eigenreflexe» не имеют никакого отношения к общей рефлекторной деятельности организма, и поэтому отличал их от «Fremdreflexe», — посторонних, побочных рефлексов, к которым отнес все экстероцептивные (кожные) рефлексы.

По-иному развевывалось изучение этого вопроса отечественными физиологами. Сюда прежде всего относится указание И. М. Сеченова (1866, 1878) на роль мышечного чувства для ориентации человека в окружающем мире: на основании этого чувства формируется не только координация движений, но и сложное восприятие пространства и времени. Мышечное чувство возникает из суммы «темных ощущений», которые сопровождают всякое движение. По мнению И. М. Сеченова, «ощущения с кожи и мышц, сопровождая начало, конец и все фазы каждого мышечного сокращения, определяют продолжительность каждого из них в отдельности и последовательность, с которой одна мышца сокращается вслед за другой» (1935, стр. 244).

Разбирая далее вопрос о регуляции движений, И. М. Сеченов указывает на присущую человеку способность воспринимать и оценивать с определенной точностью всякое изменение в положении и перемещении частей своего тела, независимо от того, происходит ли это изменение пассивно или благодаря активности мышц. «Ощущения, — пишет И. М. Сеченов, — которыми сопровождаются такие перемены, имеют смешанное происхождение, родясь из натяжений и расслаблений кожи и подлежащих слоев, преимущественно вблизи сочленений, равно как из активных сокращений и пассивных растяжений участвующих в перемещении мышц. Нет сомнения, что эти ощущения, несмотря на их смутность, играют руководящую роль в деле координации сокращений отдельных мускулов...» (1923, стр. 71). Не только определение положения частей тела и восприятие движений, но и оценка веса грузов, размеров предметов, направлений и т. п. осуществляется при участии мышечной рецепции. Анализируя функцию глубинного (стереометрического) зрения, А. А. Ухтомекий пишет: «Дело идет при этом о комплексном рецепторе, направленном на метрическое восприятие форм в трех измерениях и представляющем собой координированное сочетание одновременных зрительных и мышечно-проприоцептивных рецепций со вспомогательными осязательными рецепциями» (1945, стр. 175).

В течение XIX столетия накапливался экспериментальный материал, расширявший наши представления о роли мышечной рецепции в координации движений и особенно в создании и поддержании мышечного тонуса, без которого немислимы ни точные движения, ни сохранение определенного положения тела.

Вебер (1848) назвал «чувством силы» те ощущения напряжения мышц, которые способствуют более точному определению веса и отличие от более простого ощущения пассивного надавливания лежащей тяжестью. В дальнейшем Эрб и Вестфаль (1875) описали широко используемый в настоящее время в медицине коленный рефлекс, возникающий при механическом раздражении сухожилия четырехглавой мышцы бедра. Этот рефлекс является результатом раздражения проприоцепторов быстрым растяжением мышцы при ударе по сухожилию.

Тогда же ученик И. М. Сеченова П. А. Спиро (1876) выдвинул положение о существовании в пределах спинного мозга механизмов, координирующих локомоторные движения. При этом была найдена закономерность, через много лет названная Ч. Шеррингтоном (1893) реципрокной иннервацией, базирующейся на ипроприоцепции.

Широко обоснованные и тщательно обдуманые высказывания И. М. Сеченова о роли мышечного чувства как «дробного анализатора пространства и времени», относящиеся к периоду 1863—1878 гг., послужили отправным пунктом для исследований ряда отечественных и зарубежных авторов. Большим подспорьем в этом отношении послужило открытие С. И. Чирьевым (1879) афферентных нервных окончаний в скелетных мышцах. И. Г. Оршанский (1884) установил, что у человека мышечное утомление влияет на электровозбудимость мускулатуры и сухожильные рефлекссы двуфазно: сперва повышает, затем понижает их. Интересно сравнить это с данными современных авторов, полученными на изолированных мышцах. По А. Гоциридзе (1930), изучавшему в лаборатории И. С. Бериташвили изменение возбудимости мышцы при ее растяжении, даже на денервированной мышце лягушки обнаруживается следующее: при малой нагрузке возбудимость повышается, а при большой — уменьшается. В. А. Мужеев (1935) нашел, что скрытый период сокращения изолированной мышцы под влиянием нагрузки также изменяется двуфазно: нагрузка до некоторого предела сопровождается увеличением скрытого периода; дальнейшее увеличение нагрузки вызывает укорочение скрытого периода. Вопрос, очевидно, нуждается в дальнейших исследованиях.

В 1887 г. вышла работа Гольдшейдера (Goldscheider) «Атаксия и мышечное чувство», в которой изучалось мышечное чувство у человека в норме и при патологии двигательной сферы, для чего определялось восприятие пассивных и активных движений, и также положение частей тела в пространстве. Этим автором установлена различная чувствительность сочленений человеческого тела к восприятию пассивных движений.

Имеются три категории сочленений в этом отношении: высокочувствительные — плечевой, лучезапястный и пястнофаланговый суставы; среднечувствительные — локтевой, тазобедренный и

коленный; малочувствительные — голеностопный и фаланговые суставы.

Следует заметить, что, по новым данным нашей лаборатории (Л. Б. Губман, 1956), чувствительность сустава зависит от направления движения. Один и тот же сустав, а именно локтевой, дает при движении в горизонтальном направлении ошибку в два раза большую, чем в вертикальном.

В 1899 г. появились работы русских авторов — М. Н. Жуковского «О памяти пассивных движений» и М. П. Фалька «Опыты над памятью расстояний, воспринимаемых при помощи движений руки». Предложенный М. Н. Жуковским прибор для исследования мышечного чувства руки, названный им кинематометром, имел широкое распространение в психо-физиологических лабораториях и применяется до сих пор. М. П. Фальк изучал мышечное чувство руки на самом себе в течение многих лет и применял прибор собственной конструкции в виде тележки на колесиках для движения предплечья. Им было установлено, что воспроизведение движения точнее вечером, чем утром. Недостатком работы является субъективно-психологическая позиция автора.

Далее следует отметить вышедшую в 1909 г. из лаборатории В. М. Бехтерева диссертацию Г. Е. Шумкова на тему «Воспроизведение двигательных раздражений активного характера в зависимости от истекшего времени». Автор изучал мышечно-суставное чувство у здоровых людей, пользуясь кинематометром Жуковского для воспроизведения активных движений руки. Он установил, что наиболее точными при воспроизведении являются движения в пределах 1—20°, менее точными — от 21 до 40° и еще менее точными — от 41 до 60°. Интервал наибольшей точности: для сгибательных движений — 15 секунд, а для разгибательных — непосредственное воспроизведение, т. е. без интервала.

Конечно, мышечная рецепция тесно связана с кожей. Не всегда их возможно дифференцировать, ибо практически они работают в той или иной степени совместно. Поэтому во многих случаях приходится говорить о кожно-мышечной рецепции как едином функциональном комплексе афферентных систем человека, хотя экспериментально их удается разъединить (К. С. Ратнер, 1954; Чемберс и Гиллиат — Chambers a. Gilliat, 1954).

В наших исследованиях (М. Р. Могендович и И. Ю. Каем, 1935) кожно-мышечная рецепция была введена как метод исследования ориентации слепых людей. Дело в том, что имеющиеся в литературе данные ряда авторов по сравнительному изучению точности определения направления (пеленгации) звука слепыми и зрячими, противоречивы. Одни утверждали, что звуковая ориентация слепых выше, чем зрячих, другие — что она ниже. Между тем, вопрос этот имеет не только теоретический, но и практический интерес. Ознакомление с литературой показало, что все изучавшие этот вопрос учитывали ориентировку на звук только по словесным указаниям испытуемых. Мы применили для этого

иместо словесной реакции движение руки, устанавливающей в направлении звука стрелку специального прибора.

В большом зале устанавливалось по полуокружности 10 электрических звонков на равном расстоянии (по хорде 2,1 м) один от другого. Радиус равнялся 6 м. В середине диаметра помещалось кресло, в которое усаживался испытуемый. Перед ним на столе находился прибор со стрелкой, которую он держал определенным образом. Стрелка свободно вращалась по дугообразной шкале, разделенной на градусы. Испытуемому (если это был зрячий, то ему завязывали глаза) давалась инструкция: «В разных местах комнаты будут раздаваться звонки. Вы должны внимательно прислушиваться и быстро ставить стрелку» точно в том направлении, откуда раздается звонок». Голову разрешалось свободно поворачивать.

Результаты этих исследований выявили, несомненно, большую точность показаний кожного и мышечного анализаторов слепых по сравнению со зрячими. Наиболее часто у слепых встречалась ошибка в 6—10°, а у зрячих она была равна 11—15°. В группе испытуемых, допускавших минимальные ошибки (до 5°), зрячие отсутствовали вовсе. Таким образом, применение объективного (двигательного, основанного в значительной степени на кинестезии) метода показало, что точность звуковой и кожно-мышечной ориентации у слепых значительно выше, чем у зрячих. Конечно, «пч» является результатом условнорефлекторного приспособления слепых к своему дефекту.

Далее мы решили включить в исследование еще один внутренний рецептор — вестибулярный аппарат внутреннего уха, являющийся анализатором перемещения головы в пространстве — «анализатором пространства» (Н. А. Попов, 1920; Н. И. Одинец, 11)53). Этот афферентный прибор имеет ближайшее отношение к моторике человека и животных (Ч. Шеррингтон, 1906; Магнус, 1924; А. Н. Крестовников, 1951) и к кинестезии. Каковы его функции при отсутствии зрительного анализатора? Попытке выяснения этого вопроса, относящегося к проблеме взаимоотношения внешних и внутренних анализаторов, мы уделили место в своих исследованиях по вышеописанной методике. Совместно с И. Ю. Каемом (1935) мы изучали точность двигательной реакции на звонок (пеленгацию) до и после раздражении вестибулярного аппарата вращением в кресле Барани. В результате мы установили, что дезориентация, вызываемая вращением, сильнее «называется на зрячих людях, чем на слепых. У первых проба с вращением вызывает ухудшение точности пеленгации (определения направления звука) в среднем на 1,0° после пятикратного вращения, и на 2,4° после десятикратного вращения. У слепых же вращение почти не сказывается на точности определения направления звука. Некоторое ухудшение результата пеленгации обнаруживается у слепых лишь в первые секунды после вращения, тогда как у зрячих оно длится не менее 40 секунд. Это

свидетельствует о специфических различиях в функциях вестибулярного анализатора у слепых и зрячих. У первых он функционирует более совершенно, что является результатом тренировки взаимодействия корковых концов анализаторов в условиях выпадения одного из них.

Действительно, исследованиями т\ Г. Куликовского (1927), Н. Н. Лозанова (1938), К. Л. Хгоюва (1952) и др. доказано, что и у зрячих вестибулярный анализатор подвергается тренировке, при этом уменьшается интенсивность соматических и вегетативных рефлексов, возникающих при его раздражении.

Отечественная физиология накопила богатый материал, детализирующий значение проприоцепции в регуляции двигательной сферы (Ж- И. Израэльсон, 1913; И. С. Бериташвили, 1913; К. И. Кунстман и Л. А. Орбели, 1924; К. Х. Кекчеев, 1946; и др.). И. С. Бериташвили в ряде работ показал, что фазные движения зависят от проприоцептивных раздражений и описал многочисленные факты изменчивости этих рефлексов под влиянием различных внешних и внутренних воздействий. Как писал А. А. Ухтомский, «тяжесть — самое неизбывное и постоянное поле, от которого (наряду с электромагнитным полем) ни одно существо никогда на земле не освобождается» (1945, стр. 53). В значительной степени именно проприоцептивные рефлексы обеспечивают активное удержание положения тела в этом постоянно действующем поле. Мускулатура, которая противостоит при активном положении тела силе тяжести, может быть названа антигравитационной мускулатурой.

Еще И. М. Сеченовым было показано, что характер рефлекторной реакции конечности лягушки зависит от исходного положения зависят от проприоцептивных раздражений, и описал много-раздражение вызывает разгибание конечности, если исходным было состояние флексии, и наоборот, возникает сгибание, если в момент раздражения конечность находилась в состоянии экстензии. Дальнейшему подробному изучению подобного рода явления под именем переключения (Schaltung) были подвергнуты на теплокровных животных Магнусом (1924). Несомненна значительная роль в этих явлениях проприоцепции.

Шеррингтоном (1906) детально изучена роль проприоцепции в центральных механизмах реципрокной иннервации. Открытие коркового механизма этих явлений принадлежит Н. А. Миславскому (1887) и Н. Е. Введенскому (1896). До этих исследований давно замеченное расслабление антагонистов при возбуждении агонистов считалось не центральным, а периферическим явлением (Декарт, Ч. Белл). Ч. Шеррингтоном была также разобрана роль мозжечка как головного ганглия проприоцептивной системы, и отмечена интеграция в деятельности проприоцепторов и вестибулярного аппарата внутреннего уха, которые могут рассматриваться как функционально единая афферентная система. Роли мозжечка в регуляции локомоторных и вегетативных функ-

ии/1 организма посвящены работы школы Л. А. Орбели (1935) и Д. Крейндлера (Kreindler, 1952).

Большое значение¹ имеет открытый К. И. Кунстмани Л. А. Орпели (1924) феномен нарушений в двигательной сфере после мсафферентации конечности. По-видимому, с проприоцепцией должен связываться тот факт, что хронаксия мышц во время статического напряжения, длящегося несколько минут, увеличивается (Фредерик — Frederick, 1924; Д. А. Марков, 1929; Ю. М. Уфлянд, 11138). В лаборатории А. А. Ухтомского Д. Г. Квасовым (1933) выяснено, что слабые проприоцептивные импульсы в своем действии на экстероцептивные рефлексы дают фазу экзальтации, и сильные — фазу угнетения. И. С. Беритов и А. Н. Бакурадзе (1943) и И. В. Данилов (1953) изучали влияние растяжения мышцы на функциональное состояние спинальных центров¹.

Л. В. Латманисова, Ю. М. Уфлянд и Н. М. Шамарина (1932) показали, что изменение возбудимости мышц связано с величиной нагрузки, длительностью и характером выполняемой работы. К. М. Уфлянд и В. Г. Куневич (1937) установили, что растяжка мышц грузом вызывает удлинение хронаксии симметричной мышцы. В начале растяжения возникает кратковременная стадия укорочения хронаксии, сменяющаяся удлинением ее. Если проприоцептивное раздражение сопровождается кожным, то хронаксия возрастает еще больше. Следует заметить, что сдвиги хронаксии во время мышечного напряжения можно связывать с состоянием в этот момент центральной нервной системы, что, конечно, зависит от проприоцептивных импульсов.

В недавнее время систематическую работу в области изучения проприоцепции у человека проводил К. Х. Кекчеев (1946), предложивший ряд приборов для ее исследования. В его лаборатории (Т. И. Белова и К. Х. Кекчеев, 1936) изучены возрастные изменения мышечной рецепции, а также особенности этой рецепции у слепых людей. Кроме того, показано, что в порядке ишиомодельствия анализаторов проприоцептивные раздражения ньювают отчетливые изменения возбудимости зрения и слуха. Илияние мышечной работы на вкусовую рецепцию показано Л. Е. Кроль-Лифшиц (1934) и Н. В. Тимофеевым (1934).

Со времени открытия С. И. Чирьевым (1879) рецепторных нершгых окончаний в мышцах и разработки морфологии мышечных рецепторов (А. С. Догель, 1897; Д. Полумордвинов, 1902) (к)ию признано, что мышечно-суставной афферентный аппарат принимает активное участие в рецепции всех наших произвольных и непроизвольных движений. Ученик В. М. Бехтерева И. В. Боро-1П1КОВ (1900) указывает, кроме того, что ощущения, возникающие во время покоя мышцы, также присущи собственно мышечной

¹ Экспериментально и клинически влияние сухожильно-мышечного натяжения на состояние двигательного аппарата изучалось М. Ф. Стома (1955) в I лаборатории Ю. М. Уфлянда.

чувствительности и столь же разнообразны, как и кожная чувствительность. Этот автор считает, что название «кинестетические ощущения» является наиболее подходящим для этих явлений. В результате своих экспериментальных исследований на собаках И. В. Боровиков пришел к выводу, что расстройство ощущения положения конечностей и координации движений при повреждениях задних столбов не находится в зависимости от кожных ощущений. Все виды кожной рецепции могут быть сохранены, но координация движений расстраивается в большей или меньшей степени. Клинику вопроса изучал Я. Б. Чудновский (1907).

По физиологическим данным, механизм раздражения мышечных рецепторов в адекватных условиях заключается в том, что при каждом сокращении мышцы сокращаются и заложенные в ней волокна веретенообразных клеток. Механическая работа, развиваемая волокнами, достаточна для раздражения лежащих между ними нервных окончаний, особенно если принять во внимание, что самая форма этих окончаний — спиральные ленты и крупные плоские утолщения — облегчают полную утилизацию слабого механического эффекта. Весьма вероятно также, что веретенообразные клетки подвергаются сдавливанию со стороны окружающих мышечных волокон во время их сокращения.

Кроме указанных, имеются рецепторы и в соединительнотканном образовании. Мышечно-суставной аппарат обладает рецепторами разной степени сложности и различных функций. Все они в сумме и являются рецепторными аппаратами сложного двигательного анализатора, заканчивающегося в коре больших полушарий кинестетическими клетками. Строение мышечных рецепторов подробно изложено в книге Крид, Денни-Броун, Икклс, II и др. и Шеррингтон (1935). Новые морфологические данные по этому вопросу в возрастном аспекте представлены М. М. Курепиной (1953), В. И. Пузик (1954) и Л. К. Семеновой (1954).

По данным М. М. Курепиной, в зрительных буграх новорожденного признаки миелинизации обнаруживаются в большей или в меньшей мере во всех афферентных системах за исключением висцерального анализатора (паравентрикулярной формации). Особенно богато миелинизированными оказываются волокна кожного и двигательного анализаторов.

Рецепторный аппарат скелетной мускулатуры весьма разнообразен гистологически. Формирование рецепторного аппарата в мускулатуре конечностей начинается у человека с 16—17 недель внутриутробного развития и проходит в форме концентрации соединительнотканых клеток с последующим вращением нервного волокна. У плода 6—7 месяцев рецепторы уже инкапсулированы. Интересно, что рецепторный аппарат мускулатуры ног к моменту рождения представляется по сравнению с руками

¹ Рецепторы этого рода имеются почти во всех скелетных мышцах, за исключением диафрагмы, мимических мышц лица и глазных мышц.

более разнообразным « сложным (Л. К. Семенова, 1954). Про*приоцепторы у новорожденного оказываются морфологически высоко развитыми, тогда как мышечные волокна и соединительная ткань являются еще относительно мало дифференцированными. Дальнейшая возрастная морфология проприоцепторов, показывающая их изменение и развитие вплоть до зрелости организма, изучалась М. А. Калугиной (в лаборатории А. Н. Миславского) и В. И. Пузик.

Следует также отметить наличие поливалентности нервных окончаний в скелетной мускулатуре человека. Как указывает Л. К. Семенова (1954), очень часто на препаратах можно видеть, как от нервного стволика идут волокна к проприоцепторам («веретенам»), к сосудам, к соединительной ткани и мышечным волокнам.

Величина порогового раздражения сухожильного рефлекса, г. е. минимальная сила натяжения сухожилия, до настоящего времени точно не определена. Денни-Броун и Лиддел (Denny-Brown a. Liddel, 1927) установили, что при средней длине мышечных волокон 4 см, внезапное растяжение, не превышающее 10 ц, вызывает рефлекторный ответ. Это указывает на большие возможности рефлекторных воздействий со стороны проприоцепторной, а также на большую их возбудимость. Мышцы — не просто пассивные исполнители, реализующие лишь импульсы, приходящие из нервных центров. Даже в механизме волевых движений человека участвует проприоцептивная импульсация по «нервному кольцу» с рецепторов мышцы-антагониста через нервные центры на сокращающуюся мышцу (В. С. Русинов и С. А. Чугунов, НМО). Недавно Бойд и Робертс (Boyd a. Roberts, 1953) в опытах на децеребрированных кошках установили, что импульсация с проприоцепторов начинается только при определенном «критическом» положении сустава. По-видимому, пороговая величина проприоцептивных раздражений близка к тем мельчайшим движениям в суставах человека, которые могут быть осознаны и воспроизведены (Гольдшейдер; К. Х. Кекчеев).

Некоторые важные свойства проприоцепторов были исследованы Ш. Б. Адрианом (Adrian) и его сотрудником Мэттьюсом (Matthews) как на холоднокровных, так и на теплокровных животных. Электрофизиологически установлено, что афферентный нерв, связанный с одной веретенообразной клеткой (рецептором), дает при быстрой растяжке мышцы серию («залп») импульсов. Это помучается уже при 1—2 г нагрузки. Адриан (1931) пишет, что на жнейшими признаками реакции мышечных рецепторов лягушки нилшотся весьма медленная адаптация к постоянному раздражению и ритмический ход импульсов в каждом нервном волокне. И ^многочисленные опыты с мышцей млекопитающих обнаружили и здесь столь же продолжительный разряд при постоянстве натя-
lueniiH...» (стр. 50). Это дало основание А. А. Ухтомскому ска-
WI п., что «длительное отсутствие адаптации в проприоцепторах

является филогенетическим достижением». - Таким образом, состояние внешнего покоя тела поддерживается непрерывной деятельностью проприоцепшш.

Мэтьюс (1933) выделяет четыре группы мышечных рецепторов: At, A₂, B и C. Им же показано, что импульсы от мышечных рецепторов распространяются по афферентным проводникам быстрее, чем импульсы от кожных рецепторов. Установлено закономерное отношение между частотой афферентных импульсов и степенью растяжения мышцы. Это отношение оказалось логарифмическим: частота изменяется как логарифм веса груза, растягивающего мышцу. Интересно отметить, что во время периода укорочения (сокращения) мышцы проприоцептивные импульсы прекращаются («зона молчания»), но когда начинается расслабление мышцы, снова возникает поток афферентных импульсов.

А. М. Марусева (1947) выяснила, в какой степени деятельность проприоцепторов связана с функциональными свойствами мышц. На основании опытов на лягушках А. М. Марусева делит Проприоцепторы на три группы (I, II, III) по скорости их адаптации. Характер ответа при раздражении проприоцепторов связан как с различным строением рецепторного аппарата, так и с механическими условиями их раздражения, а также с функциональным состоянием рецепторов.

Функциональное состояние (возбудимость) самих проприоцепторов как периферических образований регулируется центральной нервной системой через симпатические пути посредством адаптационно-трофической иннервации (Л. А. Орбели; 1923). В отношении рецепторов скелетной мускулатуры лягушки (нервно-мышечных веретен) доказано существование эфферентных симпатических волокон, исходящих из клеток пограничного ствола (А. М. Марусева, 1942). Некоторыми авторами они описываются как «тонкая» иннервация скелетных мышц.

В продолжение работ школы Л. А. Орбели о наличии центральных нервов симпатической системы, регулирующих возбудимость проприоцепторов, появились работы Лекселла (Leksell, 1945) и Каффлера с сотрудниками (Kuffler a. Williams, 1953). Лекселл показал, что раздражение этих волокон способствует усилению разрядов (импульсов) мышечных «веретен». По данным Гент и Каффлера (Hunt a. Kuffler, 1951) посредством указанных волокон центральная нервная система поддерживает активность «веретен» во время расслабления (или сокращения) мышцы, что служит, по-видимому, как для стимуляции тонуса скелетных мышц, так и посредством моторно-висцерального рефлекса для поддержки деятельности сердечно-сосудистой системы, поскольку уровень функционирования последней неразрывно связан с кинестезией (см. главу 9). По-видимому, исключительно важная роль во взаимодействии между скелетной мускулатурой и висцеральными органами принадлежит сетевидной формации головного мозга, изучавшейся В. М. Бехтеревым (1885) в лабо-

ратории Флексига (Flechsig), И. С. Беритовым (1937, 1948), Магун и Морузци (Magoun, Moruzzi, 1949—1955) и др.

Недавно Гранит (Granit, 1955) у кошек под хлоралозным наркозом раздражал моторную зону коры одиночными ритмическими импульсами и одновременно регистрировал биотоки задних корешков поясничных сегментов. Установлено активирование «нервен». Последние возбуждались наиболее активно при итеративном раздражении моторной зоны коры. Гранит считает, что афферентное, идущее с коры возбуждение мышечных «веретен», представляет собой один из механизмов мышечного тонуса: повышенная активность этих рецепторов оказывает «проторяющее» действие на мотонейтроны передних рогов спинного мозга и этим активно способствует поддержанию тонического сокращения.

Итак, благодаря симпатической иннервации регулируется возбудимость и активность проприоцепторов, и таким способом одна афферентная система, может влиять на другую (Т. П. Дмитриева и М. Р. Могендович, 1956). В связи с этим следует заметить, что среди нескольких механизмов образования доминантной зависимости А. А. Ухтомский выделяет «самоподкрепление проприоцептивными рефлекторными циклами».

**
□

Рядом исследований было показано огромное значение мышечно-суставной рецепции в создании и регуляции тонуса скелетной мускулатуры. Давно уже Бронджест (Brondgeest, 1869) установил, что лапка спинальной лягушки на деафферентированной стороне висит в совершенно расслабленном состоянии, хотя и не парализована, в то время как другая, интактная лапка несколько подтянута, так как обладает мышечным тонусом. Это и есть рефлекторный тонус проприоцептивного происхождения, проявление «нервного кольца». Бастиан (Bastian, 1885) расширил это понятие, ввел термин «кинестезия» и указал ее значение в формировании речи. Этот же термин преимущественно применил И. П. Павлов. В последнее время пограничная область между анатомией и физиологией, изучающая движения тела, именуется кинезиологией (М. Ф. Иваницкий, 1955).

Ч. Шеррингтоном было показано, что патологический вид тонуса — децеребрационная ригидность — также есть явление рефлекторное и что соответствующие рефлекторные дуги начинаются рецепторами, заложенными в самих мышцах. Лабораторией Магнуса установлена роль проприоцепторов в статике и динамике тела, в частности в сохранении положения тела, определенной высоты, а также в выполнении различных движений. Исходный тонус Магнуса заключается в следующем: если у децеребрированной кошки, спокойно лежащей, повернуть голову, то степень сокращения мышц (тонус конечностей) меняется, они принимают новое положение. Это явление, оказавшееся закономерным,

явилось началом большого ряда работ Магнуса и его сотрудников по изучению установочных рефлексов.

Необходимо отметить значительное участие мышечной рецепции в механизме реципрокной иннервации мышц-антагонистов у человека. Смена сокращения агонистов сокращением антагонистов встречается постоянно в движениях человека (например в акте ходьбы), а также в трудовых и спортивных движениях (например работа пилой, напильником, молотком, всякого рода вращательные движения). В основе этих движений ритмического характера лежит механизм реципрокной иннервации, который связан с проприоцептивными импульсами. Гофман (1922) и А. Ф. Самойлов (1930) доказали, что эти импульсы имеют большое значение в выполнении и координации двигательных актов, что их влияние распространяется <как на пирамидную, так и на экстрапирамидную систему иннервации.

Таким образом, рецепторы, находящиеся в мышцах, суставах и сухожилиях, являются начальным звеном мощного кинестетического анализатора, высший отдел которого находится в коре больших полушарий, а промежуточные звенья — на разных уровнях центральной нервной системы, в особенности в мозжечке. Мозжечок является, следовательно, частью кинестетического анализатора, осуществляющей наряду с подкорковыми стволовыми центрами двигательные безусловные рефлексy. Он включен в путь всех проприоцептивных импульсов, поступающих с периферии в кору больших полушарий (Крейндлер — Kreindler, 1952).

Сложнейший анализ и синтез кинестезии совершается в коре головного мозга. Однако еще остается невыясненным вопрос: каким образом кинестетические раздражения связаны с соответствующими двигательными актами — безусловно- или условно-рефлекторно, т. е. являются ли они врожденными или индивидуально приобретенными. Во всяком случае бесспорно павловское положение, что раздражению определенных кинестетических корковых клеток отвечает определенное движение, как и обратно: пассивное воспроизведение определенного движения посылает в свою очередь афферентные импульсы в те кинестетические клетки коры, раздражение которых активно производит это движение. Указанные влияния могут иметь и тормозящий характер типа субординации: установлено, что при раздражении двигательной зоны коры у кошек возникает торможение коленного рефлекса (Оке—Ochs, 1955). Из других влияний на коленный рефлекс укажем, что Эмери (F. Emery, 1925) показал влияние температурных раздражений на амплитуду коленного рефлекса. Возможность выработки условного коленного рефлекса установлена школой В. М. Бехтерева (Е. А. Шевалев, 1926).

Первое точное исследование кинестетического анализатора методом условных рефлексов принадлежит Н. И. Красногорскому (1911). Он установил афферентную природу так называемой двигательной области коры, доказав, что кинестетические раз-

сражения превращаются в условные пищевые возбудители; пассивное движение конечности становится условным сигналом и приобретает способность вызывать условную слюнную секрецию, если движение некоторое число раз совпадало с пищевым подкреплением.

Разбирая интрацентральный механизм этих рефлексов, П. П. Павлов указывал на наличие двусторонних связей между корковыми центрами анализаторов. «...Когда два нервных пункта связаны, объединены, нервные процессы двигаются, идут между ними в обоих направлениях... Когда за поднятием лапы дается еда, раздражение несомненно идет из кинестетического пункта к пищевому центру. Когда же связь образована, и собака, имея пищевое возбуждение, сама подает лапу, очевидно раздражение идет в обратном направлении».¹

Вскоре из лаборатории В. М. Бехтерева вышла экспериментальная работа Ж. И. Израэльсона (1913) о топической дифференциации сочетательно-двигательного рефлекса на кожные и мышечные раздражения. Опыты на собаках показали, что мышечно-суставное раздражение проводится преимущественно волокнами заднего спинального столба той же стороны. Было отмечено, что топическая дифференциация (локализация) возникает для кинестетических раздражений значительно быстрее, чем для кожных (механических, а особенно тепловых), т. е. процесс генерализации оказывается для кинестетических раздражений наиболее коротким.

Так был начат на животных физиологический анализ механизма так называемых произвольных движений. И. П. Павлов с сотрудниками уделял этому вопросу много внимания. В школе И. П. Павлова в последующем изучение коркового конца кинестетического анализатора вели, кроме Н. И. Красногорского, И. М. Архангельский, 1922; А. Г. Иванов-Смоленский, 1925; К). Конорский и С. Миллер 1936; С. В. Клецов, 1940; Н. А. Подкопаев, 1940; М. К. Петрова, 1941; Г. В. Скипин, 1941 и др.

В настоящее время общепризнано, что корковое «представительство скелетно-мышечного аппарата в высшей степени тонко и подробно, может быть равно в этих отношениях представительству внешних энергий, как звуковая и световая...»² В соответствии с мнением А. А. Ухтомский (1927) в своей статье «Парабиоз и домилита» говорил о том, что двигательный аппарат не является «механизмом первичной конструкции», его деятельность следует рассматривать как результат упражнения.

Необходимо подчеркнуть, что мышечно-суставная рецепция вовлекается в систему реакций вместе с осуществлением движения, т. е. вторично. «Каждый раз с наступлением рефлекторного движения от первичного внешнего раздражения в мышцах

¹ И. П. Павлов. Собрание сочинений, III, 2, 1951, стр. 185.

² Там же, стр. 141.

возникает множество вторичных проприоцептивных раздражений. Возникающие импульсы действуют на центральную нервную систему и вызывают рефлекторные реакции через те отделы мозга, на которые эти импульсы действуют непосредственно» (И. С. Беритов, 1948. стр. 75). В последнее время эти вопросы разрабатываются П. К. Анохиным (1955) в теории «обратной афферентации».

Значение исследования двигательных реакций для объективного изучения нервно-психической сферы человека особо подчеркивал В. М. Бехтерев (1909). Тогда же он описывал преимущества двигательной методики перед слюнной и на этом основании разработал методику сочетательных рефлексов на электрокожном подкреплении, которой преимущественно и пользовалась школа В. М. Бехтерева в течение многих лет.

При общей оценке значения у человека кинестетического анализатора следует учитывать, что он играет „большую роль не только в функционировании безусловных рефлексов, но и первой и второй сигнальных систем. В частности, велика роль тех кинестетических импульсов, которые возникают в речевом двигательном аппарате, для формирования речи, а следовательно и для словесного мышления. Недавно Ю. М. Пратусевич (1955) показал, что вследствие высокой степени возбудимости речевой двигательный анализатор является высшим регулятором возбудимости и деятельности других корковых анализаторов у детей.

Имеются экспериментальные данные относительно влияния на мышечную работоспособность человека его высшей нервной деятельности с участием второй сигнальной системы. В 1935 г. нами совместно с Т. Н. Ван-Гаут опубликовано исследование мышечной работоспособности слепых сравнительно со зрячими и роли в ее стимуляции словесных воздействий.

Исследование проводилось в двух вариантах. В первом варианте сравнивалась обычная работа правой руки на динамографе Лемана до утомления с работой, сопровождаемой счетом про себя по инструкции: «Сделайте 15 сжатий». Оказалось, что при включении счета про себя работоспособность слепых возрастала в среднем на 17%, но этого почти не наблюдалось у зрячих.

Во втором варианте исследований мы на фоне утомления руки, вызванного работой на динамографе, применяли словесную стимуляцию: «Работайте как можно сильнее». Результаты показали, что сравнительно сильнее всего словесная стимуляция у абсолютно слепых (прирост работы в среднем на 11%), у лиц с остатками зрения прирост был равен 9%, а у зрячих всего 2%. Объяснение этих особенностей слепых в виде повышения возбудимости при включении второй сигнальной системы следует основывать прежде всего на отсутствии зрительного анализатора, что меняет всю функциональную структуру взаимодействия корковых анализаторов с двигательной сферой и, в частности, повышает возбудимость слухового анализатора.

В последующем в нашей лаборатории Э. Б. Смышляевым (1955) посредством эргографического исследования здоровых людей показано влияние словесного внушения при подкреплении действием мнимого лекарства. При этом на фоне утомления от работы им эргографе мышечная работоспособность сразу возрастала на 70%.

В последнее время появились новые работы в этом направлении. Так, аналогично нашим исследованиям, Петц (Petz, 1955) применял словесную стимуляцию при изучении статической выносливости на динамометре и подтвердил повышение работоспособности. На этом основании он говорит об «экономии работы под влиянием психологических стимулов». Следует указать также ряд интересных исследований советских авторов (В. В. Либерман и Г. А. Трубицына, 1954; К. М. Смирнов, 1954; А. А. Тарасевич, 1955; Н. И. Шепетьюха и Н. В. Дюпина, 1955).

Влияние второй сигнальной системы особенно выявляется и в гипнотическом состоянии. В исследованиях Гааза (Haas, 1927) оказалось, что если при обычных условиях человек способен поддерживать вытянутую руку в течение 8 минут, то в гипнозе со стимулирующим внушением это время удваивалось. При этом нужно иметь в виду, что в тонических рефлексах значительную роль играют проприоцептивные импульсы.

Д. И. Шатенштейн (1939) показал, как резко меняется в гипнозе состояние кинестетического анализатора: по показаниям мышечно-суставного чувства реальный тяжелый груз воспринимается как легкий, и наоборот. Физиологическое значение воображаемой работы мышечного характера изучали И. М. Невский и К. З. Зрячих (1929), В. В. Ефимов (1936), А. Н. Крестовников и Ю. Д. Захарьянц (1952), В. В. Петров (1955), П. И. Короткин и М. М. Суслова (1956).

В заключение главы следует заметить, что исследование мышечной рецепции у человека не нашло еще должного развития и распространения ни в клинике, ни в психологии, ни в физиологии труда. Школой В. М. Бехтерева в свое время эти вопросы разрабатывались достаточно интенсивно и были созданы соответствующие приборы (кинематометр, миоэстезиометр и др.). Из-за недостаточного внимания к технике исследования точное изучение мышечной рецепции невозможно. Потребность же в тонкой диагностике разных видов кинестезии все возрастает.

ГЛАВА ВТОРАЯ

ВИСЦЕРО-МОТОРНЫЕ РЕФЛЕКСЫ В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ

Физиология висцеро-моторных рефлексов

Искусственное разделение организма на две не связанные между собою части — анимальную и вегетативную — особенно резко и настойчиво проводилось в форме положения о невозможности рефлекторных влияний с внутренних органов на скелетную мускулатуру.

Ошибочность и догматичность этого утверждения становится ясной не только в свете современных данных, но и из изучения научной литературы прошлого века. Еще Н. И. Пирогов (1847) ⁴ наблюдал судорожное сокращение мышц бедра при растяжении сфинктера прямой кишки под наркозом (цит. по И. О. Жорову, 1951). Следует также привести мнение И. М. Сеченова (1866), который писал: «... Раздражение брюшной части симпатической цепи, раздражение всех брюшных сплетений, стволов чревных нервов и пр. вызывает у животных... движения в сфере мышц головы и туловища с его придатками. Все эти явления можно было бы конечно объяснить связью симпатических волокон только с головным отделом кожно-мышечных центров; однако опыты над обезглавленным животным (над лягушкой) показывают, что наши волокна связаны и с отражательными центрами спинного мозга. В самом деле раздражение симпатических стволов при последнем условии продолжает вызывать рефлекс в мышцах туловища и конечностей... Явления эти, — продолжает И. М. Сеченов, — несмотря на их чрезвычайную важность, не изучены еще вовсе» (стр. 256).

Но факты в этом отношении продолжали накапливаться. Гольц (Goltz, 1863), И. М. Догель (1887) применяли различные раздражения сердца с целью получения сокращений скелетной мускулатуры и рассматривали это как проявление рецепции сердца.

Известно, что в знаменитом опыте сеченовского торможения Итраду с угнетением спинальных двигательных рефлексов имеет место, как было установлено самим И. М. Сеченовым, и остановка сердца.¹ И. М. Сеченов также наблюдал в 1867 г., что инъекция рпствора хлористого натрия в желудок лягушки вызывает через .1 4 минуты сильное угнетение рефлекторной возбудимости с Кижн. После децеребрации эта возбудимость восстанавливается. Такое же воздействие на желудок угнетает стрихнинные судороги. Правда, И. М. Сеченов полагал, что это — результат действия сил и на головной мозг через кровь,² но самый факт представляет интерес для современной теории висцеро-моторных рефлексов. Кок указывает Л. А. Орбели (1935), мы для всех этих разнообразных афферентных волокон должны себе представить переключение на моторные нервные элементы и на эфферентные волокна ни различных этапах, на различных уровнях центральной нервной системы, с целым рядом особенностей в отдельных реакциях каждого уровня (стр. 78). В лаборатории С. И. Гальперина установлено, что механическое, электрическое и химическое раздражение рецепторов внутренних органов тормозит спинальные двигательные рефлексы. Обнаружено, что классическое сеченовское трможение двигательных рефлексов не наступает при одновременном механическом, электрическом или химическом раздражении рецепторов селезенки (и при механическом раздражении печени и желчного пузыря), а такие же раздражения рецепторов почки, плевры, желудка и кишечника не влияют на сеченовское трможение (Г. Н. Кузьменко, 1947).

Связь моторных реакций с дыханием одним из первых наблю- мил Н. Е. Введенский (1881). Он установил, что локомоции опычно предшествует у лягушек дыхательная пауза; локомоция трмозится при наступлении движений, связанных с насыщением воздуха. В. Я- Данилевский (1886) показал наличие рецепции легких и ее влияние на скелетную мускулатуру опытом с так ни н.таемой «искусственной астмой» у лягушек. Тогда же были "ш. 'фужены влияния с рецепторов мочеполювого аппарата. П Г*. Тарханов (1877) установил, что тоническое сокращение перел, них конечностей лягушки можно вызвать как рефлекс на раг- ли,копие семенных органов. Фрейсберг (Freusberg, 1875) наблю- мии.il па теплокровных, что возбуждение аппарата мочеиспускания трмозит спинальные локомоторные рефлексы задних конечностей. Эскард (Eckardt, 1883) обнаружил, что раздувание легких V лингушек и кроликов, отравленных стрихнином, угнетает судороги. Указания на двигательные реакции, возникающие при раз- нрнржоии различных внутренних органов, имеются в эксперимен- .lll....ых работах Н. П. Симановского (1881), И. П. Павлова

¹ В последнее время показано, что эта остановка сердца осуществляется пи осуждающим нервам (С. И. Гальперин, Физиол. журн. СССР, 43, № 6, 1957).

² Письмо И. М. Сеченова от 14 ноября 1867 г. (Сб.: Научное наслед- гни, изд. АИ СССР, 1956).

(1898), Риттера (Ritter, 1909), Торато Сано (Torato Sano, 1909), Неймана (Neumann, 1910), Л. Ф. Дмитренко (1916) и др.

Сюда же относятся данные о влиянии висцеральных афферентных импульсов на коленный рефлекс. Еще Ломбард (Lombard, 1887) описал изменение коленного рефлекса под влиянием дыхания. Джонсон и Люкгардт (Johnson a. Luckhardt, 1927) нашли ослабление этого рефлекса при повышении внутрилегочного давления, а Стругхольд (Strughold, 1929) — усиление коленного рефлекса во время вдоха. Известно, что дрожание наркотизированных животных усиливается на фазе вдоха (Блэр, Кинг и Гаррей, Blair, King a. Garrey, 1931). Эти авторы рассматривают данное явление как результат иррадиации возбуждения с дыхательного центра на спинальные двигательные центры, а Стругхольд — как содружественную иннервацию дыхательной мускулатуры и мускулатуры тела. По последним данным японского исследователя Ямадзаки (1955), полученным на животных и людях, в фазе вдоха увеличивается мышечный тонус и понижается порог коленного рефлекса. При растяжении легкого повышенным давлением воздуха порог коленного рефлекса возрастает, а мышечный тонус конечностей после некоторого начального повышения уменьшается.

Эмери (Fr. Emery, 1929) исследовал влияние сердечных сокращений на тонус скелетных мышц и нашел, что этот тонус увеличивается во время систолы сердца; данный эффект проявляется изменением высоты коленного рефлекса.

С висцеро-моторными влияниями в свое время столкнулся А. А. Ухтомский (1911). Замечательно, что первым наблюдением, послужившим поводом к разработке принципа доминанты, был акт дефекации, т. е. такой акт, участие висцеральных импульсов в котором бесспорно: под влиянием импульсов с кишечника в период подготовки к дефекации развивается торможение двигательных центров конечностей. Эти данные были получены в остром опыте, но А. А. Ухтомский считал, что и на нормальном свободном животном следует предполагать такую же тесную и закономерную зависимость иннервации локомоторного аппарата от процессов, протекающих внутри организма, и притом от процессов более слабых, чем сильные возбуждения глотательного аппарата или подготовка к акту дефекации. В последнее время в лаборатории В. С. Русинова было показано влияние глотательной доминанты на двигательный условный рефлекс (Г. Д. Кузнецова, 1955).

Специальную работу о висцеро-моторных рефлексах под этим, тогда еще мало распространенным, термином опубликовал Миллер (Miller, 1924). В частности, явления возбуждения и торможения скелетной мускулатуры при раздражении афферентных висцеральных нервов показали Миллер и Вауд (Miller a. Waud, 1925).

Х. С. Коштоянц (1935) в сравнительно-физиологических условиях установил роль ритмических актов дыхания, кровообраще-

пия и пищеварения в регуляции тонуса туловищной мускулатуры рыб и аксолотлей. В опытах Ф. Д. Василенко и Х. С. Коштоянца (1936) повышение давления в плавательном пузыре рыб вызвало резкие движения плавников и изменение деятельности дыхательной мускулатуры; после перерезки вагосимпатического нерва раздражение пузыря не вызывает никаких реакций.

А. А. Волохов и Г. В. Гершуни (1935) в лаборатории Л. А. Орбели показали связь кривой мышечного утомления с изменением двигательной хронаксии, в частности при воздействиях на внутренние органы.

В 1937 г. С. А. Мирзояном (цит. по Х. С. Коштоянцу, 1951) была установлена возможность снятия утомления мышц путем рефлекторного возбуждения со стороны рецепторов легких, пищевода и желудка. Ю. М. Уфлянд и В. Г. Куневич (1937) констатировали увеличение хронаксии мышц задней конечности кролика при раздражении прямой кишки, что рассматривалось этими авторами как явление реперкуссии.

Существуют рефлексы на двигательную мускулатуру с рецепторов каротидного синуса. Повышение давления в нем понижает возбудимость двигательных центров (тормозит судороги). Это получается как в эксперименте с изолированным в отношении кровообращения каротидным синусом, так и при перемещении тела животного вниз головой. Опытами Турнад и Мальмежак (Tournade et Malmejac, 1929) на животных показано, что мышечная реакция в виде дрожания может быть прекращена раздражением еинокаротидного нерва. Кох (Koch, 1932) в красивых опытах * применением метода изолированного каротидного синуса, оставшегося в связи с организмом лишь посредством нервов, пока-
ia.ii закономерные изменения тонуса скелетной мускулатуры в зависимости от колебаний давления в синусе. Спыхала (Spruchala, 1К.Ч2) установил, что при колебаниях давления в каротидном синусе изменяется интенсивность коленного рефлекса. Может быть ипещеро-моторными влияниями следует также объяснить обнаруженное Травис и Туттле (Travis a. Tuttle, 1928) и подтвержденное М. И. Виноградовым (1949) и другими авторами, наличие периодических колебаний амплитуды коленного рефлекса с интервалом приблизительно 2 минуты. Недавно Пинотти и Граната (Pinotti, | Iranata, 1954) на собаках с изолированным каротидным синусом применяли электрическое раздражение центрального конца язычного нерва для вызова язычно-челюстного рефлекса. При повышении давления в синусе этот рефлекс подвергался торможению.

Работами лаборатории А. И. Смирнова в опытах на собаках показано, что раздражение центрального конца вагосимпатического нерва (т. е. его афферентных волокон) оказывает определенное влияние на состояние нервно-мышечной сферы: тормозит тни,со двигательное спонтанное возбуждение, подавляет децере- (рнционную ригидность (П. Д. Олефиренко, 1937), удлиняет хрониками моторной зоны коры больших полушарий (Л. Г. Трофи-

мов и В. С. Раевский, 1938). На лягушках раздражение центрального конца вагосимпатического нерва удлиняет скрытый период спинальных рефлексов, определяемых по способу JI. Тюрка (В. С. Раевский, 1938). Д. М. Гедеванишвили (1941) в опытах на кошках показал, что раздражение центрального конца блуждающего нерва одиночным индукционным ударом сопровождается торможением сгибательного рефлекса задней конечности, вызываемого раздражением соответствующего афферентного нерва.

Шпигель и Вормс (Spiegel u. Worms, 1929) установили, что электрическое раздражение центрального отрезка симпатического нерва у децеребрированной кошки повышает тонус передних конечностей. Форлес, Назон и Вортман (Forles, Nason a. Wortman, 1937) в экспериментах с раздражением каротидного синуса, блуждающего нерва и депрессорной веточки наблюдали расширение артерий мягкой мозговой оболочки. Объясняют они это; явление следующим образом: раздражение указанных нервов вызывает, как известно, рефлекторное понижение кровяного давления. Последнее, в свою очередь, и является непосредственной причиной рефлекса на сосуды оболочки мозга. Авторы считают, что эта сосудистая реакция является важным защитным приспособлением, благодаря которому большие полушария головного мозга получают достаточное количество кислорода.

В дальнейшем нами (М. Р. Могендович 1941) в условиях разнообразных острых и хронических опытов было показано, что; результаты отдельных наблюдений могут быть объединены в общую закономерность, по которой нормальные процессы, происходящие в органах грудной и брюшной полостей, отражаются на функциональном состоянии не только близлежащих (например прямая кишка и мускулатура задних конечностей при акте дефекации), но и отдаленных скелетных мышц (рис. 5). Эти влияния, проявляются и сократительными реакциями последних, однако * менее постоянно, чем сдвиги хронаксии, которые наступают при значительно более низком пороге раздражения и более закономерны. Их мы тоже рассматриваем как своеобразные висцеромоторные рефлексы. При этом было установлено, что хронаксия; мускулатуры изменяется различным образом в зависимости от * того, является ли животное сытым «ли голодным, наполнен его мочевой пузырь или нет, и т. д. Как писал А. А. Ухтомский (1941) ^a по поводу наших опытов, «Предшествовавшее голодание, вкусовые качества иищи, содействуют выразительности хронаксиметрического сдвига» (стр. 5).

В указанной работе мы исходили из того, что рефлекторные изменения возбудимости скелетных мышц, определяемые хронаксиметрически, могут являться такими же, а может быть, еще более тонкими показателями висцеральной рецепции, чем другие рефлексы — двигательные и секреторные (М. Р. Могендович, 1941, стр. 17). Действительно, в последующем Э. Ш. Айрапетьянц

в статье «Интероцептивный условный рефлекс» (1949) пришел к выводу, что моторная хронаксия оказывается более тонким индикатором возбудимости внутренних органов, чем, например, колебания кровяного давления (стр. 51).

Что касается нервного механизма, осуществляющего указанные висцеро-моторные влияния, то наши специальные опыты, описанные в монографии 1941 г., показали, что центральная нервная система осуществляет корригирующее влияние на функциональное состояние скелетной мускулатуры одновременно как по ани-

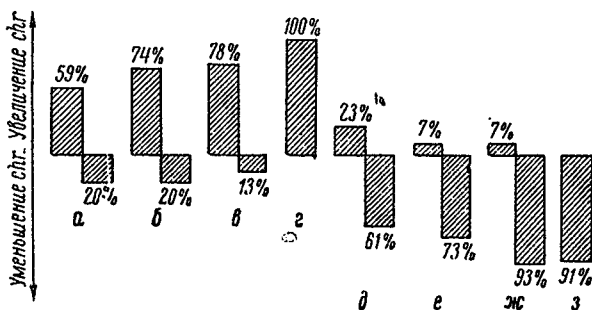


Рис. 5. Влияние различных раздражений полости пищеварительного канала на хронаксию мышц конечностей (в процентах к общему количеству опытов).

а — механическое раздувание; б — наполнение водой, имеющей температуру тела; в — наполнение горячей водой; г — рвота; д — наполнение холодной водой; е — химическое раздражение слизистой оболочки; ж — принятие пищи; з — мнимое кормление.

мельным (двигательным), так и по вегетативным (симпатическим) нервным волокнам.

В последние годы некоторые авторы приписывают этот вывод себе, не упоминая, что к этому заключению мы пришли на основании собственных экспериментальных исследований еще в 1941 г.

Важное исследование провели Н. С. Седина, И. М. Тылевич и Е. С. Ульрих (1949), которые измеряли моторную хронаксию и клинических условиях у людей и установили изменение хронаксии, а также снижение тонуса мышц конечностей после приема сахара.

Значительный материал о закономерностях рефлекторной связи между рецепторами сердечно-сосудистой системы и хронаксией скелетных мышц собран нашей сотрудницей Г. З. Чуваевой (1950, 1955). Применяя различные химические и механические факторы она изменяла деятельность сердца лягушки и проследила при этом колебания моторной хронаксии. Выяснилось наличие зависимости между функцией сердца и состоянием скелетной мускулатуры. Так, под влиянием новокаина на сердечную мышцу частота ее сокращений уменьшается, а хронаксия мышц

конечностей ⁴ возрастает (рис. 6). Под влиянием же атропина частота сердечных сокращений увеличивается, а хронаксия мышц укорачивается (рис. 7). Следует добавить, что при этом исследуемая мышца в отношении кровоснабжения была изолирована и сохраняла связь с организмом только посредством нервов. Не-

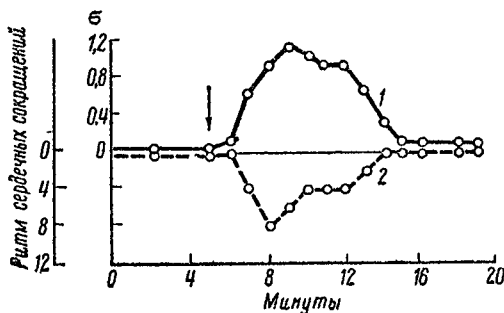


Рис. 6. Изменение хронаксии скелетной мускулатуры (1) и ритма сердечных сокращений (2) при действии новокаина на сердце (опыт № 57, 6/1 1951 г.).

Момент воздействия обозначен стрелкой.

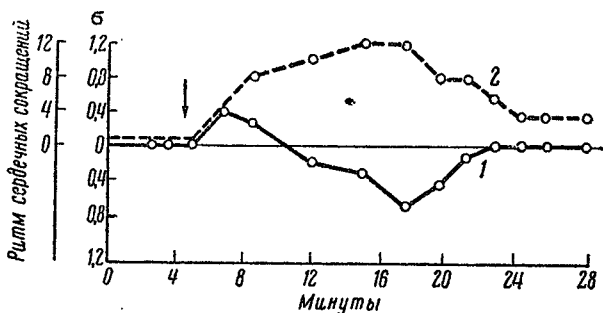


Рис. 7. Изменение хронаксии скелетной мускулатуры (1) и ритма сердечных сокращений (2) при действии на сердце атропина (опыт 80130/III 1951 г.).

Момент воздействия обозначен стрелкой.

давно В. В. Фролькис (1956) опытами на лягушках по методу тюрковских рефлексов обнаружил изменение времени рефлекса в зависимости от физиологического состояния сердца, т. е. влияние с афферентной системы сердца на анимальную сферу, что нами было показано методом моторной, хронаксии в 1941 г.

Различные материалы, устанавливающие наличие связи между рецепторами пищеварительного канала (или афферентными

висцеральными Нервами) и скелетной мускулатурой соёрайУ И. С. Бериташвили и А. Н. Бакурадзе (1943), Э. С. Толмасской (1949), Е. П. Кучинским (1950), И. А. Булыгиным (1951), (Х С. Меркуловой (1953), А. И. Караевым и А. М. Мамедовым (1954), Доунман (Downman, 1954), Милер и Радван (Miler, Radwan, 1954) и др.

Существуют данные о висцеральных влияниях на скелетную мускулатуру, связанные с «голодной периодикой» желудка: усиливается коленный рефлекс (Карлсон — 1925), в ритме голодных сокращений колеблется тонус мускулатуры брюшной стенки. Последнее доказано в нашей лаборатории опытами на фистульных собаках посредством одновременной регистрации сокращений желудка (гастрография) и измерения тонуса мышц брюшной стенки (А. К. Чуваев, 1955). Эти данные были затем проверены им же и клинических условиях на людях, имевших временную искусственную фистулу желудка вследствие непроходимости пищевода.

Влияния висцеральной рецепции на локомоторную сферу можно показать и другим способом. Известно, что у животных с началом «голодной периодики» пищеварительного тракта возникает двигательное беспокойство, исчезающее с прекращением «периодики». У человека в связи с кортикализацией двигательного анализатора период голодных сокращений желудка сопровождается обострением чувства голода.

Рихтер (Richter, 1927) разработал способ регистрации общей двигательной активности крыс и других млекопитающих и установил, что в состоянии голода эта активность сильно повышена, но периодически сменяется интервалами покоя. Это позволило предположить связь двигательной активности с голодными сокращениями желудочно-кишечного тракта. В последующем Баш (Bash, 1939) нашел, что нормальное соотношение между кормлением и периодами активности у крыс нарушается после денервации желудка. Весьма возможно, что двигательная активность животного, которая сопровождает «голодную -периодику» пищеварительного аппарата, зависит от иррадиации возбуждения, вызванного афферентными стимулами, возникающими в сокращающемся желудке (Гелльгорн, Е. Gellhorn, 1943). Зависимость между скоростью прохождения пищи по желудочно-кишечному тракту и общей моторикой животного изучал Мангольд (E. Mangold, 1932). И. М. Бабко (1956) на новорожденных детях установил параллелизм между сосательной активностью и моторной деятельностью желудка. О. Д. Семенова (1956) исследовала изменение мышечного тонуса и кровенаполнения конечностей в начальные фазы пищеварительного процесса. Некоторые материалы к изучению роли висцеральных импульсов в поведении крыс представлены А. Н. Советовым, А. М. Уголевым и В. Н. Черниговским (1956).

Школа Л. А. Орбели давно уже разрабатывает вопрос о влияниях с дыхательного центра на скелетную мускулатуру.

К. Й. Кунстман и Л. А. Орбели (1924) указали на одйо из Последствий деафферентации задней конечности у собак: появление движений конечности в ритме дыхания. В последующем В. А. Винокуров (1946) установил, что и в результате перерезки дистальных сухожилий мышц бедра возникают сокращения этих мышц в такт дыханию. Стрихнизация усиливает, а наркоз прекращает эти влияния. В этой связи небезынтересно отметить, что, по мнению И. А. Аршавского с сотрудниками (1947), возникающий у новорожденного мышечный тонус представляет собой рефлекс, рецептивное поле которого находится в легких. Недавно А. Н. Алексеева (1955) показала, что изменение хронаксии двигательной зоны коры больших полушарий у кошек при раздражении центростремительных волокон диафрагмального и верхнего гортанного нервов осуществляется через посредство дыхательного центра. Однако в целом вопрос о висцеро-моторных влияниях с дыхательного аппарата изучен еще мало.

Возвращаясь к вопросу о влияниях с пищеварительного аппарата, следует отметить наблюдение А. Ф. Гончаровой (1948), описавшей безусловнорефлекторные движения головы, протекающие у собаки синхронно с голодными сокращениями желудка.

Имеются данные о подобных явлениях у человека. Вада (T. Wada, 1922), применяя во время сна регистрацию голодных сокращений желудка и общей моторики, обнаружил между ними параллелизм. Иоганнес (Johannes, 1932) нашел, что в голодном состоянии хронаксия мышц руки резко колеблется, а после еды, как говорит автор, «успокаивается». Хронаксия при этом уменьшается.

Нами изучалось действие температурных раздражений пищеварительного тракта у человека на хронаксию и тонус скелетной мускулатуры. Работа была поставлена с целью проверки возможности перенесения на человека результатов, полученных нами (1941) на фистульных животных. Непосредственное введение в желудок горячей воды приводит в большинстве опытов к увеличению хронаксии мышц задней конечности, холодная вода дает обратный эффект — укорочение хронаксии. Г. З. Чуваевой в 1953—1954 гг. изучались изменения тонуса и двигательной хронаксии сгибателя кисти при естественном приеме воды разной температуры в количестве 250 мл. Было исследовано 16 здоровых лиц, проведено 33 трехкратных наблюдения (вода трех температур применялась в разные дни). Исследование проводилась в дневные часы (через 3—5 часов после завтрака) или утром натощак. Воду температуры 22—30° мы считали индифферентной (контроль). Холодная вода имела 10—12°, теплая — 50—55°. До приема воды и после него на протяжении 45—50 минут у испытуемого, который спокойно сидел, производилось многократное определение хронаксии и тонуса. Результаты показали, что прием воды в зависимости от ее температуры вызывает различные сдвиги в функциональном состоянии скелетной мышцы. Прием воды высокой темпе-

ратуры дает в большинстве исследований увеличение хронаксии и снижение тонуса (рис. 8). Вода, которую мы считали индифферентной (22—30°), вызывала аналогичные эффекты, лишь

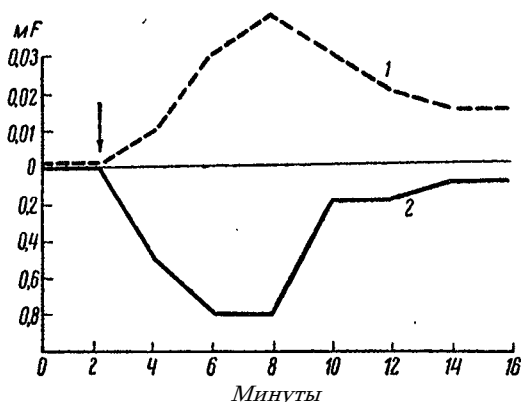


Рис. 8. Влияние питья горячей воды (51°) на хронаксию (1) и тонус (2) мышц руки у здорового человека (испытуемый Б., наблюдение № 68).

Момент воздействия отмечен стрелкой*

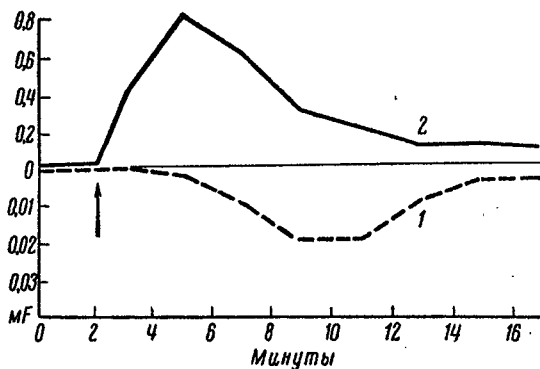


Рис. 9. Влияние питья холодной воды 12° на хронаксию (1) и тонус мышц руки (2) здорового человека (испытуемый Б., наблюдение JVs 74).

Стрелкой обозначен момент питья воды.

менее резко выраженные. Прием холодной воды сопровождается противоположными сдвигами: хронаксия уменьшается, тонус возрастает (рис. 9). Имеется связь между тонусом и хронаксией: повышение тонуса сопровождается укорочением хронаксии, понижение тонуса — ее удлинением. В наших опытах изменения

тонуса наступали быстрее, чем сдвиги хронаксии: первые через 2 минуты, вторые — через 4 минуты. Вызванные изменения удерживались в среднем 15 минут. Таким образом, данные исследования людей совпадают с результатами опытов на животных.

Аналогичные опыты были повторены на людях, имевших фистулу желудка. Для этого нами была проведена серия наблюдений на 3 молодых женщинах, находившихся в хирургической клинике С. Ю. Минкина, которым был наложен желудочный свищ, вследствие рубцового сужения пищевода. Через свищ вводилась в желудок вода различной температуры и исследовался тонус и хронаксия мышц предплечья. Результаты получились такие же, как при приеме воды через рот. Например, при исследовании больной Зо-ной в один и тот же день применялась холодная и горячая вода непосредственно через фистулу. Результаты сдвигов тонуса и хронаксии мышц представлены на рис. 10 и 11.

Рис. 10. Влияние вливания горячей воды (55°) в желудок через фистулу на хронаксию (1) и тонус (2) мышц руки (больная З., наблюдение 19/1 1954 г.)

Стрелкой обозначен момент вливания воды.

Результаты получились такие же, как при приеме воды через рот. Например, при исследовании больной Зо-ной в один и тот же день применялась холодная и горячая вода непосредственно через фистулу.

Результаты сдвигов тонуса и хронаксии мышц представлены на рис. 10 и 11.

Кроме того, нами установлена зависимость между моторикой желудка и функциональным состоянием мускулатуры рук. Исследование, проведенное А. К. Чуваевым, заключалось в следующем. Гастрография, проводившаяся непосредственно через свищ, сопровождалась систематическими измерениями тонуса и хронаксии мышц предплечья. Наблюдение проводилось в отдельной палате утром натощак, при сидячем положении испытуемого.

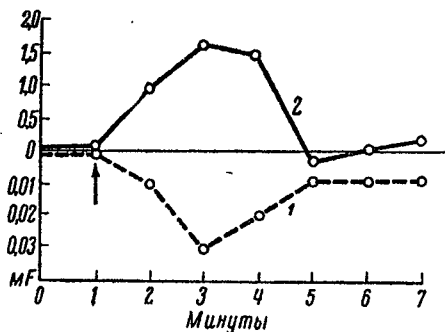


Рис. 11. Влияние вливания холодной воды (10°) в желудок через фистулу на хронаксию (1) и тонус (2) мышц руки (больная З., наблюдение 19/1 1954 г.).

Стрелкой обозначен момент вливания воды.

В 15 наблюдениях у всех 3 больных выявилась четкая зависимость тонуса скелетных мышц от сокращений пустого желудка, т. е. вне пищеварения. Картина этого взаимодействия заключается в следующем. Перед началом типичных «голодных сокращений» желудка обнаруживается небольшое снижение тонуса мышц руки,

латем возникает колебание тонуса в ритме сокращений желудка: на высоте каждого сокращения тонус скелетной мышцы быстро повышается на 10—15 секунд, после чего падает ниже исходной величины, удерживаясь на данном уровне до очередного сокращения желудка. С окончанием периода голодных сокращений исчезают и колебания тонуса. Если дождаться возникновения нового периода активности пустого желудка, то снова возникнут колебания тонуса мышц руки, синхронные с сокращениями желудка.

Для иллюстрации приведем выписку из протокола наблюдения больной Зо-ной 23/ХІІ 1953 г. через 14 часов после приема пищи.

Спала хорошо, жалоб нет, температура нормальная. Положение свободное, сидя. Через свищ в полость желудка введен мягкий резиновый баллон (емкостью 50 мл) для гастрографии посредством водно-воздушной передачи.

Время (часы и минуты)	Тонус сгибателя кисти (в усл. ед.)	Примечание
10.00	4,5	Сокращений желудка нет
10.05	4,5	То же
10.20	4,2	» »
10.25	4,2	» »
10.40	3,5	» »
10.55	3,0	» »
11.00	6,2	Первые сокращения желудка; тонус измерен на высоте сокращения
11.02	3,2	Тонус измерен в промежутке между сокращениями желудка
11.05	3,4	То же
11.07	7,2	Энергичная волна сокращения. Тонус измерен на высоте сокращения
11.10	4,2	Измерен в промежутке между сокращениями
11.11	6,8	» в момент сокращения желудка
11.13	5,6	То же
11.20	4,2	Измерен в промежутке между сокращениями
11.21	6,2	» во время сокращения
11.23	3,2	» в промежутке между сокращениями
11.25	5,6	» в конце сокращения
11.27	5,5	То же
11.35	4,5	Сокращений желудка нет
11.45	4,9	То же
12.00	4,8	» »

Установленный нами факт свидетельствует о наличии рефлекторных влияний с желудка на скелетную мускулатуру у человека, что является своеобразным висцеро-моторным рефлексом.

Другая серия наблюдений, проведенная на тех же больных, имела целью проследить влияние пассивного растяжения желудка, для чего баллон наполнялся различным количеством воды, имевшей температуру около 25°.

Приводим BbinHcky из протокола наблюдения той же больной от 26/1 1954 г.

Время (часы и минуты)	Показатели состояния мышцы		
	реобаза (в V)	хронаксия (в σ)	тонус (в усл. ед.)
9.45	13	0,7	1,8
9.54	13	0,6	1,5
10.00	13	0,6	1,5
В баллон введено 500 мл воды в течение 1 минуты. Урчание в животе			
10.02	13	0,6	0,5
10.04	10	0,8	0,2
10.06	10	0,7	0,5
10.08	Желудок освобожден от давления		
10.11	11	0,6	0,8
10.16	11	0,6	1,5
Перерыв для отдыха			
11.43	11	0,8	1,0
11.52	12	0,8	1,0
11.53	В баллон введено 1000 мл воды в течение 1½ минут. Отмечено ощущение тяжести в животе		
11.55	11	0,5	3,8
11.58	11	0,5	3,6
12.00	11	0,5	3,4
12.02	Желудок освобожден от давления		
12.04	11	0,7	2,0
12.10	12	0,8	1,2

Отсюда видно, что тонус скелетной мышцы (сгибателя пальцев руки) находится в определенной зависимости как от собственных сокращений желудка, так и от растяжения его стенок. При относительно небольшой степени растяжения желудка (500 мл воды) тонус скелетной мышцы снижается, а ее хронаксия возрастает. При более сильном растяжении, сопровождающемся неприятными ощущениями, происходит повышение тонуса мышц руки и уменьшение их хронаксии.

Не предreshая вопроса о принципиальных закономерностях соотношения между гладкими мышцами пищеварительного канала и скелетной мускулатурой, мы хотим напомнить следующее. А. А. Ухтомский в свое время поставил вопрос, можно ли рассматривать взаимодействие между глотанием и движением конечностей как реципрокное. Данный им ответ заключается в следующем: «Я полагаю, что описанные мною факты надлежит рассматривать именно по этой схеме, и к ним применимо во всем своем содержании понятие реципрокной иннервации» (А. А. Ухтомский, 1950, стр. 123).

Со стороны пищеварительного канала это взаимодействие осуществляется посредством афферентных импульсов, связанных

моторикой желудка и кишечника. Электрофизиологическое исследование обнаруживает, что поток висцеральных импульсов становится наиболее мощным во время высокой активности пищеварительного канала, когда желудок и кишечник наполнены пищевой массой (Э. С. Толмасская, 1949; В. Е. Делов с сотрудниками, 1949, 1955). Установлено, что эти импульсы не имеют характера групповых импульсов, синхронных с ударами пульса (О. Н. Замятина, 1954).

Надо думать, что в передних отделах больших полушарий (фронтальная и префронтальная зоны) как самой высокой инстанции нервной системы и происходит встреча висцеральных импульсов с кинестетическими и осуществляется рефлекторное взаимодействие полостной мускулатуры с локомоторной. Здесь осуществляется наиболее тонкая координация анимальных и вегетативных функций при мышечной активности организма.

В связи с тем фактом, что висцеральные раздражения могут оказывать на скелетную мускулатуру рефлекторно как стимулирующее, так и угнетающее влияние, представляло интерес выяснить, как будут сказываться на условных двигательных рефлексах импульсы с пищеварительного канала.

Еще в диссертации В. О. Бугославского (1891) отмечалось, что в быстром восстановлении мышечной работоспособности человека после еды принимает участие нервная система, прежде чем питательные вещества проникнут в кровь. На основании наших опытов по измерению хронаксии скелетных мышц при пище? пом раздражении в опытах с мнимым кормлением (1941) мы считаем, что раздражение пищей рецепторов ротовой полости и пищеварительного канала рефлекторно повышает возбудимость мускулатуры и ее нервных центров. По-видимому, дело здесь в повышении тонуса пищевого центра, действующего положительным образом на двигательный анализатор. «Понятно, что у пищевого центра подкорки представителем должен быть вкусовой центр, с ним постоянно связанный», говорил И. П. Павлов.¹

Изучение влияния афферентных импульсов с пищеварительного канала на функциональное состояние больших полушарий проводилось главным образом методом слюнных условных рефлексов. Н. И. Красногорский (1935) исследовал этим методом влияние пищеварения у детей и пришел к выводу, что непосредственно после еды возбудимость больших полушарий значительно понижается, однако уже со 2-го часа условные рефлексы вполне восстанавливаются; максимальные условные рефлексы получаются на 4-м часе, когда повышается возбудимость пищевого центра. Запор, продолжающийся несколько дней, оказывает угнетающее влияние, при этом возбудимость больших полушарий понижается и развиваются фазовые состояния.

¹ Павл опеки с среды. 2, 1949, стр. 466,

Систематические исследования влияния афферентных импульсов с пищеварительного канала на центральную нервную систему принадлежат С. И. Гальперину (1936), а также С. И. Гальперину и Г. Н. Прибытковой (1937). На фоне секреции слюнных желез, вызванной подкожной инъекцией небольших доз пилокарпина, вливание в ротовую полость 0,25% соляной кислоты или сахарного раствора, а также показывание собаке колбы с кислотой вызывают уменьшение слюноотделения. На том же фоне секреции вливание в желудок или двенадцатиперстную кишку через фистулу воды или бульона, т. е. адекватное раздражение рецепторов, вызывает резкие колебания в величине слюноотделения, причем влияния со стороны желудка и кишки в некоторых случаях противоположны. Таким образом, было показано существование безусловных рефлекторных влияний на высший отдел центральной нервной системы из желудка и кишечника.

Висцеральные афферентные импульсы могут оказывать на условные секреторные рефлексы как положительное, так и отрицательное влияние. Импульсы с рецепторов слизистой оболочки желудка тормозят положительные условные рефлексы, а с рецепторов слизистой кишечника увеличивают, стимулируют их. В дальнейшем дифференцирование висцеральных импульсов из рецепторов желудка и кишечника подтвердил в лаборатории С. И. Гальперина И. А. Булыгин (1940). После двустороннего удаления у собак премоторных зон влияние раздражений рецепторов желудка на условные секреторные рефлексы стало более слабым и менее постоянным (И. А. Булыгин, 1941).

Кроме того, было установлено, что на фоне секреции слюны от пилокарпина положительные условные раздражители вызывают уменьшение, а отрицательные (тормозные) раздражители — увеличение секреции; продолжительность этого влияния — 2—4 минуты. Следовательно, существует регуляция уровня деятельности работающего органа со стороны больших полушарий головного мозга.

Затем в 28 опытах на собаках и кошках С. И. Гальпериным было показано, что новокаиновая блокада афферентных волокон барабанной струны при сохранности их связи с нервными центрами (т. е. при целостности язычного нерва) вызывает отчетливые сдвиги в слюноотделении, вызванном пилокарпином. На основании этого факта и предыдущих работ С. И. Гальперина с сотрудниками можно заключить, что от функционирующих желез идут в нервные центры афферентные импульсы, которые определяют регуляцию уровня деятельности этих органов со стороны нервных центров. Иными словами, у внутренних органов, как и у скелетных мышц, имеется «собственный», или кольцевой, рефлекс. Эти исследования продолжались И. А. Булыгиным (1940), И. С. Рубиновым (1940), А. М. Никитиной (1947), И. С. Александровым (1949) и другими сотрудниками С. И. Гальперина. Так, А. М. Никитина обнаружила закономерные изменения условных

и чс роторных рефлексов у собак при растяжении желчного или мочевого пузыря. У лягушек растяжение мочевого пузыря вызывало торможение спинномозговых рефлексов, изменение работы <ч'рдца и дыхания. После анестезии слизистой пузыря новокаином мальные и вегетативные рефлексy при раздражении его рецепторов исчезали. В частности, у собак растяжение желчного или мочевого пузыря вызывает изменения длительной секреции елюны, вызванной пилокарпином.

Г. И. Буховец (1947, 1949) в той же лаборатории установила интересные факты о влиянии висцеральных раздражений на двигательный анализатор и на работу сердца. Оказалось, что у лягушек после перерезки полушарий головного мозга ниже обонятельной доли резко повышается возбудимость всех рецепторов, особенно висцеральных. У таких животных даже очень слабое тактильное раздражение, легкое прикосновение к внутренним органам, а также к коже и скелетным мышцам вызывает остановку еердца и общие движения скелетной мускулатуры, после чего наступает торможение спинномозговых рефлексов. При раздражении внутренних органов общие движения наступают после остановки сердца, а при раздражении кожи они наступают до остановки сердца. Несколько сообщений о влиянии удаления обонятельных долей и раздражения больших полушарий лягушки ниже обонятельных долей на дыхание, сердечную деятельность и спинномозговые рефлексy опубликовали С. И. Гальперин и К. П. Гольшева (1949).

Длительное торможение спинномозговых рефлексов, вызванное раздражением висцеральных рецепторов, прекращается после удаления головного мозга лягушки (И. А. Булыгин, 1941; Г. И. Буховец, 1947). У таламических, бульбарных и особенно у спинальных лягушек торможение указанных рефлексов получается при все более и более сильных раздражениях висцеральных рецепторов и становится все менее продолжительным (Г. И. Буховец, 1947).

Условнорефлекторная деятельность скелетной мускулатуры также подвержена висцеральным влияниям (И. А. Булыгин, 1949; Н. А. Моисеева, 1962 и др.). Однако в целом вопрос о влияниях афферентной системы пищеварительного канала на двигательный анализатор оставался еще мало изученным.

Систематическое изучение этого вопроса было начато в 1951 г. нашей сотрудницей Е. Г. Урицкой. Первой ее задачей было выяснение вопроса о влияниях с рецепторов желудка (механорецепторов), возникающих при его растяжении, на экстероцептивные двигательные оборонительные условные рефлексy. Последние вырабатывались по методике В. П. Петропавловского, в которой безусловный раздражитель (индукционный ток, действующий на лапу собаки) автоматически устраняется при поднятии лапы на определенную высоту, и таким образом животное избегает длительного действия болевого раздражителя. Условная и

безусловная двигательная реакция лапы регистрировалась кимографически, кроме того в нашей методике учитывался латентный период рефлексов, измеряемый с помощью электрического хроноскопа в сотых долях секунды (рис. 12).

Для раздражения механорецепторов желудка мы воспользовались приемом, примененным Н. П. Симановским (1881). Желудок собаки растягивался в течение всего опыта (30—40 минут) тонкостенным резиновым баллоном, выведенным через фистулу. В I серии опытов баллон наполнялся воздухом (от 300 до 1200 мл), а во II серии — водой, имеющей температуру тела.

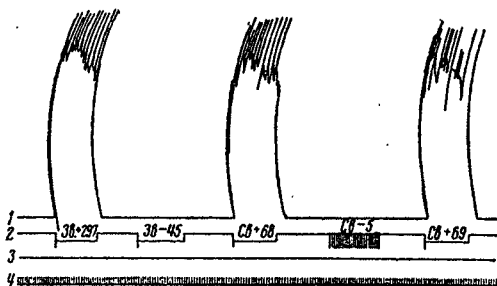


Рис. 12. Фрагмент из кимограммы опыта с двигательными оборонительными условными рефлексивами (собака Серый, опыт № 57, 23/1 1952 г.).

1 — движение лапы; 2 — отметка условного сигнала; 3 — отметка безусловного раздражения; 4 — отметка времени в секундах.

Исходное состояние (до раздувания желудка): рефлекс на $3a +$ и $Сa +$ высоки, дифференцировки на $3a -$ и $Сa -$ полные.

В результате своих исследований Е. Г. Урицкая (1953) установила следующее. Раздувание баллона в желудке только в первый момент вызывает значительное и скачкообразное повышение внутрижелудочного давления до 40 мм Hg, а затем оно снижается до 18—20 мм и остается на этом уровне до конца опыта независимо от степени растяжения желудка. В связи с этим следует вспомнить, что Моритц (Moritz, 1895) измерял внутрижелудочное давление у здоровых людей и обнаружил постоянное существование положительного давления, которое при пустом желудке и в позе сидя равно 6—8 см H₂O. Характер возникающих при этом изменений двигательных условных рефлексивов зависит от силы и длительности висцерального раздражения, от прочности условных рефлексивов и дифференцировок, а также от индивидуальных особенностей животных. Под влиянием афферентных импульсов с растянутого желудка условные рефлексивы обычно несколько затормаживались, что проявлялось в уменьшении их величины, и удлинении патентного периода (рис. 13). Иногда

отмечались фазовые изменения условнорефлекторной деятельности (чаще парадоксальная фаза).

При усилении растяжения желудка усиливается и тормозное влияние на двигательные условные рефлексы (рис. 14). Однако очень большое растяжение (1200 мл) вызывало, наоборот, пре-

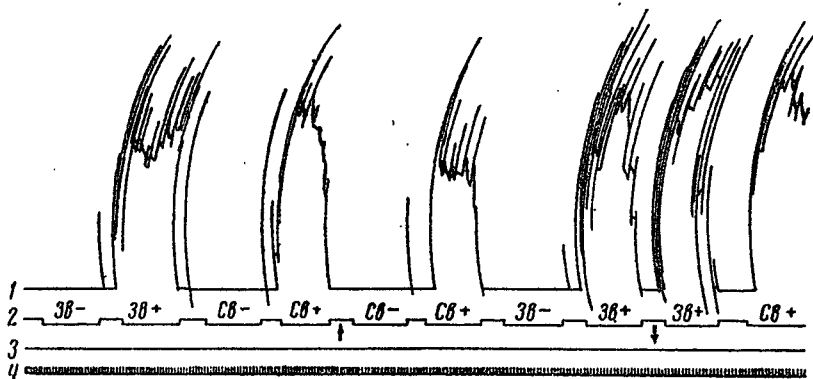


Рис. 13. Фрагмент из кимограммы опыта с двигательными оборонительными условными рефлексами. Обозначения те же, что и на рис. 12.

Стрелка вверх — раздувание желудка 700 мл воздуха; стрелка вниз — воздух выпущен. Отмечается удлинение скрытого периода и уменьшение величины условного рефлекса на СВ+ на 12-й минуте после раздувания.



Рис. 14. Фрагмент из кимограммы опыта с двигательными оборонительными условными рефлексами (собака Серый, опыт № 79, 26/II 1952 г.). Обозначения те же, что и на рис. 12.

Вначале желудок был раздут 800 мл воздуха. Стрелка вверх обозначает введение в баллон еще 300 мл (давление в баллоне 20 мм Hg), после чего отмечается дальнейшее снижение величины условного рефлекса на СВ+.

имущественно стимулирующее влияние. Иногда при этом наблюдалось двуфазное действие: вначале стимулирующее, затем тормозное. Отмечено, что «молодые» условные рефлексы тормозятся в большей степени, чем прочные. Прочные дифференцировки не изменялись, непрочные — растормаживались. В большинстве опытов отмечено тормозное последствие висцерального раздражения,

длившееся до 17 минут. Следовательно, афферентные импульсы с рецепторов желудка тормозят как секреторные условные рефлексы (данные С. И. Гальперина), так и двигательные условные рефлексы (наши данные).

При многократном и длительном применении раздражение механорецепторов желудка постепенно перестает оказывать отчетливые влияния на двигательную деятельность собак, что связано, вероятно, с адаптацией висцерального анализатора к этому раздражению.

С явлением адаптации в висцеро-моторных реакциях столкнулся А. А. Ухтомский еще в 1911 г. при изучении доминанты глотания у животных. Он указывает, что через 2¹/_г—3 часа после начала длительного опыта акты глотания, совершающиеся сами по себе, по-видимому, с прежней энергией, перестают оказывать какое-либо влияние на функции мышц конечностей. «По мере течения опыта оба ряда реакций как бы приобретают способность протекать независимо друг от друга» (1950, стр. 108), т. е. нарушается координация анимальных и вегетативных функций, по-видимому, вследствие возникновения центрального торможения. С подобными явлениями встречались в различных условиях эксперимента и мы, и другие авторы.

Возвращаясь к исследованиям Е. Г. Урицкой, следует сказать, что количественные данные в опытах с применением растяжения желудка баллоном с воздухом таковы: тормозящий эффект наблюдался в 60 опытах, стимулирующий эффект — в 9, без изменений прошло 6 опытов. Иногда наблюдалось растормаживание дифференцировок.

Те же данные в отношении опытов с растяжением желудка баллоном с водой при температуре тела таковы: тормозящий эффект обнаружен в 16 опытах, не получено изменений в 6 опытах. В общем, в последней серии опытов эффект получился более отчетливым, что связано, очевидно, с характером раздражения, несколько более приближавшегося к естественному: баллон, наполненный водой, обладает не только объемом, но и весом.

Таким образом, в итоге двух серий исследований с искусственным раздражением афферентной системы желудка (преимущественно механорецепторов) двигательные-оборонительные условные рефлексы в большинстве опытов затормаживались. Особенно четко тормозящее влияние выступало при средних степенях растяжения желудка (от 500 до 900 мл). Более интенсивное растяжение оказывало чаще стимулирующее влияние на локомоторную сферу, возможно вследствие появления болевого компонента висцеральной рецепции.

Результаты опытов Е. Г. Урицкой говорят о наличии влияний с механорецепторов желудка при их искусственном раздражении на функциональное состояние двигательного анализатора. Это позволяет думать, что импульсы, возникающие в афферентной системе пищеварительного канала, в естественных условиях (акт

еды и наполнение желудка пищей) также играют определенную роль в регуляции локомоторной сферы организма.

Поэтому следующей темой работы Е. Г. Урицкой было изучение двигательного-оборонительных условных рефлексов у собак в связи с процессом пищеварения. Животному давалась каша с мясом в неограниченном количестве, до отказа. Опыты были поставлены на 4 собаках, общее количество опытов равнялось 58, из них в 37 были обнаружены изменения условных рефлексов и в 21 их не было. Характер изменений был не однозначным: увеличение условных рефлексов отмечено в 12 опытах, уменьшение — в 19 опытах, двухфазный характер (увеличение с последующим уменьшением) — в 6 опытах. Оказалось, что в разные дни для полного насыщения собак требовались различные количества пищи, что связано с возбудимостью пищевого центра. Если насыщение достигалось при поедании сравнительно небольшого количества пищи, то это вызывало у собак малозаметные изменения условнорефлекторной деятельности.

Обнаруженные изменения держались в течение 10—15 минут после еды, затем условные рефлексы возвращались к исходной величине. Дифференцировки во всех опытах оставались прочными.

Однако этим не ограничиваются сдвиги в условнорефлекторной двигательной деятельности. Если продолжить опыт на 1 час после еды, то вне зависимости от характера первоначальных изменений, во второй половине 1-го часа условные рефлексы оказываются заторможенными частично или полностью. В контрольных исследованиях такой же продолжительности у голодных животных величина рефлексов колебалась незначительно, с едва заметной тенденцией к снижению в конце опыта.

В Некоторых опытах после еды устраивался перерыв, во время которого собаку выводили во двор на 15 минут. При этом у животного обычно происходили дефекация и мочеиспускание. Однако и в данных условиях опыта во второй половине 1-го часа после кормления отмечено значительное торможение условных двигательных рефлексов. Таким образом, из опытов III серии следует, что особенности течения условнорефлекторной деятельности скелетной мускулатуры в известной степени связаны с процессом пищеварения.

В IV серии опытов Е. Г. Урицкая применяла метод мнимого кормления в следующем варианте: собака съедала около 1,5 кг жидкой каши или молочного киселя, которые выливались через открытую желудочную фистулу. Это мнимое кормление продолжалось столько же времени, сколько требовалось для насыщения собаки в предыдущей серии опытов. При этом, естественно, раздражались хеморецепторы слизистой рта, пищевода и желудка, а раздражение механорецепторов последнего было сведено к минимуму. Было поставлено 11 опытов на 2 собаках, из которых

у одной условные двигательные рефлексy увеличивались, а у другой бставались почти без изменений.

В последнее время Е. Г. Урицкая изучала на здоровых людях ряд показателей функционального состояния двигательного аппарата (время условного двигательного рефлекса на внешние сигналы, кинестезию посредством кинематометра, максимальную мышечную силу и выносливость к статическому напряжению на динамометре) и установила некоторую зависимость их от процесса пищеварения.

Различные сдвиги в состоянии двигательного анализатора, возникающие при растяжении желудка баллоном и натуральном раздражении рецепторов слизистой пищеварительного канала, найденные нами, в некоторых отношениях согласуются с данными В. Н. Болдырева (1912), который отметил возбуждающее влияние на условные пищевые рефлексy мнимого кормления и тормозящее— с рецепторов наполненного желудка. М. Р. Могендович (1941), изучая моторную хронаксию у собак после кормления, пришел к выводу, что изменения ее зависят от равнодействующей двух тенденций: с ротовой полости — уменьшение хронаксии, а по мере наполнения желудка пищей как рефлекс с последнего— увеличение хронаксии. Нами же было отмечено, что раздражение слизистой желудка укорачивает хронаксию мышц конечностей. В новейшее время наши данные о влияниях с рецепторов желудка на хронаксию скелетных мышц получили подтверждение и дальнейшую разработку в статье С. Е. Гинзбург (1956).

Изменение внутрицентральных отношений в опытах Е. Г. Урицкой не может быть объяснено только сложностью влияний с различных рецепторов пищеварительного канала. Оно, несомненно, зависит и от индивидуальных особенностей собак и должно быть поставлено в связь с типом нервной системы. Этот вопрос требует специальной разработки. По-видимому, в зависимости от этих особенностей, даже в совершенно одинаковых условиях эксперимента степень возбуждения пищевого центра при насыщении различна. В силу иррадиации этого возбуждения или отрицательной индукции возникают прямо противоположные изменения в двигательном анализаторе.

Следует заметить, что характер раздражения рецепторов пищеварительного канала при насыщении непостоянен. Уже вскоре после наполнения желудка часть его содержимого эвакуируется в кишечник, изменяется химический состав и консистенция пищевой массы. Все это позволяет считать, что раздражение рецепторов в процессе работы пищеварительного канала носит не постоянный, а изменчивый характер. Поэтому возбужденный в начале пищеварения пищевой центр коры больших полушарий в последующем постепенно тормозится. В зависимости от этого не остается неизменным и функциональное состояние двигательного анализатора, появляется вторичная волна торможения двигательных условных рефлексов. Намечается, следовательно, известная

шшообразность функционального состояния двигательных центров в связи со сменой процессов возбуждения и торможения пищевого центра. На возможность подобных явлений указывали И. П. Павлов (1912), Н. И. Красногорский (1954) и др.

Относительно постоянный искусственный раздражитель в виде 1) | стягивающего желудок баллона вызывает длительные однообразные изменения в условных двигательных рефlekсах. В силу инерции корковых механизмов типа доминанты эти изменения остаются на некоторое время и после прекращения статического растяжения желудка (последствие).

В разрешении проблемы взаимодействия анализаторов большим подспорьем является возможность фармакологическим путем повышать возбудимость локомоторной сферы. Мы воспользовались стрихнином для того, чтобы попытаться снять с двигательного анализатора угнетающее влияние пищеварения, четко выступающее во второй половине 1-го часа после кормления животного.

Предварительно в 14 опытах на 4 собаках натошак подбиралась такая доза нитрата стрихнина, после введения которой подкожно или per rectum условные двигательные рефlekсы усиливались (стимулирующая доза). Такой дозой для разных собак оказалось 0,12—0,15 мг на 1 кг веса животного. В ряде опытов животным вводились большие дозы (0,18—0,22 мг на 1 кг веса), вызывавшие судороги.

При введении стимулирующей дозы стрихнина с таким расчетом, чтобы действие его развилось к моменту угнетения условнорефлекторной двигательной деятельности под влиянием пищеварения, эта деятельность оставалась без изменений в большинстве из 12 опытов. Исключения представляли лишь отдельные пробы условных рефlekсов, когда при сильной двигательной реакции оказывался возросшим скрытый период рефlekса или падала величина условной реакции при неизменном скрытом периоде. Таким образом, стрихнин купирует торможение двигательной сферы во время пищеварения.

При введении судорожной дозы стрихнина в условнорефлекторной деятельности отмечалась хаотичность. Двигательная реакция отличалась прерывистым характером; при действии условного сигнала лапа судорожно подергивалась и только к концу его действия движение приобретало четкий характер; латентные периоды укорачивались; периодически отмечалась одышка.

По вопросу о влиянии стрихнина на дыхательную мускулатуру известно (Крид и Гертц — Creed a. Hertz, 1933), что у децербрированных кроликов он вызывает увеличение амплитуды дыхательных движений диафрагмы. В опытах Э. С. Толмасской (1949) на кроликах показано, что при развитии стрихнинного возбуждения электрические потенциалы больше всего выражены в обонятельной и моторной зоне. Раздражение висцеральных рецепторов вызывает депрессию этих потенциалов. Б. А. Винокуров

(1952) в лаборатории М. Й. Бресткина устайой.ил На собаках, что во время стрихнвного отравления наблюдается широкая иррадиация возбуждения с дыхательного центра по центральной нервной системе, вызывающая судороги скелетных мышц и изменения в сердечно-сосудистой системе.

Что касается влияния судорожной дозы стрихнина в опытах Е. Г. Урицкой, то у накормленного животного эта доза приводила к развитию типичной картины стрихнинного отравления (не смертельного). Характерно, что при этом Полностью снималось влияние процесса пищеварения на условные двигательные рефлексы. Вообще следует отметить, что висцеральные влияния на двигательный анализатор выражены обычно слабее, чем влияния с двигательного анализатора на пищеварительную систему. Моторная сфера функционально доминирует над вегетативной.

Новые данные о влияниях с пищеварительного канала на скелетную мускулатуру получил И. Г. Васильев (1953). Исследуя изменение силы приводящих мышц руки в плечевом суставе в различные часы суток, этот автор констатировал уменьшение мышечной силы после обеда. Н. В. Зимкин и Г. А. Туманова (1954), изучая изменения мышечной силы при повторных напряжениях через короткие интервалы времени, нашли интересный факт: максимальная сила разгибателей среднего пальца руки варьирует через короткие промежутки времени — секунды или десятки секунд. Возникает вопрос, не зависят ли эти колебания силы мышц от ритмической деятельности внутренних органов (дыхания, сердечной деятельности, перистальтики желудка).

В вышеприведенных опытах Е. Г. Урицкой изучалась механорецепция желудка и ее влияние на корковый отдел двигательного анализатора. Этот же метод мы применили и для исследования терморецепции желудка. Задача заключалась в том, чтобы проследить, как температурные раздражения желудка будут сказываться на состоянии двигательного анализатора. Р. Г. Скачедуб произвела это исследование на двух собаках разного типа нервной системы: возбудимого — Пальма и слабого — Жучка. Животным были наложены фистулы желудка по Басову и выработаны условные двигательно-оборонительные рефлексы на внешние раздражители: звонок и свет, а также дифференцировки к ним. Баллон, введенный в желудок через фистулу, заполнялся 200 мл воды той или иной температуры. Предварительно было выяснено, что вода, имеющая температуру тела, в таком количестве не оказывает влияния на двигательные условные рефлексы. После выработки условных рефлексов и дифференцировок было поставлено 24 контрольных опыта (с водой температуры тела), в 68 опытах применялось термическое воздействие на желудок нагретой водой и в 33 опытах изучались остаточные явления от ранее примененных термических раздражений, так как имело место последствие, длившееся, особенно у животного слабого типа, по несколько дней.

И I серии Опытов применялось тепловое раздражение водой и)и 42—48°. У Пальмы при этом воздействии наблюдалось незначительное повышение условного рефлекса на свет; это Повышение возбудимости длилось всего 5 минут, «а звонок оно не проявлялось. У Жучки аналогичное воздействие вызвало отчетливое повышение возбудимости больших полушарий: повышался условный рефлекс и укорачивался его скрытый период. Но это явление было только в первых четырех опытах. В последующем оно сменилось торможением, продолжавшимся в течение 3 дней, хотя температурное воздействие уже не применялось. Затем условнорефлекторная деятельность вернулась к прежней норме. Термическое воздействие вызвало небольшое усиление возбуждения с последующим торможением рефлексов не только в данном опыте, но и на другой день. Особенно отчетливо выступает ослабление возбуждения к концу опыта. Так, первый рефлекс на звонок имеет скрытый период 0,52 секунды и величину амплитуды движения 5 см, а последний — скрытый период 2,03 секунды, а амплитуда движения уменьшилась до 1,7 см. Дифференцировка во всех опытах оставалась прочной.

Во II серии опытов применялось термическое воздействие более сильное — водой свыше 50°. В опытах на Пальме вливание в желудок воды 50—53° вызывало торможение условнорефлекторных движений лапы. Более высокая температура воды приводила к рвоте, «поэтому мы ограничились указанными температурами. Во многих опытах через 10—15 минут тормозной эффект сменялся возбуждением. Дифференцировки в большинстве случаев растормаживались. В опытах на Жучке применялась вода температуры 55—59°. Это приводило к длительному и глубокому торможению условных рефлексов, продолжавшемуся несколько дней. Дифференцировка оставалась сохраненной. В последующих опытах применение воды той же температуры вызывало значительно меньшее торможение, с коротким последствием. Любопытно, что когда собаку заставили перед опытом голодать в течение 32 часов, изменения под влиянием термического воздействия на желудок были опять очень резкие я последствие длилось 2 дня. Рвоты у Жучки не наблюдалось.

В III серии опытов применялась холодная вода (1—9°). Охлаждение желудка также вызывало изменения в условнорефлекторной деятельности. У Пальмы они сводились к возрастанию скрытого периода движений. Так, при наполнении баллона водой при 4° скрытый период рефлекса на свет возрос с 1,46 до 2,44 секунды, после выпуска воды величина скрытого периода стала 1,01 секунды. Во второй пробе применили воду при 2°; при этом скрытый период увеличился «а звонок с 0,81 до 2,6 секунды. Тормозное влияние продолжалось 10 минут. Дифференцировки оставались прочными. На Жучке охлаждение желудка сказывалось еще более сильным торможением условных рефлексов и изменением поведения: собака не / шла в станок. В начале

охлаждения у Жучки часто наблюдался кратковременный стимулирующий эффект, сменявшийся торможением. Интересно, что полное торможение рефлексов часто совпадало с сильным дрожанием животного. Поэтому возможно, что здесь участвовали а кинестетические импульсы.

При проведении II серии опытов (с вливанием нагретой воды) мы столкнулись у Пальмы с 'побочной реакцией — рвотой., Животное находилось, таким образом, под воздействием двух факторов: термического раздражения и рвотного акта. Известно, что рвота сопровождается изменением возбудимости двигательного анализатора; об этом говорят исследования моторной хрониксии (М. Р. Могендович, 1941). Поэтому для правильной оценки полученных нами данных необходимо было специально исследовать этот вопрос. С этой целью Р. Г. Скачедуб было поставлено 60 опытов на тех же собаках. Для выявления рвоты применялось раздражение слизистой желудка фарадическим током (30 опытов). Результаты получились следующие.

Применение условных раздражителей сразу после рвоты показало усиление торможения, которое сказывалось лишь на слабом условном раздражителе (свет) и длилось всего 3—5 минут. На звонок рефлекс не изменялся, дифференцировки оставались прочными. Если сопоставить эти данные с результатами III серии опытов на Пальме, то мы увидим, что их нельзя идентифицировать. Там изменения были более резкие и своеобразные (длительное торможение, двуфазность, растормаживание дифференцировок). На Жучке опыты с рвотой оказывали более сильное действие. В первых 7 опытах наблюдалась двуфазность: угнетение первого после рвоты условного двигательного рефлекса и увеличение последующих двигательных рефлексов. В 10 дальнейших опытах наблюдалось беспокойство животного, после рвоты собака все время двигала лапой, дифференцировки растормозились и усилились условнорефлекторные движения.

Итак, описанные кратко опыты Р. Г. Скачедуб показали, что охлаждение и перегревание желудка, а также рвотный акт вызывают изменения в функциональном состоянии двигательного анализатора. Характер и длительность этих изменений зависят в значительной степени не только от воздействия на висцеральные рецепторы, но и от типологических особенностей животного. При этом следует учитывать, что к висцеральным афферентным влияниям примешиваются и кинестетические, вызываемые дрожанием при охлаждении или сокращением скелетной мускулатуры при акте рвоты. Вообще висцеральная и мышечная афферентные системы находятся в тесном взаимодействии. Иногда может доминировать одна (например в состоянии голода), иногда — другая (мышечная работа), хотя обычно преобладает последняя.

Влияниями на скелетную мускулатуру обладают и рецепторы мочевого пузыря. Впервые исследованиями Фрейсберга (Freus-

lirrg, 1875) было установлено, -что возбуждение аппарата мочеиспускания тормозит спинномозговые рефлексy конечностей. Аfferентная система мочевого пузыря детально изучалась методами электрофизиологии (Талаат — Talaat, 1937; В. Г. Бокша, НГ>2; и др.). Пратт (Pratt, 1936) показал, что если давление в мочевом пузыре достигает -высокого уровня, то возникают рефлексорные сокращения брюшной мускулатуры и мускулатуры конечностей. Берклай и Франклин (Barclay a. Franklin, 1937) на децеребрированной кошке подтвердили, что сжатие пальцами мочевого пузыря вызывает сокращение диафрагмы и брюшных мышц. Дюссер де Баренн и Уорд (Dusser de Barenne a. Word, 1937) на наркотизированных кошках и обезьянах нашли, что при резком возрастании внутривузырного давления сокращаются сгибательные мышцы бедра и происходит торможение коленного рефлекса. Это торможение более резко выражено у обезьян, чем у кошек. Появление рефлекса сгибания объясняется торможением экстензорных механизмов. Уоткинс (Watkins, 1938) обнаружил, что растяжение мочевого пузыря у кошек вызывает большей частью расслабление мигательной перепонки и торможение дыхательных движений.

Мы (С. И. Гальперин и М. Р. Могенович, 1942) изучали влияние натуральных раздражений рецепторов мочевого -пузыря на хронаксию скелетных мышц. Для этого использовали двух собак (самок) с хронической фистулой мочевого пузыря. После длительного -предварительного приучения животных к определенной позе и манипуляциям по измерению хронаксии мы приступили к опытам, которые заключались в следующем. Сначала устанавливалась исходная хронаксия мышц задней конечности, затем через заранее вставленную в фистулу резиновую трубку в пузырь собаки медленно и незаметно для нее вводилось определенное количество воды, нагретой до температуры тела; вначале обычно вводилось 100 мл воды, иногда 200 или 300 мл. Измерение давления в пузыре -показало, что в среднем при пустом пузыре оно равно 8—10 мм Нг, при введении 100 мл воды давление колеблется от 18 до 20 мм, при 200 мл — от 22 до 25 и при 300 мл — от 28 до 29 мм Нг. Заметим кстати, что недавно М. Г. Купершляк (1955), применяя цистоманометрию в клинических условиях, установил, что при введении в пузырь человеку до 500 мл воды возникают колебания давления, превышающие 15 см Н₂О.

Что касается влияния на хронаксию скелетной мускулатуры, то нами обнаружены двуфазные изменения: небольшое наполнение мочевого -пузыря вызывает укорочение хронаксии, более значительное наполнение вызывает удлинение хронаксии. Можно полагать, что вторая фаза соответствует ритмическим сокращениям мышечной стенки -пузыря, вызванным повышением давления в нем. При этом наблюдаются и ритмические колебания хронаксии скелетных мышц, что еще раз демонстрирует тесную

рефлекторную связь, существующую между функциональным состоянием внутреннего органа и скелетной мускулатурой.

Г. И. Буховец (1947, 1949) обнаружила в лаборатории С. И. Гальперина увеличение моторной хронаксии у собак при растяжении желчного пузыря физиологическим раствором при температуре тела.

Недавно А. С. Садыков, С. Т. Варшавский, В. А. Каримов и Г. Ф. Коротько (1956) изучали влияние раздражения барорецепторов мочевого пузыря на работоспособность скелетных мышц. Исследовались 4 человека со стомами мочевого пузыря, произведенными по поводу аденомы предстательной железы. Определялась работоспособность посредством динамометрии и эргографии до и после растяжения мочевого пузыря (до появления позыва к мочеиспусканию). При этом оказалось, что работоспособность мышц руки понижается. Это соответствует второй фазе — удлинению хронаксии скелетной мускулатуры, обнаруженной нами в вышеприведенных опытах на животных. С. А. Танин (1955) в лаборатории Г. В. Фольборта подтвердил, что висцеральные влияния могут стимулировать или тормозить рефлекторную деятельность мышц.

За последнее время в проблематику висцеро-моторных рефлексов включилась лаборатория Н. А. Юденича, в которой изучаются висцеральные влияния на оптимум и пессимум нервно-мышечного аппарата (И. С. Рахмилевич, 1955).

Приведенные в данном разделе материалы ясно показывают, что висцеральные афферентные влияния на локомоторный аппарат осуществляются посредством широко распространенных в организме висцеро-моторных рефлексов, которые являются одним из механизмов координации вегетативных и соматических функций. В той или иной степени они могут быть выявлены при раздражении любого внутреннего органа как одна из закономерных форм связи вегетатики с анимальной системой организма на основе так называемой внутренней сигнальной системы «Regulationssignale des Körpers» (Бруно Киш — Br. Kisch, 1933). При осуществлении этих влияний возникают сложные центральные процессы различных уровней, а не простая «иррадиация автономных рефлексов», как это полагает Альфред Швейтцер (Schweitzer, 1937). Соматические и вегетативные явления находятся в функциональном единстве благодаря прежде всего рефлекторным механизмам. При этом следует помнить весьма важное указание И. П. Павлова, что афферентная импульсация из висцеральной сферы ограничена и замаскирована основной деятельностью больших полушарий, направленной, на сложнейшие отношения организма с окружающей внешней средой.

По А. А. Ухтомскому, почти во всех случаях образования в центрах доминантной установки «дело идет о длительном состоянии возбуждения в констелляции центральных и в е -

Пгетативных нервных элементов, разбросанных в нервной системе, может быть, очень широко и объединенных лишь функционально» (1954, стр. 190, разрядка моя. — М. М.).

Патология висцеро-моторных рефлексов

Большое значение в патологии и клинике имеют нарушения связей между внутренними органами (висцеральной афферентной системой) и скелетной мускулатурой, наступающие в результате III го изменения функционального состояния рефлекторной дуги и различных ее участках и особенно в центральном звене. Эти нарушения могут быть выражены в различной степени и проявиться как массивными, так и локальными эффектами, но они почти всегда обнаруживаются при висцеральных заболеваниях. Клинические явления этого рода бывают настолько рельефны, Min вынужденные движения, позы и характерная мимика при некоторых висцеральных заболеваниях были известны еще изипша в виде, например, «складывания вдвое» больных перитонитом, «маски Гиппократа» и т. д.

В клинике встречаются случаи временных параличей и парезов конечностей, возникающих в связи с внутренними заболеваниями. С. П. Боткин неоднократно указывал на эти явления при желчной и почечной колике; при этом ему приходилось наблюдать паралич ног или особенную слабость их, близкую к парезу.

Экспериментально при сдавливании почек и мочевого пузыря подобные явления видели Комгэр (Comhaire, 1803) и Левиссон (Lewisson, 1869). Последний обнаружил, что если, вынимая ночку из полости живота собаки, сжать ее пальцами, то в соответствующей задней ноге появляется паралич, продолжающийся иго время сжимания почки и даже несколько дольше. Подобные явления можно получить при интенсивном воздействии и на другие внутренние органы.

Специальной разработкой этого ©опроса занимался Н. П. Симановский (1882). Он указывает, что при коликах бывают рефлекторные явления, которые выражаются то в виде возбуждения (судороги), то угнетения (паралич). В некоторых случаях наблюдаются эпилептоидные судороги, начинающиеся с мышц одной стороны живота и распространяющиеся на мышцы лица, шеи и конечностей той же стороны. Иногда желчные колики Проявляются приступами головокружения и расстройством координации движений, особенно-при ходьбе.

С. П. Боткин первоначально считал, что в основе этих явлений лежит рефлекторный спазм кровеносных сосудов мозга. Однако в дальнейшем его клиника стала развивать иной взгляд на патогенез этих явлений. Н. П. Симановский (1882) в экспериментах на собаках видел, что во время электрического раздражения желудка или желчного пузыря животное впадало в особое патологическое состояние — род непробудного сна, оцепенения. Он

пришел к выводу, что это «состояние оцепенения, по-видимому, никакого прямого отношения к общему кровяному давлению не имеет и всего вероятнее происходит от отраженного влияния болевых раздражений прямо непосредственно на известные центры Черепного мозга, заведывающего общим чувствилищем, в смысле Их угнетения» (стр. 346). Таким образом, школа С. П. Боткина не сводила больше эти явления к анемии мозга, а считала их результатом рефлекторного нарушения деятельности головного Мозга.

Большой интерес представляет статья И. П. Павлова «Лабораторные наблюдения над патологическими рефлексами с брюшной полости» (1898), в которой он сообщил, что полостные операции у собак часто сопровождаются расстройствами мышечной деятельности, если имеет место хроническое раздражение полостных органов. Эти расстройства выражаются либо в судорогах мышц головы и шеи, в стремлении собаки лежать на спине или даже в параличе конечностей. Все эти расстройства особенно сильно проявлялись при переполнении желудка увеличенной порцией пищи.

Эти наблюдения И. П. Павлова нашли дальнейшее развитие.

И. П. Разевков (1927) исследовал атрофические явления, возникающие в скелетной мускулатуре на почве хронического раздражения внутренностных нервов. 3 случая наблюдались у собак, которым были сделаны операции изолированного желудочка по методу И. П. Павлова. У них возникли резкие атрофические явления в мускулатуре тела, которые И. П. Разенковым рассматривались как рефлекторные, вызванные с ненормально раздражаемых центростремительных нервов большого желудка, спяянного с другими участками, и малого изолированного желудочка вследствие натяжения мостика, связывающего большой и малый желудка. Далее И. П. Разенков на 4 специально оперированных собаках вызвал длительное натяжение одного из чревных нервов и получил также прогрессивно наступавшее исхудание с трофическими явлениями скелетных мышц и с восходящими параличами. У некоторых собак при этом была констатирована и гипертрофия сердечной мышцы.

В. А. Музыкантов в лаборатории Х. С. Коштыянца (1935) изучал влияние удаления части кишечника на туловищную мускулатуру аксолотля. Установлено, что при удалении нижнего отдела кишечника резко задерживается развитие соответственной части туловищной мускулатуры. Эти опыты указывают на трофические расстройства в мускулатуре, рефлекторно связанные с соответствующими по иннервации полостными органами. По всей вероятности, подобные дистрофические влияния могут происходить и с рецепторов сердца. В этом отношении очень интересное клиническое наблюдение принадлежит С. П. Боткину: «Мне неоднократно приходилось наблюдать задержанное развитие левой половины грудной клетки в различных случаях болез-

«и́и клапанного аппарата сердца, развившихся в раннем возрасте до окончания развития скелета» (1899, стр. 320).

Современной клинике известно, что при инфаркте миокарда иногда возникают отдаленные дистрофические явления, например и виде поверхностного некроза кожи на тыльной поверхности мнтей и т. д. Известны также висцеро-моторные атрофические м.нишгая с брюшной полости в виде симптома Н. М. Волковича (ИИИ, 1914). Этот автор обратил внимание на атрофию мышц правой стороны живота при хроническом аппендиците. Феномен П. М. Волковича следует рассматривать как патологический ингцero-моторный рефлекс с червеобразного отростка при его спалении, если процесс протекает достаточно длительно.

Атрофические процессы в мышце тесно связаны с ее тонусом. Поэтому естественно, что А. А. Иванов (1928) нашел еще один диагностический признак висцеро-моторного рефлекса: симптом «смещения пупка» при аппендиците как результат неравномерного тонуса мышц брюшной стенки с обеих сторон; при остром аппендиците пупок смещается вправо на 1—2 см, обнаруживая одностороннее повышение тонуса мышц на стороне заболевания. При хроническом же аппендиците пупок оказывается смещенным влево вследствие падения тонуса или атрофии тех же мышц.

Вышеприведенное показывает, какая «большая (и до сих пор недоучитываемая) роль принадлежит рефлексам с внутренних органов в патологии двигательного аппарата.

Известно, что экспериментальный шок можно вызвать различными воздействиями при достаточной силе их. В отношении внутренних органов с этой целью применяли эвисцерацию кишечника с потягиванием брыжейки или с перевязкой сосудов «рыжейки, перерастяжение желудка и т. д. Мы отмечали, что шоковые явления при раздражении внутренних органов получал П. П. Симановский (1881, 1882) посредством воздействия электрического тока на желудок и желчный пузырь. Ряд современных авторов (П. Н. Веселкин, 1936; М. П. Бубнов, 1940; и др.) считает, что воспроизведение шока в эксперименте легче и быстрее всего достигается, когда травме подвергаются области скопления элементов симпатической нервной системы, в особенности брюшной полости. Н. И. Гращенков (1935) показал, что после односторонней экстирпации симпатических узлов при экспериментально вызванном эпилептическом припадке у собак наблюдается двигательная асимметрия.

Клинически важно, что в определенных условиях можно обнаружить связь между раздражением каротидного синуса и эпилептическими судорогами. На это впервые указал В. А. Надеждин (1925). Затем Даниелополу (1933) в работе о патогенезе «ншлейсии» привел доказательства, что сдавление каротидного синуса у эпилептика вызывает судороги.

Висцеральные нарушения рефлекторно распространяются и па дыхательную мускулатуру. Клинически описан дыхательный

симптом (задержка дыхания) на высоте приступа колики желчного язв-ря. Опыты на собаках показали, что при растяжении пузыря и особенно желчных протоков возникает нарушение дыхания. Введение новокаина в желчные пути временно устраняет или уменьшает рефлекс на дыхание. Установлено, что во время расстройств дыхания от раздражения рецепторов протоков или пузыря, при просвечивании лучами Рентгена можно видеть сокращение правой половины диафрагмы. Некоторые данные экспериментального характера по этим вопросам приведены у М. В. Сергиевского (1950). Рефлекторные изменения функции диафрагмы при висцеральных влияниях изучал в лаборатории М. М. Денисенко В. А. Брейков (1953).

•Клиника нервных болезней также располагает данными о влиянии афферентной системы внутренних органов на мускулатуру тела. Так, при спастических параплегиях и парапарезах задержка мочи и кала вызывает усиление спастичности и судороги в «ог.ах. В таких случаях освобождение пузыря и кишечника устраняет на время судороги и ослабляет спастичность. Многие больные параплегией отмечают, что при переполненном мочевом пузыре ходьба сильно затрудняется. Исследованиями, проведенными у таких больных, Даниелополу подтвердил, что, растягивая искусственно прямую кишку или мочевой пузырь у больного, можно наблюдать произвольные движения ног.

Следует думать, что эти явления возникают не только вследствие повышенной возбудимости висцеральной афферентной системы, но и вследствие патологического состояния двигательных центров. Как пишет И. Я. Раздольский (1927), «висцеро-моторные рефлексы могут возникать при воздействии на спинномозговые центры возбуждений, притекающих от внутренних органов, не только ненормально сильных (например при заболевании внутренних органов), но, по-видимому, и нормальных, если эти центры находятся в состоянии повышенной раздражимости» (стр. 113).

Своеобразной формой патологических висцеро-моторных рефлексов являются висцеро-миотонические реакции (И. А. Орбели, 1935). Они выражаются в более или менее длительном повышении тонуса скелетных мышц. Многие висцеральные заболевания сопровождаются тоническими явлениями со стороны некоторых мышечных групп («защитные тонические рефлексы»). Эти рефлексы могут проявляться не только на мышцах брюшной стенки, но и на мускулатуре туловища и конечностей. При сухом плеврите, например, наблюдаются тонические сокращения межреберных мышц как рефлекс с рецепторов плевры.

Наиболее часто висцеро-миотонические рефлексы наблюдаются на мышцах брюшной стенки (симптом «острого живота»), причем в реакцию могут вовлекаться как все мышцы стенки, так и отдельные группы их. При разлитом перитоните это напряжение— общее, при ограниченном (а также при аппендиците) □

местное. При заболевании печени наблюдается тоническое сокращение верхней части прямой мышцы живота, получающей чпигательные нервы из спинномозговых сегментов, в которые вступают афферентные волокна печени. На решающую роль спинномозговых рефлексов в этом отношении указывает, по-видимому, тот факт, что произвольным усилием нельзя получить изолированного сокращения одной только верхней трети прямой мышцы живота. Но оно возникает рефлекторно во время приступа желчной колики и при пилороспазме.

Кроме заболеваний абдоминальных органов, напряжение брюшной стенки может возникнуть и при патологических процессах в грудной полости, при пневмонии, диафрагмальном плеврите и т. д. П. П. Гончаров (1936) экспериментально на собаках обнаружил, что ригидность мышц брюшной стенки можно получить при раздражении перикарда. На клиническом материале Пото отмечено Ю. Ю. Джанелидзе (1946), главным образом при огнестрельных ранениях сердца.

В механизме висцеро-миотонических явлений еще не все ясно. Хотя некоторые авторы считают, что эти явления имеют в своей основе токсически-гематогенный процесс, однако больше оснований за признание нервной их природы. Н. А. Рудницкий (1930) ('читает, что это не спинальный, а ганглионарный рефлекс. По мнению этого автора, ригидность брюшной стенки при аппендиците, например, возникает следующим образом: импульсы от червеобразного отростка передаются по нервным ветвям, оплетающим верхнюю брыжеечную артерию, в солнечное сплетение и отсюда переходят через симпатические волокна на соответствующие мышцы. Что симпатическая нервная система принимает участие в висцеро-миотонической рефлекторной дуге, доказано работами школы Л. А. Орбели (М. П. Бресткин и др.): впрыскивание скипидара в брюшную полость собаки точно по белой линии живота вызывает сильную многочасовую тоническую реакцию брюшного пресса, и притом вполне симметричную. Если же предварительно произвести одностороннюю люмбальную симпатэктомию, то на соответствующей стороне мускулатура не участвует в реакции и остается расслабленной, Л. А. Орбели (1938) полагает, что причина этого — в выпадении центральных симпатических влияний на мышцу.

Недавно А. Ф. Попов (1955) в опытах на собаках подтвердил, что контрактура мышц передней брюшной стенки есть спинальный рефлекс. Рефлекторный центр его расположен в пределах (> нижних грудных и первых 2 поясничных сегментов. Удаление мозгового вещества надпочечников приводит к резкому ослаблению, а в ряде случаев — к полному исчезновению контрактуры. Введение в кровь адреналина восстанавливает нарушенную функцию симпатической иннервации. А. Ф. Попов считает, что контрактура мышц передней брюшной стенки является следствием парабриоза спинного мозга, так как введение в организм

животного хлористого кальция приводит к временному исчезновению контрактуры.

Следовало выяснить вопрос о соотношении между наполнением желудка и тонусом мышц брюшной стенки в нормальных условиях. Конкретно эта задача решалась нами (А. К. Чуваев) в экспериментах на 5 фистульных собаках. Тонус мускулатуры брюшной стенки измерялся посредством специального миотонметра собственной конструкции сперва при пустом желудке (исходные данные) и затем при разных степенях растяжения его вставленным через фистулу баллоном. Объем растяжения — от

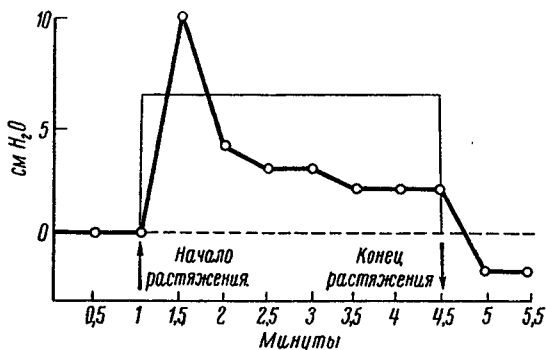


Рис. 15. Диаграмма влияния растяжения желудка на тонус мышц брюшной стенки (собака Физи, опыт № 18, 19/II 1955 г.).

500 до 2000 мл. В результате многочисленных опытов установлено, что при растяжении желудка тонус мускулатуры брюшной стенки отчетливо изменяется в сторону повышения. Вначале тонус дает резкий, но кратковременный подъем (пик), а затем снижается и остается на некотором повышенном (по отношению к исходному) уровне до прекращения растяжения желудка (рис. 15). Другой нашей сотрудницей, Е. Г. Урицкой, обнаружено, что кривая тонуса брюшной стенки точно повторяет динамику внутрижелудочного давления, вызванного растяжением желудка посредством баллона (рис. 16). При этом по мере повторных растяжений первоначальный пик постепенно исчезает (адаптация).

Кроме того, А. К. Чуваевым на тех же животных было обнаружено влияние спонтанных сокращений пустого желудка (т. е. голодной периодики) на тонус мускулатуры брюшной стенки: при одновременной регистрации гастрограммы безбаллонным способом наблюдается ритмическое повышение тонуса скелетной мускулатуры, совпадающее (синхронное) с концом каждой волны сокращения желудка.

Таким образом, патологический «защитный рефлекс» брюшной стенки является лишь усиленным вариантом нормального висцеро-моторного тонического рефлекса. Во всяком случае имеются все основания считать, что нарушение висцеральной рецепции является важнейшим звеном в формировании патологического висцеро-миотонического эффекта.

Разнообразные другие висцеро-моторные явления могут возникать при заболеваниях органов как брюшной, так и грудной полости, в частности сердца, Бретшнейдер (Bretschneider, 1911), Мэкензи (1911) отмечали дискинезию левой руки при заболеваниях сердца и аорты и рассматривали ее как спинальный висцеро-моторный рефлекс. Редкий случай полипозного новообразования в сердце, сопровождавшийся нарушениями локомоторной сферы, был еще раньше описан Р. А. Павловской (1893). А. К. Шиповым (1947) описан случай, когда у раненого с пулей в задней стенке перикарда в течение 9 месяцев туловище находилось в крайне согнутом положении; это состояние прекратилось через 5 дней после удаления пули.

Висцеро-моторные влияния патологически могут проявляться не только в форме ригидности или длительных тонических состояний. Так, известно, что приступ стенокардии вызывает резкую мышечную слабость вообще, и в особенности в левой руке. При объяснении механизма этого явления следует принять во внимание наши экспериментальные данные (М. Р. Могендович, 1941), состоящие в том, что раздражение рецепторов сердца в определенных условиях вызывает изменение хронаксии мышц, конечностей независимо от нарушения кровообращения в них. На этом основании мы тогда же высказали предположение, что астенция сердечных больных имеет, по крайней мере частично, рефлекторное происхождение по типу висцеро-моторного рефлекса. И действительно, М. Н. Тумановский, Л. С. Шейнкман и Л. А. Чакина (1949) в клинических условиях установили, что

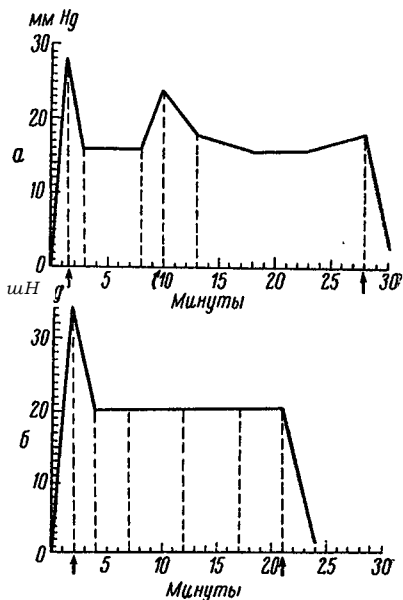


Рис. 16. Динамика внутрижелудочного давления при растяжении желудка раздуванием резинового баллона через фистулу (собака Серый).

a — опыт № 66, 6/II 1952 г.; первая стрелка — в баллон нагнетается 300 мл. воздуха; вторая стрелка — воздух выпущен; *b* — опыт № 136, 21/VI 1952 г.; первая стрелка — введено 500 мл воздуха вторая стрелка — воздух выпущен.

двигательная хронаксия у лиц, страдающих поражением коронарных сосудов, оказалась удлиненной. Моторную хронаксию при артериальной гипотонии изучал А. С. Пенцик (1955).

Подобные влияния на мускулатуру возможны и с других висцеральных афферентных систем. А. А. Бусалов (1949) указывает, что при длительном наблюдении за больными, перенесшими резекцию желудка, можно установить своеобразное состояние, основным симптомом которого является общая слабость, быстрая утомляемость, иногда пароксизмы астении. Он назвал эту астению агастральной. Если данное наблюдение подтвердится, то возможно, что причиной этого состояния окажется выпадение афферентных импульсов с желудка. Что висцеральные импульсы способны оказывать влияние на тонус организма указывается в работах наших (1941), К. Х. Кекчеева (1945) и др.

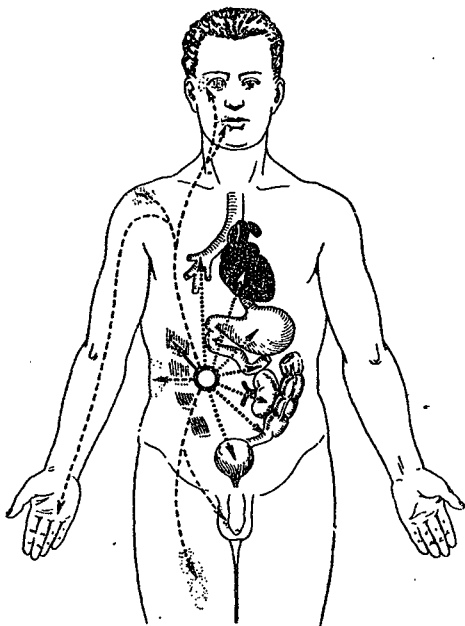


Рис. 17. Схема рефлексов с заболевшего внутреннего органа.

Пунктирные линии — влияния на деятельность других внутренних органов (висцеро-висцеральные рефлексы); штриховые линии — влияния на чувствительность кожи, слизистых оболочек, зубов, глаз и т. д. (висцеро-сенсорные рефлексы); сплошная линия — влияния на скелетную мускулатуру (висцеро-моторные рефлексы).

Изучение «защитного» рефлекса при висцеральных заболеваниях, а особенно наиболее тонких явлений в виде сдвигов моторной хронаксии, должно послужить к уточнению диагностики острых внутренних заболеваний. Известно, что раздражение различных внутренних органов и даже отдельных оболочек и участков одного и того же внутреннего органа дает различный характер сдвигов моторной хронаксии. Учитывая особенности сегментарной иннервации скелетной мускулатуры, мы высказали гипотезу об особо интимной связи определенного внутреннего органа с более или менее определенной мышцей или группой их; на последних должно быстрее и сильнее отражаться состояние соответствующего висцерального органа, чем на отдаленных мышцах. В этом направлении необходимы специальные клинические исследования. Пример подобного рода имеется в виде применения моторной хронаксиметрии как метода диагностики свинцовой интоксикации, позволяющего обнаружить изменения

Хронаксии определенных мышц задолго до других проявлений заболевания.

Кроме того, для клиники имеет самостоятельное значение тот факт, что при раздражении ритмически функционирующих внутренних органов наблюдаются рефлекторные изменения хронаксии скелетных мышц. Так как ритм работы сердца, деятельность пищеварительного канала, степень наполнения мочевого пузыря и т. д. сказываются даже в здоровом организме сдвигами тонуса и хронаксии скелетной мускулатуры, то тем более с ними необходимо считаться при исследовании больного, особенно, если оно производится с диагностической целью (рис. 17).

К проблеме висцеро-моторных рефлексов относится и вопрос о влиянии овариально-менструального цикла, на локомоторный аппарат женщины-спортсменок (С. А. Ягунов и Л. Н. Старцева, 1955). У некоторых лиц это влияние приобретает отчетливо отрицательный характер. Вообще следует заметить, что значение рецепции различных висцеральных систем для функционального состояния локомоторного аппарата достаточно велико и в этом отношении представляет значительный интерес для прикладной физиологии (труда, спорта и т. д.).

Таким образом, мы видим, что существующие в норме как бы в «снятом» виде рефлекторные влияния с внутренних органов на скелетную мускулатуру, видоизменяясь в патологических условиях, могут стать признаком или выражением заболевания висцеральных органов. Это связано с чрезмерным возбуждением или ненормальным повышением возбудимости и другими изменениями висцерального анализатора, воздействующего на двигательный анализатор.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

ВИБРАЦИЯ КАК РАЗДРАЖИТЕЛЬ РЕЦЕПТОРОВ
ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Возможность влияния физиотерапевтических факторов на висцеральные рецепторы является еще почти неизведанной областью физиологии и физиотерапии. Между тем ясно, что изучение механизма действия физических раздражителей на организм, действия их на внутренние органы вообще и на рецепторы этих органов в частности должно занимать значительное место. Мы сделали попытку изучить этот вопрос применением в лаборатории и клинике строго периодической аппаратурной вибрации.

Влияние вибрации на возбудимость больших полушарий головного мозга и нервных стволов изучал Е. С. Боришпольский (1899). Но особенное внимание на вибрацию как раздражитель внутренних рецепторов обратил А. Е. Щербак (1902), указавший, что вибрация является специфическим раздражителем глубоких воспринимающих нервных окончаний, с которых вызываются рефлексы. Наряду с другими физиотерапевтическими процедурами, вибрация давно привлекала внимание врачей сперва как лечебный фактор (вибрационный массаж), а позднее как диагностический метод (паллестезия). Ряд врачей разных специальностей применял и применяет вибрацию в своей практике (В. М. Бехтерев, 1900; А. Е. Щербак, 1902; М. Я. Брейтман, 1908; Ш. Я. Микеладзе, 1938; А. В. Селезнев, 1948; и др.).

Вибрация представляет интерес также и с точки зрения профессиональной патологии, так как известно, что длительное и сильное воздействие этого рода, возникающее при работе на пневматических молотах, отбойных молотках, анклопфмашинах и разных других станках и аппаратах, вызывающих вибрацию, оказывает вредное действие на организм человека. Этому роду профессиональных вредностей уделяется исследователями много внимания (Н. А. Вигдорчик, 1927, 1937; Е. Ц. Андреева — Галанина, 1940, 1947; Л. Н. Грацианская, 1940, 1951; З. М. Бутковская, 1951; и др.). Одними из первых Бейнткери Шульцкик (Beintker

и. Schultzik, 1931) обследовали ряд лиц, работающих с пневматическими инструментами, и нашли, что вибрация влечет за собой удлинение хроноксии бицепса до 0,6—0,8 миллисекунды (при норме 0,2—0,3 миллисекунды).

Экспериментально изучалась преимущественно вибрационная рецепция кожи, которая считается главным источником этих ощущений. Однако несомненно, что вибрация воспринимается и рецепторами глубже расположенных органов и тканей; это доказано опытами с анестезией кожи (Гольдшейдер — Goldscheider, 1904; Ведделл — Weddel, 1938). Из работ по вибрационной рецепции укажем исследования А. И. Бронштейна (1941), А. И. Долгова и М. Ш. Синаюк (1941), В. И. Медведева (1951). Влияние вибрации на сосудистую систему изучала Р. И. Лифшиц (1925) на изолированном ухе кролика. В. А. Бондина (1947), пользуясь методом капилляроскопии пальца, нашла местное повышение тонуса капилляров. З. И. Бутковская (1951) изучала методом плетизмографии результаты локального воздействия вибрации на указательный палец другой руки, т. е. рефлекторные влияния вибрации. Имеются наблюдения этого рода и у изучавших профессиональные заболевания (В. Г. Артамонова, 1956).

Что касается вопроса о рефлекторном влиянии вибрации на внутренние органы, то он остался открытым. Н. Ф. Чигаев (1894), подвергая общему вибрационному воздействию здоровых людей, наблюдал изменения пульса и дыхания, зрачковый рефлекс и т. д. На основании своего клинического опыта М. Я. Брейтман (1908) называет вибрационный массаж живота «косвенным массажем сердца», так как он способствует опорожнению вен и облегчает работу сердца. А. Я. Фирзон (1927) применял с успехом вибрационный массаж области сердца у больных сердечными заболеваниями. Клинические наблюдения о влиянии вибрационного массажа на деятельность желудочно-кишечного тракта имеются у Гранвилля (Granvill, 1882), Виттауэра (Witthauer, 1907), М. Я. Брейтмана (1908), А. В. Селезнева и Г. В. Бобровой (1948), Л. И. Суворовой (1948), которая применяла при этом рентгеноскопию и регистрацию ряда физиологических процессов. Не останавливаясь на этих работах, отметим лишь, что аппаратурный вибрационный массаж живота может усиливать или ослаблять моторику желудка и кишечника в зависимости от силы воздействия; его можно применять для воздействия на желчный пузырь и на деятельность матки при родах и т. д., так как известно, что гладкая мускулатура вообще очень подвержена влиянию механического раздражения типа вибрации. То же относится и к сердечной мышце. С. П. Боткин в лекции «О стенозе левого венозного отверстия» констатировал интересное явление: размеры сердца могут резко увеличиваться под влиянием перкуссии (1899, стр. 304—305). П. Я. Макаровский (1928) привел клинические наблюдения об оживляющем влиянии поколачивания сердечной области.

За последние годы в связи с развитием техники и появлением машин и станков, имеющих большое число оборотов, интерес к биологическому действию вибрации возрос еще больше. Имея, следовательно, как терапевтическое, так и профессорно-аллопатрическое значение, вибрационный фактор тем не менее оказался почти вне поля зрения физиологов. Вибрационные влияния на организм, в особенности на внутренние органы, во многом еще не изучены.

Учитывая указанное значение вибрации, мы поручили В. П. Рюмину в 1946 г. заняться систематическим изучением некоторых физиологических изменений, возникающих в деятельности внутренних органов под влиянием вибрации как прямого (непосредственного, местного), так и рефлекторного раздражителя. Особое внимание при этом было обращено на возможность раздражения вибрацией висцеральных рецепторов. Применялся электромагнитный вибратор с частотой 100 гц и градуированной амплитудой (В. И. Кармилов, 1948). В опытах на лягушках, вибрационное воздействие производилось непосредственно на обнаженный орган (сердце и желудок) посредством стержня диаметром 2 мм. Амплитуда колебаний от 0,1 до 0,3 мм.

Вначале была поставлена серия опытов на изолированном сердце лягушки. При этом оказалось, что вибрационное воздействие на желудочек сердца вызывало главным образом изменение амплитуды сокращений, регистрируемых на барабане кимографа. Эти изменения в большинстве опытов имели двуфазный характер: сперва уменьшение, затем нарастание амплитуды выше исходной. Что касается частоты биений сердца, то она в большинстве случаев оставалась неизменной, а в 34% опытов уменьшалась.

Действие вибраций на венозный синус изолированного сердца оказывало более резкое влияние. Помимо аналогичных изменений амплитуды сокращений, наблюдалось двуфазное изменение частоты сокращений сердца: в начале воздействия она кратковременно увеличивалась, затем возвращалась к исходной, а в половине опытов падала ниже исходной частоты. Таким образом реакция сердца на непосредственное действие вибрации оказалась достаточно сложной, не однозначной.

После этого мы перешли к опытам «а бульбоспинальных животных, применяя вибрационное воздействие на обнаженное сердце при кимографической регистрации его деятельности. В основном мы получили в этих опытах такие же результаты, что и на изолированном сердце. Однако выявились и некоторые различия: увеличение амплитуды сокращений и замедление ритма было отчетливей и встречалось чаще. Очевидно это объясняется тем, что регуляция сердца в целом организме осуществляется более совершенно.

В аналогичных условиях исследовалось и влияние вибрации на желудок лягушки. В результате 54 опытов оказалось, что в 45 из них (84%) вибрационное воздействие стимулировало

моторику желудка: гастрографически зафиксировано, что тонус желудка повышался, перистальтика становилась более частой и шергичной.

Представляет интерес проделанное В. П. Рюминым определение наименьшего (порогового) времени воздействия вибрации, необходимое для того, чтобы вызвать реакцию гладкой мускулатуры желудка. Это — своего рода «вибрационная хронаксия», намеряемая посредством специально сконструированного прибора. В итоге 100 опытов оказалось, что в 77% случаев пороговое время имеет величину от 0,02 до 2,0 секунды и в 23% — выше. Оказалось также, что пороговое время кардиальной части желудка меньше, чем средней его части.

Установив основные факты относительно действия вибрации на желудок холоднокровных, мы перешли к опытам на собаке с фистулой желудка. Вибратор прикасался к фистульной трубке, последняя передавала вибрацию желудку; амплитуда вибрации была равна 0,3 мм. Опыты ставились через 16—18 часов после кормления. Гастрографически регистрировалась голодная периодика желудка. Воздействие вибрации производилось как во время периодических сокращений, так и в периоды покоя желудка. В 25 опытах наблюдалось следующее.

Действие вибрации во время периодических сокращений желудка вызывало некоторое увеличение силы этих сокращений и повышение тонуса мускулатуры. В отдельных опытах, кроме того, наблюдалось учащение сокращений. Если же вибрация действовала на желудок в период покоя его, скажем через 30 минут после окончания периода работы, то тоже возникали сокращения и повышался тонус. Но эти сокращения не были похожи на «голодную периодику»: амплитуда их была значительно меньше, паузы между ними почти незаметны, продолжительность их была от 2 до 30 минут. Они напоминали так называемые «кислотные» сокращения (И. У. Эдельман, 1906).

Таким образом, опыты на собаке подтвердили данные, полученные нами на лягушках: вибрация является фактором, непосредственно стимулирующим моторику желудка.

Вышеприведенными опытами, однако, не решается вопрос, влияет ли вибрация на висцеральные рецепторы, ибо возможно, что в них изучаемый нами фактор действовал непосредственно на гладкую мускулатуру желудка и мускулатуру сердца. Для ответа на этот вопрос мы воспользовались прежде всего желудочно-сердечным рефлексом. Удастся ли вызвать его при вибрационном воздействии на желудок?

Методика была та же, что и в предыдущих опытах на лягушке, с той лишь разницей, что на барабане кимографа регистрировалась одновременно деятельность сердца и желудка. Воздействию вибрации (амплитуда 0,1 мм) подвергалась серозная ишорхность желудка. В половине опытов при этом получалась реакция сердца, но необычного характера: эффект имел не

парасимпатический, как обычно в рефлексе Гольтца, а симпатический характер: отмечалось учащение сердцебиений. Реакция эта имела длительный латентный период — 30 секунд и' более. Тогда была поставлена специальная серия опытов, в которых на желудок действовала вибрация одной частоты (100 гц), но различной амплитуды: очень малой (0,1 мм) и большой (1,5 мм). В результате первая вызывала либо учащение ритма сердца, либо не давала никакого эффекта. Вторая же почти во всех опытах вызывала остановку сердца, которая наступала очень быстро (малый латентный период) (рис. 18).

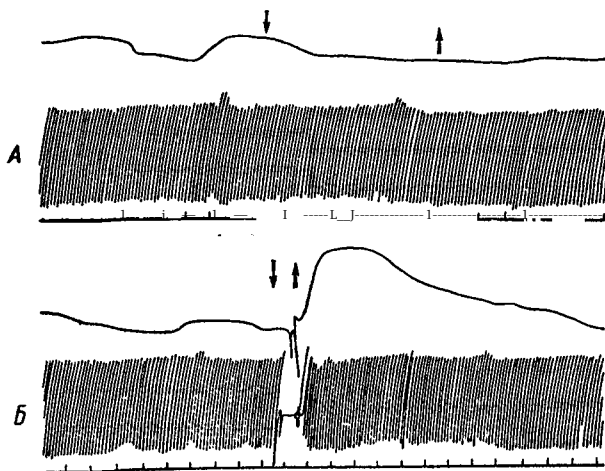


Рис. 18. Гастрограмма и кардиограмма лягушки.

А — слабая вибрация вызывает небольшое учащение сердечной деятельности; *Б* — сильная вибрация желудка. Стрелками обозначены моменты включения и выключения вибрации желудка.

В некоторых опытах наблюдался следующий факт: действие слабой вибрации на кардиальную часть желудка и нижний конец пищевода давало, как и при действии сильной вибрации, тормозящий эффект на сердце, тогда как с остальных участков желудка — стимулирующий.

Следовательно, оказалось, что при применении вибрации одной частоты, но различной силы (амплитуды колебаний) получаются два противоположных эффекта рефлекторных влияний с рецепторов желудка на сердце. Очевидно, в основе этих противоположных эффектов лежит один и тот же рефлекторный механизм, но по-разному проявляющийся: слабые, надпороговые раздражения рецепторов желудка влияют на сердце положительно, хотя и не резко; более же сильные раздражения вызывают отчетливое угнетение, вплоть до остановки сердца. Последнее явление, собственно, и называется рефлексом Гольтца (1863). Нам важно здесь подчеркнуть, что рефлекторные влияния с же-

лудка на сердце при действии вибрационного раздражения имеют фазовый характер, зависящий от силы раздражителя, т. е. проявляются как феномен парабриоза нервных центров, связанный с их лабильностью.

Отметим, что различная реакция в зависимости от силы раздражения желудка наблюдалась в отдельных опытах Н. П. Симановского (1881), но он даже не упоминает об этом в своих выводах, а говорит лишь о тормозящем влиянии. Более отчетливые сведения по этому вопросу получили К. Х. Кекчеев и А. В. Кавторина (1942) при раздражении маленького желудочка (по И. П. Павлову). П. П. Гончаров (1945) отметил подобное явление при раздражении кишки раздуванием. Любопытно, что еще Гольц (1863) задавался вопросом о возможности получить ускорение сердцебиений при применении легких механических раздражений в опыте поколачивания, но никогда не наблюдал этого. Мы объясняем это тем, что раздражения ударами от руки, какими бы слабыми они ни были, оказываются значительно более сильными, чем раздражения от вибрации с амплитудой в 0,1 мм.

Вопрос о возможности получения с желудка стимулирующих влияний на деятельность сердца представляется нам настолько значительным, что мы попытались применить это к людям. В одной серии наблюдения проводились при положении обследуемых лежа; после установления устойчивого пульса включался приложенный заранее к области желудка вибратор (100 гц, амплитуда 0,2 мм), действие его продолжалось 10 минут. Исходной считалась средняя частота пульса за последние 3—5 минут до действия. Подсчет пульса продолжался непрерывно за каждые 30 секунд в течение всего действия, а также в течение 10—15 минут после него. В части опытов производилась сфигмографическая регистрация. Действие вибрации производилось на область живота рядом со средней линией в левом подреберье; вибратор имел площадь 30 см². Таким образом, мы действовали преимущественно на среднюю область желудка при условии нормального его положения. Определение нижней границы желудка (оеркуторно) у наших испытуемых показало, что она находится в пределах нормы.

Исследуемыми являлись здоровые мужчины и женщины в возрасте от 20 до 55 лет. Всего в этой серии было проведено 21 наблюдение над 13 испытуемыми. Однако результаты получились разноречивые и неотчетливые, обычно в виде изменения пульса на 2—3 удара в ту и другую сторону. Тогда мы решили изменить позу испытуемых и перевести в положение сидя.

Известно, что пальпация брюшных органов обычно производится при лежачем положении больного. С. П. Боткин ввел в практику исследование брюшных органов в позе стоя. Правильность нашего приема (поза сидя) получила подтверждение в исследовании Н. Ф. Березкина (1954), который предложил проводить пальпацию при сидячем положении больного, что

Представляет большит. преимущества, особенно при исследовании желудка. В остальном методика оставалась прежней. В этой серии проведено 57 наблюдений над 14 испытуемыми (в основном это были те же люди). Результаты в данной серии получились более однозначными и отчетливыми.

Во время действия вибрации на область желудка в положении сидя в 50 наблюдениях из 57, т. е. в 88%, имелось учащение пульса, в 5 наблюдениях отчетливых изменений не было, в 2 отмечено замедление. В большинстве наблюдений учащение было от 6 до 16 ударов в минуту, возникало оно обычно через 1—2 минуты после начала вибрации, достигало максимума на 2—4-й минуте от начала учащения, но не оставалось все время

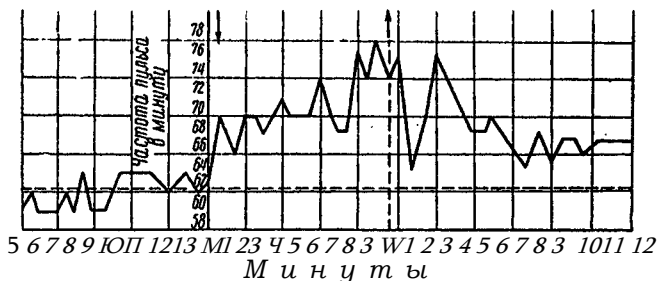


Рис. 19. Кривая изменения частоты пульса у здорового человека под влиянием слабой вибрации области желудка в положении сидя (исследуемый М., наблюдение № 4, 8/ХІІ 1948 г.).

Стрелками обозначены начало и конец вибрации.

на этом уровне, а постепенно уменьшалось еще при наличии вибрации. Иногда частота пульса падала даже ниже исходной. Часто это замедление сменялось новым учащением и такие чередования повторялись несколько раз во время действия вибрации, т. е. имела место волнообразность. Однако в большинстве наблюдений учащение пульса продолжалось и после прекращения вибрации в течение 10—15 минут, иногда дольше (рис. 19).

В целях контроля была поставлена еще одна серия наблюдений с действием вибрации на кожу человека. Она была необходима, так как возник вопрос, является ли учащение пульса при действии вибрации рефлексом с желудка. Не может ли подобный результат получиться при воздействии вибрации на любой участок кожи?

Чтобы проверить это предположение, были проведены наблюдения с действием вибрации на область плеча и предплечья слева при всех прочих равных условиях. В 12 наблюдениях на 7 испытуемых (из числа тех же) не было ни разу заметного изменения пульса. Затем специально были проведены исследования с действием вибрации на правую половину живота в области

10го же спинномозгового сегмента, что и область желудка. При этом наблюдались лишь незначительные изменения частоты пульса (на 3—5 ударов в минуту), причем как в сторону учащения, так и в сторону замедления.

Итак, все контрольные наблюдения дают основание считать, что учащение пульса, возникающее при действии слабой вибрации на область желудка человека, является рефлексом с желудка, а не с кожи. Есть все основания считать, что усиление вибрации дало бы не стимуляцию, а угнетение сердечной деятельности, т. е. рефлекс Гольтца. Таким образом, становится письма вероятной двуфазность рефлекторных влияний с желудка на сердце и у человека. Все дело в том, как говорил Н. Е. Введенский по другому поводу, чтобы уметь раздражать. При этом он указывал на особую роль очень слабых воздействий для нервной деятельности. Любопытно отметить, что двуфазный характер реакций мы обнаружили и при изучении влияния температурных раздражений желудка на плетизмограмму руки (опыты описаны в главе 1).

Недавно и другими исследователями были получены новые экспериментальные данные, относящиеся к этому вопросу.

В. М. Мюльберг (1947) в лаборатории С. И. Гальперина обнаружила, что у лягушек афферентные связи рефлекса Гольтца проходят по трем путям: по блуждающим нервам, симпатическим пограничным стволам и спинному мозгу. Б. В. Молоков

(1950) в лаборатории Ю. М. Уфлянда показал в экспериментах на лягушках возможность извращения сердечных рефлексов «зависимости от характера доминанты, образующейся в вегетативных центрах, регулирующих деятельность сердца. В частности, посредством подпороговой тетанизации *p. cutanei femoris* можно получить ряд всевозможных изменений в протекании рефлекса Гольтца — от ослабления до полного его извращения, т. е. превращения в фактор, стимулирующий деятельность сердца.

14. К. Махатадзе и Г. А. Гзиришвили (1954) нашли, что у собак с фистулой желудка раздувание в нем резинового баллона вызывает разный эффект в зависимости от силы раздражения: при слабом растяжении желудка — замедление биений сердца, при сильном — ускорение биений. Н. П. Коврикова (1954), анализируя гастро-кардиальный рефлекс, в опытах на теплокровных установила, что при раздражении центрального отрезка блуждающего нерва сильным индукционным током наблюдается по падению, а резкое увеличение кровяного давления. По-видимому, такой эффект является результатом уже не обычного инсцено-висцерального раздражения, а ноцицептивного, болевого.

Описанные в литературе клинические и физиологические наблюдения, морфологические и экспериментальные данные давно показали способность сердца воспринимать раздражения. На основании этого, а также базируясь на собственных данных, мы писали в 1941 г., что сердце является мощной афферентной

системой, обладающей своеобразной раздражимостью и потому являющейся рефлексогенной зоной, влияющей на множество внутренних органов.

В настоящее время можно считать окончательно установленным, что сердце, с прилегающими к нему сосудами обладает активным афферентным аппаратом, входящим в систему висцерального анализатора, и, следовательно, имеет возможность посылать свои импульсы в головной и спинной мозг, вступая таким образом во взаимодействие с другими органами.

Несмотря на то, что желудочно-сердечный рефлекс является наиболее давно известным висцеро-висцеральным рефлексом, насчитывающим почти 100 лет (Гольтц — Goltz, 1863), как-то само собою сложилось убеждение, что это рефлекс односторонний: желудок влияет на сердце, но не наоборот. Вопрос об обратных влияниях — с сердца на желудок — в физиологических экспериментах, насколько нам известно, не изучался совершенно. Имеются только отдельные наблюдения клиницистов (Н. Д. Стражеско, 1925; Г. П. Ковтунович, 1935; Н. К. Боголепов, 1949), предполагающие возможность влияния этого рода.

Исходя, с одной стороны, из давно разрабатываемого нами принципа рефлекторного взаимодействия органов, а с другой — из некоторых побочных влияний, наблюдавшихся в опытах В. П. Рюмина при изучении вибрационных воздействий на сердце лягушки, мы сделали попытку выяснить, не существует ли рефлекса с сердца на желудок.

Специальная серия опытов была проведена В. П. Рюминым на бульбоспинальных лягушках с одновременной записью на кимографе моторики желудка и биений сердца. Для раздражения сердца применялся электромагнитный вибратор с частотой 100 гц и амплитудой 0,3 мм. Продолжительность вибрационного воздействия 1—3 минуты. В результате 67 опытов с раздражением сердца вибрацией мы получили следующие эффекты на желудке: оживление перистальтики (более частые и энергичные сокращения желудка) наблюдалось в 54 опытах (80%), перистальтика оставалась без заметных изменений, но тонус желудка повысился в 11 опытах (17%), замедление перистальтики отмечено в 2 опытах (рис. 20).

Чтобы проверить, что изменение моторики желудка при воздействии на сердце имеет рефлекторный характер, были поставлены 40 опытов с действием вибрации на сердце при последовательном разрушении у каждой лягушки различных отделов центральной нервной системы. Эти опыты показали что при разрушении головного мозга выше продолговатого, а также при дополнительном разрушении и спинного мозга эффект на желудке сохранился. Он исчезал только при разрушении продолговатого мозга. Таким образом было установлено наличие сердечно-желудочного рефлекса с центральным звеном в продолговатом мозгу.

Описанный выше рефлекс с сердца на желудок, полученный ил лягушках, мы решили проверить на теплокровных животных. С этой целью В. П. Рюминым было поставлено 30 опытов на собаке Черныше, имевшем желудочную фистулу.

Опыты начались с регистрации у голодной собаки посредством гастрोगрафии периодических сокращений желудка с целью тщательного определения индивидуальных особенностей длительности и характера периодов работы и покоя желудка. После того в опыт стали включать вибрационное воздействие (частота 100 гц, амплитуда 0,3 мм) на область сердца продолжительностью 2—10 минут. Воздействие систематически применялось

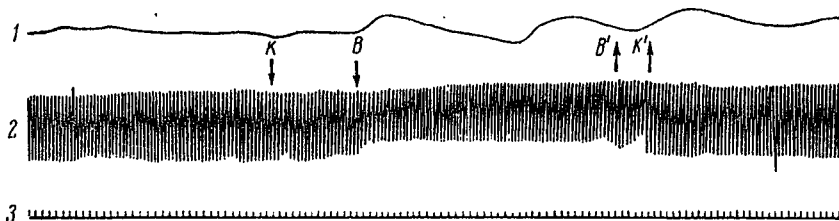


Рис. 20. Изменение перистальтики желудка лягушки под влиянием вибрационного воздействия на сердце.

K — момент прикосновения вибратора; *B* — включение вибрации; *B'* — выключение вибрации; *K'* — снятие вибратора.

1 — гастрोगрамма; 2 — кардиограмма; 3 — отметка времени.

в различные фазы периодики желудка: в состоянии покоя, в начале и в конце периода работы желудка. Оказалось, что реакция желудка на данное раздражение зависит в значительной степени от его функционального состояния. Так, в период полного покоя желудок оказывается рефракторным к вибрации области сердца. Воздействие в момент начала периодических сокращений также не дало отчетливых результатов. Но при воздействии указанным способом в конце периода работы, т. е. через 4—8 минут после прекращения периодики, из 10 опытов в 9 было получено кратковременное (на 1—2 минуты) возобновление сокращений желудка, подобных периодическим. Тонус желудка при этом повышался и расслабления были не полными. Эти сокращения появлялись с началом действия вибрации и затем исчезали, несмотря на продолжающееся действие.

В целях контроля были поставлены дополнительные опыты с действием вибрации на область желудка и другие части тела животного. В опытах с вибрационным воздействием на область желудка были получены результаты, не похожие на эффект от воздействия на область сердца: удавалось вызывать сокращения желудка даже в глубоком периоде покоя, через 20—10 минут после периода работы, но эти сокращения не были похожи на обычные периодические сокращения голодного желудка.

Вогворых, часто удавалось наблюдать изменение характера сокращений даже в самом начале периода работы желудка, что не получалось при раздражении области сердца.

Для того чтобы отдифференцировать возможность влияний на желудок раздражения кожи, были поставлены опыты с действием вибрации на правую половину груди, что соответствует спинномозговым сегментам кожи области сердца. Однако эти опыты не дали ясно выраженной реакции желудка. Таким образом, опыты этой серии соответствуют данным, полученным на

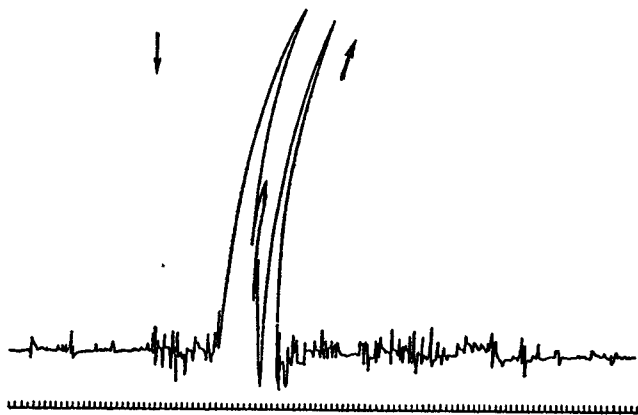


Рис. 21. Гастрограмма собаки при воздействии вибрации на область сердца в хроническом опыте.

Стрелками обозначены начало и конец вибрации. Отметка времени 5 секунд.

холоднокровных: рефлекс с сердца на желудок может быть получен и у теплокровных животных (рис. 21).

Надо полагать, что рефлекторные влияния, возникающие при вибрационном раздражении сердца, не ограничиваются одним только желудком, а проявляются и другими висцеро-висцеральными, а также висцеро-моторными рефлексам. Во всяком случае этот вопрос имеет не только теоретический, но и практический интерес. Поэтому мы будем считать положительным результатом, если работы нашей лаборатории, установившие существование сердечно-желудочного рефлекса, послужат толчком для дальнейших экспериментальных и клинических исследований в этом направлении.

О широком функциональном влиянии местного вибрационного воздействия говорят опыты П. Михеевой по изучению влияния этого фактора на двигательные условные рефлексы у собак. Условные рефлексы в виде поднятия лапы вырабатывались на световые и звуковые сигналы при электрокожном подкреплении с кимографической регистрацией и измерением скрытого пе-

рнода с точностью до сотых долей секунды. Опыты проводились на двух собаках разных типов — возбудимого (Пальма) и уравновешенного (Грозный). Помимо выработки условных рефлексов и дифференцировок было поставлено 83 опыта. Вибрации (электромагнитный вибратор частотою 100 гц) подвергались различные области тела, преимущественно спина, в течение 10—15 минут. Влияние звукового компонента было исключено. Результаты, полученные Михеевой (1955), таковы: 1) местное вибрационное раздражение в порядке последействия оказывает влияние на двигательный анализатор. Это влияние индивидуально различно; 2) у Грозного — собаки уравновешенного типа, влияние вибрации проявилось в кратковременном удлинении скрытого периода и увеличении условной двигательной реакции, однако эти изменения отмечаются только в первых опытах, после чего наступает адаптация и в последующем вибрация никаких сдвигов в условнорефлекторной деятельности не вызывает; 3) у собаки возбудимого типа (Пальма) вибрация вызывала значительно более глубокие и длительные изменения высшей нервной деятельности, проявлявшиеся в нарушении баланса между торможением — и возбуждением в двигательном анализаторе, при этом в первом периоде исследований преобладает возбуждение, во втором — торможение; 4) обнаруженная зависимость влияния вибрации от индивидуальных особенностей нервной системы ставит перед физиологией труда и профессиональной патологией ряд новых вопросов.

Выше мы видели, что физиологические эксперименты с вибрацией — этим своеобразным физическим фактором, имеющим как профессионально патологическое, так и физиотерапевтическое значение — дали нам возможность обнаружить ряд новых фактов. Следует надеяться, что экспериментально обоснованное применение вибрации как физиотерапевтической процедуры, незаслуженно почти забытой, даст возможность врачам воздействовать и непосредственно, и рефлекторно на многие внутренние органы, недоступные прямому влиянию других лечебных факторов, а также на центральную нервную систему ¹.

¹ Подробнее этот вопрос изложен нами в статье «О механизме влияния физических факторов на внутренние органы» (Сб. научных работ Молоторского медицинского института, 1955).

НОВОКАИН КАК РАЗДРАЖИТЕЛЬ ВИСЦЕРАЛЬНЫХ РЕЦЕПТОРОВ

И. П. Павлов давно обратил внимание на то, что фармакология недостаточно занимается изучением влияния различных веществ на нервную систему, в частности считал важнейшим недочетом крайне малое, сравнительно с важностью предмета, изучение действия различных веществ на окончания центростремительных нервов. Вопрос этот остается актуальным и поныне, особенно в отношении внутренних рецепторов. В процессе изучения этих рецепторов мы столкнулись с особенным влиянием на них новокаина.

Со времени открытия В. К. Анрепом (1879) анестезирующих свойств кокаина он, как и другие подобные ему анестетики, быстро завоевал значительное место в экспериментальной и особенно в медицинской практике. При изучении физиологического действия агентов типа кокаина внимание было обращено только на их ярко выраженную способность парализовать воспринимающие окончания и нервы. Именно для выключения как внешних, так и внутренних (болевых) рецепторов и их нервов в настоящее время новокаин широко применяется в физиологии и медицине. Особенно тонко пользовался новокаином для выключения рецепторов слюнной железы и висцеральных органов С. И. Гальперин (1934) с сотрудниками.

При изучении висцеральной рецепции у различных животных мы также пользовались первоначально новокаином только в целях анестезии, т. е. для выключения рецепторов того или иного внутреннего органа. В опытах А. К. Чуваева новокаин в обычно применяемых концентрациях (0,5—1,0%) наносился на наружную поверхность желудка лягушки в условиях принятой в нашей лаборатории методики одновременной регистрации деятельности различных систем организма (сердечно-сосудистой, дыхательной, локомоторной и др.). В первых же опытах при этом был обнаружен необычный эффект: при смазывании новокаином желудка

возникали как местные, так и рефлекторные реакции, подобные тем, которые обычно наблюдаются в опытах с электрическим или механическим раздражением желудка. Новокаин обнаруживал новые свойства раздражителя.

Так как при тщательном изучении литературы мы не встретили прямых указаний на такое действие новокаина или кокаина, и обнаруженное явление представляет и теоретический, и клинический интерес, то изучение раздражающего действия новокаина

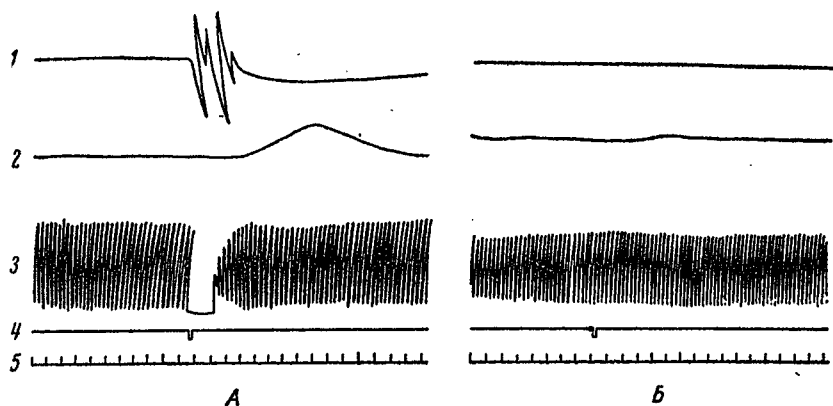


Рис. 22. Изменения миограммы и гастрোগаммы лягушки при раздражении сердца новокаином.

А — ответная реакция всех трех органов на локальное воздействие 0,5% раствором новокаина на желудочек сердца; *Б* — то же раздражение после денервации сердца не дает никакого эффекта.

1 — миограмма конечности; *2* — гастрोगама; *3* — кардиограмма; *4* — отметка раздражения; *5* — отметка времени 5 секунд.

на висцеральные рецепторы явилось задачей специального исследования (А. К. Чуваев, 1948).

Изучение проводилось следующим образом. На децеребрированных лягушках велась одновременная регистрация моторной деятельности желудка, сердца и скелетной мускулатуры. Применялись свежие растворы новокаина в рингеровской жидкости в концентрации 0,5—1,0%. Во избежание затекания анестетика на другие органы и ткани производилось строго локальное нанесение его на желудок с помощью фильтровальной бумажки.

Применяемое в целях контроля локальное нанесение на желудок фильтровальной бумажки, смоченной рингеровским раствором без новокаина, не вызывало уловимых изменений ни в состоянии самого желудка, ни в деятельности других органов. Если же бумажка была смочена 0,5% раствором новокаина, то будучи приложенной к тому же участку желудка, она вызывала резкие изменения и в деятельности желудка, и в деятельности других органов. Как видно на представленной кимограмме (рис. 22),

латентный период этих реакций очень короток. Величина латентного периода, длительность и характер реакций, наступающих в ответ на действие новокаина, совершенно аналогичны тем, которые возникают при действии на рецепторы желудка или сердца сильных электрических или механических раздражений.

После этого довольно быстро развивается анестезия желудка, которая сопровождается прекращением всякой моторной активности его. Естественно, что при этом отсутствовали рефлексы со стороны сердца на любые по интенсивности раздражения желудка. Период полной анестезии желудка продолжался 20—

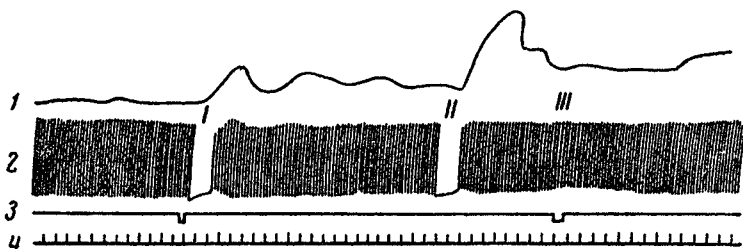


Рис. 23. Изменение кардиограммы и гастрогаммы лягушки при раздражении кишки электрическим током.

I—остановка сердца и усиление перистальтики желудка при раздражении электрическим током толстой кишки; *II*—аналогичный эффект, вызванный нанесением 0,5% раствора новокаина на желудок; *III*—вскоре после этого вторичное, более сильное электрическое раздражение тонкой кишки не вызывает рефлекса на сердце.

1—гастрогамма; *2*—кардиограмма; *3*—отметка раздражения; *4*—отметка времени 5 секунд.

30 минут. Интересно, что при этом отсутствуют рефлекторные влияния на сердце и с других афферентных зон желудочно-кишечного тракта, не подвергавшихся действию новокаина (кардиальная и пилорическая области желудка, тонкие кишки), тогда как до локальной анестезии желудка они проявлялись отчетливо (рис. 23). Этот последний факт был неожиданным и рассматривался нами вначале как дефект методики. Однако специальная проверка А. К. Чуваевым в дополнительных опытах показала, что это не случайное явление, а результат функциональных изменений в нервных центрах, вызванных локальным влиянием анестетика на рецепторы желудка или сердца.

В период полной анестезии желудка его активная реакция в ответ на раздражения отсутствовала. Лишь в участке раздражения желудок реагировал слабым местным сокращением, не распространяющимся дальше; порог данной реакции оказывался высоким. Все это указывает, что получаемые ответные моторные реакции желудка (типа перистальтики и изменений тонуса) не являются рефлекторными, а есть результат прямого раздражения мышечных волокон.

Через 20—30 минут после нанесения новокаина на желудок анестезия проходит и без специального отмывания. Возбудимость рецепторов желудка постепенно восстанавливается и на длительный срок становится повышенной. При этом восстанавливаются и рефлексy с других участков пищеварительного тракта, не подвергавшихся действию анестетика. Все отмеченные нами выше явления вполне закономерны.

Об этом свидетельствуют общие данные о физиологических изменениях, наступающих в первый момент после нанесения новокаина на серозную оболочку желудка, представленные в табл. 1, составленной на основании 158 опытов.

Таблица 1

Объект наблюдения	Характер реакции	Количество наблюдений	‰ к общему количеству	Латентный период	Длительность реакции
				в секундах	
Сердце	Торможение	135	85	2	2—10
	Возбуждение	0	—	—	—
	Отсутствие реакции	23	15	—	—
Желудок	Возбуждение моторики	120	76	10—15	2—10
	Торможение моторики	18	11	15—20	2—5
	Отсутствие реакции .	20	13	—	—
Скелетная мускулатура	Сокращение	88	56	3—30	1—5
	Отсутствие реакции	70	44	—	—

Как видно из табл. 1, наиболее постоянны тормозящие влияния на сердечную деятельность. Наименее постоянны возбуждающие влияния на скелетную мускулатуру. Раздражаемый орган — желудок — реагирует большей частью усилением перистальтики. Рефлекторная природа почти всех этих реакций не вызывает сомнений, так как они исчезают после денервации желудка. Следовательно, налицо раздражающее действие новокаина на рецепторы желудка с выявлением при этом ступенчатости реакций, т. е. закономерной последовательности появления все новых и новых рефлексов по мере усиления раздражения одной и той же рецепторной зоны. Специально это явление описывается нами в главе 5.

Чтобы окончательно убедиться в этом никем до нас не обнаруженном возбуждающем действии новокаина на рецепторы, были поставлены опыты с раздражением других внутренних органов. Оказалось, что локальное нанесение новокаина в той же концентрации на поверхность легких, желчного пузыря, клоаки лягушки вызывало через 2—3 секунды остановку сердечной деятельности. Из местных реакций отметим, что тонкие кишки при иаиснении новокаина усиливают перистальтику, а наполненный мочевой пузырь при раздражении новокаином энергично сокра-

щается. Само собою разумеется, что с этих органов вызывались и различные рефлекторные реакции, в том числе и сокращения скелетной мускулатуры. Не обнаружено раздражающее действие новокаина только при нанесении его на наружную поверхность яйцепроводов и яичников.

Что касается сердца, то локальное нанесение анестетика на этот орган вызывает неизменно остановку сердца (в среднем на 5 секунд) при латентном периоде в 1 секунду. Кроме того, часто возникает локомоторная реакция. Перерезка сердечных ветвей вагосимпатического нерва с обеих сторон исключает эти реакции. Parietalная брюшина также весьма раздражима новокаином — возникает общая оборонительная реакция и остановка сердца, причем латентный период короче, чем при раздражении желудка.

Поскольку анестетики легко проникают через кожу лягушки, как и через слизистые оболочки (что было показано В. К. Анрепом, 1880), мы в целях контроля наносили новокаин на кожу лягушки. В многократных пробах этого рода с различными концентрациями новокаина (от 0,5 до 10%) ни с одного участка кожи невозможно было констатировать его раздражающее действие. Через некоторое время здесь развивалась анестезия.

Значительно меньшей возбудимостью к раздражающему действию новокаина отличается слизистая пищеварительного канала. Для изучения этого вопроса к обычной методике добавлялось вставление в желудок канюль со стороны пищевода и кишечника, что давало возможность непрерывно пропускать жидкость через полость желудка. Опыт заключался в том, что после предварительного длительного промывания желудка раствором Рингера последний заменялся тем же раствором с примесью новокаина. Однако раздражающее влияние на слизистую желудка оказывали только большие концентрации анестетика (5—10%). Из 60 опытов этого рода в 30 было отчетливо выражено рефлекторное угнетение моторики кишечника, в 23 — изменение деятельности сердца. Полностью отсутствовали влияния на дыхание и скелетную мускулатуру. Особенностью реакции сердца в ответ на орошение слизистой желудка новокаином являлись более длительный латентный период (до 5—10 секунд) и слабая реакция сердца, выражавшаяся лишь урежением сокращений, а не остановкой его. Рефлекторная природа указанных реакций была проверена посредством денервации желудка.

Дальше мы разработали вопрос, характерно ли раздражающее действие и для других анестетиков. Для этого А. К. Чуваевым были поставлены опыты с кокаином и совкаином путем локального нанесения их на поверхность желудка. При этом обнаружено возникновение тех же рефлекторных реакций, что и при действии новокаина, с некоторым различием в силе этих реакций: кокаин оказывает более сильное раздражающее действие на висцеральные рецепторы, чем новокаин и совкаин. Последний является в этом отношении более слабым.

Таким образом, работы нашей лаборатории в области висцеральной рецепции позволили впервые обнаружить раздражающую фазу действия новокаина на рецепторы, которая в других условиях ускользала от глаз многих исследователей, изучавших его действие. Парабииотический, фазовый характер действия новокаина показан Н. Е. Введенским лишь по изменениям возбудимости нервного ствола. А. В. Вишневским предположено слабое раздражающее действие новокаиновой блокады тоже лишь в отношении нервных проводников, а не рецепторов.

В дальнейшем ходе исследований нас интересовал вопрос об аффективности более слабых концентраций анестетиков как раз-

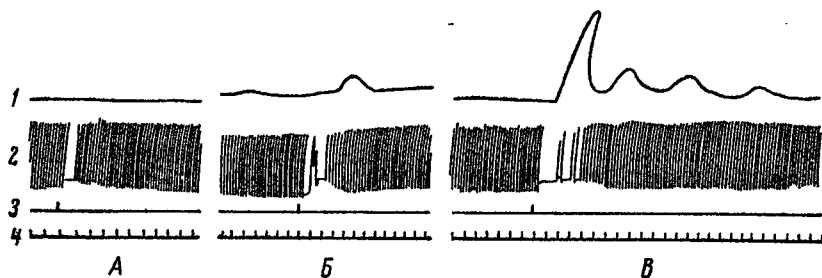


Рис. 24. Влияние раствора новокаина на моторику желудка и сердечную деятельность лягушки.

А—действие на желудок 0,2% новокаина; Б—действие 0,5% новокаина; В—действие 1%, новокаина.

1—моторика желудка; 2—кардиограмма; 3—отметка раздражения; 4—отметка времени.

дражающих факторов. При этом было установлено, что выраженность рефлекторных реакций зависит не только от концентрации анестетика, но и от величины поверхности, на которую он воздействует.

Приведем описание одного опыта.

Опыт № 104, 18/IX 1947 г. Через час после приготовления лягушки к опыту моторика желудка отсутствует. При наложении на желудок фильтровальной бумажки (площадью 1 см²), смоченной 0,05% раствором новокаина, никаких изменений в деятельности желудка, сердца и скелетной мускулатуры не обнаружено. После длительного отмывания наносится новокаин в концентрации 0,1%—изменений тоже нет. Очевидно, порог раздражающего действия новокаина лежит выше. Действительно, когда после отмывания наносится 0,2% раствор новокаина, возникает остановка сердца (рис. 24, Л). После 30 минут отмывания наносится 0,5% раствор новокаина: кроме более длительной остановки сердца, возникло местное сокращение желудка (рис. 24,5). После 30 минут отмывания наложение бумажки с 1% раствором новокаина вызвало остановку сердца, бурную перистальтику с одновременным повышением тонуса желудка и общую двигательную реакцию тела (рис. 24, Я).

Мы привели типичный опыт из многих, в которых выяснилось, что пороговая концентрация раствора новокаина, обладающего

раздражающим действием на висцеральные рецепторы, близка к 0,1%. Изменяя концентрацию анестетика или величину поверхности раздражения, можно установить разницу порогов раздражения для отдельных видов вегетативных и анимальных реакций. Эти пороги вполне соответствуют тем, которые возникают при электрическом или вибрационном раздражении висцеральных рецепторов, описанных нами выше. Интенсивность рефлекторных реакций зависит не только от концентрации анестетика, но и от количества вовлеченных в процесс висцеральных рецепторов: чем больше рецепторов подвергается раздражению, тем короче латентный период и сильнее рефлекторные реакции.

Перейдем теперь к рассмотрению изменений, развивающихся на желудке в более поздние сроки действия анестетика.

Для этого в различные промежутки времени от начала воздействия новокаина на желудок последний неоднократно подвергали раздражению конденсаторными разрядами. Оказалось, что через некоторое время после нанесения новокаина на желудок возбудимость его рецепторов исчезает и тогда удается вызвать лишь слабое местное сокращение мускулатуры желудка в участке приложения электродов. Другие, т. е. рефлекторные, реакции различных органов отсутствуют. Тот факт, что на анестезированном, т. е. с выключенной рецепцией, желудке возникшее на месте электрического раздражения сокращение не распространяется на другие участки, говорит, по-видимому, о рефлекторной природе нормальной перистальтики. Возможно, что она осуществляется путем так называемых периферических рефлексов. Во всяком случае, выключая рецепторы желудка, мы выключаем механизм перистальтики.

В среднем через час после локального действия новокаина возбудимость данного участка восстанавливается и без отмывания. При отмывании этот срок сокращается вдвое. Следует указать на интересный факт: во время отмывания новокаина на известной стадии закономерно обнаруживается резко повышенная возбудимость рецепторов желудка, когда становятся весьма активными те интенсивности раздражения, которые в норме являются глубоко подпороговыми. Это касается не только электрического или вибрационного, но и химического (анестетика) раздражения: в этом периоде экзальтации 0,01% и даже 0,005% растворы новокаина становятся сильным раздражителем. В дальнейшем в процессе отмывания возбудимость рецепторов несколько падает, но еще долго остается повышенной.

Таким образом, несомненен факт сенсбилизации рецепторов внутренних органов новокаином (первая фаза), которая сменяется их угнетением (вторая фаза). В периоде отмывания анестетика процесс идет в обратном порядке и торможение сменяется экзальтацией. Это дает основание считать, что при действии анестетиков изменения возбудимости висцеральных рецепторов протекают по типу парабриза Н. Е. Введенского.

В отношении изменений функций других органов в более поздние сроки действия анестетика можно отметить следующее. Как мы уже говорили, нанесение новокаина на желудок после короткого латентного периода вызывает остановку сердца продолжительностью до 5, а иногда до 10 секунд, после чего сердце восстанавливает свою деятельность даже при продолжающемся действии анестетика. В дальнейшем во многих случаях, особенно когда производилось орошение новокаином всего желудка, через $U-5$ минут наступали вторичные изменения сердечной деятельности: постепенно развивалось преходящее урежение, иногда учащение сокращений, ясно видимое на кардиограмме. Подобное явление зафиксировано в 72 случаях, т. е. в 45% всех опытов. Из них в 12 случаях было учащение, а в остальных — урежение деятельности сердца.

По поводу этих вторичных изменений сердечной деятельности можно было бы думать о резорбтивном действии. Однако это предположение мало вероятно, так как мы никогда не наблюдали подобных явлений на спинальных животных. Небезынтересным является и тот факт, что в некоторых опытах вторичные нарушения сердечного ритма сопровождаются спонтанными сокращениями скелетной мускулатуры. Периодические спонтанные остановки сердца, сопровождавшиеся сильными сокращениями разгибателей, наблюдала также Г. И. Буховец (1947, 1949) в упомянутых выше опытах, в которых после перерезки полушарий головного мозга ниже обонятельных долей резко возросла возбудимость рецепторов. Это дает основание говорить о рефлекторной природе вторичных изменений деятельности сердца и состояния скелетной мускулатуры при анестезии висцеральных рецепторов. Эти изменения являются, очевидно, следствием выключения рецепторов на большой поверхности желудка. То, что прекращение афферентной импульсации с висцеральных рецепторов изменяет функциональное состояние нервных центров, будет показано дальше (глава 6).

В целях уточнения изменений, наступающих в деятельности сердца при действии новокаина на рецепторы желудка, нужно было записать электрокардиограмму лягушки в момент раздражения рецепторов. Новокаин как раздражитель представлял удобную возможность, осуществить это без методических ошибок и погрешностей в процессе регистрации электрокардиограммы, которых невозможно избежать при действии, например, электрических раздражений: при малых размерах объекта близкое расположение неполяризующихся электродов от электрокардиографа и электродов для раздражения исключает возможность записи электрокардиограммы в момент раздражения. Применением новокаина вместо электрического раздражения желудка мы избежали этих методических затруднений.

Для записи электрокардиограммы (опыты А. К. Чуваева) мы пользовались катодным усилительным электрокардиографом Сименса, в который нашей лабораторией внесено дополнение для отметки начала раздражения на электрокардиограмме.

У лягушек, подготовленных обычным способом, желудок обкладывался ватным валиком для предотвращения затекания анестетика на смежные органы и ткани. В определенный момент в процессе регистрации электрокардиограммы при покое животного производилось осторожно локальное нанесение раствора новокаина в виде падающей капли на серозную поверхность желудка.

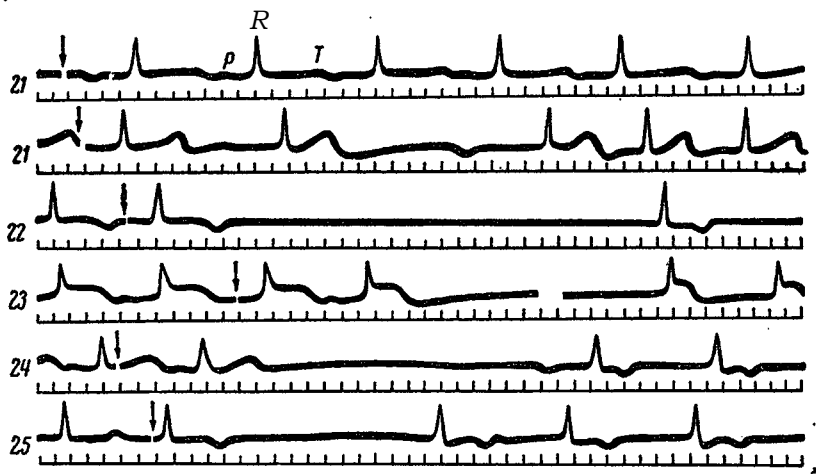


Рис. 25. Электрокардиограммы сердца лягушки (объяснения в тексте).

Стрелками обозначен момент нанесения новокаина. Отметка времени 0,2 секунды.

Контрольные опыты показали, что нанесение капли чистого раствора Рингера на желудок не дает изменений электрокардиограммы. Новокаин же вызвал отчетливые изменения в электрокардиограмме всех 35 опытов в виде урежения сердечных биений или кратковременной остановки сердца. Это можно было наблюдать и на одновременно записанной развернутой кимограмме сердечных сокращений. Но кроме того в деталях электрокардиограммы обнаружались некоторые изменения, отсутствовавшие на механограмме.

Одной из наиболее постоянных деталей этого рода являлось укорочение интервала между зубцами желудочкового комплекса, не зависящее от изменения ритма сердечных сокращений. Для иллюстрации приводим электрокардиограммы нескольких опытов (рис. 25). Первые две электрокардиограммы записаны на одном и том же объекте (опыт № 21). Верхняя из них представляет контроль (нанесение на желудок капли раствора Рингера). Как видно, никаких изменений электрокардиограммы не последовало.

Иторая электрокардиограмма показывает результат нанесения на желудок капли раствора новокаина. Помимо замедления ритма обнаруживаются изменения в желудочковом комплексе. Если до нанесения анестетика длительность этого комплекса равна 0,75 секунды, то нанесение новокаина сразу уменьшает длительность комплекса в последующих сокращениях до 0,70—0,55—0,50 секунды, а затем она, увеличиваясь, быстро возвращается к исходной величине.

У некоторых животных укорочение желудочкового комплекса было выражено еще более резко. Так, в опыте № 22 (рис. 25) — с 0,75 до 0,45 секунды, в опыте № 23 — с 0,55 до 0,35 секунды, в опыте № 24 — с 0,55 до 0,35 секунды. Эти изменения электрокардиограммы происходили обычно на фоне урежения, но в некоторых опытах обнаруживались и в отсутствии изменений ритма. Кроме вышеуказанных, электрокардиограмма выявляла и другие изменения, в частности зубцов *R* и *T*, но они были менее постоянными.

Несомненно, что все изменения электрокардиограммы обусловлены импульсами, которые возникают при раздражении рецепторов желудка новокаином, что вызывает рефлекторное изменение функционального состояния сердечной мышцы, тонко улавливаемое электрокардиографически. Эти изменения касаются не только автоматии, но и других интимных процессов, происходящих в сердечной мышце.

Кроме рецепции желудка, подобным же образом нами была исследована рецепция сердца при нанесении капли новокаина. Во всех 30 опытах этой серии были констатированы аналогичные изменения электрокардиограммы. Но этих изменений не было! если предварительно производилась денервация сердца. Следовательно мы имеем здесь кольцевой (кардио-кардиальный) рефлекс, существующий наряду с гастро-кардиальным и многими другими висцеро-висцеральными рефлексам на сердце.

Убедившись, что новокаин при действии на висцеральные рецепторы лягушек обнаруживает отчетливое двухфазное действие (возбуждающее и тормозящее), мы провели серию исследований на теплокровных животных. Эксперименты были поставлены А. К. Чуваевым на 16 собаках и 2 кошках.

У собак под эфирно-хлороформным наркозом отпрепаровывалась общая сонная артерия и соединялась с эластическим манометром для записи кровяного давления. Вскрывалась брюшная полость и к наружной поверхности желудка подводились погружные электроды. Рядом с электродами укреплялся тонкий зонд, с боковыми отверстиями для орошения желудка. После этого полость закрывалась провизорными швами, наркоз прекращался и через IV* часа, когда проходил наркоз, начинался опыт.

Оказалось, что в ответ на раздражение рецепторов желудка ритмическими электрическими разрядами отчетливо обнаруживался рефлекс на сердце, часто даже при тех степенях раздражения, при которых отсутствовала какая-либо двигательная реакция. Однако у некоторых животных этот висцеро-висцеральный рефлекс получался только при раздражениях такой силы, когда животное начинало беспокоиться и реагировало защитными движениями. В этих случаях порог вегетативных и анимальных

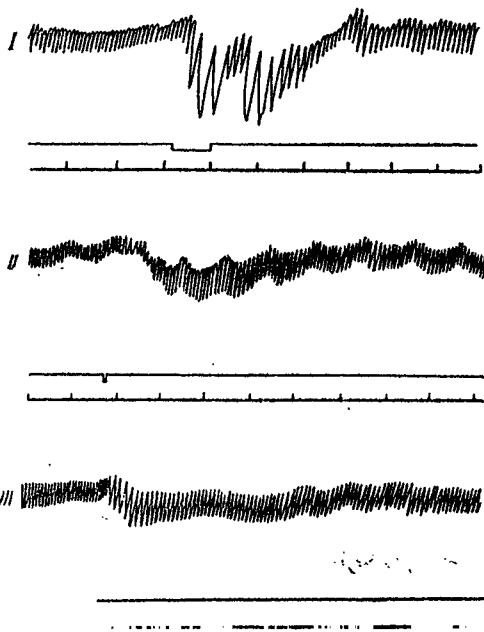


Рис. 26. Кимограмма кровяного давления собаки (объяснения в тексте). Опыт 23/XI 1948 г.

Отметка времени 5 секунд.

ние кровяного давления (рис. 26, I). Повторные раздражения дали те же результаты. После этого через зонд введено 5 мл теплого рингеровского раствора, при этом обнаружилось еле заметное и кратковременное повышение кровяного давления, пульс без изменений. В ответ же на введение в брюшную полость 6 мл 1% раствора новокаина последовало без электрического раздражения отчетливое кратковременное урежение пульса и падение кровяного давления (II). Через 2 часа, когда прошла анестезия от первого орошения, повторное введение новокаина дало такой же результат (III).

Как в приведенном, так и в 5 других опытах после перерезки блуждающих нервов под диафрагмой рефлекс на сердце получить не удавалось, несмотря на различные вариации интенсивности раздражения рецепторов желудка электрическим током и

реакций при раздражении висцеральных рецепторов совпадал.

Убедившись в том, что раздражение желудка может вызывать на фоне покоя собаки отчетливое урежение пульса и падение кровяного давления, мы производили сперва орошение желудка через зонд теплым рингеровским раствором (контроль), а затем орошали желудок 1% теплым раствором новокаина. Полученные результаты иллюстрируем примером из работы А. К. Чуваева.

Опыт 23/XI 1948 г. Через час после приготовления собаки описанным выше способом наркоз прошел. Производится раздражение желудка импульсами тока от хронаксиметра (6V, хронаксия log). При посылке 50 разрядов с частотой 10 в 1

вотного наступило урежение сердечных сокращений и паде-

выжидание в теленке нескольких часов. Оставалось безрезультатным в отношении пульса и орошение желудка новокаином, но при этом происходило незначительное повышение кровяного давления, т. е. рефлекс на кровяные сосуды частично сохранялся. Все это подтверждает рефлекторную природу описанных изменений в состоянии сердечно-сосудистой системы при раздражении висцеральных рецепторов собаки новокаином.

В опытах на других собаках, у которых рефлекс с желудка на сердечно-сосудистую систему вызывался только при такой силе электрического раздражения, которое сопровождается общей двигательной реакцией, результата орошения брюшной полости новокаином были менее постоянны: в 3 случаях было ясное повышение кровяного давления без изменения пульса, в 2 — незначительное падение кровяного давления и в 5 никаких изменений не обнаружено.

В опытах на кошках, проведенных аналогичным способом, при орошении желудка новокаином неизменно наступало кратковременное повышение кровяного давления без заметных изменений пульса. При раздражении желудка электрическими разрядами реакция была сильнее, чем от новокаина. Перерезка блуждающих нервов резко снижала описанные реакции, но полностью не исключала их.

Для контроля в опытах на собаках производилось введение 1, 2 и 5% новокаина в количестве 5 мл в бедренную вену. Во всех этих пробах тотчас после введения наступало урежение пульса, резкое падение кровяного давления, нарушение дыхания, а также общие движения защитного характера, что свидетельствует о болевой реакции. У 2 собак инъекция новокаина в вену привела к необратимой остановке сердечной деятельности и дыхания. Следует заметить, что хеморецепция стенок кровеносных сосудов открыта Хегером (Heger, 1887) и другими исследователями еще в прошлом столетии (см. литературу в книге М. Г. Дурмишьяна, 1955).

Несомненно, что первыми рецепторами, с которыми соприкасается новокаин при внутривенном введении, являются рецепторы сосудистой стенки (Д. А. Лапицкий, 1948; В. А. Федорова, 1948; А. Г. Бухтияров, 1949). С целью экспериментальной проверки этого в опытах на собаках А. К. Чуваев дополнительно производил на одной из задних конечностей на возможно большем протяжении осторожно, щадя нервы, перевязку всех ответвлений бедренной вены. В оба конца этого участка вены вставлялись канюли; таким образом достигалась полная изоляция данного участка сосуда от общего кровообращения. Через канюлю, вставленную по току крови, вначале для контроля пропускался через вену рингеровский раствор. Во всех 13 опытах это не сказывалось заметно ни на кровяном давлении, ни на дыхании. При пропускании через вену 1 % новокаина в рингеровском растворе в 10 опытах имелись отчетливые изменения кровяного давления и дыхания — небольшое быстро преходящее падение кровяного

давления, учащение пульса и нарушение дыхания (рис. 27). В 2 опытах обнаружилось падение кровяного давления с урежением пульса. После длительного отмывания новокаина можно было повторять опыты с перфузией несколько раз с тем же результатом. Денервация вены исключала описанные изменения. Эти опыты убедили нас в том, что изменения функции сердечно-сосудистой системы, наблюдающиеся при введении новокаина в кровь, в значительной степени обусловлены раздражением рецепторов самих сосудистых стенок, в частности вен.

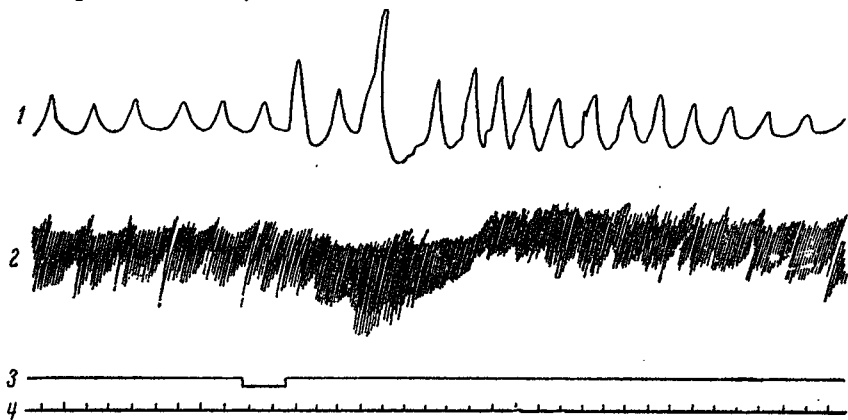


Рис. 27. Кимограмма собаки. Опыт 17/V 1950 г.

1 — пневмограмма; 2 — кровяное давление; 3 — отметка введения 1% раствора новокаина в изолированную от кровяного тока бедренную вену; 4 — отметка времени 5 секунд.

Изложенные выше данные нашей лаборатории с воздействием новокаина впервые позволяют говорить о двуфазном действии анестетика на висцеральные рецепторы. Первая фаза, наступающая в момент соприкосновения анестетика с теми или иными рецепторами, выражается в отчетливом возбуждении их с соответствующим рефлекторным ответом. Эта фаза кратковременна и затем сменяется понижением и полной потерей возбудимости (анестезией), что и является второй фазой действия анестетика.

В последнее время выяснилось, что двуфазным влиянием на висцеральные рецепторы обладает не только новокаин. Подобную динамику действия адреналина на рецепторы аортального нерва обнаружил П. К. Анохин (1952). После первой фазы — возбуждающей, наступает вторая — угнетающая, которая представляет собою явление патологического характера; при малых дозах имеется только возбуждающая фаза.

Наличие раздражающей фазы действия анестетика является несомненным, хотя в обычных экспериментальных условиях и в медицинской практике она или не улавливалась, или объяснялась другими причинами. В существующей фармакологической литературе мы нашли лишь указания о прямом стимулирующем

влиянии кокаина на гладкую мускулатуру (Г. И. Бек, 1907; Поульсон — Poulson, 1920; Кешни — Kushny, 1931). В некоторых старых работах, посвященных анализу действия кокаина, высказывалось предположение о раздражающем действии его, но лишь в отношении эфферентных окончаний вегетативных нервов (Д. Вассерцуг, 1890). Н. В. Вершинин (1946), давая характеристику действия кокаина, также говорит, что оно состоит в возбуждении эфферентных окончаний симпатических нервов. Однако о возможности возбуждающего действия анестетика на рецепторы и о его рефлекторном действии указаний в литературе до наших исследований (А. К. Чуваев, 1948; М. Р. Могендович, 1949) мы не нашли. В последующем наши данные были подтверждены рядом авторов из Института им. А. В. Вишневского (М. В. Кирзон и др.). О. П. Минут-Сорохтина (1953), проводя электрофизиологический анализ функции терморепрецепторов вен, обнаружила, что введение в вену новокаина вызывает фазовый эффект. Уже во время введения в вену новокаина отмечается увеличение импульсации венозных рецепторов, продолжающееся обычно 1—2 минуты. Лишь после этой первой фазы экзальтации деятельность рецепторов начинает падать, а затем прекращается т. е. наступает анестезия. Установление в условиях точного эксперимента раздражающего действия новокаина на афферентную систему внутренних органов и сосудов имеет большое значение для медицинской практики.

Что касается влияния анестетиков на центральную нервную систему, то известно, что здесь вначале также обнаруживается возбуждающее действие (П. П. Герасимович, 1935; И. Н. Журавлев, 1937; Бруно Киш — Bruno Kisch, 1948).

Таким образом, механизм действия новокаина не укладывается в рамки простого перерыва рефлекторной дуги. Клиницистам известно, что, например, введение новокаина в область поясничных ганглиев вызывает изменения не только в участке данной, иннервации, но и в функциях отдаленных органов. Предполагается, что любая местная анестезия является встречным раздражением по отношению к имеющемуся патологическому. Это подтверждается работами школ А. Д. Сперанского и А. В. Вишневского. Однако при этом предполагается наличие слабого раздражения длительного характера (С. П. Протопопов, 1946; Р. С. Веницкая, 1955), а не того остро раздражающего и кратковременного влияния, с которым встретились мы.

О том, что кокаин является типичным парабактериальным фактором для периферического нерва, известно из работ школы Н. Е. Введенского. Остается открытым вопрос о природе физиологических особенностей тех висцеральных рецепторов, на которых новокаин проявляет отчетливо первую (раздражающую) фазу своего действия.

ГЛАВА ПЯТАЯ

СТУПЕНЧАТОСТЬ ПОРОГОВ ВНУТРЕННИХ РАЗДРАЖЕНИИ

А. А. Ухтомский (1945), разрабатывая вопрос о физиологических порогах, указывает, что при постепенном увеличении раздражения какого-либо одного афферентного аппарата получают переходные формы возрастающей реакции с качественным преобразованием последней: 1) порог реакции местного нераспространяющегося возбуждения; 2) порог возникновения распространяющихся волн возбуждения; 3) порог ощущения.

Эта очень ценная обобщающая схема, однако, не получила разработки в отношении внутренних афферентных систем, в частности висцеральной. Между тем, отдельным зонам этой афферентной системы свойственно влияние через посредство центрального конца соответствующего внутреннего анализатора как в отношении данного органа (кольцевые рефлекс саморегуляции), так и в отношении других внутренних органов (висцеро-висцеральные рефлекс разного рода) и, наконец, влияния на анимальную сферу (висцеро-моторные рефлекс). Они осуществляются на разных уровнях центральной нервной системы. Оставался, однако, неясным вопрос о соотношении высоты порогов этих разнообразных рефлекс (ступенчатость).

При анализе экспериментальных и клинических работ, приведенных выше, обращают на себя внимание два основных положения: во-первых, что при возбуждении внутренних рецепторов, например рецепторов различных частей и оболочек желудка, возникает целый комплекс рефлекторных реакций, которые часто не ограничиваются областью раздражаемого органа (желудка), но иррадиируют широко, вовлекая в процесс возбуждения не только все отделы пищеварительного канала, но и другие органы и системы организма. Эти висцеральные импульсы распространяются далеко за пределы вегетативной сферы организма, вовлекая анимальную сферу (в частности скелетную мускулатуру и внешние анализаторы). Таким образом, желудок, например, обладает

обширными и всесторонними функциональными связями, имеющими значение не только в норме, но и в патологии. Во-вторых, в многочисленных экспериментальных материалах различных авторов бросается в глаза разнообразие и пестрота реакций, возникающих при стимуляции одних и тех же рецепторов желудка.

Чем это объясняется? Несомненно, это обусловлено, с одной стороны, тем, что различные исследователи проводили свои наблюдения на различных животных объектах, а также применяли при этом весьма разнообразные адекватные и неадекватные раздражители, которые с трудом поддаются дозировке. Не учитывается в достаточной степени и фон исследования, т. е. исходное состояние организма в целом и изучаемой области в частности. С другой стороны, разнообразие рефлекторных реакций указывает на сложность динамических взаимоотношений, существующих между организмом и окружающей средой и между внутренними органами и системами организма между собою. Для того, чтобы разобраться в этих сложных отношениях, необходимо, как указывал И. П. Павлов, в первую очередь изучить физиологию анализаторов. При этом мы хотим подчеркнуть, что болевые и другие виды ощущений не являются единственным проявлением рецепции внутренних органов. Существуют возбуждения рецепторов, обусловленные более низкими степенями раздражений, которые превышают рефлекторный порог, но не сопровождаются ощущениями; вызывая ясные рефлекторные изменения в деятельности разных органов, они могут оставаться под порогом ощущения. Рефлекс и ощущение не идентичны.

Вопрос о ступенчатости порогов различного уровня реакций, возникающих при раздражении внутренних рецепторов, представляется довольно трудным. В анимальной сфере последовательность появления компонентов отряхивательного рефлекса изучал Н. В. Зимкин (1946). При раздражении кожи уха кролика одиночными разрядами конденсатора различные компоненты отряхивательного рефлекса появляются не одновременно. Постепенно усиливая ток, можно проследить процесс обогащения рефлекторных двигательных реакций все новыми и новыми компонентами, из которых начальной реакцией является движение раздражаемого уха, а конечной — общая оборонительная реакция.

Имеющиеся фактические материалы еще очень мало ориентируют физиолога, особенно в отношении висцеральной афферентной системы. В этом плане мы решили заняться тщательным определением порогов различных рефлекторных реакций (как вегетативных, так и анимальных), возникающих при раздражении рецепторов какого-либо одного внутреннего органа. Таким органом мы избрали желудок. Очень важно было при этом особенно точно дозировать раздражение.

Большинство исследователей для изучения полого органа, каким является желудок, пользуется растяжением его стенок как

наиболее адекватным способом раздражения, что было установлено еще С. П. Боткиным. Однако этот способ имеет ряд недостатков. Во-первых, при раздувании желудка *in situ* невозможно исключить полностью влияния на смежные органы и ткани; во-вторых, в силу наличия пластического тонуса гладкая мускулатура желудка обладает выраженной способностью к растяжению и приспособлению к заданному давлению. Последнее мешает получить постоянный фон (исходное состояние желудка) и исключает возможность точной дозировки силы и времени действия раздражителя и сохранения его постоянной величины. Химические раздражители желудка также не поддаются точной дозировке по силе и времени действия и часто исключают возможность повторного раздражения. Другие формы раздражений — механические (уколы, щипок, удары, подергивание) являются еще менее подходящими, травмирующими.

Поэтому мы остановились на⁴ электрическом раздражении, а не на индукционном токе, который является мало подходящим для изучения висцерального анализатора, и применили электрические импульсы в виде дозированных ритмических разрядов конденсаторов.

Излагаемое ниже исследование порогов различных рефлекторных реакций, получаемых с желудка, проведено в нашей лаборатории А. К. Чуваевым в течение 1946—1949 гг. В качестве источника электрических импульсов использовался хронаксиметр с конденсатором большой емкости и системой переменных сопротивлений.

Для получения дозированного серийного раздражения через хронаксиметр А. К. Чуваевым было введено реле, дававшее ритм от 1 до 50 в секунду, и выключатель для автоматической подачи заданного числа импульсов. При наличии такого приспособления к хронаксиметру мы имели своего рода хронаксиметр-тета* низатор, в принципе аналогичный тем, которые применялись М. В. Кирзоном (1934) и А. Н. Филипповым (1940).¹

Исследования проводились на децеребрированных по И. М. Сеченову лягушках. Вскрывалась грудная и брюшная полость. Регистрация сердечных сокращений производилась на барабано-кимографа. Для регистрации моторики желудка применялся безбаллонный способ с чувствительной системой воздушной передачи. В условиях нашей методики спонтанные или вызванные раздражением движения животного и его дыхательные движения не сказывались на кардиограмме и гастрограмме. Регистрация двигательной реакции скелетной мускулатуры и дыхательных движений также производилась миографически. В части опытов регистрировалось кровяное давление и применялась электрокардиография.

¹ Подробно данные А. К. Чуваева изложены в его диссертации «Некоторые особенности возбудимости висцерорецептов», Молотов, 1949.

Электрический ток подводился к участкам желудка, наиболее свободным от крупных сосудов и нервных веточек. В условиях указанной методики мы имели возможность на протяжении 3—6 часов вести опыт с одновременной регистрацией вегетативных и анимальных рефлексов, вызываемых раздражением рецепторов желудка.

Несмотря на то, что пищеварительный канал лягушки является довольно частым объектом физиологических исследований, в литературе отсутствуют данные о характере его моторной деятельности. Имеются только экспериментальные данные Н. Н. Поляковой (1949), но она работала на изолированных кольцах, вырезанных из разных отделов пищеварительного канала.

Поэтому вначале следовало изучить особенности моторной деятельности желудка при отсутствии раздражений. Когда после многих наблюдений картина моторной деятельности желудка нам стала ясна, была поставлена серия опытов для определения его возбудимости посредством измерения реобазы и хронаксии моторной активности желудка. В состоянии покоя желудка это измерение не представляет трудности: в ответ на соответствующий электрический импульс под электродами возникает перетяжка (сократительное кольцо), которое либо остается на месте, либо распространяется по стенке желудка. При определении же возбудимости на фоне текущей моторной деятельности желудка мы основывались на усилении очередной перистальтической волны или возникновении внеочередной волны, наступающей в ответ на раздражение. Реобаза и хронаксия желудка подвержены колебаниям обычно только в первые полчаса после приготовления животного, в дальнейшем их величина на протяжении многих часов изменяется очень мало.

Мы не могли констатировать изменений в деятельности сердца, дыхательного аппарата или скелетной мускулатуры в ответ на одиночный электрический импульс любой интенсивности, посылаемый желудку. Это показывает, что сеченовский принцип суммационных свойств нервных центров применим и к висцеральной афферентной системе. Интероцептивные рефлексy, как и экстероцептивные, требуют для своего осуществления не одиночных стимулов, а целый «ансамбль возбуждения» (А. А. Ухтомский).

Установив исходные данные, А. К. Чуваев перешел к изучению рецепции желудка с помощью строго дозированных серий ритмических разрядов конденсатора. Прежде всего необходимо было установить характеристику и частоту электрических импульсов, которые являются оптимальными для афферентной системы желудка. Определенных данных в литературе мы не встретили, а то, что имелось, касалось раздражения нервных проводников, а не собственно рецепторов. Н. Е. Введенский (1893) показал, что для секреторного нерва (барабанной струны) наиболее эффективной является частота 40 гц. Последующие

исследователи отметили для вегетативных нервов теплокровных оптимальный ритм, близкий к данным Н. Е. Введенского (М. В. Сергиевский, 1928; П. Г. Купалов и Г. В. Скипин, 1934; М. В. Кирзон, 1934; И. А. Аршавский, 1936; В. Н. Баюин, 1937). Примерно те же цифры приводятся и для холоднокровных животных (Мора — Morat, 1894; Тренделенбург — Trendelenburg, 1902; А. Г. Филиппова, 1938; Рамон Альварец Буйя, 1948; и др.).

Большое значение имеет выбор эффектора. Мы устанавливали оптимум раздражения рецепторов желудка по выраженности желудочно-сердечного рефлекса как наиболее закономерного и возбуждимого. Для этого вначале определялась реобазис и хронаксия моторики желудка, затем при той же реобазисе изменялось время разряда (хронаксия), начиная с подпороговых величин; затем варьировалась в возрастающей степени и частота, т. е. изменялась длительность интервалов между импульсами. В других опытах сохранялась найденная величина хронаксии, но изменялось напряжение тока при различных частотах импульсов. Наконец, в последнем варианте, сохраняя постоянной частоту импульсов, мы изменяли их напряжение и время разряда конденсатора.

Из всех указанных комбинаций раздражения желудка наиболее постоянный и отчетливый эффект на сердце зависел от количества импульсов, а не от напряжения и емкости конденсатора при постоянной частоте. При пороговом напряжении (реобазисе), достаточной длительности разряда (хронаксии) и оптимальной частоте отчетливо обнаруживается следующая зависимость: чем больше импульсов, тем ярче выражена реакция сердца, т. е. длительнее диастолическая остановка. Таким образом, если импульсы раздражения следуют друг за другом с определенными интервалами, то при наличии некоторого количества их начинает обнаруживаться рефлекторная реакция, которая по мере возрастания количества импульсов увеличивается, достигая максимума, после чего дальнейшее увеличение количества разрядов уже не изменяет эффекта. Оптимальной оказалась частота от 5 до 10 гц при емкости конденсаторов от 1,5 до 3,0 микрофарад. Если частота ниже 5 гц, то суммация (т. е. рефлекс) обнаруживается не у всех животных; если же частота выше 10 гц, то наступает уменьшение рефлекторной реакции вплоть до ее исчезновения. Частота импульсов меньше 1 гц никогда не является эффективной, т. е. суммации в рефлекторной дуге не происходит.

Это послужило основанием остановиться на применении конденсаторных разрядов оптимальной емкости и напряжения с постоянной частотой от 5 до 10 гц и оценивать возбудимость рецепторов внутренних органов количеством импульсов, необходимых и достаточных для "получения того или иного рефлекса.

Переходим к изложению результатов нашего изучения ступенчатости порогов раздражения висцеральной афферентной системы.

Если серозную оболочку желудка лягушки раздражать максимальным количеством импульсов (40—50) при указанной оптимальной частоте, то сразу возникает целый спектр как местных, так и широко распространяющихся рефлекторных реакций разного рода: желудок отвечает активной перистальтикой (если находился в покое) или резким усилением и учащением ее; сердце останавливается в диастоле на некоторое время; изменяется ритм и глубина дыхательных движений; наступает двигательная реакция в виде подергивания конечностей или в виде общих движений животного и т. д. Каждая из этих реакций имеет свой, характерный по длительности латентный период. Таким образом, стимуляция рецепторов желудка вызывает реакцию не только самого раздражаемого органа, но и других органов и систем. Стало быть рефлекс Гольца, как указывалось нами ранее (1941), действительно является лишь фрагментом в цепи различных рефлексов, вызываемых раздражением желудочно-кишечного канала. При этом импульсы возбуждения, возникающие в висцеральных рецепторах, распространяются за пределы вегетативной сферы, оказывая влияние на дыхательную и скелетно-двигательную мускулатуру.

В особенности нас интересовало установление условий раздражения, определяющих появление той или иной реакции. Поэтому мы изучали зависимость отдельных реакций от величины раздражения, т. е. пороги этих реакций по количеству раздражающих импульсов, необходимых и достаточных для получения местных или отдаленных эффектов. Это позволило нам достаточно отчетливо установить пороги некоторых видов реакций и их соотношение, т. е. ступенчатость рефлекторных порогов в смысле теории А. А. Ухтомского.

Приведем для иллюстрации типичный опыт.

Опыт № 88, 12/VI 1948 г. На бесполушарной лягушке через 30 минут после приготовления животного к опыту исходная деятельность желудка выражается в виде слабых сокращений с частотой 2 в 1 минуту. Исходная реобазис желудка в 1 V и хронаксия в 0,5 а сохраняются на всем протяжении опыта, длившегося 3 часа. Желудок раздражается посредством хронаксиметра-тетанизатора с частотой 10 гц. При этом 2 разряда конденсатора остаются без всякого эффекта (подпороговое раздражение). 4 разряда дают только рефлекторную реакцию сердца. 6 разрядов вызывают наряду с реакцией сердца очень слабую местную реакцию желудка. 8 разрядов наряду с торможением сердца вызывают появление перистальтической волны в области приложения электродов, распространяющуюся в сторону пилоруса; кроме того, через 5 секунд после раздражения обнаруживается слабое подергивание передних лапок. Серия в 10 раздражений вызывает резкое увеличение всех отмеченных реакций, как вегетативных, так и ани-

В некоторых опытах разница в порогах отдельных реакций обнаруживалась особенно отчетливо.

Так, в опыте № 101 от 23/VI 1947 г. через 1 час после подготовки к опыту спонтанная перистальтика желудка медленная и слабая, она ограничивается только областью пилоруса. Исходная реобазис 2V и хромаксия 0,36 о. Раздражения с частотой 5 гд 2 и 3 разряда оказываются подпороговыми, не вызывая никаких реакций. 5 разрядов вызвали отчетливую остановку сердца с латентным периодом 2 секунды при отсутствии какой-либо реакции со стороны раздражаемого органа (рис. 28, проба I). В дальнейшем 10 и 15 разрядов лишь увеличивают длительность остановки сердца (пробы II и III). Только после серии в 20 импульсов, кроме остановки сердца, реагировал желудок, с латентным периодом 10 секунд (проба IV). 30 импульсов вызвали: 1) остановку сердца, длившуюся 12 секунд; 2) перистальтику желудка с латентным периодом 5 секунд и 3) двигательную реакцию скелетной мускулатуры с латентным периодом 15 секунд (проба V).

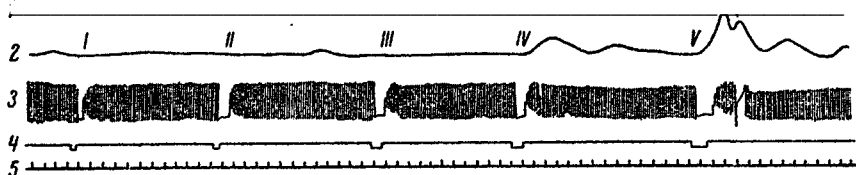


Рис. 28. Раздражение желудка лягушки электрическим током (объяснение в тексте).

1 — миограмма конечности; 2 — гастродиаграмма; 3 — кардиограмма; 4 — отметка дозированного электрического раздражения желудка; 5 — отметка времени 5 секунд.

Итак, строго дозированное раздражение рецепторов желудка при постепенном увеличении количества импульсов вначале вызывает не местную реакцию со стороны желудка, как это можно было предполагать а priori, а рефлекс на сердце. Это и является первым физиологическим порогом. Дальнейшее увеличение количества раздражающих импульсов вовлекает в реакцию гладкую мускулатуру желудка. Это второй порог данных афферентных влияний. При еще большем увеличении количества импульсов реакция желудка усложняется — возникает несколько перистальтических волн. При этой величине раздражения в реакцию вовлекается дыхательный аппарат: если дыхательные движения отсутствовали, то появляется несколько этих движений с латентным периодом 5—10 секунд, если же они имелись, то происходит их кратковременное торможение, сменяющееся столь же кратковременным учащением. Следует отметить, что высокая реактивность дыхательного аппарата отмечалась рядом авторов (В. Н. Мясищев, 1926; Г. И. Буховец, 1947; Д. А. Бирюков, 1948; Ц. Дедабришвили, 1953; В. Я. Кражев, 1955).

Если еще больше увеличить количество импульсов, то спектр рефлекторных реакций возрастает и усиливается: включается реакция со стороны скелетно-двигательной мускулатуры и уси-

ливаются все вегетативные реакции. Дальнейшее увеличение количества раздражающих импульсов больше всего сказывается на желудке: он отвечает резким повышением тонуса, превращаясь одновременно на всем протяжении в плотный побледневший шнур с полным закрытием просвета. Такое сильное тоническое сокращение желудка продолжается несколько минут, и в это время любые по интенсивности раздражения остаются без ответа как со стороны желудка, так и со стороны всех других вегетативных и анимальных органов, т. е. афферентная система желудка невозбудима. Только после возвращения желудка в исходное состояние, следовательно через несколько минут, восстанавливается его рецепция. Здесь нельзя не видеть парабактериотического состояния соответствующей висцеральной афферентной системы.

Суммируя данные 261 опыта А. К. Чуваева, мы получили следующие результаты: в 173 опытах (66%) был зарегистрирован самый низкий порог раздражения в виде желудочно-сердечного рефлекса (при отсутствии реакции со стороны раздражаемого органа). В 55 опытах (21%) порог этого рефлекса совпадал с порогом реакции самого желудка в виде местного сокращения и лишь в исключительных случаях обнаруживался наиболее низкий порог для местной реакции желудка при отсутствии рефлекса на сердце. Самым же высоким порогом всегда обладал рефлекс на скелетно-двигательную мускулатуру. Он оказался и менее постоянным, так как наблюдался лишь в половине опытов.

В отношении различия в порогах отдельных видов рефлекторных реакций на висцеральные раздражения в литературе имеются только попутные указания. Например П. П. Гончаров (1945) обращает внимание на то, что изменения сердечной деятельности и дыхания обнаруживаются уже тогда, когда еще совершенно отсутствуют внешние проявления реакции на раздувание кишечника (защитная реакция, движение головы и т. д.). В. Н. Черниговский и О. С. Меркулова (1946), изучая механизм интероцептивных влияний на сокращения скелетной мускулатуры указывают, что для этого нужно применять более интенсивные раздражения, чем для получения рефлекса на сердечно-сосудистую систему. М. В. Сергиевский (1948) тоже обнаружил, что действие растяжения кишечной трубки на дыхание у лягушки иногда предшествует общему действию на скелетную мускулатуру.

В связи с нашей констатацией ступенчатости порогов висцеральной афферентной системы следует напомнить давно отмеченное наблюдение, что для получения реакции в виде ощущения боли и других видов ощущений необходимо очень сильное раздражение внутренних органов. Расхождение между порогом вегетативных рефлексов при отсутствии ощущений и порогом рефлексов, сопровождающихся ощущениями, не подлежит сомнению. Об этом свидетельствуют наблюдения на людях в экспериментальных и клинических условиях (П. О. Макаров, 1946 и позже; Е. М. Гольцман и О. С. Сахарова, 1947; Н. Ю. Алексеенко с

Сотрудниками, 1947; А. Й. Бронштейн, А. В. Лебединский И В. М. Ситенко, 1949; и др.).

В нашей лаборатории показано, что ступенчатость рефлекторных порогов может быть обнаружена не только при электрических раздражениях. В. П. Рюмин (1950) применил для этого вибрационное воздействие (электромагнитный вибратор с частотой 100 гц). Действуя вибрацией преимущественно на кардиальную часть желудка лягушки, он посредством специально сконструированного аппарата определял пороговое время (вибрационную хронаксию) как для получения рефлекторной реакции сердца в виде его остановки, так и для реакции самого желудка в виде его сокращения. Для сравнения этих порогов было поставлено 56 опытов, из которых в 44 (75%) пороговое время желудочно-сердечного рефлекса (в среднем равное 0,05 секунды) оказалось значительно меньше порогового времени реакции желудка, которое равнялось при вибрационном воздействии в среднем около 0,5 секунды. Эти опыты показали, что для получения рефлекса на сердце требуется не только меньшая сила механического раздражителя, но и более короткое время действия его на желудок. Таким образом, при слабом или кратковременном (в пределах сотых долей секунды) действии вибрации на желудок реагирует только сердце, при более сильном или длительном действии к реакции сердца прибавляется реакция самого раздражаемого органа — желудка, а еще более длительное действие приводит к двигательным реакциям. Рефлекторный механизм вибрационных влияний был доказан тем, что после двусторонней перерезки вагосимпатических нервных стволов, идущих к сердцу, реакция последнего исчезала.

Следует отметить факт, говорящий об адаптации ^внутренних рецепторов: при неоднократном действии вибрации на* один и тот же участок желудка в некоторых опытах отмечалось увеличение порогового времени. Но если после этого перенести вибратор на другой, еще не подвергавшийся вибрации участок желудка, то пороговое время здесь оказывается укороченным.

Выше, в главе 4, мы видели, что новокаин является типичным раздражителем некоторых висцеральных рецепторов. Градуируя его концентрацию или площадь воздействия, можно посредством этого вещества также показать ступенчатость рефлексов на различные эфферентные аппараты организма. Так, применяя возрастающие концентрации новокаина, наносимого посредством фильтровальной бумажки на поверхность желудка лягушки, А. К. Чуваев (1948, 1950) показал определенную закономерность включения в реакцию различных эфферентных аппаратов в такой последовательности: сердце — желудок — скелетная мускулатура (рис. 29).

Таким образом, работы нашей лаборатории подтверждают и детализируют в отношении внутренних афферентных систем взгляды А. А. Ухтомского о ступенчатости порогов раздражения.

Но А. А. Ухтомскому, самым низким порогом обладает местная реакция возбуждения. Кстати, следует отметить, что эта форма возбуждения свойственна не только периферическим образованиям, но и нервным центрам. Впервые это состояние электрографически было обнаружено И. М. Сеченовым в продолговатом мозгу лягушки в 1882 г. Пользуясь более совершенной электрографической методикой, Эдриан и Бьютендайк (Adrian a. Buyten-dijk, 1931) подтвердили это наблюдение И. М. Сеченова. Работами советских и зарубежных исследователей показано, что в нервных центрах разных уровней существует состояние длитель-

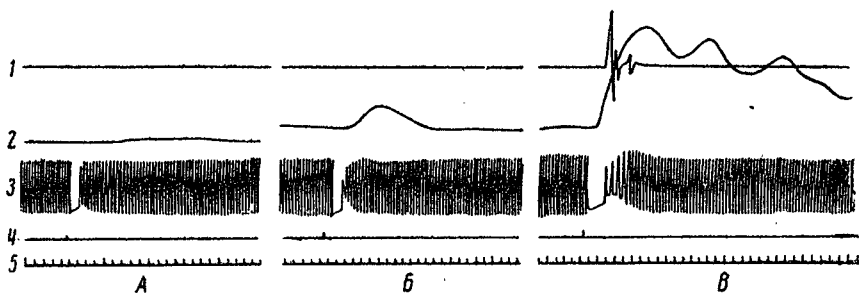


Рис. 29. Раздражение желудка лягушки новокаином.

А — действие 0,2% новокаина вызывает только желудочно-сердечный рефлекс; *Б* — действие 0,5% новокаина вызывает, кроме того, сокращение желудка; *В* — действие 1,0% новокаина присоединяет к указанным реакциям оборотательный рефлекс скелетной мускулатуры.

1 — миограмма конечности; *2* — гастрограмма; *3* — кардиограмма; *4* — отметка раздражения желудка новокаином; *5* — отметка времени 5 секунд.

ного нераспространяющегося возбуждения. В спинном мозгу это состояние изучали Гассер и Грэхэм (Gasser a. Graham, 1933), Баррон и Мэтьюз (Barron a. Matthews, 1936), Экклс (Eccles, 1946), И. С. Беритов, А. Н. Бакурадзе и А. И. Ройтбак (1948) и др. Местное возбуждение характеризуется отсутствием отчетливого порога раздражения, отсутствием рефракторности и ярко выраженной способностью к суммации. Нарастая количественно, местное возбуждение превращается в качественно новый процесс, волнообразно распространяющийся. Способность местного возбуждения изменяться под влиянием приходящих импульсов и образовывать колебательное возбуждение аналогично механизму одиночного тетанизованного сокращения, наблюдаемому на нервно-мышечном препарате (Н. Е. Введенский, 1886; М. Р. Могендович, 1929, 1930; А. Ф. Самойлов, 1930; и др.).

По А. А. Ухтомскому самым низким порогом обладает местная реакция, а с возрастанием силы раздражителя проявляется реакция отдаленных участков. В исследованиях же нашей лаборатории получился наоборот: при самом низком пороге наблюдается отдаленная реакция в виде рефлекса на сердце, и только с увеличением энергии раздражителя начинает реагировать

раздражаемый орган (желудок) свойственным ему сокращением гладкой мускулатуры. Но это противоречие кажущееся. Ведь А. А. Ухтомский, говоря о ступенчатости физиологических порогов, имел в виду прежде всего определенную возбудимую ткань — нервную. Он различал: раздражение нерва или его афферентных окончаний и их ответную реакцию в виде процесса возбуждения, вначале местного (первый порог), а затем распространяющегося по нерву на отдаленные участки нервной системы (второй порог). Мы же раздражали сложный орган, каким является желудок, и наблюдали за прямой (желудок) и рефлекторной (например сердце) ответными реакциями. Это связано с тем, что, как следует из наших данных, рецепторы серозной оболочки желудка имеют более низкий порог раздражения, чем гладкая мускулатура желудка при прямом ее раздражении.

Возникает вопрос, не является ли установленное соотношение порогов характерным только для бесполушарных животных. Но это предположение отпало после того, как А. К. Чуваевым было поставлено в качестве контроля 25 опытов в условиях той же методики на животных с интактной нервной системой. В большинстве опытов получились такие же данные, что и прежде, с той разницей, что пороги отдельных реакций являлись менее устойчивыми. Поэтому иногда трудно было различить те закономерности, которые оказывались достаточно демонстративными на лягушках без больших полушарий. Исследование затруднялось также частыми спонтанными движениями, свойственными животным с интактным головным мозгом.

Впервые экспериментальные факты относительно ступенчатости порогов при стимуляции рецепторов желудка были опубликованы нашей лабораторией (А. К. Чуваев) еще в 1948 г. С тех пор нами накоплены новые данные, дающие возможность подробного анализа отдельных видов реакций, получаемых при раздражении желудка.

Общие данные, характеризующие реакцию со стороны желудка при его раздражении, представлены в табл. 2 (по опытам А. К. Чуваева).

Таблица 2

Всего опытов	Характер реакции	Количество наблюдений	% к общему количеству	Длительность латентного периода	Длительность реакции
261	Возбуждение . .	220	85	5—15 секунд	1—10 секунд
	Торможение . .	33	12		
	Без изменений .	8	3		

Как видно из табл. 2, преобладающей являлась реакция возбуждения желудка в виде усиления имеющейся перистальтики или возникновения ее «а фоне покоя. Лишь в незначительном

числе наблюдений констатировано, торможение Перистальтики и понижение тонуса желудка.

Итак, наши данные указывают, что при постепенном возрастании раздражений желудка можно установить следующие пороги различных форм ответной реакции его: а) порог местного сокращения — самый низкий; б) порог распространяющегося одиночного перистальтического сокращения — более высокий; в) порог пробуждения автоматии в виде серии перистальтических волн, спонтанно возникающих во входной области желудка — еще более высокий порог; г) последний порог — резкого спастического тонуса, охватывающего весь желудок — самый высокий. При этом рецепторы желудка становятся невозбудимыми.

Латентный период всех этих форм моторной реакции желудка различен, но в общем с увеличением интенсивности раздражения (числа импульсов) он уменьшается. При раздражении желудка мы имеем примерно следующие величины латентных периодов по ступеням: для местной реакции латентный период равен 15 секундам, для одиночной волны — 10, для пробуждения автоматии — 5—8, для спастического сокращения — 2—4 секундам.

По вопросу о механизме этих реакций желудка следует сказать, что их можно наблюдать и при нарушении экстрамуральной иннервации его. Следовательно, кроме истинных рефлексов, осуществляемых с участием спинного и головного мозга, имеются периферические рефлексоподобные механизмы. В них участвует рецепторный аппарат, об этом говорит тот факт, что после орошения денервированного желудка новокаином можно получить только местное, нераопространяющееся сокращение желудочной стенки в участке раздражения, т. е. первый порог (при достаточной силе раздражения). Все остальные формы моторной реакции желудка осуществляются при участии рецепторов и периферического нервного аппарата этого органа. При этом необходимо напомнить замечательные работы Ф. М. Ояенховского (1888, 1889), который изучал нервный аппарат желудка и открыл названные его именем автоматические группы нервных клеток. Судя по диссертации И. У. Эдельмана (1906), павловская школа высоко ценила «прекрасные работы Ояенховского и его школы, которые положительно пролили свет в темную до сих пор область иннервации желудка» (стр. 23).

Мы хотели бы попутно отметить роль Ф. М. Ояенховского в обосновании представления о висцеро-висцеральных рефлекссах, в частности его указание на связи желудка с маткой и другими внутренними органами, что обычно приписывается Кереру (Kehrer, 1910).

При анализе желудочно-сердечного рефлекса методом перерезок спинного мозга на различных уровнях, а также симпатических и парасимпатических ветвей экстракардиальных нервов, оказалось, что рефлекс может осуществляться помимо спинного мозга, при участии одной парасимпатической

Иннерваций. Но дуга рефлекса во ВсеК случаях зймыгКаётся В продолговатом мозгу.

Что касаетоя природы желудочно-сердечной реакции, то она несомненно рефлекторная. В частности нами это показано методом новокаинизации проводящих путей, а также перерезкой экстр акардиальных нервов с обеих сторон; односторонняя же перерезка не исключает, а лишь несколько уменьшает реакцию сердца.

Однако интимный механизм этого рефлекса не вполне ясен. Так, М. Г. Удельнов (1948) считает, что одновременная стимуляция блуждающего и симпатического нервов усиливает тормозную реакцию сердца и что симпатический нерв действует однозначно с блуждающим.

М. Г. Удельнов с сотрудниками (1955) предполагает, что характер висцеро-кардиальных рефлексов, центробежным путем которых является блуждающий нерв, зависит от количества нейронов, вовлеченных в процесс возбуждения: слабые раздражения рецепторов и афферентных путей рефлекторно вовлекают в возбуждение лишь ограниченное число центробежных нейронов блуждающего нерва и потому вызывают усиление сердечной деятельности; сильные раздражения приводят к увеличению числа нейронов, вовлеченных в процесс возбуждения, и приводят к торможению сердца (Н. Я. Ястребцова и М. Г. Удельнов, 1955).

В приведенных опытах А. К. Чуваева, как и в более ранних наших наблюдениях (М. Р. Могендович, 1941), обращает на себя внимание особенная отзывчивость, возбудимость сердца не только на слабые раздражения рецепторов желудка, но и других органов. Складывается впечатление, что любые афферентные импульсы, откуда бы они ни исходили, в конечном счете поступают в продолговатый мозг и, разряжаясь через центр блуждающего нерва, обуславливают в первую очередь реакцию сердца. Возможно, что это объясняется особой рефлекторной установкой нервных центров, регулирующих автоматию сердца по типу доминанты. В отличие от М. Г. Удельнова мы считаем, что в определенных условиях жизни или эксперимента эти центры впадают в длительное состояние возбуждения и тогда все сторонние импульсы подкрепляют доминантный очаг; таким образом осуществляется легко достижимая постоянная однотипная реакция в виде остановки сердца. Доминанта оказывает тормозящие влияния на другие центры по типу отрицательной индукции. Работами А. И. Смирнова с сотрудниками установлено наличие реципрокных отношений между центром торможения сердца и центрами дыхания и слюноотделения.

Эта точка зрения подтверждается тем, что наиболее эффективными в данном отношении являются слабые раздражения внутренних рецепторов. При значительном усилении их в центральном очаге возникает парабриотическое торможение, и тогда

посылка тормозящих импульсов к сердцу прекращается. Этот объясняется следующий факт: при длительном раздражении рецепторов желудка, несмотря на продолжающееся раздражение, рефлекторно заторможенное сердце быстро восстанавливает свою деятельность (явление «ускользания»); если в это время нанести раздражение в другом участке желудка, то сердце на него тоже не реагирует. Если же применять кратковременные раздражения рецепторов желудка, то и все сторонние раздражения вызывают остановку сердца. Наблюдение аналогичных состояний нервных центров, вызванных раздражением различных афферентных систем, привело к такому же выводу М. И. Виноградова (1925), Л. Е. Пальгову (1941), Г. Я. Макевнина (1941), С. Е. Рудашевского (1944), Д. А. Лапицкого (1948), Б. В. Молокова (1950). Объяснение это, как нам кажется, заслуживает внимания, ибо возникновение висцеральной доминанты, как и всякой другой, является рабочим принципом нормальной деятельности центральной нервной системы (А. А. Ухтомский). Возникновение же доминанты в условиях патологии висцеральной афферентной системы может явиться фактором, углубляющим расстройство деятельности отдельных органов и систем, в частности сердечно-сосудистой. Поэтому не удивительно, что при наличии патологического очага, например, в желудке объективно устанавливаются нарушения функции сердца, что особенно отмечалось школой С. П. Боткина.

В целях более полного изучения влияний с желудка на сердечно-сосудистую систему нами была намечена серия опытов с записью кровяного давления. Этот вопрос интересовал нас еще потому, что, по мнению некоторых исследователей, при раздражении желудка сердце и сосуды реагируют не однозначно: наряду с учащением сердечных сокращений может происходить падение кровяного давления и т. д. (Майер и Прижбрам, 1872; Н. П. Симановский, 1881; П. П. Гончаров, 1945; и др.). По данным А. И. Смирнова (1948), в вагосимпатическом нерве собаки существуют отдельные специфические афферентные волокна — сердечно-замедляющие, вазопрессорные, вазодепрессорные, дыхательные.

Этот вопрос изучался в нашей лаборатории А. К. Чуваевым. Один конец водяного манометра соединялся со стеклянной канюлей, которая вставлялась в аорту лягушки. Манометр, резиновая трубка и канюля наполнялись рингеровским раствором, другой конец манометра соединялся с маленькой воздушной капсулой; запись осуществлялась соломенным рычажком на барабане кимографа. Такая система воздушной передачи была очень подвижной и чувствительной, а запись пульсовых толчков — крупной и отчетливой. Комбинация водяного манометра с регистрирующей капсулой давала возможность измерять кровяное давление.

Применяя в этих условиях дозированное электрическое раздражение мы обнаружили, что слабые степени раздражения, не вызывавшие изменений в деятельности сердца, не вызывали колебаний кровяного давления. При увеличении количества импульсов, когда наступало урежение или остановка сердца, одновременно происходило и падение кровяного давления с 45 до 5—10 мм H₂O. Это имело место во всех опытах и поэтому у нас сложилось впечатление, что в данных условиях падение кровяного давления вызывается исключительно торможением сердеч-

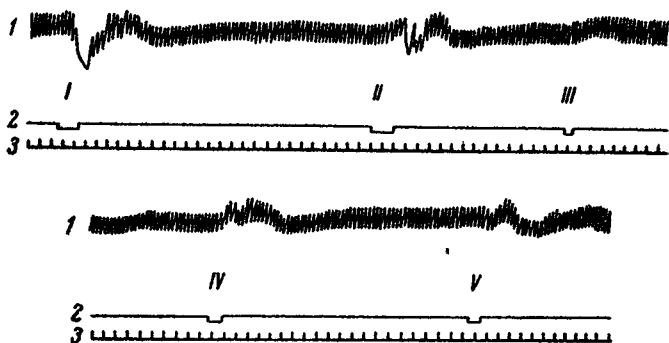


Рис. 30. Колебания кровяного давления лягушки.

I — раздражение желудка; *II* — раздражение кожи лапки (лягушка двигалась); *III* — раздражение кожи (лягушка не двигалась); *IV* — раздражение желудка; *V* — раздражение кожи после перерезки блуждающих нервов сердца.

1 — кровяное давление; *2* — отметка раздражения; *3* — отметка времени 5 секунд.

ной деятельности. Для проверки были поставлены опыты, в которых сердечный компонент реакции исключался предварительной перерезкой сердечных нервных веточек. При этом удавалось иногда наблюдать при раздражении желудка изменение кровяного давления без изменения сердечной деятельности. Это свидетельствует о том, что исключить сосудистый компонент реакции все же нельзя, но он играет в условиях наших опытов второстепенную роль (рис. 30).

Закономерные изменения дыхательных движений лягушки наступали при тех степенях раздражения желудка, когда одновременно с остановкой сердца возникала выраженная реакция желудка, т. е. порог афферентных влияний на дыхание был выше, чем для рефлекса на сердце. Эти изменения не были однозначными, а зависели от исходного состояния дыхательного аппарата; если дыхательные движения отсутствовали, то раздражение желудка вызывало кратковременную серию частых дыхательных движений. На фоне текущих дыхательных движений, если они были редкими, тоже происходило кратко-

временное учащение, которое сменялось прекращением этих движений. Если раздражение желудка производилось при наличии активного дыхания, то происходило внезапное прекращение дыхания с последующим кратковременным учащением его. При этом выяснилась зависимость дыхания от функции сердечных центров. Следует отметить, что возбуждение дыхания проявлялось всегда после реакции сердца. Даже если рефлекторная остановка сердца длилась 15 секунд, то возбуждение дыхания наступало только через 15 секунд. Что касается торможения дыхания, то оно возникало одновременно с рефлекторным угнетением сердечной деятельности. Эти наши наблюдения совпадают с данными В. С. Раевского и Р. Я. Рабинович (1949) и др. о том, что возбуждение обоих центров (дыхательного и сердечного) несовместимо: возбуждение сердечного центра угнетает дыхательный центр и наоборот — возбуждение дыхательного центра угнетает деятельность сердечного. Аналогичные изменения наблюдаются и при возникновении спонтанных движений животного.

Таким образом, ясно, что возбуждение рецепторов желудка не остается без влияния и на функцию дыхания. Рефлекторная природа этого явления доказана нами тем, что изменения дыхания отсутствуют у спинальных живогаях, а также исчезают при анестезии желудка. Может быть, эти влияния и не являются прямыми, а опосредуются деятельностью других (дыхательного, локomotorного) центров, но они существуют. Характерно, что порог желудочно-дыхательного рефлекса выше порога желудочно-сердечного рефлекса, хотя оба они относятся к наиболее чувствительным индикаторам висцеральной рецепции.

Рефлексы скелетно-двигательной мускулатуры при раздражении рецепторов желудка являются непостоянными. По данным М. Р. Могендовича (1941), рефлекторные движения возникают при химическом раздражении серозной оболочки желудка лягушки в 60% случаев (проб), при таком же раздражении слизистой желудка — в 30%, при растяжении желудка — в 75%, по данным А. К. Чуваева (1949), при раздражении конденсаторными разрядами — в 50%. Однако следует иметь в виду, что висцеро-моторные рефлексы заключаются не только в сокращении мышц, но и в изменении их функционального состояния, определяемого посредством хронасиметрии. Висцеро-моторные влияния последнего рода оказались, как мы указывали выше, значительно более закономерными и тонкими, чем активные сокращения мышц. В опытах на лягушках часто можно видеть, что двигательная реакция скелетной мускулатуры в ответ на раздражение желудка возникает с значительным запозданием. Латентный период этой реакции, обычно равный 2—8 секундам, иногда увеличивается до 20—30 секунд. Может показаться, что эти запоздалые сокращения мышц не связаны с раздражением висцеральных рецепторов, а относятся к разряду спонтанных. Но поскольку при отсутствии каких-либо

раздражений желудка и других внутренних или внешних органов сокращения мышц наблюдались в наших опытах как исключение, а при раздражениях они обнаруживались часто, мы решили обратить на этот факт особое внимание. Действительно, наметилась следующая закономерность: если при раздражении рецепторов желудка возникает бурная перистальтика, не сопровождающаяся сокращением скелетных мышц, то она длится 3—6 минут, постепенно затухая. Если же на фоне приступа перистальтики желудка возникает общая двигательная реакция, то при этом наблюдается отчетливое угнетение перистальтики. По окончании сокращения мышц перистальтика иногда вновь активизируется.

Известно, что усиленная деятельность гладкой мускулатуры при рвоте или растяжение желудка теплокровных животных вызывают возрастание хронаксии скелетных мышц. И, наоборот, такие факторы, угнетающие моторную деятельность желудка, как мнимое и истинное кормление, сопровождаются укорочением хронаксии. Далее оказалось, что естественная деятельность пищеварительного канала, в частности ритмический акт глотания и перистальтические движения постоянно отражаются на функциональном состоянии скелетной мускулатуры определенным образом. Сопоставляя оба ряда этих явлений, можно видеть, что по крайней мере в некоторые периоды пищеварительной деятельности между гладкой мускулатурой внутренних органов и скелетной мускулатурой существуют реципрокные отношения (М. Р. Могендович, 1941, 1956).

Для того, чтобы проиллюстрировать сложность висцеральных влияний на скелетную мускулатуру, приведем один наш опыт на эзофаготомированной и имевшей фистулу желудка собаке Приме.

Собака была взята на опыт чрезмерно накормленной, живот вздут, отрыжка. По движениям фистульной трубки было видно, что желудок совершает энергичные движения. Измерение хронаксии мышцы задней конечности показывало резкие колебания от 0,24 до 0,8 с. От предложенного мяса собака отказалась. Тогда желудок был немного освобожден через фистулу (выпущена небольшая часть пищи). В первый момент это выразилось кратковременным падением хронаксии до 0,16 с, но затем хронаксия поднялась до 0,48 с и установилась на этом уровне. После этого произведено мнимое кормление, вызвавшее укорочение моторной хронаксии.

На основании исследований, описанных нами в монографии 1941 г., мы дали следующее объяснение этому опыту. От желудка идут два рода афферентных импульсов к скелетной мускулатуре— усиленная перистальтика должна привести к увеличению хронаксии, но этому противодействуют импульсы от чрезмерно растянутых серозной и мышечной оболочек, что способствует укорочению хронаксии. В результате хронаксия колеблется около среднего уровня, —г— известно, что если в физиологических процессах имеется волнообразность, то в основе ее лежат антагонистические влияния. Когда перерастяжение было ликвидировано, стали

преобладать импульсы с активно работающей мускулатуры желудка, что привело к увеличению хронаксии скелетной мускулатуры. Но когда произвели мнимое кормление хронаксия укоротилась, — это обычный результат пищевого раздражения слизистой оболочки ротовой полости и желудка. Затем снова могло проявиться преобладание импульсов с рецепторов гладкой мускулатуры и т. д.

В связи с обнаруженной нами двойственностью афферентных влияний с желудка на скелетную мускулатуру интересно привести мнение Н. П. Симановского: «Нам кажется позволительным думать, что желудок, вероятно, снабжен двумя родами центростремительных нервных волокон... Различные раздражения, наносимые желудку, вероятно, возбуждают то один, то другой род этих нервов, или обоих их вместе» (1881, стр. 216).

Следует остановиться еще на одном моменте. Как известно, одним из наиболее адекватных раздражителей полых органов является растяжение. Некоторые авторы считают, что афферентные импульсы, возникающие при растяжении, обусловлены в основном не самим механическим воздействием, а обескровливанием органа. С этой точки зрения непосредственным раздражителем является ишемия, недостаток кислорода (Н. П. Гончаров, 1945). По существу при этом признается лишь наличие внутренних хеморецепторов и отрицается наличие механорецепторов. Однако этот фактор не является единственным. Многочисленные материалы нашей лаборатории показывают, что афферентные влияния с полого органа могут иметь место и при отсутствии ишемии. Еще в 1941 г. мы предложили различать среди висцеральных рецепторов по крайней мере три подгруппы: а) рецепторы слизистой оболочки (хеморецепторы), б) рецепторы полостной мускулатуры (висцеральные проприоцепторы), в) рецепторы серозной оболочки (ноцирецепторы).

Приведенные новые экспериментальные материалы нашей лаборатории показывают, что тир и стимуляции афферентной системы желудка различными механическими (растяжение, вибрация), электрическими и химическими раздражениями обнаруживаются разнообразные реакции типа висцеро-висцеральных и висцеро-моторных рефлексов, обладающих специфическими порогами раздражения. В феномене ступенчатости рефлекторных порогов проявляются закономерности взаимодействия различных органов в целом организме. Но это относится, разумеется, не только к висцеральному анализатору. В дальнейшем ступенчатость порогов различных реакций была разработана нами и в отношении проприоцептивных (кинестетических) раздражений.

С целью выявления и сравнения порогов раздражения, при которых возникает: а) непосредственная реакция мышцы на раздражитель, б) рефлекс на сердце и в) общая двигательная реакция животного, В. И. Бельтюков предпринял исследование с строго дозированными раздражениями скелетных мышц по-

средством разрядов электрического конденсатора. Применялся прерыватель Шеминского с конденсаторами в 1 и 2 микрофарады и с реостатом на выходе. Раздражение наносилось с помощью серебряных игольчатых электродов на икроножную и бедренную мышцы, освобожденные от кожи.

Опыты производились на спинальных, бульбарных и таламических лягушках. Дозировка раздражения варьировалась по трем

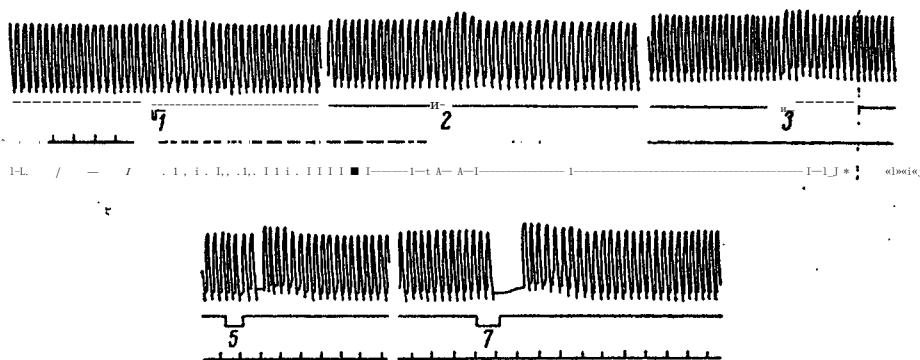


Рис. 31. Кардиограмма лягушки при раздражении икроножной мышцы разрядами конденсатора.

1, 2, 3, 5 и 7 — количество разрядов.

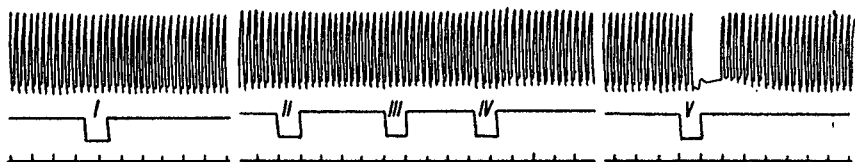


Рис. 32. Влияние на сердце лягушки электрического раздражения разной силы, посылаемого в бедренную мышцу (градация раздражений по порогу сокращения скелетной мышцы).

Во всех пробах дано по 10 разрядов конденсатора. I — подпороговое раздражение, II — пороговое, III, IV, V — надпороговые, возрастающей силы.

сериям опытов следующим образом: 1) применялась различная частота разрядов конденсатора, действовавших в течение определенного времени; продолжительность действия раздражителя в этих опытах была одинакова, но за это время мышца получала различное количество импульсов; 2) применялось различное количество разрядов конденсатора; 3) применялась различная сила раздражителя при постоянном ритме и количестве разрядов; сила раздражения регулировалась реостатом.

Результаты опытов на спинальных "животных во всех сериях показали отсутствие отчетливо выраженных изменений сердечной деятельности и других реакций при раздражении мышц. В опытах на бульбарных и таламических животных установлено, что

при раздражении мышц можно почти всегда наблюдать изменения в деятельности сердца вагусного характера.¹ Интенсивность этих изменений зависит от частоты, количества и силы разрядов конденсатора, (поступающих в скелетную мышцу. При этом, как правило, раздражение бедренных мышц оказывает более сильное влияние на сердце, чем раздражение икроножной мышцы. Основная закономерность такова: при редких раздражениях (1—2 в секунду), а в некоторых случаях и при одиночном раздражении реакция сердца проявляется лишь в удлинении паузы и урежении ритма; сври 2—3 разрядах возникает кратковременная остановка сердца, а при дальнейшем увеличении количества или частоты импульсов возникают общие движения животного, но и в этом случае раньше наблюдается остановка сердца (рис. 31). Такая же закономерность обнаруживается и при изменении силы раздражения (рис. 32). Бели исходить из порога -прямого раздражения мышцы (по ее сократимости), то слабые надпороговые (а тем более сами пороговые) раздражения рефлекса на сердце не вызывают; только при раздражениях средней силы появляются изменения в деятельности сердца. При дальнейшем увеличении силы раздражения наряду с остановкой сердца возникают движения дыхательной мускулатуры. При еще большем усилении раздражения скелетной мышцы к вышеуказанным рефлексам присоединяется общая двигательная реакция характера оборонительной.

Таким образом, имеются основания утверждать, что ступенчатость порогов внешних анализаторов, постулированная А. А. Ухтомским, относится в такой же мере и к различным внутренним анализаторам.

По теории Введенского-Ухтомского, торможение возникает в результате несоответствия приходящего из афферентной системы возбуждения лабильности нервного центра. По-видимому, рефлекторные звенья, образующие различные пороговые ступени, обладают различной лабильностью. Лабильность же определяется различной тренированностью рефлекторных дуг в филогенезе, а также функциональным состоянием центральной нервной системы в данный момент. Пока мы можем лишь в общих чертах уловить ступенчатость центральных порогов раздражения. «Классификация центров по степени лабильности, точное определение путей, по которым происходят йнтрацентральные передачи импульсов, — все это — дело будущего» (А. А. Ухтомский, 150, стр. 101).

¹ Г. И. Буховец (1947) обнаружила, что у таламических лягушек слабые тактильные раздражения висцеральных рецепторов, кожи и мышц не вызвали остановки сердца, а сильные механические, химические и электрические раздражения рецепторов внутренних органов, кожи и мышц вызывали остановку сердца, преимущественно сгибательные движения конечностей и торможение спинномозговых рефлексов. У спинальных животных только сильные механические, химические и электрические раздражения рецепторов внутренних органов, кожи и мышц вызывали замедление работы сердца.

ГЛАВА ШЕСТАЯ

О ВЛИЯНИИ ВЫКЛЮЧЕНИЯ ВНУТРЕННИХ РЕЦЕПЦИИ НА ВЕГЕТАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ

Как известно, торможение в нервных центрах может возникнуть как в результате раздражения, так и в результате выпадения или отсутствия обычного раздражения. Это было показано школой И. П. Павлова («активный» и «пассивный» сон), опытами В. С. Галкина в лаборатории А. Д. Сперанского с хирургическим выключением трех дистантных рецепторов, а также старыми клиническими наблюдениями С. П. Боткина и Штрюмпеля (Strümpel). Поэтому следующим вопросом, разработанным нами, было выяснение влияния на отделенные органы выключения периферических звеньев некоторых внутренних анализаторов. Как указывал И. П. Павлов, метод «физиологической перерезки» нервов, т. е. временного прекращения их проводимости, является одним из способов изучения нервной деятельности.

Определение конкретной роли афферентных зон различных органов и тканей в общем регуляторном механизме является одной из важнейших задач современной физиологии. В этом заинтересованы не только экспериментаторы, но и практики-клиницисты. Постоянные и разнообразные изменения функций различных отделов сердечно-сосудистой системы как в физиологических, так и в патологических условиях требуют для осуществления регуляции и компенсации четкой и быстрой сигнализации. Эту функцию и выполняют многообразные рецепторы, которыми столь богата эта система. Как мы видели выше, афферентные импульсы, возникающие в сердце, имеют значение для всей системы кровообращения, но в первую очередь для самой сердечной мышцы в порядке рефлекторной саморегуляции.

Аналогичное положение имеет место и в других системах организма. Давно известно, например, что нервный механизм саморегуляции дыхательных движений обеспечивается как импульсами с рецепторов легких (Геринг и Брейер — Hering u. Breier, 1868), так и импульсами с диафрагмы (Р. А. Лурия, 1902). Известно

также, что тонус скелетной мышцы обеспечивается импульсами с ее проприоцепторов (Бронджест — Brondgeest, 1869) и т. д.

Если можно мышечную рецепцию понимать так, что она имеет свои воспринимающие приборы в самом рабочем органе — мышце, а деятельность последней служит адекватным поводом для их раздражения («нервное кольцо» Белла, 1830), — в отношении пищеварительных (слюнных) желез подобный кольцевой механизм открыт С. И. Гальпериным (1936), — то почему мы не можем это представление перенести и на висцеральные гладкомышечные образования? Нам кажется, что сердце также обладает хорошо развитым аягааратом нервной саморегуляции.

Любопытно, что еще в 1859 г. И. М. Сеченов ставил перед собой задачу изучить влитие на сердце совместного раздражения обоих блуждающих нервов — одного в центробежном, другого — в центростремительном направлении. Следует учесть, что в то время о рецепции сердца почти ничего не знали и многие даже не предполагали ее наличия. Этот проект И. М. Сеченова, насколько нам известно, остался не реализованным. Мы же в постановке вопроса исходили из следующего.

Так как выключая импульсы с проприоцепторов мы получаем снижение тонуса скелетной мышцы, то можно ожидать подобного (или какого-либо другого) эффекта на сердце при выключении импульсов с его собственных рецепторов. При этом мы имеем в виду естественную афферентную импульсацию с сердца, а не вызываемую искусственными раздражениями, как делает большинство экспериментаторов.

Эта постановка вопроса имеет определенное значение и для патологии. В частности, В. В. Пашутин (1878) указывал на роль афферентных нервов в этом отношении: «...Нервные волокна, находящиеся в заболевшей части тела, подвергаются в ней вследствие изменившихся физических и химических условий ненормальному раздражению или, наоборот, полной потере способности к возбуждению, и таким путем больной орган может вызвать различные процессы в тех тканях, в которых оканчивается пораженный нерв, как, например, в нервных центрах (рефлекторных, регуляторных и др.)» (стр. 15).

Для того, чтобы проверить приведенные соображения о роли афферентных импульсов сердца в его саморегуляции, мы поставили перед Г. З. Чуваевой в 1946 г. задачу воспроизвести экспериментальные условия, при которых можно было бы временно исключать афферентные импульсы с сердца, сохраняя афферентные, и проследить наступающие при этом изменения сердечной деятельности.

Для разрешения этой задачи необходимо было научиться производить временную и избирательную «физиологическую мс'резку» только афферентных путей. Известно, что анестетики (кокаин, новокаин и др.) обладают таким избирательным действием. Афферентные волокна смешанного нерва на

определенной стадии проводниковой анестезии перестают проводить импульсы, тогда как двигательные еще проводят их без затруднения (Гассер и Эрлангер — Gasser a. Erlanger, 1929; Като — G. Kato, 1938). Подобное избирательное действие существует и в отношении вегетативных нервов (Диксон — Dixon, 1905; С. И. Гальперин, 1934).¹ Аналогичными блокирующими свойствами обладают и другие вещества. Л. Л. Васильев (1925) указывает, например, что проводимость участка нерва, обработанного изотоническим раствором хлористого калия, прекращается в центростремительном направлении раньше, чем в центробежном. Б. Ф. Вериго (1921) открыл феномен одностороннего проведения импульсов в нерве под влиянием гальванической поляризации; при этом получалось полное исчезновение рецепции при сохранении двигательной функции. В последнее время это явление детально исследовал М. С. Авербах (1949).

Нами была использована для избирательного выключения афферентных импульсов сердечных нервов проводниковая анестезия новокаином. Мы не применяли орошения новокаином рецептивных полей сердца, так как при этом возникают нежелательные побочные явления: во-первых, сильное раздражение рецепторов, вызывающее различные рефлекторные реакции, о чем мы говорили выше; во-вторых, при этом способе выключения рецепторов трудно отдифференцировать те изменения, которые вызываются непосредственным действием анестетика на сердце.

Наличие афферентных импульсов сердца подтверждается и детализируется современной электрофизиологией. Так, П. К. Анохиным и А. И. Шумиловой (1947) установлено, что в афферентных проводниках сердца имеется «залповая» импульсация в ритме сердечных сокращений.

В настоящее время можно считать установленным, что афферентная импульсация сердца осуществляется различными проводниками и с различных рецептивных полей (перикард, эндокард, миокард, стенка аорты, устья полых вен, коронарные сосуды и пучок Гиса). Детальное установление особенностей их рецепции является еще делом будущего, но несомненно, что афферентные импульсы сердца достигают различных этажей центральной нервной системы; несомненно, что афферентные импульсы от различных рецептивных зон сердца проходят как по блуждающему, так и по симпатическим нервам. Рефлекторный механизм саморегуляции сердца отчетливо показан нашей со-

¹ В опытах С. И. Гальперина альтерация афферентных волокон *chordae tympani* слабым раствором новокаина при сохранности их связи с нервными центрами давала отчетливые сдвиги в слюноотделении, вызванном пилокарпином. Таким образом установлено, что от функционирующих слюнных желез в нервные центры поступают импульсы, которые осуществляют рефлекторную саморегуляцию этих желез. В последнее время эти данные подтверждены Н. С. Цебенко (1956).

грудницей Г*. З. Чуваевой (1950) опытами на лягушках с электрическим раздражением миокарда (рис. 33).

Недостаточно разработан вопрос о специфике афферентных нервов сердца. И. П. Павлов высказывался за существование отдельных функционально различных центростремительных волокон в составе сердечных нервов, что подтверждено работой А. И. Смирнова и В. С. Раевского (1948) и др. Но существует

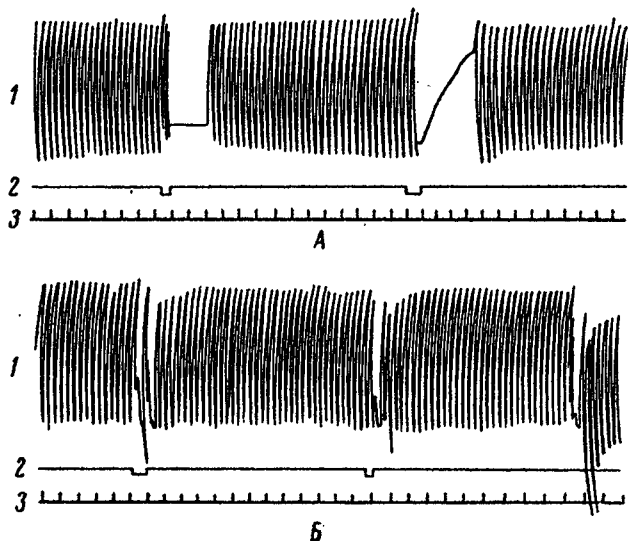


Рис. 33. Влияние раздражения желудочка сердца лягушки на деятельность сердца.

А — результат 2-секундного раздражения желудочка сердца ритмическими разрядами конденсатора (частота 50 гц). Резкая рефлекторная остановка сердца; *Б* — после денервации сердца эффекта нет.

1 — кардиограмма; *2* — отметка раздражения; *3* — отметка времени 5 секунд.

и иное мнение, по которому качественно различные влияния при стимуляции афферентных нервов обусловлены не наличием функционально различных волокон, а характером раздражения одних и тех же нервов (Б. Бируков, 1898; Д. А. Бирюков, 1940; П. К. Анохин, 1948; и др.).

Несмотря на простоту нашего замысла в общей форме — изучение рефлекторного механизма саморегуляции сердца с применением анестезии экстракардиальных нервов, — тщательное экспериментальное осуществление его оказалось достаточно сложным и кропотливым. Работа проводилась Г. З. Чуваевой с 1946 по 1950 г. и состояла из 4 основных и многих дополнительных серий опытов. Основные серии следующие: 1) изучение изменений, возникающих в сердечной деятельности и скелетной

мускулатуре при новокаиновой блокаде смешанных стволов сердечных нервов; 2) изучение тех же изменений при блокаде отдельно блуждающих нервов сердца; 3) то же при блокаде отдельно симпатических нервов сердца; 4) изменения электрокардиограммы при блокаде сердечных нервов (рис. 34).

I серия. Опыты ставились на децеребрированных по И. М. Сеченову лягушках. Производилась препаровка общих стволов вагосимпатического нерва под лупой. Кимографически

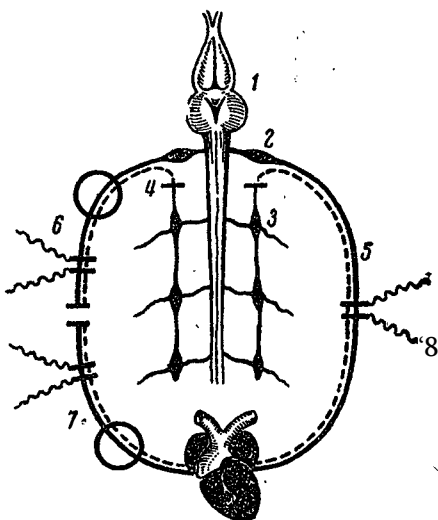


Рис. 34. Анатомическая схема опытов Г. З. Чуваевой.

1 — уровень разреза головного мозга лягушки; 2 — яремные узлы блуждающих нервов; 3 — узлы симпатической цепочки; 4 — место перерезки симпатических волокон сердца; 5 — общий ствол с перерожденными волокнами симпатического нерва (обозначены штриховой линией); 6 — электроды, раздражающие центральный конец нерва; 7 — электроды, раздражающие периферический конец нерва; 8 — раздражение электродами по ходу нерва. Кружками обозначены участки нанесения новокаина.

регистровалась сердечная деятельность. Для проверки функционального состояния нервного аппарата регуляции сердца применялся следующий разработанный нашей лабораторией прием. Как известно, на отдельные стимулы сердечная мышца отвечает экстра-систолой. Но если ее раздражать серией частых электрических раздражений, то сразу после прекращения их действия возникает довольно длительная остановка в диастоле. Эта реакция имеет рефлекторную природу, так как никогда не наблюдается после денервации сердца. Наличие этой реакции и использовалось нами для контроля исходного состояния животного. Контроль в конце опыта производился следующим образом: перерезая один из стволов экстракардиальных нервов, мы раздражали поочередно центральный и периферический концы его. Если эффект на сердце при этом отсутствовал, то мы считали

весь опыт неполноценным и результаты его не учитывались.

Для изучения влияния анестетика на проводимость сердечных нервов как в центробежном, так и в центростремительном направлении мы применили метод перерезки и раздражения центрального и периферического концов вагосимпатического нерва сперва без новокаина, а затем на фоне его действия. Для раздражения нерва мы пользовались разрядами конденсаторов по схеме Шеминского. Ток подводился к нерву через платиновые электроды. При этом обращала на себя внимание отчетливая зависимость эффекта прежде всего от частоты и меньшая зави-

спомость **of силу** раздражения. Подбирая оптимальное условий раздражения, мы убедились, что наиболее пригодной формой раздражения периферического конца нерва являются разряды конденсаторов емкостью 1,5—3 микрофарады, с частотой 50 гц. Эта частота давала наиболее длительную остановку сердца при Ю-секундном раздражении; ее мы всегда и применяли при действии на периферический отрезок.

Труднее обстояло с нахождением условий для эффективного раздражения центрального отрезка. Первоначально наши попытки получить рефлекторную реакцию сердца при раздражении центрального конца вагосимпатического нерва оказались тщетными. Но в дальнейшем выяснилось, что это возможно при соблюдении следующих условий: во-первых, должна, быть большей, чем обычно, длительность времени от операции до начала опыта — 2 и даже 3 часа; во-вторых, необходима особо осторожная препаровка нерва; наконец, и это, может быть, самое главное: частота и сила раздражения, оптимальные для периферического конца нерва, оказались непригодными для центрального: оптимальными для него оказались вдвое меньшая емкость конденсатора и значительно меньшая частота импульсов (10—15 гц). Эта разница в отношении к ритмическим разрядам центробежных и центростремительных волокон зависит, очевидно, в согласии с теорией Н. Е. Введенского, от разной лабильности нервного центра регуляции сердечной деятельности и самой сердечной мышцы. Лабильность центра, как и следует из теории Н. Е. Введенского, ниже.

Вероятно, несоблюдение указанных методических условий и было причиной того, что Брюкке (Brücke, 1914), Мейер (Meyer, 1927), Г. Я. Макевнин (1941) и др. не получили никаких влияний на сердце при раздражении центрального конца вагосимпатического нерва лягушки.

Потребовался также специальный подбор концентрации анестетика для локального воздействия «а нерв, что достигалось накладыванием на нерв узкой полоски фильтровальной бумаги, смоченной в растворе новокаина на рингеровском растворе. Вначале мы применяли новокаин в концентрации 0,5—1,0%, но при этом непроводимость в нерве развивалась очень быстро: уже через 30 секунд исчезала всякая реакция сердца на раздражение нерва. Уменьшив концентрацию анестетика до 0,01—0,1% мы получили необходимое в соответствии с нашей задачей медленное и постепенное развитие блокады, возникавшей только через десятки минут.

Като (1938), изучая скорость наступления непроводимости нервов при действии различных наркотических веществ, нашел, что скорость блокады зависит: во-первых, от диаметра нервного полукна, во-вторых, от способности наркотика к диффузии через оболочку волокна и от отношения применяемой концентрации к так называемой критической концентрации, свойственной той

Группе нервных волокон, которые находятся в центре нервного ствола. Сомнителен его вывод, что действие наркотика определяется лишь концентрацией, а не продолжительностью воздействия его на нерв.

Установив ориентировочно необходимую концентрацию новокаина (которую приходилось уточнять в каждом отдельном опыте), мы могли перейти к систематическим опытам.

В первом варианте этой серии опытов перерезался ствол вагосимпатического нерва с одной стороны и его периферический

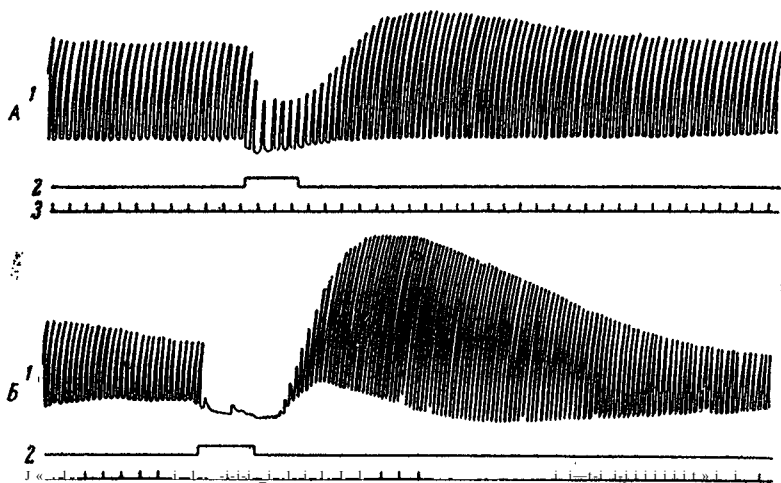


Рис. 35. Кардиограмма лягушки.

А — исходная реакция на электрическое раздражение периферического конца вагосимпатического ствола; *Б* — реакция на то же раздражение после отмытия новокаина — резкая сенсibilизация нерва.

1 — кардиограмма, 2 — отметка раздражения, 3 — отметка времени.

конец раздражался сперва до нанесения новокаина, а затем на фоне его действия. Это было сделано для того, чтобы установить 1) скорость выключения центробежных нервных волокон; 2) какие изменения вносит постепенная наркотизация этих волокон в реакцию сердца на электрическое раздражение нерва.

При предварительном (до анестезии) раздражении периферического конца смешанного ствола обнаруживается общеизвестный вагусный эффект на сердце с последующим симпатическим последствием. После нескольких таких проб на периферический конец нерва наносился локально слабый раствор новокаина (0,01—0,05—0,1%) и несколько раз производилось его раздражение в течение времени, предшествующего возникновению полной блокады нерва. Раздражения на фоне постепенно развивающейся блокады показали, что в первую очередь (в среднем через

5—6 минут) исчезает симпатическое последствие, тогда как реакция вагусного типа сохраняется полностью в течение еще многих минут; она исчезает в среднем лишь через 15 минут после начала анестезии, когда развивается полная блокада. Эти данные находятся в согласии с результатами других авторов (Я. Я-Тен-Кате, 1921; Ф. Д. Василенко, 1930; Г. А. Вакслейгер, 1948).

Другой факт, который выявился в наших опытах, касается резкой сенсibilизации всех эфферентных волокон экстракардиальных нервов: как правило, после отмыывания новокаина тот же по силе и характеру раздражитель нерва дает значительно более выраженную реакцию. При этом усиливается не только

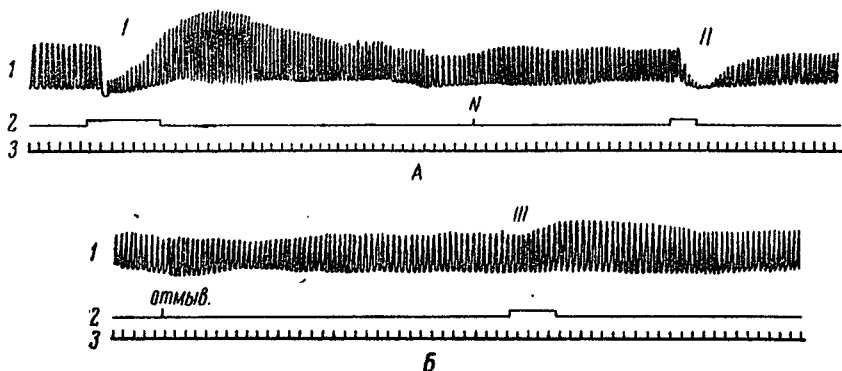


Рис. 36. Кардиограмма лягушки.

А — основной опыт; *I* — исходная реакция на раздражение периферического конца вагосимпатического нерва; *N* — нанесение 0,1% новокаина на периферический конец нерва; *II* — реакция сердца при раздражении нерва через 2 минуты после нанесения новокаина; исчезло симпатическое последствие, сохранилась вагусная реакция; *Б* — отмыывание новокаина; *III* — реакция сердца при раздражении того же нерва, восстановилась только симпатическая реакция, вагусная еще отсутствует.

I — кардиограмма; 2 — отметка раздражения; 3 — отметка времени 5 секунд.

симпатическое последствие, но и вагусная реакция сердца (рис. 35).

Для иллюстрации приводим один из типичных опытов.

Опыт № 207, 13/IV 1948 г. У децеребрированной лягушки отпрепарирован и перерезая ствол вагосимпатического нерва справа, периферический конец его взят на электроды. Опыт начался через час после операции. Исходная частота сердцебиений 34 удара в минуту. В результате 30-секундного электрического раздражения появился вагусный эффект с симпатическим последствием. На периферический конец нерва в области приложения электродов был нанесен новокаин в концентрации 0,1%. Через 2 минуты раздражение нерва вызвало вагусную реакцию сердца, но симпатическое последствие исчезло. В последующем на протяжении 15 минут производилось еще 3 пробных раздражения; вагусный эффект исчез через 15 минут после нанесения новокаина, наступила полная блокада нерва. После отмыывания новокаина через 2 1/2 минуты восстановилась симпатическая реакция сердца, на 8-й минуте появился вагусный эффект (рис. 36).

Во втором варианте этой серии опытов производилось раздражение центрального конца вагосимпатического нерва, перерезанного на одной стороне* При этом возникала рефлекторная реакция сердца в виде кратковременной остановки в диастоле. В некоторых опытах вслед за вагусной реакцией появилось симпатическое последствие, однако по сравнению с раздражением периферического конца нерва это последствие было выражено менее ясно. В основном последствие заключалось в положительном тонотропном эффекте — повышении уровня диастолы сердца на кимограмме. Следует отметить, что, кроме изменений сердечной деятельности, при раздражении центрального конца нерва часто возникала двигательная реакция скелетной мускулатуры.

Получив исходный фон опыта, мы наносили на центральный конец нерва новокаин и, многократно раздражая его, следили за изменениями деятельности сердца и другими реакциями.

При этом, как и при раздражении периферического отрезка нерва, наблюдалось в первую очередь исчезновение через 1—2 минуты симпатического последствия; реакция вагусного типа сохранялась более длительно и исчезала только через 5—6 минут после нанесения новокаина. Вместе с исчезновением симпатического последствия прекращался и рефлекс на скелетную мускулатуру. В случаях медленного развития блокады удавалось подметить, что из симпатического комплекса прежде всего исчезает положительно тонотропное влияние на сердце. При отмывании новокаина сперва восстанавливается это же влияние; вагусная реакция появляется значительно позже.

Для примера приведем протокол опыта.

Опыт № 198, 2/IV 1948 г. У лягушки удалены полушария головного мозга, отпрепарирован и перерезая ствол вагосимпатического нерва слева. Центральный конец взят на электроды. Опыт начался через 2½ часа. Исходная частота сердца 28 ударов в минуту. В результате 30-секундного раздражения (частота 16 гц) появился парасимпатический эффект с симпатическим последствием. Последнее выражено отчетливое виде положительных тоно-, ино- и хронотропного влияния (рис. 37, А). Через 4 минуты на центральный конец нанесен новокаин (0,01%). Спустя 1 минуту произведено раздражение; в результате из симпатического комплекса оказался исчезнувшим тоитропный эффект (Б). Спустя еще 1 минуту произведено повторное раздражение нерва: исчезло и хронотропное влияние симпатического последствия, сохранилась лишь вагусная реакция (В). В последующем на протяжении 10 минут производится еще 3 пробных раздражения. На 6-й минуте после нанесения новокаина исчез и рефлекс торможения сердца, наступила полная блокада нерва (Г). После отмывания новокаина на 2-й минуте появилось торможение сердца инотропного типа с симпатическим последствием тонотропного типа (Д). На 4-й минуте в последствии появился положительный хронотропный эффект. Полная вагусная реакции сердца появилась на 8-й минуте (Е).

В момент раздражения центрального конца вагосимпатического нерва была обнаружена и двигательная реакция скелетной мускулатуры, которая исчезла через 2 минуты после нанесения новокаина, что совпало с моментом исчезновения симпатического эффекта.

Обнаружив при раздражении центрального конца вагосимпатического ствола разнородные (вагусные и симпатические) влияния на сердце, мы попытались их отдифференцировать. Для этого в тех опытах, в которых имелись те и другие влияния, производилась перерезка симпатических нервов до их соединения в общий ствол. Во всех 12 опытах этого рода получились следующие результаты: в исходном состоянии в ответ на раздражение центрального конца смешанного ствола имелось типичное торможение сердца с выраженным последствием симпатического характера, а также сокращения скелетной мускулатуры. После перерезки симпатических нервов получалось только рефлекторное торможение сердца. Симпатическое последствие, как и сокращения скелетной мускулатуры, отсутствовали.

Из этих экспериментов следует, что симпатическое последствие, как и локомоторные реакции, является следствием раздражения афферентных волокон симпатического нерва, проходящих в вагосимпатическом стволе. Это дает основание говорить о наличии специфических афферентных влияний симпатического нерва сердца. По-видимому, эти афферентные импульсы не только рефлекторно под- держивают тонус сердечной мышцы, но и вызывают рефлексы скелетной мускулатуры.

Обращает на себя внимание отчетливая разница во времени возникновения новокаиновой блокады афферентных и эфферентных волокон. Например, в опыте на центральном конце нерва непроводимость наступила на 6-й минуте, а на периферическом конце того же нерва лишь через 15 минут. Во всех 30 опытах

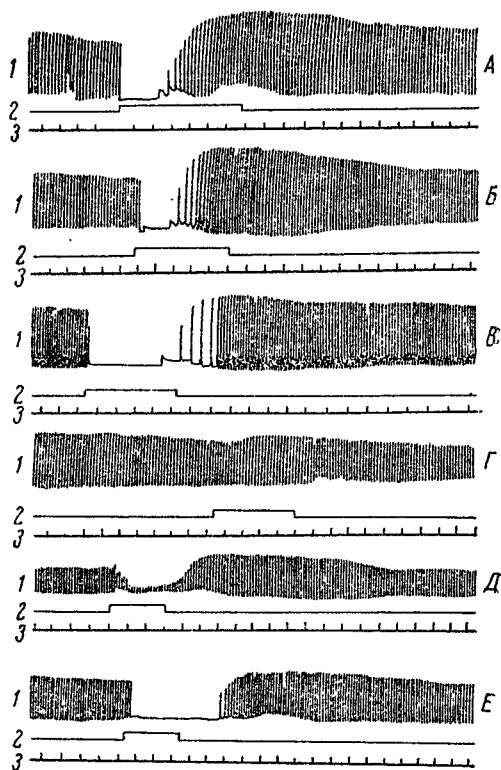


Рис. 37. Последовательные изменения характера реакции сердца лягушки при раздражении центрального конца вагосимпатического нерва на фоне действия новокаина на нервный ствол (А, Б, В и Г) и при отмывании анестетика (Д и Е).

1 — кардиограмма; 2 — отметка раздражения; 3 — отметка времени.

этого рода непроводимость центрального конца нерва развивалась в пределах от 2 до 10 минут, а периферического (при прочих равных условиях) в пределах от 10 до 30 минут; следовательно, центростремительные волокна смешанного вагосимпатического нерва выключаются новокаином значительно раньше центробежных. Кроме того, опыты убедили нас в том, что анестетик прерывает проводимость последовательно вначале в афферентных (как симпатических, так и вагусных), затем в симпатических эфферентных и, наконец, в блуждающих эфферентных волокнах.

Затем было приступлено к основным опытам I серии. Новокаин наносился на цельные стволы вагосимпатического нерва с обеих сторон, и без применения электрического раздражения наблюдались изменения сердечной деятельности. В результате 40 опытов было установлено, что в 38 из них в среднем через 5—6 минут после начала анестезии нервов постепенно развивалось урежение сердечной деятельности, которое было переходящим, т. е. постепенно исчезало еще до полного развития новокаиновой блокады. В 4 опытах это урежение прошло только после отмывания новокаина; в 2 опытах наблюдалась обратная реакция— учащение сердечных сокращений. В 18 опытах одновременно с урежением сердечных сокращений имелось и уменьшение их амплитуды. В 4 опытах урежение перешло в аритмию, которая исчезала при углублении анестезии. Интересно, что в большинстве опытов (в 25) урежение сердечных сокращений сопровождалось спонтанными общими или местными движениями животного, т. е. висцеро-моторными рефлексам.

Если до нанесения новокаина на оба ствола произвести раздражение цельного ствола, то сердце реагирует аналогично раздражению периферического конца нерва, т. е. торможением, иногда с симпатическим последствием. Если же электрическое раздражение производится после нанесения новокаина на оба ствола, а именно в фазе урежения сердечных сокращений, то тормозное влияние сохраняется, а симпатическое последствие отсутствует. По мере отмывания новокаина наблюдается спонтанное возникновение симпатического эффекта на сердце. В это время электрическое раздражение нерва давало только симпатический эффект (извращенная реакция). Позднее восстанавливалась вагусная реакция. Полное отмывание приводило к резкому усилению реакции сердца (сенсibiliзация после анестезии, см. рис. 35).

Наиболее закономерным и важным в приведенных опытах оказался тот факт, что при медленном развитии новокаиновой блокады обнаруживалось переходящее урежение сердечных сокращений (и другие явления торможения сердца), часто сопровождающееся спонтанной активностью скелетной мускулатуры.

Итак, торможение сердца обусловлено выключением афферентных влияний с рецепторов сердца при функциональной со-

хранности блуждающих эфферентных волокон. В результате прекращения этих висцеральных импульсов происходят функциональные изменения в центральной нервной системе, — не только в сердечном, но и в локомоторном центре.

Для проверки предположения, не является ли фаза преходящего торможения сердечной деятельности результатом выключения симпатических эфферентных волокон при сохранности прово-

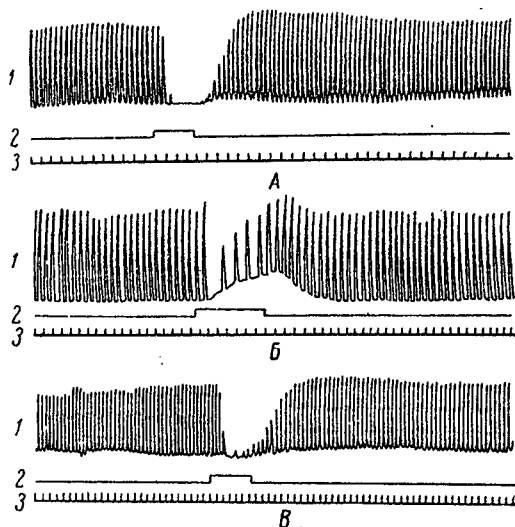


Рис. 38. Кардиограмма лягушки.

А — исходный ритм сердца и влияние раздражения блуждающего нерва; *Б* — через 5 минут после нанесения новокаина на оба ствола блуждающего нерва; исходный сердечный ритм замедлен, но раздражение нерва дает типичный вагусный эффект; *В* — после отмывания анестетика восстановился исходный ритм и реактивность сердца. 1 — кардиограмма; 2 — отметка раздражения; 3 — отметка времени.

димости блуждающих, Г. З. Чуваева поставила следующие опыты. Изучая изменения сердечной деятельности при двусторонней блокаде нервов неоднократно на одном и том же животном, она перед очередной блокадой перерезала симпатические нервы в месте их присоединения к вагусным. Несмотря на это, при повторной блокаде по-прежнему наблюдалась фаза преходящего торможения сердечной деятельности, иногда даже более резко выраженная (рис. 38). Таким образом тормозящая фаза, возникающая в процессе анестезии сердечных нервов, вызывается не выключением эфферентных симпатических волокон, а блокадой афферентных волокон блуждающего нерва как главного проводника рецепции сердца.

Возникает вопрос, не являются ли изменения сердечной деятельности при новокаиновой блокаде экстракардиальных нервов

результатом резорбтивного действия анестетика. Мы считаем данное предположение исключенным, так как локальное нанесение анестетика на ствол нерва в столь ничтожных количествах и концентрациях, которые мы употребляли, не могло сказаться на деятельности сердца путем всасывания в кровь. К тому же многие животные в процессе подготовки к опыту оказывались в значительной степени обескровленными. Возможно еще одно предположение: анестетик, нанесенный локально на нервный ствол, мог распространиться вдоль ствола и таким путем достичь сердца. На это можно возразить, что при многих опытах с нанесением новокаина на периферический отрезок нерва, т. е. наиболее близко к сердцу, мы ни в одном случае не наблюдали никаких изменений в его деятельности.

В целях окончательной проверки этого предположения были поставлены опыты с нанесением новокаина на обнаженное сердце. При этом оказалось, что анестетик, действующий непосредственно на поверхность (миокард) сердца в концентрациях 0,01—0,1%, через 5—10 секунд вызывает быстро преходящее урежение сердечных сокращений. Раздражение нерва в этот момент дает по-прежнему реакцию вагусного характера. Однако, если сердце денервировать, то указанные концентрации анестетика вообще не сказываются на сердечной деятельности. Весьма вероятно, что преходящее урежение сердечных сокращений при действии слабых растворов новокаина непосредственно на сердечную мышцу лягушки обусловлено (как и в вышеприведенных опытах) исключением частично афферентных импульсов с рецепторов миокарда. Во всяком случае это обстоятельство опровергает предположение о резорбтивном, т. е. местном действии новокаина.

Основные выводы из вышеприведенных экспериментов, посвященных изучению интимных механизмов рефлекторной саморегуляции сердца и кардио-моторных рефлексов, заключаются в следующем.

I. Интробежные и центростремительные волокна сердечных нервов таблично относятся к электрическим (конденсаторные разряды) воздействиям. Судя по реакции сердца, оптимальный ритм раздражения эфферентных волокон значительно выше, чем афферентных. Очевидно, это связано с лабильностью реагирующего субстрата: в первом случае это сердечная мышца, во втором — нервный центр экстракардиальных нервов.

При одинаковой концентрации новокаина, приложенного местно к нервному стволу, афферентные волокна выключаются значительно раньше эфферентных, а симпатические эфферентные волокна раньше, чем блуждающие.

Есть основание думать о специфичности афферентных влияний: тонус сердечной мышцы и сокращение скелетной мускулатуры обусловлены, вероятно, раздражением афферентных симпатических волокон, а тормозящие влияния на сердце связаны с афферентными волокнами блуждающего нерва.

В процессе постепенного развития одновременной двусторонней блокады сердечных нервов без всякого раздражителя на определенной фазе анестезии возникает преходящее торможение сердца, сопровождаемое спонтанными сокращениями скелетных мышц. При этом проводимость всех афферентных путей исключена, сохранена лишь проводимость эфферентных блуждающих волокон. Преходящее торможение заканчивается при полной блокаде последних.

Для того, чтобы иметь возможность дифференцировать и анализировать изменения сердечной деятельности и других органов при выключении афферентных импульсов, идущих от рецепторов сердца как по блуждающему, так и по симпатическому нерву в общем стволе, необходимо манипулировать отдельно на тех или других нервах (II серия опытов). Прежде всего следовало изучить изменения, наступающие в сердечной деятельности и скелетной мускулатуре при новокаиновой блокаде как блуждающего, так и симпатического нерва сердца.

В целях изучения раздельных эфферентных влияний на сердце этих нервов пользуются разными способами — хирургическими (Я. Я. Тен-Кате, 1921; М. П. Калмыков, 1925; А. М. Алексанян и О. А. Михалева, 1935), фармакологическими (И. А. Аршавский, 1931; Б. А. Зенин, 1941; и др.) и методом раздражения (Е. Н. Сперанская-Степанова, 1928; Висс — Wyss, 1934; и др.).

Мы в значительной части опытов пользовались методом перерождения. Следуя в основном указаниям А. М. Алексаняна и О. А. Михалевой (1935), мы производили перерезку симпатических нервов с обеих сторон. Оперированные лягушки содержались при комнатной температуре в течение 18—20 дней до опыта.

Другой, более простой вариант методики заключался в том, что мы, сохраняя анатомическую и функциональную целостность рефлекторных путей в системе парасимпатической иннервации сердца, исключали возможность рефлекторных влияний со стороны симпатического отдела. Для этой цели у бесполушарных лягушек разрушался спинной мозг, начиная от II грудного сегмента. Кроме того удалялись 1, 2 и 3-й узлы симпатической цепочки с обеих сторон. В остальном методика исследования была идентичной вышеописанной. В этих условиях Г. З. Чуваевой было поставлено 280 опытов на 112 животных.

Из данных, полученных в опытах с раздражением периферического конца блуждающего нерва, следует отметить следующее: до ивокаинизации нерва раздражение вызывало типичные вагусные эффекты — отрицательные тоно-, ино- и хронотропный или выраженную остановку сердца в диастоле. По мере действия новокаина изменялся характер реакции на последующие раздражения нерва: остановки сердца больше не происходило, а затем исчезали и отдельные компоненты вагусного комплекса в определенной последовательности — сперва хронотропный эффект, позже — инотропный и, наконец, возникала полная непроводимость нерва.

Затем производилось тщательное отмывание новокаина, и тогда указанные явления проходили в обратном порядке: вначале восстанавливался инотропный эффект, затем хронотропный и т. д.

После восстановления функций мы брали на электроды центральный конец нерва. При его раздражении обнаруживается весь комплекс тормозящих влияний на сердце, главным образом в виде кратковременной остановки в диастоле. Во всех опытах проявлялась отчетливая разница во времени развития полной блокады. Как мы указывали выше, при одной и той же

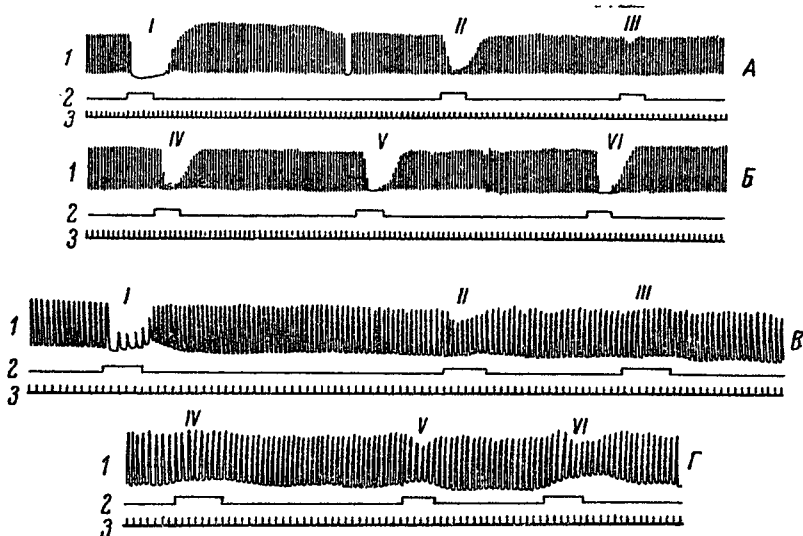


Рис. 39. Кардиограмма лягушки после десимпатизации сердца.

A и *Б* — изменение реакции сердца на раздражение периферического конца блуждающего нерва; *В* и *Г* — фрагменты, иллюстрирующие изменение реакции сердца на раздражение центрального конца блуждающего нерва.

I — до нанесения новокаина; *II* и *III* — на фоне действия новокаина на нерв; *IV*, *V* и *VI* — на фоне отмывания новокаина.

1 — кардиограмма; *2* — отметка раздражения; *3* — отметка времени 5 секунд.

концентрации новокаина центростремительные волокна блуждающего нерва выключаются значительно быстрее, чем центробежные: первые в среднем через 28 минут, вторые — через 9 минут (рис. 39).

Вывяснив это, мы перешли к проверке следующего предположения: если возникающие при ритмической работе сердца в его рецепторах импульсы идут по афферентным волокнам блуждающего нерва к нервным центрам, то, выключая на определенное время эти импульсы при сохранении проводимости эфферентных вагусных волокон, можно ожидать изменения сердечной деятельности и без раздражения нервов. Наличие изменений в определенной фазе анестезии блуждающих нервов явилось бы доказа-

тельством участия афферентных волокон этих нервов в саморегуляции сердечной деятельности.

Часть опытов этой серии была поставлена на лягушках с перерожденными сердечными волокнами симпатического нерва, а другая часть — на животных с сохраненными экстракардиальными нервами, Н_q у которых разрушались симпатические центры спинного мозга и удалялись узлы симпатической цепочки. В том и другом случае получились однозначные результаты и мы их будем рассматривать вместе.

После отделения полушарий большого мозга отпрепаровывались стволы сердечных нервов с обеих сторон. Через $\frac{1}{2}$ —2 часа, когда устанавливался устойчивый ритм сердечных сокращений, приступали к опыту: на оба ствола одновременно наносился локально новокаин; нанесение анестетика только на один ствол (правый или левый — безразлично) не сказывалось на работе сердца.

В большинстве опытов (в 50 из 75) под влиянием новокаина в концентрации 0,01—0,1% при действии на оба ствола через 5—15 минут наблюдается переходящее урежение сердечных сокращений, медленно развивающееся и столь же медленно исчезающее; исчезновение обычно наступало при установлении полной блокады, но в единичных случаях только во время отмывания новокаина. Если на фоне развивающегося урежения раздражать нерв, то получается обычная вагусная реакция, характерная для центробежных волокон.

Для иллюстрации приводим протокольную запись опыта с перерожденным симпатическим нервом.

Опыт № 54, 18/X 1947 г. Лягушка с перерожденными сердечными волокнами симпатического нерва. Опыт поставлен на 12-й день после операции. Удалены большие полушария, оторепародзаны оба ствола блуждающего нерва, правый взят на электроды. Через 2 часа после приготовления животного частота сокращений сердца 24 в минуту. На раздражение желудка сердце отвечает диастолической остановкой (проба функционального состояния механизма саморегуляции). На оба ствола одновременно нанесен локально новокаин (0,1%). Через 4 минуты на кардиограмме обнаруживается постепенное урежение ритма. Через 1 минуту после этого при частоте сокращений сердца 16 в минуту производится раздражение переперезанного нервного ствола, произошла остановка сердца в диастоле. В конце 6-й минуты произведено снова раздражение нерва, реакции сердца нет. В дальнейшем частота сокращений сердца возросла до 30 в минуту и удерживается на этом уровне на протяжении 10 минут. После 20-минутного отмывания новокаина частота сердцебиений вернулась к исходной (26 в минуту).

Аналогичные результаты получены при остром разрушении симпатической системы.

Опыт № 55, 19/X 1947 г. У лягушки удалены полушария, разрушен спинной мозг от II позвонка на всем протяжении. Удаляются 2, 3 и 4-й симпатические ганглии с обеих сторон. Отпрепаровываются оба сердечных нерва, правый взят на электроды. Опыт начал через 3Уа часа, так как только к этому времени сердце начало останавливаться в ответ на его раздражение. Исходная частота сокращений сердца — 30 в минуту. Пробное раздражение нерва вызывает на сердце реакцию вагусного типа. После

нанесения на оба нерва новокаина (0,2%) через 5 минут на кардиограмме урежение до 22 в минуту и уменьшение амплитуды сокращений сердца. В начале урежения в ответ на раздражение нерва был ясно выраженный вагусный эффект, который уже не обнаружен при повторном раздражении через 2 минуты после первого раздражения. В этот момент частота сокращений сердца равна 32 в минуту. После 30-минутного отмывания новокаина частота биений сердца — 34 в минуту. Реакции на раздражение нерва такие же, как и до анестезии. Повторная новокаинизация нервов обусловила снова преходящее урежение.

В результате из 42 опытов этого рода в 39 имелось отчетливое временное торможение сердечной деятельности, проявлявшееся уменьшением частоты биений сердца и (в меньшем числе случаев) отрицательным инотропным эффектом. Помимо изменений сердечной деятельности довольно закономерно возникали спонтанные (т. е. без нарочитого раздражения) сокращения скелетных мышц. Они не были случайными, но возникали не сразу после нанесения новокаина на нервы, а в определенном периоде развития их анестезии: движения обычно отсутствовали до новокаинизации, а также после развития полной непроводимости блуждающих нервов. Эти движения были зарегистрированы в 23 опытах из 42. Характерно, что в некоторых опытах эти движения заметно усиливались и ослабевали в ритме сердечной деятельности, демонстрируя, таким образом, лежащий в их основе кардиомоторный рефлекторный механизм. В ряде опытов обнаруживались синхронные движения подчелюстной мускулатуры.

Таким образом, основным и закономерным изменением в деятельности сердца на определенной стадии двусторонней новокаиновой блокады изолированного блуждающего нерва (при разрушенном симпатическом) является преходящее торможение сердца, часто сопровождающееся активностью скелетной мускулатуры. Можно считать, что как торможение сердечной деятельности, так и возбуждение скелетной мускулатуры являются следствием выключения (полностью или частично) афферентных волокон блуждающего нерва посредством новокаина.

Ритмические сокращения скелетных мышц, синхронные биениям сердца, являются, по-видимому, выражением процесса «усвоения ритма» предшествовавших раздражений (А. А. Ухтомский, Н. В. Голиков).

В клинике нетто подобное наблюдал А. И. Соловьев (1902) и описал как явление типа френикус-феномена: у больного тетанией временами возникало ритмическое сокращение диафрагмы синхронно с биениями сердца. В последнее время подобный феномен обнаружил на собаках Дэтүэйлер (D. Detweiler, 1955) в патологических условиях. Этот автор отрицает возможность механического раздражения диафрагмального нерва толчками сердечной мышцы, так как одновременная запись фонокардиограммы и сокращений диафрагмы показала, что последние совпадают с первым тоном, т. е. с самым началом систолы. Возможно, что

здесь тоже имеет место кардиомоторный рефлекс (с рецепторов сердца на диафрагму) вследствие повышенной возбудимости нервной системы.

Что касается наших опытов, то рефлекторный механизм указанных вегетативных и анимальных явлений несомненен, во-первых, потому, что при нарушении целостности нерва воздействие анестетика на любой участок рефлекторной дуги перестает сказываться на деятельности сердца и других органов; во-вторых, потому, что когда по получении тормозящих явлений в деятельности сердца под действием новокаина на поверхность сердца был нанесен атропин (в концентрации 0,01—0,001%), то все описанные выше изменения полностью снимались. Если же атропин наносился до опыта с новокаином, то он предупреждал развитие этих изменений.

Итоги этой серии опытов приводят нас к следующему.

Рефлекторная саморегуляция работы сердца может осуществляться и при отсутствии симпатической иннервации, т. е. при участии одних блуждающих нервов. При этом раздражение периферического отрезка этого нерва вызывает на фоне действия новокаина последовательное выключение отдельных компонентов тормозящего влияния на сердце: сперва выключаются хронотропные, позже инотропные. В таком же порядке происходит исчезновение этих влияний и при раздражении центрального конца блуждающего нерва.

В одних и тех же условиях анестезии центростремительные волокна блуждающего нерва лягушки выключаются в 3 раза быстрее центробежных. Поэтому на известной стадии развития двусторонней новокаиновой блокады неперерезанных блуждающих нервов при отсутствии внешнего раздражения наступает торможение сердечной деятельности и возбуждение скелетной мускулатуры. Эта явления исчезают при наступлении полной блокады центробежных волокон.

Приведенные опыты показывают, что афферентные и эфферентные пути блуждающего нерва играют большую роль в рефлекторной саморегуляции сердечной деятельности.

В целях дальнейшего анализа механизма изменений, наступающих в деятельности сердца и других органов при выключении афферентных импульсов с сердца, нужно было изучить влияние изолированной блокады симпатических нервов сердца. (III серия опытов.) При этом мы сохранили тот же план в проведении исследований, который был применен в предыдущей серии.

Попытка воспроизвести перерождение сердечных волокон блуждающего нерва в общем стволе вагосимпатического нерва с обеих сторон окончилась неудачей. Когда после обнажения яремного узла с обеих сторон перерезалась вагусная группа нервов тотчас после выхода их из яремного отверстия, животные через несколько часов (или дней) после операции погибали. Это подтверждает данные Б. Д. Кравчинского (1943), который наблюдал

смерть лягушек при перерезке или кокаинизации даже части волокон блуждающего нерва, идущих от бифуркации аорты.

Поэтому у лягушек перерезался спинной мозг на границе между затылочной костью и I шейным позвонком; таким образом разрушались ядра блуждающего нерва, которые располагаются в этой области (В. М. Мюльберг, 1947). Вышележащие участки центральной нервной системы разрушались. На крупных животных удалось легко отпрепаровать симпатическую цепочку до яремного узла в виде довольно длинного отрезка. К участку этой цепочки с одной стороны между 2-м симпатическим ганглием и местом соединения симпатических волокон с блуждающим нервом прикладывались электроды. В этом же участке производилась перерезка. Периферическим концом являлся участок нерва, идущий на соединение с блуждающим нервом, а центральным — участок нерва, продолжающийся в симпатическую цепочку. Сердечные сокращения регистрировались кимографически. В этой серии было поставлено 102 опыта на 48 животных (опыты Г. З. Чуваевой).

В первом варианте данной серии опытов перерезался симпатический нерв с одной стороны и его периферический конец подвергался раздражению конденсаторными разрядами. Во всех опытах получались типичные симпатические эффекты: учащение темпа и увеличение амплитуды сокращений сердца и повышение его тонуса. У различных животных эти реакции были выражены в неодинаковой степени. Наиболее постоянным был положительный тонотрапный эффект.

Следует отметить медленное развитие симпатических влияний и столь же медленное исчезновение их после раздражения. Они обнаруживаются не ранее 5 секунд после начала раздражения, затем постепенно возрастают и достигают максимума через 30 секунд.

Получив исходный фон реакции сердца на раздражение периферического отрезка, мы наносили новокаин (0,005 или 0,01%) на участок нерва под электродами. В отличие от блокады блуждающего нерва новокаинизация симпатического нерва вызывала более быстрое возникновение непроводимости: в большинстве опытов в среднем через 6 минут, иногда даже через 1 минуту, тогда как для блуждающего нерва этот срок равен 28 минутам.

Что касается самого хода блокады, то в большинстве опытов (65 из 78) наблюдалось последовательное выключение различных компонентов симпатических влияний на сердце.

Для примера приведем протокол опыта.

Опыт № 126, 3/1 1948 г. У лягушки был удален головной мозг вместе с продолговатым; отпрепарован и перерезан симпатический нерв слева. Периферический конец взят на электроды.

Через 30 минут после приготовления животного частота сокращений сердца 34 в минуту; в результате 30-секундного раздражения появился комплекс положительных тоно-, хроно- и инотропного эффектов. Через 6 ми-

нут произведена еще одна проба с раздражением — эффект прежний. Это — обычный симпатический эффект (рис. 40, Л)*

Еще через 5 минут на участок приложения электродов нанесен новокаин (0,005%) и через 1 минуту произведено электрическое раздражение нерва: положительный тоятропный эффект исчез (В). В последующем на протяжении 10 минут произведено еще 3 раздражения: положительный

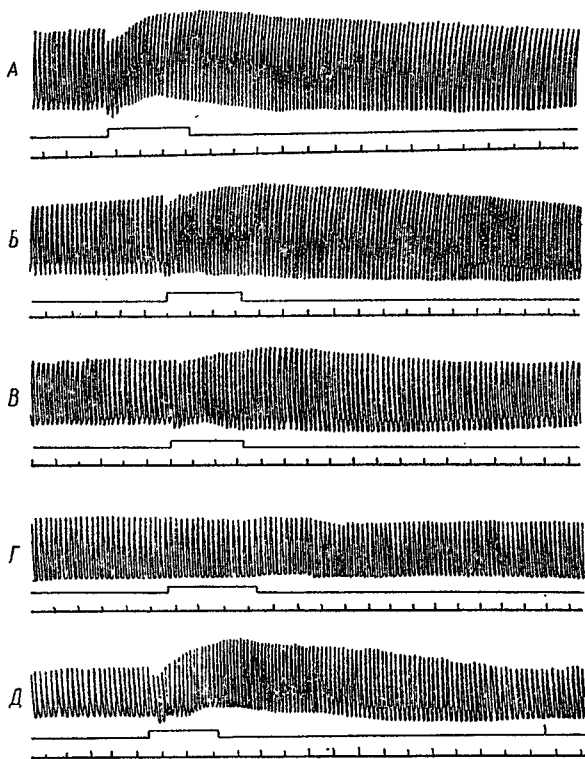


Рис. 40. Кардиограммы лягушки из опыта № 126 (объяснение в тексте).

хроно- и инотропный эффект сохранился. Концентрация новокаина увеличена до 0,05%; через 2 минуты после этого раздражение нерва вызвало лишь инотропный эффект (В). В конце 4-й минуты наступила полная блокада нерва (Г).

После отмывания новокаина восстановление функции нерва шло в обратном порядке: на 4-й минуте отмывания появился положительный инотропный эффект, на 6-й — хронотропный, на 8-й — тонотропный (Д).

На этом животном удалось поставить еще два опыта с блокированием, давшие аналогичные результаты.

Не всегда удавалось наблюдать столь последовательное выключение отдельных влияний нерва на сердце, приходилось подбирать соответствующую концентрацию анестетика.

Можно отметить, что при анестезии симпатического нерва в первую очередь исчезал тонотропный эффект, тогда как хронотропный и инотропный эффекты удерживались дольше, а в некоторых опытах становились даже более отчетливыми. Затем по мере действия новокаина исчезало хронотропное влияние и в последнюю очередь — инотропное.

Во втором варианте этой серии опытов после перерезки симпатического нерва на одной стороне раздражался его центральный отрезок. Ни в одном из 22 опытов этого рода не получалось отчетливых изменений сердечной деятельности. О значении этого факта мы будем говорить ниже.

В последнем, третьем варианте опытов новокаин наносился одновременно на оба ствола симпатического нерва при интактной рефлекторной дуге и без электрического раздражения (22 опыта).

При этом наиболее часто получалось стойкое урежение ритма, исчезавшее после отмывания новокаина. В части опытов было также уменьшение амплитуды сокращений и понижение тонуса сердечной мышцы. Если на фоне урежения биений сердца производилось раздражение нерва в участке новокаинизации, то никакого изменения сердечной деятельности не обнаруживалось, что указывает на полную блокаду эфферентных волокон симпатического нерва.

Следовательно, в опытах по изучению влияния обоих симпатических «ервов сердца мы не получили никакого эффекта при раздражении центрального конца нерва.

Однако мы не считаем, что это может служить доказательством отсутствия в симпатическом нерве лягушки афферентных волокон, имеющих отношение к сердечной деятельности. В дальнейшем мы этот вопрос обсудим. Отметим пока другие существенные данные.

Одновременная блокада обоих симпатических нервов сердца при анатомической целостности рефлекторной дуги выявила закономерные изменения в ритме биений сердца, как правило — в виде стойкого урежения. Мы не можем объяснить это непосредственно раздражающим действием новокаина на нервный ствол, так как раздражение симпатического нерва должно было бы вызвать не урежение, а учащение ритма сердца; во-вторых, этому противоречит медленное развитие эффекта; в-третьих, подобное урежение никогда не наблюдается при нанесении новокаина на периферический или центральный конец перерезанного нерва. Таким образом, развивающееся постепенно урежение ритма сердца следует объяснить лишь выключением тонических эфферентных влияний симпатического нерва. По симпатическим нервам идет непрерывный поток центробежных импульсов, которые поддерживают на определенном уровне физиологические свойства сердца.

Из этой серии опытов следует, что при раздражении периферического конца симпатического нерва лягушки обнаруживались положительные тоно-, ино- и хронотропные эффекты на сердце.

Полный комплекс этих влияний обнаруживался не всегда. Наиболее постоянным являлось тонотропное влияние. Под действием новокаиновой блокады выключались вначале тонотропные, затем хронотропные и, наконец, инотропные эффекты раздражения нерва.

При раздражении центрального конца симпатического нерва в условиях данных опытов рефлекторных влияний на сердечную деятельность не обнаруживалось.

При двусторонней новокаиновой блокаде симпатических нервов сердца возникало отчетливое урежение сердечных сокращений и уменьшение их амплитуды. Однако оно отличалось от того торможения сердца, которое возникало при блокаде смешанных стволов или блуждающих нервов, так как урежение сердечной деятельности при блокаде блуждающих нервов (или общих стволов) являлось кратковременным, преходящим, а при блокаде симпатических нервов оно было стойким. Механизм их также различен. В первом случае это результат воздействия новокаина на центростремительные сердечные пути, во втором — на центробежные.

В целях дальнейшего уточнения механизма изменений сердечной деятельности при функциональном выключении афферентных волокон сердечных нервов лягушки, мы применили электрокардиографию при двусторонней новокаиновой блокаде этих нервов (IV серия опытов). Было поставлено 35 опытов, из них 25 на предварительно оперированных животных по способу А. М. Алексаняна и О. А. Михалевой и 10 опытов на животных, не подвергавшихся этой операции.

Операция заключалась в том, что на одной стороне (обычно слева) производилась перерезка симпатических нервов сердца до их слияния в общий ствол, а на другой стороне перерезался блуждающий нерв при выходе его из черепа. Этим способом было оперировано 50 животных. Через месяц, когда мы считали, что перерождение нервов произошло полностью, сохранилось в живых 25 животных, на которых ставились следующие опыты.

За $1\frac{1}{2}$ —2 часа перед опытом лягушки приготавливались также, как и в предыдущих исследованиях. Отпрепарованные стволы представляли собою, таким образом, изолированные нервы сердца: в левом стволе были только волокна блуждающего нерва (симпатические подверглись перерождению), а правый содержал только волокна симпатического нерва (вагусные подверглись перерождению). Токи действия сердца отводились через нитяные изолирующиеся электроды.

После ряда контрольных опытов мы перешли к основным, из которых были получены следующие результаты (опыты Г. З. Чупиной). Прежде всего следует отметить, что самый момент наступления новокаина на тот или иной нерв ничем не сказывался на электрокардиограмме. Но по мере проникновения анестетика в

нерв обнаруживались отчетливые изменения, главным образом в частоте биений сердца (рис. 41),

В опыте № 1 на фрагменте *A* представлена электрокардиограмма до действия новокаина. Последующие записи через 1 и 2 минуты после нанесения 0,1% новокаина на оба ствола не показали изменений. Через 6 мин. на фрагменте *B* обнаружено урежение ритма сердца с 38 до 33 в минуту, интервал между сердечными циклами увеличился с 1,6 до 1,8 секунд. Кроме того имелось некоторое уменьшение высоты зубца *R* и более медленное его развитие. Через 10 минут после начала отмывания новокаина электрокардиограмма, как видно из фрагмента *B*, вернулась к исходному состоянию.

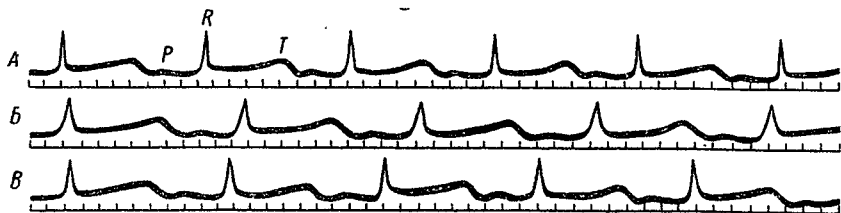


Рис. 41. Изменения в электрокардиограмме лягушки при двусторонней блокаде экстракардиальных нервов.

A, *B* и *B*— фрагменты из опыта № 1. Отметка времени —0*2 секунды.

Подобные изменения электрокардиограммы наблюдались и во всех остальных опытах. Наиболее закономерным было урежение сердечных сокращений, которое проходило после отмывания новокаина. Изменение величины и быстроты нарастания зубца *R* было скоропреходящим и обнаруживалось только в первые 2—5 минут после нанесения новокаина.

Исходя из ранее приведенных исследований, в которых было установлено, что новокаином выключаются в первую очередь симпатические влияния, причем это происходит на протяжении первых 5 минут новокаинизации, можно считать, что изменения зубца *R* обусловлены выключением тонических влияний на сердце со стороны симпатического нерва. Это подтверждается теми опытами, когда подобные изменения в электрокардиограмме наблюдались при блокаде симпатического нерва, тогда как при блокаде блуждающего нерва подобных изменений мы не обнаружили.

Что касается опытов на животных, предварительно не оперированных для перерождения сердечных нервов, то и у них электрокардиограмма показала аналогичные изменения под действием новокаинизации общих стволов сердечных нервов.

В итоге можно констатировать, что при постепенном развитии блокады (как смешанных цельных вагосимпатических стволов, так и изолированных блуждающего и симпатического нервов) в электрокардиограмме обнаруживались преходящие явления:

урежение биения сердца, изменения зубца R в виде уменьшения высоты и скорости развития потенциала. Некоторые из этих изменений, очевидно, зависят от выключения тонического влияния симпатического нерва на сердечную мышцу.¹

Подведем некоторые итоги наших опытов на экстракардиальных нервах как проводниках афферентных и эфферентных импульсов сердца.

Было отмечено, что центробежные и центростремительные проводники этих нервов при прочих равных условиях различно относятся к ритмическим разрядам конденсатора. Оптимальные для центробежных волокон частота и длительность разрядов оказались пессимальными для центростремительных. Исходя из учения Н. Е. Введенского, это различие объясняется разной лабильностью аппаратов, на которые эти нервы действуют, а не лабильностью самих волокон, так как (применяемая нами частота раздражающих импульсов была сравнительно небольшой). Центробежные волокна действуют на сердечную мышцу, а центростремительные — на нервные центры, лабильность которых наименьшая. Поэтому для сердечной мышцы нужна частота раздражений в 50 гц, а для нервных центров — лишь 10—15 гц.

Далее следует указать, что в процессе развития проводниковой анестезии различные эффекты раздражения экстракардиальных нервов исчезают не сразу, а в определенной последовательности. Как правило, вначале выключаются влияния на тонус сердечной мышцы, несколько позже — влияния на частоту сердечных сокращений и только затем — влияния на силу. Характерно, что после исчезновения одного из влияний, например на частоту, влияние на силу сердечных сокращений сохраняется иногда еще длительное время. Это соответствует наблюдению И. П. Павлова, сделанному им во время изучения усиливающего нерва сердца, о постоянстве и устойчивости влияния его раздражения.

Кроме того, нами установлено, что при новокаиновой блокаде смешанных стволов экстракардиальных нервов симпатические волокна теряют свою возбудимость раньше, чем блуждающие.

Нами найдены условия, при которых с помощью проводниковой новокаиновой анестезии можно на некоторое время выключать только афферентные волокна при сохранении проводимости эфферентных. Пользуясь этим, мы могли затем изучать развертывание изменений сердечной деятельности при медленной новоинанизации экстракардиальных нервов без какого бы то ни было раздражения их.

¹ Подробно данные Г. З. Чуваевой изложены в ее диссертации «О влиянии выключения афферентных импульсов п. *vagosympathici* лягушки на деятельность сердца и (коленную мускулатуру», Молотов, 1950.

Применяя методы механо- и электрокардиографии, можно было зарегистрировать эти изменения тормозного характера. Они совпадали в основном с той фазой новокаинизации, когда афферентные волокна уже подверглись анестезии, а эфферентные еще не потеряли своих функциональных свойств. Наблюдения на изолированных блуждающих нервах (методом перерождения симпатических нервов) с несомненностью указывают на то, что развивающееся в известной фазе анестезии торможение сердечной деятельности обусловлено частичным или полным исключением афферентных волокон блуждающего нерва. То, что эфферентные волокна того же нерва еще продолжают при этом функционировать, можно видеть как из опытов с искусственным раздражением нерва, так и из наличия тормозных рефлекторных влияний на сердце с различных внутренних и внешних рецепторов.

Особо следует отметить, что одновременно с фазой торможения сердца имелись спонтанные сокращения скелетной мускулатуры в виде общих движений, подергивания лапок или сокращения подчелюстной мускулатуры.

Как объяснить возникновение всех этих явлений?

Вместе с А. А. Ухтомским (1941) нужно полагать, что организм (его нервная система) адаптирован к постоянным, монотонным влияниям со всех афферентных систем, в том числе и с висцеральной. Когда эти монотонные, постоянные, всю жизнь длящиеся афферентные влияния, ставшие, очевидно, необходимым компонентом нормального функционирования центральной нервной системы, прекращаются или нарушаются, то в центрах происходят функциональные сдвиги довольно широкого масштаба. Это одно из явлений, свойственных механизму доминанты. А. А. Ухтомский и М. И. Виноградов (1924) обнаружили усиление очаговой возбудимости в двигательных центрах спинного мозга вследствие затухания того раздражителя, который ее поддерживал.

Афферентные импульсы, возникающие в рецепторах сердца при его ритмической деятельности, составляют часть этих нервных висцеральных влияний. Выключение или нарушение их сказывается в первую очередь на центрах блуждающих нервов, а отсюда, в порядке взаимодействия центров, на дыхательной и локомоторной сферах организма. На функциональные сдвиги, возникающие в нервной системе в подобных случаях, указывает Л. А. Орбели: «...Импульсы, идущие от стенок аорты, противодействуют тормозным влияниям, идущим из каких-то других рефлексогенных зон и обеспечивают сохранение нормального баланса возбуждения и торможения в центральной нервной системе» (1944, стр. 5).

Можно думать, что афферентные импульсы с сердца в норме противодействуют тормозным влияниям блуждающих нервов на сердце. Когда это противодействие снимается, то повышается возбудимость центров блуждающих нервов и тем самым усиливается тормозное влияние их на сердечную деятельность. Это и прояв-

ляется на определенной стадии анестезий экстракардиальных нервов в виде торможения сердца. Оно более или менее кратковременно, так как заканчивается вместе с выключением эфферентных путей углублением действия анестетика, т. е. при полной блокаде блуждающих нервов.

Эта стадия торможения сердца сопровождается изменениями и в состоянии скелетной мускулатуры, а именно повышенной активностью ее. На основании измерения моторной хронаксии при висцеральных раздражениях и различных состояниях внутренних органов нами (М. Р. Могендович, 1941) было сделано предположение о реципрокном типе взаимодействия между полостной и скелетной мускулатурой. По Ч. Шеррингтону правильное понимание реципрокности заключается не в том, что две антагонистические мышцы не могут быть в состоянии сокращения в одно и то же время; наоборот, это имеет место: характерным для реципрокности является то, что усиление сокращения одной мышцы сопровождается уменьшением сокращения другой. Именно в этом смысле мы и писали тогда (1941), что по крайней мере в некоторые периоды пищеварительной деятельности между гладкой мускулатурой внутренних органов и скелетной мускулатурой существуют реципрокные отношения. Затем торможение спинномозговых рефлексов при раздражении желудка наблюдали И. С. Беритов и А. Н. Бакурадзе (1943) и др. Что касается взаимодействия между сердцем и скелетной мускулатурой, то здесь отношения значительно сложнее. По-видимому, в нормальных условиях соотношения между этими органами являются преимущественно синергическими. Однако не исключаются и моменты реципрокности, особенно в патологии, например общая астения сердечных больных может иметь рефлекторный механизм. В эксперименте на лягушках часто спонтанные сокращения мускулатуры сопровождаются остановкой сердца в диастоле и т. д. (С. Е. Рудашевский, 1944; Г. И. Буховец, 1947; В. И. Бельтюков, 1948; А. К. Чуваев, 1949; и др.).

В условиях нашей методики мы не могли обнаружить изменений сердечной деятельности при раздражении центрального конца изолированного симпатического нерва сердца. Но в I серии опытов мы приводили собственные данные о некотором различии афферентных влияний, идущих по системе блуждающих и симпатических сердечных нервов. Поэтому отсутствие эффекта в указанных условиях не может считаться доказательством отсутствия афферентных волокон в составе симпатического нерва. Возможно, это является лишь показателем того, что для осуществления рефлекторной реакции сердца через афферентные волокна симпатической системы необходима анатомическая целостность продолговатого мозга, который в этих опытах был разрушен.

В литературе имеются данные, что симпатическая нервная система имеет свое представительство в продолговатом мозгу (А. Л. Эпштейн, 1925; Гелльгорн, 1948). Действительно, в опытах,

когда Продолговатый мозг был сохранен, мы получали рефлекторные реакции сердца, осуществляемые через афферентные пути симпатического нерва. Кроме того нами показано, что повышение тонуса сердечной мышцы (а также сокращения скелетных мышц), получаемые при раздражении центрального конца вагосимпатического нерва, исключаются перерезкой симпатических волокон выше участка раздражения. Таким образом подтверждается не только наличие в норме афферентных симпатических волокон в общем стволе, но и ближайшее их отношение к рефлекторному тону сердечной мышцы, а также их функциональная связь со скелетной мускулатурой.

Приведенные выше данные нашей лаборатории, полученные как на изолированных блуждающих и симпатических нервах, так и на смешанных вагосимпатических нервах, указывают, что в рецепторах сердца синхронно с его деятельностью возникают импульсы, которые идут по афферентным волокнам как блуждающего, так и симпатического нервов. Эти импульсы рефлекторно обеспечивают нормальную, устойчивую регуляцию сердечной деятельности. Фактически при этом имеет место суммарный поток импульсов, который возникает не только в рецепторах сердца, но и прилегающих сосудов, составляющих вместе единую функционально афферентную систему, относящуюся к висцеральному анализатору. Она участвует в рефлекторной саморегуляции сердечной деятельности, ибо ее выключение, как мы видели, изменяет работу сердца. Таким образом, рефлекторная саморегуляция сердечной деятельности протекает по типу кольцевого, т. е. кардиокардиального рефлекса. Таким образом регулируется его автоматия. Возможно также, что у теплокровных животных нервная саморегуляция сердечной деятельности осуществляется и помимо центральной нервной системы (Л. А. Корейша, 1925, 1929).

Недавно Э. И. Сливко и М. Н. Радуцкий (1954) опытами на спинальных лягушках показали, что при раздражении сердца индукционным током возникает аритмия и усиливаются рефлекторные сокращения скелетных мышц. Авторы пришли к выводу, что возбуждение, приходящее из сердца в продолговатый мозг, может иррадиировать по центральной нервной системе, изменяя ее функциональное состояние. В. В. Фролькис (1955) дал физиологическую характеристику рефлекторных влияний на сердце с различных рецепторов, в частности с рецепторов сердца и сосудов.

Приведенные данные показывают, что сердце обладает богатой афферентной системой, выключение которой глубоко влияет не только на деятельность этого органа, но и на множество других органов. А ведь таких регулирующих и корригирующих афферентных систем в организме много. Можно лишь себе представить, какая грандиозная дезорганизация наступила бы в организме при выключении всех висцеральных импульсов!

Некоторые данные о последствиях временного и постоянного выключения отдельных висцеральных афферентных зон получены

в лаборатории В. С. Галкина (Н. С. Седина, 1950; И. М. Тылевич, 1950) и др.

Мы не могли в своих исследованиях обойти вопрос о значении для деятельности сердечно-сосудистой системы временного выключения мышечной рецепции.

Применение кокаинизации для выключения «собственных» рефлексов мышцы принадлежит Магнусу (R. Magnus, 1924). Опыты этого автора доказали решающую роль проприоцептивных импульсов в происхождении «собственных» рефлексов мышцы. Дюссер де Баренн (1926) с целью выяснения вопроса о том, является ли электромиограмма выражением эфферентных импульсов двигательной иннервации или здесь отражаются афферентные кинестетические импульсы, впрыскивал в мышцу человека и животных новокаин для выключения проприоцепторов. Оказалось, что после инъекции новокаина частота токов действия мышц уменьшалась. Такое же уменьшение наблюдалось и при перерезке задних корешков у децеребрированных кошек (т. е. при хирургическом выключении проприоцепторов). Отсюда следует, что в электромиограмме находят свое выражение как кинестетические импульсы (большие частоты), так и центробежные импульсы, имеющие меньшую частоту. Детальная картина того, как анестетики влияют на проприоцепторы, показана Г. В. Гершуни и С. Н. Нарикашвили (1942) на изолированном нервно-мышечном препарате лягушки посредством регистрации токов действия, возникающих в нерве при растяжении мышцы.

Нашей задачей было выяснение вопроса, не скажется ли выключение проприоцепторов на вегетативной сфере организма. С этой целью на лягушках, децеребрированных по И. М. Сеченову, были проведены две серии исследований (опыты М. Ф. Головкиной).

В I серии выключение проприоцепторов достигалось погружением отсепарированной икроножной мышцы в новокаин концентрации 0,25—0,5% на физиологическом растворе. Длительность воздействия— 1 минута. При этом измерялся уровень кровяного напоя в аорте с кимографической регистрацией. В результате этой серии опытов оказалось, что при действии новокаина на мышцу возникает быстрое и резкое падение кровяного давления, которое продолжается некоторое время и после извлечения мышцы из новокаина и отмывания рингеровским раствором. Таким образом, временное выключение проприоцепторов (их постоянной импульсации) ведет к снижению кровяного давления и ослаблению деятельности сердца лягушки.

Этот факт интересно сопоставить с вышеприведенными опытами Г. З. Чуваевой, в которых действие новокаина такой же концентрации на экстракардиальные нервы развевывалось медленнее и вызывало лишь кратковременное урежение сердечных ритмов. Если же анестетик наносился непосредственно на поверхность сердечной мышцы, то он через 5—10 секунд вызывал

тоже быстро преходящее урежение сокращений сердца, после чего восстанавливался нормальный ритм.

Во II серии опытов в условиях той же методики применялось выключение проприоцепции охлаждением мышцы. В качестве охлаждающих факторов применялись хлористый этил или лед, приготовленный из раствора Рингера. Под влиянием охлаждающего воздействия температура икроножной мышцы падала до 1—2°. При этом также зарегистрировано резкое снижение кровяного давления и замедление сердечного ритма; при затягивании охлаждения до 5 минут наступала обратимая остановка сердца.

Изменения в деятельности сердечно-сосудистой системы, наблюдаемые при воздействии на мышцу холодового фактора, возможно объяснить, как и при действии новокаина, выключением проприоцепции. Однако для полной доказательности необходимо исключить общее охлаждение (а следовательно и возможное охлаждение сердечной мышцы), что само по себе может вызвать депрессорный эффект.

Уже из старых работ И. Ф. Циона (1886) известно, что при достаточно сильном понижении температуры тела сила сердечных сокращений постепенно уменьшается и они становятся все более растянутыми во времени. Влияние охлаждения на функциональные свойства изолированного сердца лягушки изучали Е. К. Жуков и З. Н. Донцова (1949).

Однако весьма вероятно, что и при охлаждении мышцы мы имеем такое же выключение проприоцептивной импульсации, как и под влиянием новокаина: эффект на сердце и кровяном давлении в обеих сериях опытов весьма сходен. Таким образом, есть основание считать, что даже выключение рецепции одной икроножной мышцы с самого первого момента резко и довольно устойчиво сказывается на аппарате кровообращения эффектом депрессорного характера.

Наконец, мы применили еще один, наиболее деликатный способ временного выключения мышечной рецепции — анаэлектротоническое угнетение возбудимости (опыты В. П. Кольчева). Действие оказывалось постоянным током силой от 3 до 30 тА. Серебряный хлорированный электрод-игла вкалывался в икроножную мышцу лягушки, индифферентный электрод-пластинка помещался на животе. Наблюдения проводились следующим образом: вначале записывалась исходная кардиограмма, т. е. без действия тока, затем включался постоянный ток на 3—5 минут, после выключения которого запись продолжалась до тех пор, пока сердечная деятельность не приходила к исходному состоянию. Опыты проведены на 50 осенних бульбо-спинальных лягушках. Действие анода применялось в 120 пробах, катода — в 130 пробах.

В результате опытов было установлено, что действие на икроножную мышцу анода постоянного тока в 50% проб сопровождалось угнетением сердечной деятельности, в остальных пробах отчетливых изменений не наблюдалось. Наоборот, действие на

мышцу катода постоянного тока в 70% проб вызывало явственное увеличение амплитуды и частоты сердечных сокращений. Таким образом, анэлектротон и катэлектротон, действуя на мышцу, находящуюся в покое, вызывают в ней изменения возбудимости, отражающиеся рефлекторно на деятельности сердца. В этом отношении имеется аналогия между действием анэлектротона, новокаина и охлаждения. При любом способе временного выключения (угнетения возбудимости) мышечных рецепторов возникают рефлекторно сдвиги в сердечно-сосудистой системе, а вероятно и в других висцеральных системах.

В последнее время Эдвардс (Edwards, 1955) исследовал влияние катэлектротона и анэлектротона на одиночный афферентный аксон, иннервирующий мышцу. Катэлектротон вызывал увеличение частоты импульсов с мышечного «веретена»; анэлектротон вызывал, наоборот, снижение частоты афферентных импульсов. Эти данные подкрепляют нашу точку зрения.

Материалы этой главы показывают, что не только висцеральная, но и мышечная рецепция имеет ближайшее отношение к регуляции вегетативных функций. Имеется основание думать, что даже колебание возбудимости рецепторов скелетной мышцы, находящейся в покое, оказывает рефлекторное влияние на деятельность внутренних органов.

*ГЛАВА СЕДЬМАЯ***ВЛИЯНИЕ АФФЕРЕНТНОЙ СИСТЕМЫ
ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА НА
ЦЕНТРАЛЬНУЮ НЕРВНУЮ СИСТЕМУ**

Когда мы в свое время поставили перед собой задачу выяснения основных закономерностей взаимодействия локомоторной сферы и внутренних органов с точки зрения рефлекторной теории, мы должны были остановиться на наименее изученных вопросах. Так как было ясно, что рефлекторные влияния кольцевого типа (например, с висцеральных рецепторов определенного внутреннего органа на него самого или с кинестетических рецепторов на соответствующую мышцу) изучены больше, чем отдаленные межсистемные влияния, то мы вели работу в определенной последовательности. Первый раздел исследования — влияния с висцеральных рецепторов на скелетную мускулатуру — был изложен в предыдущих главах. Когда после многолетней работы в этом направлении были подведены основные итоги (М. Р. Могендович, 1941), мы перешли к изучению обратных влияний — с афферентной системы двигательного аппарата на внутренние органы.

Но сперва потребовалось выяснить некоторые вопросы, связанные с физиологическими особенностями раздражимости рецепторного аппарата мышц и деятельности центрального звена кинестетического анализатора. Речь шла об изучении более широких, чем обычно принято считать, влияний афферентной системы мышечно-суставного аппарата на центральную нервную систему животных и человека, а также об исследовании взаимоотношения кинестезии с другими афферентными системами. Для этого мы воспользовались двигательными рефлексамии, так называемыми экстероцептивными, т. е. вызываемыми с того или иного внешнего анализатора. Подобные рефлексии можно получить на разных уровнях центральной нервной системы. Этими рефлексамии мы и воспользовались как индикаторами сдвигов, возникающих в функциональном состоянии моторных нервных центров под влия-

нием кинестетических импульсов, приходящих из других мышц (отдаленные моторно-моторные рефлексy корригирующего типа).

Подобного рода задачи вставали перед некоторыми исследователями при изучении вопроса о влиянии внешних раздражений на двигательные реакции, вызываемые с проприоцепторов. И. М. Сеченов (1866) писал: «Местами рождения чувственных моментов, определяющих направление отраженного движения, должны быть кожа и мышцы; каждое изменение в положении последних должно видоизменять и характер бессознательного ощущения, влияющего на направление рефлекса» (стр. 213—214). Затем Брюкке (Brücke, 1876) отметил факт тормозного (а в других условиях опыта — усиливающего) влияния с кожи на проприоцептивные рефлексy. Подобные явления наблюдали также Гофман (1922) на лягушках и Келлер (Keller, 1924) на тепловых животных. В опытах Гофмана раздражение наносилось посредством кислоты или электрического тока на кожу конечности другой стороны тела; это оказывало стимулирующее влияние: латентный период проприоцептивных рефлексов укорачивался, а сила их возрастала. С точки зрения школы Введенского-Ухтомского эффект рефлекторных раздражений может меняться в зависимости от силы влияющего фактора, а также от исходного состояния нервных центров.

Эти эффекты могут наблюдаться и при действии разнообразных внешних раздражений на мышечную деятельность человека. Впервые И. Р. Тарханов (по свидетельству П. А. Конопасевича, 1892) установил, что после утомления правой руки, зарегистрированного на эргографе, массаж левой руки приводит к немедленному восстановлению работоспособности правой. Это подтвердили П. А. Конопасевич (1892), затем Фере (Fere, 1904), Л. Л. Васильев (1921), М. Р. Могендович и Т. Н. Ван-Гаут (1935), Э. Б. Смышляев (1951), Г. В. Глагощук (1954), Н. К. Попова (1954), И. Н. Черняков (1955), А. А. Тарасевич с сотрудами (1955).

Распространенная роль кинестетических импульсов в функциональном состоянии высших уровней центральной нервной системы подчеркивалась И. М. Сеченовым, В. М. Бехтеревым, И. П. Павловым.

В своей последней работе «К вопросу о влиянии раздражения чувствующих нервов на мышечную работу человека» И. М. Сеченов показал значение импульсов, возникающих в работающих мышцах, для функционального состояния нервных центров. Было доказано, что работоспособность утомленной руки восстанавливается быстрее под влиянием работы другой руки или ног. В результате возникающих при этом афферентных импульсов, по мнению И. М. Сеченова, «заряжаются энергией нервные центры». Имеете с влияниями внешних раздражений, подробно изученных Фере и др., кинестетические воздействия участвуют в регуляции работоспособности скелетной мускулатуры. На основе различных

афферентных импульсов происходит перераспределение процессов возбуждения и торможения и тонизирование иннервационных приборов соответствующих мышечных групп.

Все эти динамичные и многообразные эффекты могут рассматриваться на основе принципа взаимоотношения афферентных систем (И. М. Сеченов, Л. А. Орбели), включая сюда и кинестезию. Значение последней в комплексе афферентных систем до сих пор учитывалось недостаточно. Практически важна большая роль проприоцепции в профессиональной тренировке: известно^А например, что обучение телеграфиста на отправку телеграмм идет гораздо быстрее, чем на прием по слуху (Л. Л. Васильев, 1926). Тем не менее в интересной концепции Н. А. Вигдорчика (1934) о механизмах компенсаторного профессионального приспособления значение проприоцепции отсутствует.

Даже такие простые проприоцептивные рефлексы, как сухожильные, подвержены сильному и постоянному воздействию со стороны высших отделов мозга, особенно при развитии мышечного напряжения со стороны других мышц. Усиливающее влияние мышечного напряжения на коленный рефлекс (Иендрассик — Jend-rassik, 1885; Боудич и Уоррен — Bowditch a. Warren, 1890; И. И. Русецкий, 1935; и др.), несомненно, связано с кинестетическими импульсами от напряженной мускулатуры рук. Даже работа одной руки вызывает увеличение коленного рефлекса на обеих ногах, лишь с некоторым преимуществом на одноименной стороне. Усиливающим влиянием обладает также гиперпноэ, особенно в фазе глубокого вдоха.

Эти явления должны рассматриваться в свете теории доминанты. В частности, типичным примером доминанты, основанной главным образом на кинестезии, А. А. Ухтомский считал так называемый «оперативный покой», — рабочую позу, поддержание устойчивого положения тела. Вопросы изучения регуляторных механизмов, играющих исключительную роль в адаптации организма к различным факторам внешней среды, привлекают в настоящее время к себе большое внимание.

Современная физиология особенно интересуется значением кинестетических импульсов в общем тонизировании больших полушарий (стенирующее влияние мышечной деятельности И. П. Павлов называл «мышечной радостью»). Особенное значение в этом отношении имеет созданная И. П. Павловым теория двигательного анализатора. При этом отмечается большая роль неосознаваемых кинестетических импульсов для общего тонуса центральной нервной системы. Приводя пример человека, которого клонит ко сну и который крепится до тех пор, пока ходит, действует, но засыпает, как только ложится, т. е. расслабляет мускулатуру, И. П. Павлов говорил следующее: «Видите, до какой степени ясно, что наши внутренние раздражения способны удержанию известного тонуса коры. Я бы факт сна при энцефалите мог понимать так, что это есть отрез от больших

полушарий в результате заболевания *hypothalami* всех внутренних раздражений и, таким образом, страшное понижение тонуса, как это наблюдается и в случаях разрушения рецепторов внешнего мира».¹ В. М. Бехтерев считал, что внутренние раздражения, в частности с мышц, вызывают стенические реакции, которые могут развиваться как непосредственно, так и в форме сочетательного (условного) рефлекса.

Такое объяснение подкрепляется опытами Бремера (Bremer, 1935) на животных с перерезкой ствола головного мозга и записью электроэнцефалограммы, а также данными Клейтмана (Kleitmann, 1939), который показал, что возбудимость соматической нервной системы изменяется параллельно мышечному тону. Кинестетические импульсы определяют в значительной мере возбудимость соматической нервной системы, а частота этих импульсов при понижении тонуса мышц уменьшается (Гелльгорн — Gellhorn, 1943).

Изучение кинестезии имеет значение для понимания физиологического механизма так называемых произвольных движений. Клетки кинестетической области коры больших полушарий связываются по типу условных рефлексов со всеми другими клетками коры, представительницами как внешних, так и внутренних рецепций. Физиологическое основание произвольных движений И. П. Павлов видел в обусловленности их суммарной деятельностью коры головного мозга.

Как показали экспериментальные исследования Э. Г. Вацуро (1948), наиболее действенным компонентом комплексного раздражителя для антропоидов является кинестетический. Этот автор отмечает кинестетическую афферентацию в качестве ведущей в поведении антропоидов, что выражается в быстроте образования временных связей с данным видом раздражителей (вес, пространственное расположение, характер движений и т. д.), а также в большой мощности и подвижности этих связей. Специфические черты высшей нервной деятельности антропоида связаны с особенностями его двигательной сферы: 1) высокий тонус кинестетического анализатора, 2) высокая реактивность этого анализатора и лабильность протекающих в нем нервных процессов, 3) мощность образующихся временных кинестетических связей. Из комплекса воздействующих на него раздражений, антропоид выделяет преимущественно те из них, которые адресованы к кинестетическому анализатору, поэтому он становится ведущим в поведении обезьяны. В ее больших полушариях осуществляется взаимодействие внешних анализаторов с кинестетическим и другими.

Эти данные имеют значение и для понимания некоторых особенностей высшей нервной деятельности человека, с тем существенным дополнением, что у последнего кинестезия становится

¹ И. П. Павлов, Полное собрание трудов, 1, 1940, стр. 419.

также важнейшим элементом его речевой деятельности, на что давно указывала школа В. М. Бехтерева (М. И. Аствацатуров, 1908). Кроме того, у человека исторически оказались более сильно развиты тормозные условные рефлексy, что привело к ликвидации хаотичности реакций и избыточности движений, которые характерны для обезьян. И. П. Павлов по этому поводу говорил: «Ведь мы с вами живем теперь нервами, «внутренним миром», вся наша деятельность есть деятельность главным образом нервная, наши чувствования не обязательно выражаются непосредственно какого-либо рода мышечной деятельностью. Но дело обстоит так только теперь, если же мы обратимся к нашим отдаленным прауродителям, то увидим, что там все было основано на мускулах...»¹

Советские физиологи занимались изучением вопроса о влиянии мышечной работы на высшую нервную деятельность собак методом пищевых рефлексов. Первые данные, полученные в лабораториях И. П. Разенкова, И. С. Бериташвили и К. М. Быкова, были сообщены на II Всесоюзном съезде физиологов (1926). В основном эти исследования показали, что при небольшой мышечной работе условные рефлексy повышаются, но при увеличении интенсивности или длительности работы развивается торможение условных рефлексов. Фазовые колебания при этом закономерно наблюдали В. В. Строганов (1930), И. С. Александров (1932), Е. А. Маркова (1933).

Со времен И. М. Сеченова известно наличие двух способов деятельности двигательного аппарата животных и человека. Один из них заключается в активном перемещении (движении, локомоции) тела или его частей относительно друг друга, что представляет собою динамическую работу; другой способ — состояние непрерывного или длительного мышечного напряжения, так называемая статическая работа. Обычно оба эти способа функционирования мускулатуры тесно связаны между собой, хотя в отдельных случаях может преобладать то один, то другой (рефлекторные движения и рефлекторные позы). Оба способа деятельности осуществляются двигательным аппаратом, который имеет две соответственно глубоко специализированные рефлекторные системы (Ч. Шеррингтон, А. А. Ухтомский). По поводу статического напряжения А. А. Ухтомский указал, что состояние видимого покоя таит за собою огромную и непрерывную деятельность кинестезии. «...Кора мозга, увязываясь с мозжечком, через его посредство руководит позой, чтобы, пользуясь ею как фоном, писать на нем детальную картину текущего рабочего поведения. Важно понять, — продолжал А. А. Ухтомский, — что этот фон — покой организма — является особым видом нервной активности, оперативным покоем» (1945, стр. 78. Разрядка А. А. Ухтомского).

¹ И. П. Павлов. Лекции по физиологии 1912—1913 г., 1949, стр. 216.

Из физиологии труда известно, что статическая: деятельность является значительно более утомительной, чем динамическая, и потому в первую очередь и более сильно отражается на функциональном состоянии центральной нервной системы. Ряд авторов давно указывает, что утомление при статическом напряжении обусловлено главным образом факторами нервного порядка (Иотеико— Joteiko, 1904; Фрумери — Frumerie, 1913; Фрей и Мейер — Frey u. Meyer, 1918; Кэткарт, Бидэл и Мак Коллум — Catftcart, Bedale, McCallum, 1923; Дюосе де Баренн и Бургер — Dusser de Barenne, Burger, 1928; Я. А. Шейдин, 1935; В. С. Фарфель, 1935; М. И. Виноградов и В. Е. Делов, 1938; В. В. Розенблат, 1956; и др.). Имеется точка зрения, что при больших статических нагрузках ведущими в генезе утомления являются сдвиги в центральной нервной системе, а при малых нагрузках — сдвиги в обменных процессах, происходящие в мышцах. Основной причиной прекращения статического усилия большой интенсивности считается центральное торможение.

В эксперименте влияние статической нагрузки на высшую нервную деятельность собак изучалось лишь методом слюнных условных рефлексов (И. С. Александров, 1932; Н. А. Шустга, 1946; Л. А. Подсосов и К. А. Чазова, 1950). Н. А. Шустиным установлено, что во время статического напряжения (груз 3—11 кг на 35—65 минут) резко снижаются условные рефлексы, увеличивается их латентный период, дифференцировки же не изменяются. В последнее время И. Н. Черняков (1955) в лаборатории М. П. Бресткина изучал влияние динамической работы и статического напряжения на высшую нервную деятельность собак также посредством слюнных условных рефлексов и показал, что небольшая работа вызывает неодинаковые сдвиги, зависящие от типа нервной системы животного. Тяжелая работа вызывает у всех собак усиление внутреннего торможения. При поддразнивании собаки во время мышечной работы пищей повышается работоспособность и уменьшается последующее торможение нервной деятельности.

Перед нами стояла задача проследить влияние статического мышечного напряжения на высшую нервную деятельность в сфере других анализаторов и систем организма. Мы не считали, что изучение изменений только слюнных условных рефлексов полностью отражает влияние мышечного напряжения на высшую нервную деятельность. Поэтому мы предприняли исследование влияния мышечной работы на условные рефлексы двоякого рода: а) на гладкую мускулатуру желудка (висцеральный двигательный эффектор), б) на мускулатуру конечностей (локомоторный эффектор).

По первому вопросу в литературе имеются три работы. И. С. Рубинов в лаборатории С. И. Гальперина выработал условные¹ рефлексы на сокращения гладкой мускулатуры желудка и двенадцатиперстной кишки (1940). В. Я. Кряжев (1940) сильным

электрическим раздражением слизистой желудка собаки (через фистулу) вызывал рвоту с латентным периодом 5—8 секунд. Однако попытка выработать рвотный условный рефлекс на метроном ему не удалась, наблюдался лишь условный дыхательный рефлекс. Затем В. С. Ценина (1948) выработала условный звуковой рефлекс на моторику желудка при прямом раздражении его электрическим током, но отметила, что рефлекс является нестойким.

В нашей лаборатории выработка условного рефлекса с внешнего анализатора на моторику желудка (опыты Г. Е. Скачедуба) производилась на собаке Найде, которой предварительно была наложена желудочная фистула. Через фистульное отверстие в желудок вводились серебряные пуговчатые электроды, соединенные с индукционной катушкой. Кроме того, в желудок вводился резиновый баллончик, соединенный с воздушно-водяной передачей для регистрации гастрোগраммы. Условным раздражителем являлся звук прерывателя индукционной катушки в течение 30 секунд, после чего при продолжающемся действии того же звука наносилось безусловно-рефлекторное раздражение желудка электрическим током до появления реакции на гастрোগрамме. При этом возникало одно или несколько идущих друг за другом одиночных сокращений желудка; в отдельных случаях наблюдались рвотные движения, тогда мы уменьшали силу тока.

Систематически сочетая раздражение желудка со звучанием прерывателя, мы стали получать условнорефлекторные сокращения мускулатуры желудка только на звук прерывателя. Впервые условный рефлекс появился в 4-м опыте (на 22-м сочетании).¹ Характерной особенностью условных рефлексов мускулатуры желудка является то, что они очень быстро угасают, поэтому в каждом опыте приходилось начинать с сочетания сигнала и подкрепления током. Из анализа гастропрамм, полученных в 18 опытах, видно, что условнорефлекторные сокращения желудка возникают в каждом опыте в среднем на 6-м сочетании; латентный период их равен в среднем 14 секундам. Условный рефлекс гладкой мускулатуры висцерального органа является непостоянным, нестойким, требующим частых подкреплений. Мы полагаем, что эта нестойкость двигательного висцерального рефлекса, резко отличающая его от локомоторного рефлекса скелетной мускулатуры, зависит не от афферентной системы, а от эффекторной части рефлекторной дуги вследствие малой лабильности висцеральной регуляции.

Дальнейшей нашей задачей было изучить влияние статической мышечной нагрузки на описанный условный рефлекс мускулатуры желудка. Для этого, начиная с опыта № 19 и по № 29 включительно, на спину собаки накладывался на 5—10 минут пояс с грузом весом 4 кг (в контрольных опытах накладывался пояс без груза). Затем после снятия груза подавали условный сигнал — звук индукционной катушки, и, если условный рефлекс

отсутствовал, давали подкрепление — электрическое раздражение желудка.

Таких опытов с мышечной нагрузкой мы поставили 10. В результате условный рефлекс при этом удалось восстановить только в 2 случаях (опыты № 19 и 26), в остальных 8 опытах условный рефлекс после мышечной нагрузки не появлялся. Следовательно, и по рефлексам с внешних анализаторов на гладкую мускулатуру можно судить о тормозном действии статического напряжения на условнорефлекторную деятельность.

Желая установить, какова длительность тормозного последствия груза на условные рефлексы желудка, мы в следующих опытах (№ 30—40) исключили статическую нагрузку и пытались „посредством подкрепления электрическим током восстановить условный рефлекс. Однако ни в одном из 11 опытов (138 проб) нам не удалось восстановить условный рефлекс на моторику желудка. Таким образом мы пришли к выводу о большой продолжительности тормозного влияния статической мышечной нагрузки на функциональное состояние внутренних анализаторов или коркового представительства висцеральных функций.

Учитывая нестойкость, легкую тормозимость условных рефлексов с экстероцепторов на висцеральный орган, мы считали интересным оравнить полученные выше результаты с опытами на другом эффекторном аппарате — локомоторном. Выработанные на каком-либо внешнем сигнале условные двигательные (локомоторные) рефлексы отличаются прочностью, долговременностью. И. П. Павлов неоднократно подчеркивал это обстоятельство: «Хорошо натренированный условный двигательный рефлекс может конкурировать по постоянству с безусловным».¹ Кроме того, для нас представляло интерес изучение © этих условиях мышечной нагрузки, учитывая, что здесь все влияния осуществляются в одном и том же анализаторе — кинестетическом.

Для своих исследований мы избрали двигательно-оборонительную методику. Существует несколько вариантов ее. Впервые она была разработана В. П. Протопоповым (1909) в лаборатории В. М. Бехтерева. В последующем в эту методику были внесены изменения С. Е. Старицыным (1926) и В. П. Петропавловским (1934). Мы модифицировали эту методику, включив в нее, кроме кимограммы, точную регистрацию латентного периода движения лапы посредством электрического хроноскопа, отмечающего сотые доли секунды. Подкрепление — электрокожное, в заднюю лапу. Условный рефлекс выражался в поднятии лапы и удерживании ее в этом положении до прекращения действия условного сигнала. Этот рефлекс регистрировался на кимограмме.

Влияние статической нагрузки на условные двигательные рефлексы изучалось Г. Е. Скачедубом в 1951 г. на собаке Грозном. Собака имела прочные, выработанные еще в 1948 г. оборони-

і Павловские средам 1, 1949, стр. 169.

Тёлые условные рефлексы Поднятия лапы На световой и звуковой сигналы, а также дифференцирован к ним. Как положительные, так и отрицательные рефлексы вырабатывались у Грозного довольно легко и быстро и не исчезали даже после длительных перерывов в работе.

Латентный период условных рефлексов на звук у этого животного колебался от 0,35 до 0,60 секунды, на свет — от 0,45 до 0,88 секунды. Дифференцировки были абсолютные.

Изучение влияния статической нагрузки в этих опытах проводилось не только в последствии, но и во время действия пружа. Для этого заранее на спину собаки надевался пояс с карманами по бокам, куда в нужный момент помещался груз. При этом мы убедились, что наличие пустого пояса на спине не оказывает влияния на условные рефлексы животного.

Первое применение груза (4 кг) началось после 5-й пробы условного рефлекса в течение 5 минут. В результате нагрузки условный рефлекс на свет оказался полностью заторможенным. Поэтому в следующей проге того же опыта груз был уменьшен до 2,8 кг, длительность его действия та же (5 минут). В это время положительный звуковой сигнал вызвал оборонительное движение, но с удлинением латентным периодом (2,86 секунды).

Для иллюстрации изложенного приводим выписку из протокола опыта (Г. Е. Скачедуб).

Опыт 5/XII 1951 г. Собака Грозный

Время (часы и минуты)	Количество сочетаний	Условный сигнал	Подкрепление	Условный рефлекс	Латентный период (в секундах)	Характер условного рефлекса
На собаку надет пояс с карманами для помещения груза						
2.30	613	Звонок +	—	+	0,41	Подняла лапу
2.03	248	Звонок —	—	—	—	
2.08	243	Свет —	—	—	—	
2.12	454	Свет +	—	+	0,91	» »
	Груз	4 кг				
2.17	455	Свет +	—	—	—	Движения нет
	Груз	2,7 кг				
2.20	614	Звонок +	—	+	2,86	Подняла лапу с опозданием

На следующий день поведение собаки было необычным: в камеру шла неохотно, боязливо. Груз в этот день не применялся, тем гае менее все условные рефлексы оказались заторможенными полностью или частично: в 1-й пробе на звонок положительного условного рефлекса не было, во 2-й пробе он появился, но с большим латентным периодом — 13,57 секунды. Положительный рефлекс *на свет появился с латентным периодом 2,2 секунды. Вс-

личина рефлексов упала. Это следовое тормозное влияние груза после первого его применения держалось несколько дней, напоминая картину «срыва» под влиянием чрезмерного раздражения. Что касается дифференцировок, то статическая нагрузка не оказала на них, по-видимому, никакого действия, растормаживания не наблюдалось.

На 7-й день после первого опыта с грузом кинестетический анализатор собаки пришел в нормальное состояние. В этот день вновь был применен груз 2,8 кг, который оказал тормозное действие лишь во время его применения, — последствие отсутствовало. Следует заметить, что в последующих опытах тормозное действие статической нагрузки на условнорефлекторную деятельность постепенно уменьшалось, что мы рассматриваем как адаптацию в результате тренировки.

В опыте № 15 груз был увеличен до 4 кг, что опять вызвало более сильное торможение: первый сигнал (положительный звонок) не вызвал полного рефлекса — собака слегка согнула лапу, но не подняла ее. В последующих пробах этого дня тормозное действие груза сказалось лишь в увеличении латентного периода. В последующие дни тормозное влияние этой нагрузки постепенно снижалось и через 3 дня перестало сказываться совсем.

Аналогичные опыты были поставлены на другой собаке — Пальме. Двигательные условные рефлексы на звонок и свет — являлись прочными. Латентный период «а звонок, колебался в пределах от 0,36 до 0,49 секунды, на свет — от 0,45 до 0,70 секунды.

Что касается дифференцировок, то на отрицательный звонок дифференцировка была полная, но на отрицательный свет она оказалась непрочной и часто растормаживалась.

На Пальме были поставлены два варианта опытов: первый вариант — непосредственное (одновременное) действие статической нагрузки на условнорефлекторную деятельность при длительности действия 10—15 минут. Условные раздражители давались, следовательно, во время нахождения груза на спине собаки. При этом оказалось, что груз 4 кг не вызвал заметных изменений в высшей нервной деятельности животного. Только когда груз был увеличен до 10,3 кг, увеличился латентный период на положительный свет до 2,06 секунды, а дифференцировка на отрицательный свет, бывшая ранее неполной, стала абсолютной.

Во втором варианте опытов на Пальме проводилось изучение последствия мышечной нагрузки. На собаку подвешивали груз 10,3 кг, который она держала в течение 30 минут. Затем груз снимался и применялись условные раздражители. В результате этого варианта опытов мы установили появление сильного, но непродолжительного торможения условных рефлексов.

В подтверждение сказанного приводим протокол типичного опыта.

Время (ч.-сы и минуты)	Кол. число сочетаний	Условный сигнал	Подкрепление	Условный рефлекс	Скрытый период (в секундах)	Характер условного рефлекса
4.30	288	Звонок +	—	+	0,31	Подняла лапу
4.35	135	Свет —	—	+	—	
4.40	214	Свет +	—	+	1,85	Подняла и опустила лапу
	Груз	10,3 кг на 30 минут				
5.11	215	Свет +	—	—	—	Рефлекса нет
5.16	136	Свет —	—	—	—	
5.21	289	Звонок +	—	+	0,36	» »
5.26	1 6	Звонок —	—	—	—	» »
5.31	216	Свет +	—	+	22,51	Большой скрытый период

Из протокола видно, что рефлекс на звонок восстановился раньше, чем на свет; последний оказался более сильно и длительно заторможенным. Этот вариант опытов с последствием подтверждает, что торможение, которое наблюдается во время нахождения груза на спине собаки, является результатом не механического затруднения поднятия лапы в условиях значительной статической нагрузки и не внешним торможением с рецепторов кожи, а изменением положительных условных рефлексов и дифференцировок. Статическое напряжение большого количества «антигравитационных мышц», способствующее массивной кинестетической импульсации, вызывает изменение нервной деятельности собак в смысле резкого усиления торможения, часто со значительным последствием. Это обнаруживается как в опытах с услнорефлекторными движениями конечностей, т. е. в пределах одного кинестетического анализатора, так и в опытах с условными рефлексами гладкой мускулатуры желудка, что говорит об иррадиации торможения и на висцеральную сферу.

В указанных исследованиях изучалось влияние на высшую нервную деятельность животных как статического напряжения, так и динамической работы. При обоих видах работы значительное утомление сопровождалось усилением внутреннего торможения и фазовыми явлениями. Участие массивных кинестетических импульсов в этих сдвигах высшей нервной деятельности, с нашей точки зрения, несомненно.

А. Г. Филиппова (1955) из лаборатории Г. В. Фольборта сообщила о своих исследованиях условных двигательных рефлексов при тяжелых физических нагрузках. В хронических опытах на собаках изучалось влияние бега с грузом на спине и статического напряжения без бега на условные оборонительные рефлексы. При этом наблюдались различные изменения рефлекторной деятельности, которые определялись не только характером нагрузки, но

Из очень большой степени типологическими особенностями нервной системы животных. Одновременно А. Г. Филипповой удалось воспроизвести условнорефлекторные изменения электрокардио-¹граммы.

Следует отметить еще раз роль кинестетических импульсов для тонуса больших полушарий головного мозга. Практические наблюдения на лошадях подтверждают стимулирующее влияние небольшой мышечной работы на общий тонус и вегетативные функции организма (В. Н. Карлов, 1951).

Применение при изучении этих вопросов методики сосудистый условных рефлексов у человека (К. М. Быков и А. А. Рогов) 1928; А. А. Рогов, 1951), а также плетизмографические наблюдения Бито и Куртье (Binet et Courtier, 1897), Атанасиу и Карвалло (Athanasiu et Carvallo, 1898), Вебера (1910), М. А. Меньшиковой (1938) и др. показали наличие существенных изменений кровообращения при мышечной работе и утомлении. Последнее приводит к понижению условнорефлекторной деятельности (падение сосудистых реакций на условные раздражители).

Р. П. Олынянская (1932) установила, что газообмен при изолированном, действии метронома, сочетанного с мышечной работой, повышается так же, как и CO_2 время работы. Затем выяснилось, что механизмы регуляции соотношения обмена веществ и кровообращения тесно связаны между собою посредством нервной системы (Рейн и Шнейдер — Rein u. Schneider, 1935). Л. А. Исаакян (1953) нашла, что условнорефлекторные сдвиги газообмена и сосудистых реакций на мышечную работу образуются с различной скоростью: условнорефлекторные изменения обменных процессов выявляются раньше, чем условнорефлекторные сосудистые реакции.

Изменения условнорефлекторной двигательной деятельности механизм этих изменений в условиях производственной и лабораторной мышечной работы человека изучались школой В. М. Бехтерева раньше упомянутых работ лаборатории К. М. Быкова: Л. Л. Васильев и А. А. Князева (1926), Ц. А. Абрамович и Е. Н. Пичугина (1926), Н. В. Кантарович (1926) и др. Затем последовал ряд работ из других лабораторий нашей страны: Н. Б. Поэнанская и В. В. Ефимов (1930), М. Е. Маршак (1932), И. Н. Курбатова и Я. А. Шейдин (1938), Г. В. Попов (1938, 1951), А. Н. Крестовников с сотрудниками (1947, 1952), Н. К. Верещагин и В. В. Розенблат (1950), К. С. Точиллов (1950), Э. Б. Смышляев (1951), З. И. Бирюкова (1952), Е. М. Чукичев (1953), М. Г. Бабаджанян (1954), Е. Г. Жук (1954), Ю. И. Кундиев (1955), Е. И. Стеженская (1955), Л. Б. Губман (1956) и др.

Не только в отношении влияния мышечной работы, но и самостоятельный интерес представляют исследования о действии нарушений дыхания на высшую першую деятельность человека. Н. И. Красногорский (1935) показал, что у детей при увеличении CO_2 во вдыхаемом воздухе величина положительных условных

сликшних рефлексов, прогрессивно падает, а отрицательные рефлексы растормаживаются. Недавно показано изменение коленного рефлекса у здоровых людей в условиях высокогорья (О. Г. Лоренц, 1954).

Наш сотрудник Л. Б. Губман (1956) обнаружил на большом материале (230 человек), что произвольное апноэ вызывает сложные динамические сдвиги высшей нервной деятельности. Каждый опыт состоял из 3 серий условных сигналов, подаваемых по определенному стандарту. I серия состояла из 10 звонков (5 громких и 5 слабых). Перед II серией аналогичных сигналов испытуемому предлагалось сделать 2—3 усиленных вдоха и выдоха и затем, сделав спокойный вдох, на максимальное время задержать дыхание и при этом реагировать на сигналы. III серия начиналась сразу же после окончания апноэ, т. е. в начальном периоде свободного дыхания.

Результаты II серии, сравниваемые с I (контрольной), показали, что во время апноэ скрытый период условных двигательных рефлексов у всех без исключения испытуемых увеличивался на 30—40%. При этом правило силы условных раздражений проявлялось нормально и во время апноэ. Результаты III серии показали, что сразу после апноэ, т. е. в начале свободного дыхания скрытый период условных двигательных рефлексов становился меньше исходного (I, контрольной серии) в среднем на 10%. Этот факт мы рассматриваем как последовательную положительную индукцию в корковом конце двигательного анализатора. Но в противоположность первым двум сериям, в которых скрытый период движения на громкие сигналы был короче, чем на слабые, в III серии после апноэ не обнаруживалось различия в действии громких и слабых раздражителей (уравнительная фаза корковой деятельности). Зависимость скрытого периода условного рефлекса от силы звуковых сигналов в последнее время изучали К. М. Гурвич и Т. В. Розанова (1955).

В интересующем нас плане следует отметить работу Г. В. Алтухова (1955), установившего, что в начальной фазе гипоксемии у человека в условнорефлекторной деятельности наблюдаются укорочение скрытого периода и повышение величины рефлексов. А. В. Еремин (1955) показал в опытах на собаках методом слюнных рефлексов, что мышечная работа умеренной интенсивности в условиях как нормального, так и пониженного барометрического давления вызывает усиление возбуждения и ослабление торможения в больших полушариях.

Н. К. Верещагин (1955) установил, что под влиянием статического напряжения угнетаются безусловные и условные температурные сосудистые рефлексы. М. Я. Горкин (1955) представил интересную работу по проблеме вработываемости и стартового состояния. Ближайшее отношение к разбираемому вопросу имеют работы А. О. Долина, Н. В. Зимкина с сотрудниками, М. В. Лейника и Н. К. Витте с сотрудниками, М. В. Кирзона и др. (1955).

Влияние мышечной работы на высшую нервную деятельность человека изучалось и другими способами, в частности по изменениям, возникающим в зрительном анализаторе. Так, С. М. Дионисов, Л. Г. Загорулько, А. В. Лебединский и Я. П. Турцаев (1933) исследовали влияние физической нагрузки на темновую адаптацию глаза. К. Х. Кекчеев и О. Л. Матюшенко (1936) обнаружили повышение возбудимости периферического зрения под влиянием мышечной работы.

М. Р. Могендович и И. Ю. Каем (1935), применяя исследование порогов электрического фосфена, установили, что производственная физическая работа усиливает торможение в зрительном анализаторе. Интересно, что это торможение происходит как у зрячих, так и у слепых (многие из последних воспринимают электрический фосфен, даже если слепота длится много лет). Другими методами проводили изучение зрительного анализатора при физической работе Кимура (Kimura, 1922) и др. Подробно соответствующие исследования изложены в обзорной статье Д. А. Зильбера и Я. И. Трумпайца (1935). За последние годы много работала в этом направлении лаборатория П. О. Макарова (1954). С. П. Сарычев (1955) предложил простой и интересный метод исследования функционального состояния двигательного анализатора посредством регистрации произвольных сокращений отдельных мышц.

Среди методов изучения высшей нервной деятельности человека большое значение имеет точное измерение скрытого периода различных условнорефлекторных двигательных реакций. Как и всякий материальный физиологический процесс, произвольное движение протекает во времени и пространстве. Время является одним из наиболее точных количественно измеряемых компонентов движения. Н. Е. Введенский по этому поводу говорил: «Со времени Гельмгольца начались измерения всевозможных реакций центральной нервной системы — наступила новая эпоха — времяизмерительных приборов» (1954, стр. 105).

С середины прошлого века этим методом широко пользуются физиологи и психологи. И. М. Сеченов © «Элементах мысли» писал, что «теперь физиологи научились измерять быстроту элементарных психических процессов» (1947, стр. 440). Сам И. М. Сеченов проводил опыты с измерением времени от момента погружения руки в раствор кислоты до отдергивания ее вследствие жжения. Далее он исследовал влияния побочного раздражения кожи на боку (посредством щекотания) на «Скрытый период отдергивания руки из раствора. При этом было отмечено увеличение скрытого периода ощущения жжения в руке. Подобного же рода эффект получался при произвольном напряжении мышц и при задержке дыхания. Эти интересные опыты остались мало известными,

Начиная с 1861 г., детальную разработку этого вопроса проводил утрехтский физиолог Дондерс (Donders), который установил, что величина скрытого периода зависит от органа чувств: по его данным, для осязания этот период равен $1\frac{1}{2}$ секунды, для слуха $\frac{1}{6}$, для зрения $\frac{1}{8}$ секунды. Он же обнаружил, что при реакции выбора скрытый период удлиняется в среднем на 7ю секунды. Шифф (Schiff, 1870) впервые применил для этих исследований движение нажима «пальцем на телеграфный ключ, но его установка была усложнена включением в цепь изолированной мышцы лягушки, сокращение которой и регистрировалось как отметка времени движения руки.

Венский физиолог Экснер (Ecksner, 1873) уточнил ряд вопросов, связанных с этой методикой. По его данным, дети и старики, вообще говоря, реагируют медленнее, чем люди среднего возраста. Большинство людей реагирует на звуковые раздражения быстрее, чем на зрительные и осязательные, а на эти последние — быстрее, чем на обонятельные и вкусовые. Путем постепенного упражнения можно значительно сократить скрытый период реакции. Таким же образом действует напряжение внимания.

В 1879 г. этим вопросом занимался в Италии А. А. Герцен (сын Герцена-Искандера). Результаты своих исследований он изложил значительно позже в книге «Общая физиология души» (1890). Герцен обнаружил, что у детей скрытый период значительно больше, чем у взрослых, у женщин больше, чем у мужчин. Максимум быстроты реакции он отметил у 14—15-летних, после чего длительность снова возрастает. А. А. Герцен отметил также, что время реакции руки короче, чем ноги. Опыты ставились так, что на сигнальное раздражение нужно было одновременно отдернуть и руку и ногу; в среднем реакция для руки равнялась 0,28 секунды, для ноги — 0,32 секунды.

Кроме указанных авторов, этот метод широко применяли Крис и Ауэрбах (Kris u. Auerbach, 1877), В. Ф. Чиж (1885), Вундт (W. Wundt, 1887), М. К. Балицкая (1888), Н. Н. Ланге (1893), Бинэ (Binet, 1895), А. Ф. Акопенко (1899), Л. С. Павловская (1907), М. И. Аствацатуров (1908), В. В. Ефимов (1923), Тукер (Tucker, 1923), К. Н. Корнилов (1927), Г. М. Гагаева (1935), А. С. Муратова (1935), Хильден (Hilden, 1937), Г. С. Юньев и А. М. Селянинова (1940), Л. Л. Васильев с сотрудниками (1941) и др. Любопытно, что Н. Е. Введенский в своем лекционном курсе уделял этому вопросу значительное место.

Особенно интересны исследования, вышедшие из лаборатории В. М. Бехтерева и имеющие отношение к современной проблеме второй сигнальной системы, по терминологии И. П. Павлова, но мало учитываемые работающими в этой области физиологами. Так, Л. С. Павловская (1907) применяла хроноскоп с звуковым размыкателем для измерения скрытого периода словесной реакции при ассоциативном эксперименте. М. И. Аствацатуров в своей диссертации (1908) пользовался хроноскопом для исследования

речевой функции и установил, что скрытый период речевой реакции всегда больше, чем аналогичный период движения руки. М. И. Аствацатуров уже тогда вслед за В. М. Бехтеревым рассматривал речь как реакцию на внешние раздражения при наличии прошлого индивидуального опыта и выработанную путем упражнения при участии кинестезии.

Г. М. Гагаева (1935) исследовала механизм нарушения скорости двигательной реакции у здоровых и психически больных людей. В исследованиях этого рода применяется и электрофизиологический метод. Г. С. Юньев и А. М. Селянинова (1940) определяли длительность скрытого периода мигательного и коленного рефлексов у животных и человека по электрическому ответу мышц. Скрытый период мигательного рефлекса у собаки представляет весьма устойчивую величину, равную 9—12 миллисекунд. Контрлатеральный мигательный рефлекс запаздывает на 2—3 миллисекунды. Скрытый период коленного рефлекса у собаки равен 8—9 миллисекундам, у человека 20 миллисекундам. Недавно Тен Дешатэ и Лансберг (Тен Doesschate a. Lansberg, 1954) таким же методом определяли время, затрачиваемое на движение глаз: предельно быстрый поворот глаз на 10° в сторону от среднего положения занимает 0,04 секунды.

Однако некоторые физиологи не воспользовались точным хроноскопическим методом измерения скрытого периода у человека в сотых и даже тысячных долях секунды и заменили его весьма приблизительным и сильно преувеличивающим истинный скрытый период способом учета его простым секундомером (А. К. Ленц, 1928; А. Г. Иванов-Смоленский, 1933; и др.).

В нашей лаборатории точный хроноскопический метод при изучении высшей нервной деятельности человека применяется с 1950 г. (М. И. Долгоруков, Е. М. Чукичев, Э. Б. Смышляев, Л. Б. Губман, Е. Г. Урицкая, Б. В. Крайцеров).

Для выработки двигательных рефлексов у человека мы применяли наиболее адекватный метод—предварительную словесную инструкцию. Мы исходили при этом из указаний В. М. Бехтерева и И. П. Павлова. В. М. Бехтерев (1909) в статье, посвященной значению исследования двигательной сферы для объективного изучения нервно-психической деятельности человека, указывал на работы своих сотрудников Нерпен и Добровторской, которыми «предварительно путем слова и упражнения закреплялась связь между данным внешним раздражением в виде определенного звука и простым движением..., например сгибанием пальца» (стр. 39). Здесь же В. М. Бехтерев сообщил о явлении инерции произвольных ритмических движений, осуществляемых после того, как ритмические сигналы уже прекратились. При этом, как отметил В. М. Бехтерев, чем чаще звуковой ритм, тем большее число движений обнаруживается после прекращения звуков. Кстати, следует указать, что механизм этих ритмических движений, продолжающихся по инерции после

внезапного прекращения условных сигналов, несомненно связан с кинестезией.

Положительное значение метода предварительной словесной инструкции для выработки условнорефлекторных движений отмечала клиническая школа А. И. Ющенко (В. Браиловский, 1925). Основанную на предварительной инструкции «методику простых действий по сигналу» разработал ученик И. П. Павлова А. К. Ланц (1928), применивший ее к изучению высшей рефлекторной деятельности больных прогрессирующим параличом. При изучении нормальных и психопатических детей эту методику применяли Я. М. Лобач и Д. Х. Шапиро (1929) и др.

Некоторые соображения к постановке проблемы патофизиологии высшей нервной деятельности человека в связи с исследованиями А. Г. Иванова-Смоленского были высказаны нами (М. Р. Могендович, 1934). Мы указывали на недопустимость примитивного переноса данных, полученных при изучении условных рефлексов у животных, на нервно-психическую деятельность человека, отмечая, что одно изучение физиологических процессов не в состоянии вскрыть качественного своеобразия социальных воздействий и порождаемых ими психических процессов. Мы высказали тогда мнение, что даже физиологически еще не раскрыты все специфические механизмы мозговой деятельности человека и что физиология не может заменить психологию, а церебропатология — психиатрию, на чем настаивал А. Г. Иванов-Смоленский. Критические замечания в адрес последнего сделаны также К. М. Быковым (1949). По мнению Х. Х. Мансурова (1956), двигательная методика с речевым подкреплением оказывается для человека с его второй сигнальной системой слишком простой и потому способной выявить изменения нейродинамики лишь при значительных разрушениях в больших полушариях, т. е. слишком поздно. Кроме того, эта методика фактически непригодна для повторных исследований одного и того же человека. Выработка рефлексов, дифференцировок и т. д. при повторных исследованиях оказывается для испытуемого чрезвычайно облегченной, поэтому данная методика неприменима для изучения такого клинически важного вопроса, как рефлекторная деятельность в динамике болезни.

И. П. Павлов в свое время неоднократно указывал на необходимость предварительного инструктирования в опытах, проводимых с людьми: «Один догадывается, что он должен делать, а другой будет в недоумении», — говорил он по поводу методики А. Г. Иванова-Омоленского. — «Тем, что вы не предупреждаете, по-моему, прямо загрязняете опыт»... «Так что я не могу себе этого представить, когда человека поставили в положение собаки, чтобы он по-собачьи и держался, ни о чем не рассуждал» *. Об этом же говорил В. М. Бехтерев.

¹ Павловские клинические среды, 2, 1956, ст.р. 91, 93, ЮЗ.

Таким образом, методика предварительной инструкции является специфичной для человека и достаточно простой. Реакция в виде движения руки заключалась в нажиме на телеграфный ключ при действии заранее обусловленных инструкцией сигнальных раздражителей — звуковых, световых или других. Таким же образом вырабатывались дифференцировки на соответствующие сигналы. Следует отметить, что все условные рефлексы этого типа формируются очень быстро как у взрослых, так и у детей. Наша установка была смонтирована так, что экспериментатор незаметно для испытуемого включал сигнал, синхронно с которым пускался в ход электрический хроноскоп. В тот момент, когда испытуемый реагировал указанным движением, хроноскоп автоматически останавливался, показывая скрытый период движения в сотых долях секунды.

На основании собственного опыта мы присоединяемся к мнению Н. И. Красногорского (1935), что «исследование механизма временной связи и условного торможения является простым и ценным тестом для клинических целей» (стр. 33). Близкое по методике, интересное исследование типологических различий людей представлено Н. С. Лейтес (1956).

В последнее время аналогичную методику с предварительной словесной инструкцией применили А. С. Горячкин и Г. Б. Смолянский (1955), М. Ф. Пономарев (1955) и др. В частности, опыты А. С. Горячкина и Г. Б. Смолянского на трех испытуемых носили характер соревнования. В инструкции указывалось: «Вы должны стараться как можно скорее реагировать». При этом к 15-му опыту укорочение скрытого периода достигло в среднем 50%, а дальнейшего уменьшения не наблюдалось.

Мы применили эту методику для изучения влияния мышечного напряжения в виде статической нагрузки. Эта форма мышечной деятельности имеет очень широкое значение: при стоянии, когда напряжение включается значительная группа мышц для поддержания центра тяжести тела в известном отношении к опорной поверхности; при сидении — для удержания туловища и головы в вертикальном положении. Она значительна при целом ряде рабочих поз, требующих определенного напряжения мышц для удержания тела в согнутом положении. Почти во всех видах производственного труда статическая деятельность заключается не только в фиксации тела в определенной рабочей позе, но также в поддержании на весу всей или части работающей конечности и удержании инструмента или обрабатываемого предмета. Все виды работ, требующие ношения груза, включают в себя подчас весьма значительный элемент статического напряжения. Словом, трудно найти такую форму физической деятельности или такое положение тела (за исключением, может быть, только спокойного лежания при максимальном расслаблении мышц), при котором большее или меньшее число мышц не было бы включено

в статическое напряжение. Физиологическая характеристика этих напряжений описана Г. П. Конради, А. Д. Слонимом и В. С. Фарфелем (1935).

Считается, что при статическом напряжении возникает мощный поток кинестетических импульсов (Дюссе де Баренн и Бургер— Dusser de Barenne, Burger, 1928; и др.). Мы в постановке задачи исходили из того, что этот поток афферентных импульсов, возникающих © мышце, не может не сказываться на лабильности двигательного анализатора, что и будет проявляться изменением латентного периода условных двигательных реакций. Так как при этом испытуемые должны были находиться в различных позах (стоя, сидя), то мы сочли необходимым прежде всего установить исходные величины латентного периода движений руки в этих позах без физической нагрузки.

На значение «рабочей позы», которая создается у испытуемого в условиях изучения сочетательно-рефлекторной деятельности, указывал Г. Н. Сорохтин (1936).

Исследование этого вопроса мы поручили Е. М. Чукичеву (1953). Многочисленные опыты, проделанные им на 10 лицах, показали следующее: на громкий звонок в позе сидя латентный период движения руки равен в среднем 0,12 секунды, а стоя 0,10 секунды. На тихий звонок — сидя 0,15 секунды, стоя 0,11 секунды. Следовательно, мы получили данные о значении исходной позы для условного двигательного рефлекса: его латентный период меньше в положении стоя, чем сидя. Так как в литературе по этому поводу мы ничего не нашли, то провели еще два варианта опытов этого рода с применением условных световых сигналов (опыты Э. Б. Смышляева на 20 людях). В первом варианте первая часть исследования проводилась сидя, вторая часть — стоя, третья — снова сидя. Средние величины латентного периода были таковы: сидя 0,29 секунды, стоя 0,22 секунды, сидя 0,28 секунды. В другом варианте опытов последовательность поз была иной: стоя — сидя — стоя. Соответственно средние цифры оказались следующими: 0,24, 0,27, 0,20 секунды. Эти данные отчетливо показывают, что переход от позы сидя к позе стоя укорачивает латентный период условных движений руки, а переход от позы стоя к позе сидя, наоборот, удлиняет этот период.

Выяснив этот вопрос, мы перешли к исследованию влияния статической мышечной нагрузки на латентный период движений правой руки. В одной серии этих исследований изучалось влияние статической работы в виде поддерживания левой горизонтально вытянутой рукой груза 0,5—1,0 кг. На основании исследования 30 лиц мы пришли к выводу, что скрытый период рефлекса на звонок № 1 (положительный сигнал) уменьшался в среднем с 0,25 до 0,23 секунды, а количество ошибочных реакций на дифференцировочный сигнал (звонок № 2) при этом уменьшалось в среднем с 18 до 11 %. Можно считать, что под влиянием указанной статической нагрузки повышается возбудимость (пли

лабильность) кинестетического анализатора и в то же время улучшается дифференцировочное торможение в нем.

Тогда мы поставили серию опытов с большой статической нагрузкой. Исследование проводилось в позе стоя; после установления исходных данных «а испытуемого надевался заплечный мешок с грузом 12 кг и продолжалось исследование условных рефлексов. При этом латентный период слегка уменьшился — с 0,24 до 0,23 секунды, количество ошибочных реакций тоже незначительно уменьшилось — с 14 до 11 % (средние данные исследования 25 лиц).

Во втором варианте опыт был повторен на 20 лицах с грузом 16 кг и дал аналогичные результаты.

Таким образом, изучение влияния кинестетических импульсов на функциональное состояние коркового конца соответствующего анализатора показало, что в позе стоя латентный период условных рефлексов оказывается уменьшенным, т. е. лабильность больших полушарий повышается, что мы объясняем усиленным (по сравнению с позой сидя) потоком кинестетических импульсов из мускулатуры ног, выполняющих статическую работу. Тот факт, что при статическом напряжении левой руки в позе сидя тоже получилось укорочение латентного периода, мы объясняем таким образом.

Исследование в позе стоя при значительной физической нагрузке на все тело показало лишь незначительные сдвиги, собственно лишь тенденцию к укорочению латентного периода. Следовательно, на фоне значительной кинестетической импульсации, рефлекторно поддерживающей позу стояния, добавочная статическая нагрузка оказывается мало эффективной.

Л. И. Стгивак (1955) сообщил об изменении сухожильных рефлексов при перемене положения тела. Сухожильные рефлексы рук в положении стоя или сидя имели меньшую величину, чем лежа. Л. Б. Литвак (1941) нашел, что у здоровых людей переход в позу стоя сопровождался укорочением моторной хронаксии почти всех мышц ног. В то же время наблюдалось выравнивание хронаксии мышц-антагонистов. Недавно появилась специальная работа, в которой изучалась роль афферентных импульсов от проприоцепторов и экстероцепторов ног в акте стояния человека в норме и патологии (В. С. Гурфинкель, 1955).

Из наших опытов и литературных данных следует, что при изучении условных рефлексов у человека необходимо считаться с притоком кинестетических импульсов, рефлекторно поддерживающих определенную позу («оперативный покой» А. А. Ухтомского) и оказывающих влияние на всю двигательную сферу организма. Физическая работа в виде статического напряжения до известных пределов улучшает функциональные свойства высших двигательных центров. Мы видим в этом механизм, аналогичный стимулирующему сеченовскому эффекту активного отдыха, стой лишь разницей, что он происходит не последовательно, а одно-

временно. При перегрузке же” возникает пессимальный эффект. В основном влияние мышечного напряжения на кинестетический анализатор зависит от интенсивности: слабое напряжение стимулирует, сильное — угнетает условнорефлекторную деятельность, что сказывается на латентном периоде двигательных рефлексов.

Напомним, что, по данным физиологии труда, работа стоя во многих случаях оказывается более производительной, а утомление — менее выраженным. По-видимому, это является результатом не только лучше используемых биомеханических возможностей человеческого тела, но и изменений функционального состояния центральной нервной системы. Участие кинестезии в этом явлении вряд ли может быть оспариваемо.

О функциональном состоянии кинестетического анализатора у человека можно судить посредством исследования мышечно-суставной рецепции. При этом применяют кинематометр М. Н. Жуковского для измерения точности движений локтевого сустава в горизонтальном направлении, кинематоскоп В. В. Петрова для плечевого сустава и другие более сложные приборы. Нами предложен вертикальный кинематометр для локтевого сустава. По исследованиям наших сотрудников (Л. Б. Губман, И. Г. Беляев, А. Г. Маркин), вертикальный кинематометр дает в среднем вдвое меньшую ошибку, чем кинематометр М. Н. Жуковского (приблизительно 3 угловых градуса на первом и 6 на втором), что говорит о большей адекватности нашего прибора. Очевидно, движение в одном и том же суставе оценивается по-разному в зависимости от направления движения: по вертикали кинестезия оказывается значительно более тонкой.

Несомненно, что на основе мышечно-суставной рецепции образуются условные рефлексы на локомоторную сферу. А. А. Дернова-Ярмоленко (1926) в школе В. М. Бехтерева изучала посредством кинематометра а М. Н. Жуковского выработку сочетательных рефлексов у детей школьного возраста. Оказалось, что при пассивных движениях рук рефлекс на звонок не вырабатывается, тогда как при активном движении на речевом подкреплении рефлекс образуется в среднем после 6 сочетаний. Рефлекс этот, однако, быстро угасает, обычно в том же сеансе.

В последующем условнорефлекторный анализ кинестетических раздражителей у детей на различных возрастных ступенях изучался А. А. Новиковой (1930) и Н. И. Козиным (1940). При этом было выяснено, что функция кинестетического анализатора значительно улучшается в процессе онтогенеза человека. Но в старости острота кинестезии падает: Бомэн и Ялявисто (Boman a. Jalavisto, 1954) изучали способность различения веса молодыми и старыми людьми. Авторы сконструировали прибор, позволяющий дифференцировать мышечную рецепцию от кожной. Выяснилось, что при постоянной нагрузке 2 кг молодые люди различают разницу веса на 212 г, а старые — на 393 г,

Исследование кинестетических рефлексов руки особым МетО* Дйческим приемом проводил К. С. Ра-шер (1954). Чемберс и Гиллиат (Chambers a. Giliatt, 1954) разработали методическую возможность у человека разделить мышечный и суставной ком-поенты при оценке положения конечностей и их перемещения.

Велико значение кинестезии в спорте. С. А. Жекулин (1935) указывает, что у пловцов имеется «чувство воды» — весьма тонкое и дифференцированное кинестетическое восприятие сопротивления воды при движении в ней тела пловца. О. А. Черникова (1935) провела экспериментально-психологическое исследование образования двигательных навыков, для чего применяла кинематометр без сопротивления и с сопротивлением 1,5 и 3 кг.

Специальное исследование мышечно-суставной рецепций у спортсменов показывает обострение кинестезии после кратковременного тренировочного урока по фехтованию (А. «Н. Крестовников, 1951) и после тренировочных упражнений по боксу (Л. Б. Губман, 1954). Обострение кинестезии наблюдалось нами у учащихся ремесленного училища под влиянием занятий производственной практикой (80 человек): точность воспроизведения заданного движения на кинематометре увеличивалась в среднем на 46% (М. Р. Могендович и А. Г. Маркин, 1955). Динамику развития кинестезии у спортсменов различных специальностей в течение года проследил Л. Б. Губман (1956). Возрастные особенности кинестезии рук и ног изучал в нашей лаборатории И. Г. Беляев. Им исследовалось также значение напряжения для кинестезии.

Приведенные данные о влиянии кинестезии на высшую нервную деятельность человека значительно расширяют физиологические представления о роли кинестетического анализатора в регуляции важнейших анимальных функций организма.

По нашему предложению А. С. Закс в 1954—1955 гг. провел исследование состояния двигательного анализатора у людей при введении однократной терапевтической дозы стрихнина подкожно. 36 человек подверглось исследованию после введения стрихнина, 7 человек были контрольными. Исследовался скрытый период условных двигательных рефлексов, вырабатываемых посредством предварительной словесной инструкции, мышечно-суставная рецепция при помощи кинематометра и статическая выносливость к мышечному напряжению на половине максимальной мощности (динамометр В. В. Розенблата).

Даже при столь малой дозе стрихнина обнаружались некоторые изменения в скрытом периоде, причем не только в сторону укорочения, но и в сторону удлинения его. Кинематометр показал уменьшение ошибки в среднем на 20%, статическая выносливость увеличилась в среднем на 15—25%.

В последнее время материалы, по этому вопросу пополнились новыми интересными исследованиями (1955). П. А. Гультяев, Л. В. Промина, Б. Л. Никитина, И. Н. Чернякова и К. Е. Чорго-

Лашвили изучали влияние ходьбы различной интенсивности на высшую нервную деятельность человека и зависимость этого влияния от степени тренировки. Н. В. Зимкин с сотрудниками представил новые данные о закономерностях развития и проявления у человека мышечной силы, скорости движений, выносливости, а также о действии некоторых фармакологических стимуляторов. М. В. Лейник, Н. К. Витте и др. применяли исследование сенсо-моторных реакций, т. е. двигательных условных рефлексов, выработанных посредством предварительной инструкции, для изучения динамики высшей нервной деятельности в условиях производства. В. А. Шви изучала под руководством Г. В. Фольборта влияние мышечной деятельности на высшую нервную деятельность человека в лабораторных условиях. Применяя различные методики, она установила зависимость деятельности больших полушарий головного мозга от тяжести выполняемой работы, а при тяжелой работе — возникновение фазовых состояний. А. А. Тарасевич и др. представили материалы, детализирующие сеченовский феномен стимуляции мышечной деятельности. По данным этих авторов, влияния с одной руки на деятельность другой находятся прежде всего в зависимости от силы раздражения проприоцепторов, а также от исходного состояния двигательного анализатора. Ими же показано, что на сеченовский феномен может быть выработан условный рефлекс с внешних анализаторов.

А. Т. Худорожева изучала методом условных оборонительных рефлексов состояние двигательного анализатора после деафферентации одной конечности и установила возникновение широкой иррадиации возбуждения, выражающейся в чрезмерной активности деафферентированной конечности. Л. Т. Загорулько с сотрудниками, а также Д. Г. Квасов сообщили (1955) о роли рецепции мышечного аппарата уха и глаза. В этой связи следует вспомнить, что в работе о функциональной структуре рефлекса Н. В. Зимкин еще в 1946 г. привел опыты с перерезкой глазодвигательного нерва у кролика. Отдаленные функциональные нарушения, наблюдавшиеся при этом, Н. В. Зимкин объяснил тем, что от мышц, иннервируемых двигательными волокнами этого нерва, начинает поступать через тройничный нерв поток проприоцептивных импульсов измененного характера, в частности из парализованных глазодвигательных мышц и сфинктера зрачка.

* * *

Интересной, но мало изученной областью физиологии рецепторов мышечно-суставного аппарата является вопрос об их химической раздражимости. По-видимому, как и висцеральные рецепторы, проприоцепторы обладают высоко развитой хеморецепцией или, по крайней мере, способностью изменять свою возбудимость под влиянием растворов различного солевого состава (Мэтьюз —

Mattews, 1937; Г. В. Гершуни и С. П. Нарикашвили, 1942; Томй-сон и Гелльгорн, M. Thompson a. E. Gellhorn, 1945).

Наиболее содержательна работа советских физиологов. Ими ставились опыты на изолированном нервно-мышечном препарате лягушки с регистрацией биотоков нерва и адекватным раздражением — растяжением мышцы, т. е. по методике Эдриана (E. D. Adrian, 1931). Оказалось, что погружение мышцы в раствор кураре не изменяет возбудимости проприоцепторов. В растворе никотина во время контрактуры обнаруживается уменьшение частоты импульсов возбуждения, но после наступления двигательной блокады и исчезновения контрактуры восстанавливается нормальная деятельность проприоцепторов. Под влиянием атропина и кокаина происходит постепенное уменьшение частоты проприоцептивных импульсов до полного исчезновения их. Авторы установили, что по отношению к некоторым химическим агентам рецепторный аппарат мышц значительно отличается от двигательного (Г. В. Гершуни и С. П. Нарикашвили, 1942). Работавшая по аналогичной методике А. М. Марусева (1942) отметила, что в растворе эрготамина частота проприоцептивных импульсов уменьшается на 15%.

По вопросу о влиянии неадекватного раздражения мышечных рецепторов на функциональное состояние центральной нервной системы существует лишь несколько небольших работ. Систематического исследования этого вопроса при всей его важности до сих пор нет.

У теплокровных животных сдвиги функционального состояния нервных центров при внутримышечном введении гипертонических солевых растворов или фарадизации скелетных мышц наблюдались Томпсоном и Гелльгорном (1945). Г. И. Буховец (1949) в лаборатории С. И. Гальперина показала, что воздействие на мышцы лягушки химическими и другими раздражителями увеличивало латентный период спинальных рефлексов. Такие же результаты были получены ею и на собаках. Аналогичные результаты получила О. Н. Замятина (1950) в лаборатории Ю. М. Уфлянда. Пользуясь растворами солей и других веществ она установила, что инъекция их в икроножную мышцу лягушки удлиняет хронаксию и абсолютную рефракторную фазу мышц другой конечности, а также увеличивает время латентного периода двигательных рефлексов в несколько раз. Эти изменения О. Н. Замятина рассматривает как реперкуSSIONные.

Очевидно, что химические и другие раздражения мышечных рецепторов могут производить рефлекторным путем изменения функционального состояния центральной нервной системы, а это должно сказаться на различных функциях организма и прежде всего на двигательном аппарате. Этому вопросу и было посвящено одно из экспериментальных исследований нашей сотрудницы Т. П. Романовой. В ее задачу входила проверка возбудимости мышечных рецепторов лягушки по влиянию на функциональное

состояние нервных центров. О последнем мы судили по латентному периоду спинальных двигательных рефлексов.

Подготавливалась спинальная лягушка. На одной из задних лапок обнажались мышцы передней поверхности бедра, для чего с данного участка удалялся кожный покров. Это позволяло наносить раздражения непосредственно на мышечную ткань. Опыт начинался через 30—50 минут после приготовления лягушки. По способу Тюрка определялась величина скрытого периода кожно-боронительного рефлекса интактной задней лапки (с полностью сохраненным кожным покровом). Затем на обнаженные мышцы другой конечности наносилось раздражающее вещество при помощи фильтровальной бумажки на срок до 30 секунд и изучалось влияние этого воздействия на латентный период рефлекса интактной лапки. Существенно, что при этом непосредственно раздражаемая мышца не сокращалась. Рефлекс с кожи вызывался через каждые 3 минуты посредством погружения лапки в раствор серной кислоты, обычно 0,05 или 0,10%.

Первоначально устанавливалась исходная величина латентного периода, когда при трех раздражениях, следующих друг за другом с определенными интервалами, не обнаруживалось различия в латентном периоде рефлекса. После этого приступали к химическому раздражению мышечных рецепторов, во время и после которого продолжалось измерение скрытого периода. После удаления химического раздражителя мышца обильно смачивалась рингеровским раствором, латентный период возвращался к исходному уровню и опыт мог быть повторен.

Химическими раздражителями мышечных рецепторов в данных опытах мы избрали этиловый спирт в разных концентрациях (123 опыта) и серную кислоту в 1—2% растворах (20 опытов).

При непосредственном действии спирта на мышцу отмечалось увеличение латентного периода кожно-двигательного рефлекса другой лапки в 108 опытах (88%) и только в 15 опытах (12%) этот период не изменялся. В большинстве случаев увеличение латентного периода спинального рефлекса начиналось во время химического раздражения мышцы, по удалении же спирта латентный период постепенно или быстро возвращался к исходной величине. Спирт применялся в концентрациях от 10 до 90% и всегда почти давал удлинение латентного периода, но при более сильных концентрациях это влияние было более выраженным. 1—2% раствор кислоты, действуя на обнаженную мышцу, также оказывает тормозное влияние на спинной мозг, удлиняя латентный период рефлекса другой лапки.

¹ Следует учесть, что в условиях нашей методики (кратковременное наложение маленького кусочка фильтровальной, бумаги на влажную поверхность мышцы) спирт не разрушал ткань мышцы и в момент действия фактически оказывался значительно меньшей концентрации.

Кроме изучения влияния химических раздражений мышечных рецепторов, указанных выше, нас интересовала возможность получения рефлекторных влияний с мышцы при изменении ее ионного состава. Для этого В. П. Колычевым изучалось влияние нарушения «зоионии икроножной мышцы на латентный период рефлексов спинальной лягушки по способу Тюрка. В этих опытах мышца погружалась с дистального конца в изотонический раствор хлористого калия или в раствор Бидермана. Было поставлено 36 опытов; в 32 опытах, т. е. в подавляющем большинстве, наблюдалось значительное увеличение латентного периода двигательных рефлексов другой лапки; в остальных 4 опытах латентный период не изменился. Следует отметить, что и тот, и другой раствор вызывают торможение спинномозговых центров, хотя местная реакция мышц, подвергаемых действию растворов различна: раствор Бидермана вызывает продолжительный тремор, а при действии хлористого калия более выражена контрактура. Тем не менее рефлекторный эффект получается одинаковый.

Помимо указанных химических раздражителей афферентной системы скелетных⁴ мышц, для «ас в связи с клиническими исследованиями И. А. Дмитриева (1952, 1955), проводившимися под нашим руководством, представляло интерес выяснение термической рецепции мышц.

Исследование этого вопроса проводилось Т. П. Романовой (1954) в тех же методических условиях по способу Тюрка. Местом приложения термического воздействия была икроножная мышца лягушки. Для этого перерезалось ахиллово сухожилие и мышца осторожно отпрепаровывалась почти на всем протяжении от соседних тканей; иннервация мышцы сохранялась. В качестве термического раздражителя использовался рингеровский раствор температуры 30, 35, 38°, в который производилось частичное погружение мышцы. Таких опытов было поставлено 20. Результат получился следующий: во всех опытах отмечалось увеличение скрытого периода рефлекса другой лапки, раздражаемой кислотой по Тюрку. В отдельных опытах наблюдалось волнообразное колебание скрытого периода, который сперва укорачивался, затем удлинялся и т. д.

вопрос о термической рецепции мышечно-суставного аппарата еще только начинает разрабатываться. Он имеет значение прежде всего для физиотерапии. При применении различных термических процедур, в том числе и глубоко проникающих в ткани, как, например, УВЧ-терапия, в этой отрасли медицины до сих пор не учитывали их влияния на внутренние афферентные системы, в частности на кинестетическую, а ориентировались лишь на рецепторы кожи. Это, несомненно, недостаточно для понимания механизма действия подобного рода физических факторов на внутренние органы (И. А. Дмитриев, 1955; М. Р. Могендович, 1955, 1950).

Так же обстоит дело и с гальванизацией как лечебным методом. Гальванический ток имеет широкое применение в физиотерапии, но до сих пор возможность его действия на рецепторы скелетной мускулатуры никем не рассматривалась.

По нашему заданию В. П. Колычев изучал влияние гальванизации икроножной мышцы лягушки способом измерения скрытого периода двигательного рефлекса по Тюрку. Ток пропускался через мышцу той конечности, которая не участвовала в рефлекторном движении. Было поставлено две серии опытов.

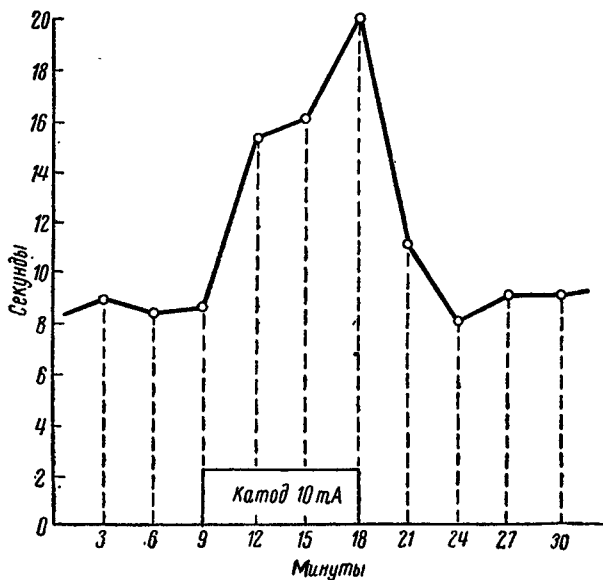


Рис. 42. Влияние катодизации икроножной мышцы лягушки на скрытый период рефлекса другой лапки.

В I серии (50 опытов) оба игольчатых серебряных хлорированных электрода вкалывались в икроножную мышцу. Применялся ток силой 5—10 тА. Опыт производился следующим образом. Сначала определялась исходная величина скрытого периода кожно-мышечного рефлекса лапки, не подвергавшейся гальванизации, затем на 10—25 минут включался постоянный ток восходящего или нисходящего направления. Во время действия тока через каждые 3—5 минут измерялся скрытый период рефлекса лапки, не подвергавшейся гальванизации. После выключения тока определение скрытого периода продолжалось до возвращения к исходной величине. Результаты этой серии опытов таковы: в 36 опытах (из 55) наблюдалось увеличение скрытого периода рефлекса, вызываемого на лапке, не подвергавшейся гальванизации, в 13 опытах наблюдалось укорочение скрытого периода

в 6 опытах изменений не найдено. Увеличение скрытого периода рефлекса чаще наблюдалось при восходящем направлении тока, т. е. когда катод находился на проксимальном участке мышцы (рис. 42).

Во II серии (65 опытов) применялась гальванизация мышцы при псевдоуниполярном действии постоянного тока — индифферентный электрод-пластинка помещался на животе лягушки. На мышцу, таким образом, действовал либо анод (25 опытов), либо катод (30 опытов). Результаты оказались следующими. При действии катода скрытый период другой лалки резко увеличился в 27 опытах из 30. При воздействии на мышцу анода получились следующие результаты: в 12 опытах из 25 скрытый период зна-

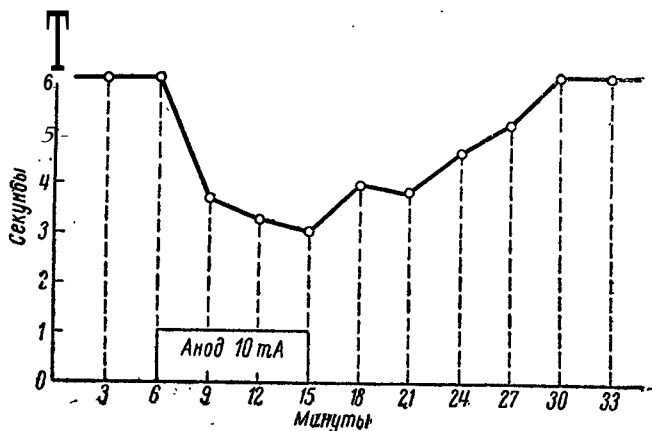


Рис. 43. Влияние анодизации икроножной мышцы лягушки на скрытый период рефлекса другой лапки.

чительно уменьшился, в 6 опытах было небольшое увеличение скрытого периода, в остальных опытах изменений не наблюдалось. Изменение скрытого периода наблюдается, как правило, лишь во время действия раздражителя. После выключения тока скрытый период более или менее скоро возвращается к исходной величине (рис. 43).

Наибольшие сдвиги получались при гальванизации мышцы действием катода силой 5—20 тА, а анодом — 10—30 шА. Меньшая сила обычно не давала эффекта. Если же сила тока при действии катода превышала 25—30 тА, то нередко наблюдалось извращение эффекта — вместо увеличения скрытый период рефлекса уменьшался (как при аноде). Это, по-видимому, обусловлено возникновением католической депрессии в афферентном аппарате мышцы.

Следует заметить, что такого рода изменения, которые мы наблюдали в функциональном состоянии спинного мозга при выключении мышечной рецепции различными способами (новокаин,

холод, анаэлектротон), имеются и в высших отделах центральной нервной системы. А. Т. Худорожева (1956) приводит интересные данные о том, что хирургическая деафферентация одной конечности у собак сказывается существенными изменениями высшей нервной деятельности. В частности, при этом оказывается нарушенным внутреннее торможение в зоне двигательного анализатора.

Описанные экспериментальные данные, полученные на спинальных лягушках, указывают, что афферентный аппарат скелетных мышц обладает раздражимостью не только к механическим влияниям, возникающим в самой мышце при сокращении или растяжении ее, но и к различным другим раздражителям, таким, как спирт, кислоты, тепло, солевые растворы, гальванический ток. В данных опытах это доказывается тем, что воздействие на мышцу разнообразных факторов влияет на скрытый период кожно-оборонительных рефлексов другой конечности. Имеется основание рассматривать тормозное влияние различных факторов, кроме анода, с точки зрения теории Н. Е. Введенского о парабозе. Обращает на себя внимание, что анодизацией и катодизацией скелетной мышцы можно влиять на возбудимость спинного мозга, сдвигая ее в любом направлении. Таким образом, и в отношении мышечных рецепторов широко оправдывается указание И. П. Павлова, что «...весьма многие вещества, введенные в организм, нарушают его равновесие вследствие тех или других отношений к периферическим окончаниям как по преимуществу чувствительным, легко реагирующим частям животного тела»*.

То, что факторы, возбуждающие проприоцепторы, вызывают увеличение скрытого периода у спинального животного (лягушки), а возбуждение этих рецепторов у человека — укорочение скрытого периода условных рефлексов, не является противоречием, ибо дело идет о совершенно различных уровнях центральной нервной системы. В этой связи представляет интерес вопрос о том, какое влияние оказывают проприоцептивные импульсы на феномен сеченовского торможения. Опыты, поставленные по нашей просьбе В. А. Александровским в условиях этой классической методики, показали, что скрытый период кожно-мышечных рефлексов увеличивающийся при наложении кристалла соли на зрительные чертоги лягушки, уменьшается, если к этому присоединяется растяжение мышц другой лапки. Следовательно, проприоцептивные импульсы ослабляют сеченовское торможение.

Конечно, в целом этот сложный вопрос из области взаимоотношения афферентных систем является еще очень мало известным и требует дальнейшей разработки.

і И. П. Павлов. Собрание трудов, 1, 1940, стр. 324.

Соотношение между большими полушариями и мышечным аппаратом двусторонне: если раздражение кинестических рецепторов влияет на большие полушария, то и состояние последних определяет свойства и функции мускулатуры. В этом и заключается единство центра и периферии в двигательной сфере организма. В современной физиологии установлено, что функциональное состояние мускулатуры находится под влиянием больших полушарий, т. е. отражает в определенной степени их состояние. Каковы пределы этого соотношения, является еще не вполне ясным, но в общей форме это положение правильно и относится в равной мере как к статике, так и динамике организма.

Состояние возбуждения и торможения в головном мозгу изучается посредством метода условных рефлексов и электроэнцефалографии. Эти методы являются главными, но не единственными. Изменения возбудимости нервных центров, в том числе и коры больших полушарий, могут определяться также по электрической активности мышц (электромиография) и непосредственным измерением порога раздражения мышц при помощи хронаксиметрии.

Хронаксиметрия имеет не только периферическое, но и центральное применение. Риццола (Rizzolo, 1927) раздражал электрическим током двигательные точки коры больших полушарий. По его данным, их хронаксия колеблется от 0,25 до 1,5а у разных животных. Она различна для центров движения передних и задних конечностей, а также для сгибателей и разгибателей. Пользуясь аналогичным способом, Шошар и Шошар (1932) проследили динамику хронаксии коры больших полушарий при наркозе и под влиянием различных анестезирующих веществ (кокаина, морфина, алкоголя). Позже эти авторы предложили хронический способ определения хронаксии центров коры без нарушения покровов мозга: после краниотомии сближаются височные мышцы и зашиваются кожные покровы. Это дает возможность наносить электрическое раздражение через кожу.

А. А. Маркосян (1937) производил опыты на собаках с трепанацией черепа над двигательной зоной и изучал влияние на хронаксию коры инъекции холина и ацетилхолина в яремную вену или сонную артерию. Он установил, что малые дозы ацетилхолина вызывают повышение возбудимости (укорочение хронаксии) двигательной зоны на 30—40 минут. Большие дозы, наоборот, вызывают понижение возбудимости, тоже длящееся 30—40 минут, после чего возбудимость возвращается к первоначальной величине. Затем Ю. С. Урюпов (1945) в острых опытах на кошках и собаках показал, что максимальные колебания двигательной хронаксии коры в пределах 0,06—0,12а являются вполне физиологическими; хронаксия центров сгибания 0,36—0,40,

разгибателей 0,85—1,8<*. Не отмечено разницы в хронаксии центров правой и левой конечностей.

Имея некоторое значение, все эти исследования являются, однако, не вполне физиологичными, поскольку в условиях нормального существования организма нервные центры раздражаются афферентными импульсами, а не непосредственно факторами внешней среды. Поэтому возник вопрос об изучении соотношения между хронаксией коры и хронаксией периферии. «...Если для определения подвижности процесса возбуждения сейчас есть способ хронаксии, то для определения тормозного процесса пока такого способа нет».¹

Важным является вопрос о соотношении хронаксии и лабильности. Несомненно, что это величины, между собою органически связанные. Хронаксия — это интервал, в течение которого возбуждение подготавливается и возникает. Лабильность — это интервал, в течение которого возбуждение успевает начаться и закончиться.

А. А. Ухтомский указывает, что моторная хронаксия является одним из наиболее доступных показателей лабильности, с той, однако, оговоркой, что «...хронаксия приходится во времени еще на скрытый период, лабильность же имеет в виду интервалы самих процессов выявившегося уже возбуждения».²

Следует заметить, что А. А. Ухтомский еще в 1910 г. на основании своих экспериментальных исследований пришел к выводу, что влияние определенных участков коры больших полушарий на определенные эффекторные аппараты является переменным во времени: «Раз перед нами некоторое замкнутое целое, значит отсюда сама собою следует обязательно связь между его элементами».³

То, что хронаксия двигательных центров меняется при раздражении других афферентных систем показал также Риццо: охлаждение кожи до 1—12°, нагревание лапы до 55° и другие раздражения — все это ведет к изменению хронаксии центров коры больших полушарий. Шошар, Шошар и Денисов (A. et B. Chauchard, Denisoff, 1933) установили, что при нагревании лапы хронаксия центров возрастает, а при охлаждении ее — укорачивается. В этого рода опытах возбудимость двигательных центров меняется под влиянием адекватного воздействия на рецепторы, но определять эти сдвиги приходится непосредственно на центрах, т. е. опять-таки применяя электрическое раздражение коры.

Особый интерес представляет вопрос о возможности определять функциональные сдвиги, происходящие в нервных центрах, по периферической, т. е. моторной хронаксии. Соотношение между центрами и периферией Ляпик (L. Lapicque, 1927) сформу-

¹ Павловские среды, 1949, стр. 63.

² А. А. Ухтомский. Собрание сочинений, 1, 1950, стр. 303.

³ Там же.

лировал в положении о субординационной хронаксии. Не вдаваясь в детали вопроса, мы можем рассматривать субординационную хронаксию как непрерывные рефлекторные корригирующие влияния нервных центров различных уровней, вплоть до коры больших полушарий, на адаптационно-трофическое состояние скелетной мускулатуры. Рассматривать субординацию лишь как функцию красного ядра, как думал Ляпик, ныне нет оснований.

Обычно субординация изучается в сочетании с методом экстирпации. Подробный анализ изменения моторной хронаксии после экстирпации коры больших полушарий проделан Маринеско, Загер и Крейндлер (Marinesco, Sager, Kjeindler, 1930, 1932), Я. А. Росиным и А. Н. Багировым (1934), М. И. Рафики (1937), Ю. М. Уфляндом с сотрудниками (1938) и др.

А. П. Жуков и С. А. Харитонов (1935) применили для исследования субординации холодовую блокаду центральной нервной системы. Через заранее укрепленную серебряную трубочку, прикасающуюся к мозговой оболочке, пропускалась во время опыта охлаждающая жидкость; при слабом охлаждении двигательной корковой зоны хронаксия флексоров конечностей противоположной стороны укорачивалась, а при резком охлаждении мозга, наоборот, удлинялась. Ракед Барсемян (1939) в лаборатории

Э. А. Асратяна изучала вопрос о влиянии удаления одного полушария на хронаксию нервов и рефлекторных реакций. В наших исследованиях (М. Р. Могендович, 1941) на различных животных установлено, что функциональные изменения центральной нервной системы, вызванные раздражениями висцеральных рецепторов, тонко улавливаются посредством моторной хронаксии. Например при подготовке рвотного акта хронаксия мышц конечностей увеличивается и достигает максимума в момент осуществления этого рефлекса, после чего постепенно снижается. Отсюда можно заключить, что возбуждение рвотного центра подкорки индуцирует торможение в двигательном анализаторе коры больших полушарий.

Д. А. Лапицкий (1948) в лаборатории В. С. Галкина показал, что сдвиги реобазы и хронаксии при воздействии на головной мозг животных анэлектротона и катэлектротона, а также ионов кальция и калия в норме всегда однозначны в центре и на периферии. Опытами с камфорной эпилепсией на кошках Д. А. Лапицким установлено, что после введения камфоры моторная хронаксия начинает укорачиваться и в момент наименьшей хронаксии наступает эпилептический приступ. При ступорозном состоянии, вызванном пропуском переменного электрического тока через голову животного, моторная хронаксия удлиняется, а при общем возбуждении — укорачивается.

Т. Д. Бурмистрова (1950) занималась изучением влияния хронического механического раздражения двигательной зоны коры одного полушария на хронаксию мышц конечностей. Раздраженно достигалось наложением мягкого тампона. Через сутки после

начала действия этого раздражения коры резко изменялась хронаксия мышц противоположной стороны, тогда как на стороне раздражения сдвигов хронаксии не было или они имели обратное направление. Если же производилось разрушение двигательной зоны коры одного полушария, то сразу после операции субординационные изменения хронаксии мышц на противоположной стороне исчезали, но затем постепенно восстанавливались. В этой связи следует напомнить, что в лаборатории

В. М. Бехтерева Н. А. Жуков (1895) экспериментами на собаках установил повышение возбудимости частей коры, окружающих местоположение какого-либо из удаленных центров двигательной области, что дало ему повод говорить даже о «новообразовании центров». Речь идет, по-видимому, о компенсаторной деятельности.

В результате перечисленных хронаксиметрических исследований было установлено, что большие полушария могут изменять функциональное состояние скелетной мускулатуры через посредство нижележащих частей центральной нервной системы. Эти длительно поддерживающиеся влияния одних центров на другие и на периферические органы и называются субординационными или корригирующими. И. П. Павлов указывал, что роль больших полушарий в отношении к подкорке сводится к постоянному корригированию косности подкорковых узлов.

Что моторная хронаксия отражает состояние торможения, развивающегося в больших полушариях, было установлено исследованиями на людях. Впервые Бургиньон и Холдэн (Bourguignon et Haldane, 1931) обнаружили при засыпании у детей удлинение хронаксии. Повторив опыт на самих себе, авторы убедились в закономерности этого явления, представляющего интерес не только для положения о субординационной хронаксии.

В. Д. Михайлова (1938) показала, что во время наркотического сна, вызванного эфирно-хлороформным наркозом, наблюдается увеличение хронаксии. К. Л. Хиллов (1952) сообщает об исследовании А. С. Луневой, которая определяла хронаксию лицевых мышц здоровых людей и установила, что после приема хлоралгидрата хронаксия удлиняется. Ф. С. Адонкин (1955) изучал моторную хронаксию при даче хлоралгидрата больным с ликворной гипертензией.

П. А. Киселев и Ф. П. Майоров (1939), И. И. Короткин и Н. А. Крышова (1940, 1945) применяли методику моторной хронаксии для исследования динамики торможения во время сна у человека. Эта методика оказалась полезной для изучения некоторых особенностей физиологии и патологии сна и фазовых состояний. Н. В. Пучков и Г. Г. Голодец (1945) изучали изменения хронаксии при эпилепсии. М. Я. Серейский (1945) наблюдал крайнюю неустойчивость двигательной хронаксии у эпилептиков во внеприпадочном периоде и образно назвал это «хронаксической бурей». М. И. Сандомирский (1949) провел этим методом сравнительную характеристику ночного сна здорового человека

и нарколептика. Ф. М. Василевская (1949) применила изучение хронаксии у больных во время медикаментозного сна. Я. Л. Славущкий (1952) изучал субординационные изменения лабильности нервно-мышечного аппарата у человека при операциях на головном мозгу и установил, что внутреннее торможение улавливается в виде снижения лабильности двигательных нервов.

А. Н. Кабанов (1953) разработал простую методику изучения координационных отношений в двигательных центрах. Она сводится к определению хронаксии одной из мышц предплечья при покойном положении другой руки и затем при сокращении сначала соответствующей мышцы другой руки, а потом ее антагониста. При таком исследовании удается уловить закономерные сдвиги хронаксии: увеличение — при сокращении той же мышцы другой руки и уменьшение — при сокращении ее антагониста.

Кроме того выяснено, что моторная хронаксия изменяется с возрастом (Н. В. Семенов и Н. Г. Горбач, 1951), а также при разнообразных воздействиях на внешние рецепторы (на кожу, органы, вкуса и обоняния, на зрительный и слуховой анализаторы). Литература по этому вопросу велика и мы на ней останавливаться не будем (см. монографии Д. А. Маркова, 1935; Ю. М. Уфлянда, 1938).

Кинестетические раздражения также влияют на моторную хронаксию (М. Кроль, Д. Марков и Н. Кантор, 1931; Бургиньон, 1935; Ю. М. Уфлянд с сотрудниками, 1938, и др.). М. И. Виноградов (1944) в результате исследований на людях приходит к выводу, что «изменения тонуса в процессе упражнения идут параллельно изменениям коленного рефлекса и хронаксии разгибателя колена, свидетельствуя о закономерных изменениях кортикальных влияний по ходу упражнения» (1944, стр. 182).

Следует упомянуть также исследования, показывающие психофизиологические влияния на возбудимость мускулатуры человека. В. В. Ефимов и А. Д. Жучкова (1937) установили уменьшение моторной хронаксии под влиянием воображаемой физической работы вне гипноза. В. М., Василевский с сотрудниками (1947) исследовали значение внушения в гипнозе. Испытуемым в условиях полного покоя внушалось, что ими только что выполнялась работа, и это приводило к удлинению хронаксии мышц. Наоборот, внушение состояния покоя после реальной утомительной физической работы почти полностью устраняло те изменения хронаксии, которые были вызваны работой. А. Н. Крестовников с сотрудниками (1949) исследовал влияние двигательных представлений у спортсменов (воображаемое выполнение гимнастических упражнений на снарядах) на двигательную хронаксию. Оказалось, что во время воображаемого выполнения хронаксия укорачивалась, а после этого — удлинялась.

Участие больших полушарий в регуляции функционального состояния мускулатуры видно также из того, что эти изменения на периферии могут быть вызваны и условнорефлекторно. Кроме

того, намечается зависимость хронаксии мышц от типа нервной системы. Некоторые материалы к вопросу о типовых особенностях моторной хронаксии собак имеются у Бургиньона (Bourguignon, 1923) и у Э. А. Асратяна (1939). Последний сопоставил моторную хронаксию с типовой характеристикой животных, проведенной методом условных рефлексов. Оказалось, что хронаксия точно выявляет основную типологическую особенность — инертность. У всех трех животных флегматического типа моторная хронаксия оказалась в 2—3 раза больше, чем у не флегматиков.

С наличием этой связи позже сталкивались и мы. Несомненно, что моторная хронаксия выявляет лабильность нервной системы.

В. Д. Дмитриевым (1939) в лаборатории Э. А. Асратяна было показано, что на изменение моторной хронаксии, вызываемое обонятельным раздражением, у собак может быть выработан условный рефлекс при участии любого индифферентного сигнала. В последующем это было подтверждено Е. П. Мартьяновой (1951).

Нами (М. Р. Могендович, 1941) установлено, что изменения моторной хронаксии, вызываемые раздражением висцеральных рецепторов в порядке безусловного рефлекса, тоже могут быть воспроизведены как условные рефлексы на внешние сигналы. Так, например, если прием пищи вызывает укорочение хронаксии скелетной мускулатуры, то и вид пищи, особенно у голодного животного, вызывает аналогичные сдвиги хронаксии. Впоследствии Е. А. Яковлева (1952) также обнаружила условнорефлекторные сдвиги моторной хронаксии.

Приведенные выше экспериментальные факты указывают на то, что у человека и животных по сдвигам возбудимости мышц можно судить о процессах, происходящих в двигательной зоне больших полушарий при различных деятельности и влияниях на организм со стороны внешних или внутренних афферентных систем. При усилении торможения в больших полушариях периферическая моторная хронаксия удлиняется, а при возбуждении — укорачивается.

Особенное значение имеет исследование изменений моторной хронаксии как отражения динамики возбуждения и торможения в процессе условнорефлекторной деятельности. Шошар, Шошар и Драбович (1936) вырабатывали у собак условный двигательный оборонительный рефлекс на звонок. Оказалось, что до движения и после него моторная хронаксия увеличивается, а во время осуществления рефлекса — укорачивается. По поводу этих опытов Ляпик (1936) сказал: «...Чрезвычайно интересно видеть, что состояние головного мозга, соответствующее условному рефлексу, отражается на периферических хронаксиях. Я говорю хронаксиях, так как этим процессом захватывается очень большое количество мышц» (стр. 1068).

Дальше Драбович и Веже (Drabovitch et Veger, 1937) также методом оборонительных двигательных условных рефлексов по-

казали, что преобладание торможения в больших полушариях вызывает увеличение хронаксии мышц конечностей. Наконец, А. Шошар и Драбович (1937) установили непосредственным сравнением сдвигов хронаксии коры больших полушарий и мышц, что в момент протекания условного рефлекса происходят параллельные (однозначные) изменения возбудимости в центральной нервной системе и на периферии. Поэтому следует признать вполне обоснованным взгляд, что изменения моторной хронаксии на периферии связаны закономерно с теми сложными процессами, которые происходят в больших полушариях головного мозга.

Что касается низших уровней центральной нервной системы, то по вопросу о влиянии процесса торможения, развивающегося в спинном мозгу, имеется исследование Г. А. Левитиной (1948), показавшей, что хронаксия двигательного нерва при сеченовском торможении укорачивается. Э. Г. Каплун (1953) в лаборатории А. Н. Кабанова в опытах на кошках при исследовании реципрокного торможения установила, что хронаксия двигательного нерва при этом меняется двуфазно: в первые 2 секунды центрального торможения периферическая хронаксия увеличивается, а на 4—5-й секундах — уменьшается.

Наличие сдвигов периферической хронаксии как закономерного отражения функционального состояния двигательного анализатора делает хронаксиметрию мышц ценным способом объективного изучения высшей нервной деятельности человека и животных. Поскольку двигательный анализатор это функционально единое целое, всякое изменение © центральном конце его сказывается на периферии, т. е. в мышце, как и наоборот, — всякое изменение в состоянии мышцы благодаря кинестезии сообщается нервным центрам. Таким образом, подобно тому, как рецепция кожи является «экраном» кожного анализатора, скелетная мускулатура является «экраном» двигательного анализатора. Именно в этом мы видим прежде всего значение двигательной хронаксиметрии (как и мышечной тонометрии) для физиологии и медицины.

* * *

Сокращение мышц не всегда выражается в движении, оно может быть настолько мало, что выражается лишь в тонусе, обычно имеющем произвольный характер. То, что функциональное состояние скелетной мускулатуры может быть точно выявлено посредством измерения мышечного тонуса, известно и физиологам, и практическим врачам. Однако до сих пор миотонметрия применяется редко. Между тем, если, как мы видели выше, функциональное состояние мышцы отражает состояние соответствующего нервного центра, то это относится и к тонусу мышц. Последний также является индикатором нервного процесса в

высшем отделе нервной системы — больших полушариях головного мозга.

Мышечный тонус изучался в работах Леви (Lewy, 1923), Риссера (Risser, 1925), Шпигеля (Spiegel, 1927), Л. В. Латманизовой (1934) и др. Имеются данные о зависимости между тонусом мускулатуры и конституциональным типом человека (Тандлер — Tandler 1912; Ю. М. Уфлянд, 1929; Г. М. Краковяк, 1935).

Сложным вопросом является соотношение между тонусом и хронаксией мышцы. Имеются данные о том, что повышение тонуса связано с укорочением хронаксии (Л. В. Латманизова, 1934). По другим данным, наименьшая хронаксия наблюдается при среднем уровне тонуса; падение тонуса, равно как и чрезмерное повышение его, сопровождается удлинением хронаксии (О. В. Михельсон, 1938). По мнению Ю. М. Уфлянда (1938), колебания тонуса различного происхождения могут давать и неодинаковую картину изменений хронаксии. По исследованиям Н. С. Сединой, И. М. Тылевича и Е. С. Ульриха (1947—1948) после приема сахара тонус мышц снижался, а хронаксия удлинялась.

В условиях патологии Е. Г. Демьянова (1953), изучая изменение субординационных процессов при сосудистых заболеваниях головного мозга, установила, что удлинение моторной хронаксии встречается как при повышенном, так и при пониженном и нормальном мышечном тонусе. По клиническим данным А. С. Пенцика (1955), изучавшего моторную, хронаксию и условнорефлекторную деятельность при артериальной гипотонии, хронаксиметрия обнаруживает патологию раньше, чем исследование условных рефлексов по способу А. Г. Иванова-Смоленского. Нарушения субординационной хронаксии находят свое выражение в удлинении или укорочении хронаксии, асимметрии хронаксии мышц правой и левой рук, а также в нарушениях соотношения хронаксии мышц-антагонистов.

До некоторой степени аналогичны влияния на хронаксию и тонус мышц конечностей с локомоторной и дыхательной мускулатуры. Наша сотрудница Г. З. Чуваева изучала влияние произвольной задержки дыхания (апноэ) на возбудимость и тонус скелетной мускулатуры у человека. Исследовались здоровые люди в возрасте от 18 до 45 лет. Определение моторной хронаксии производилось посредством конденсаторного хронаксиметра, измерение тонуса — посредством миотонметра нашей конструкции; и то, и другое определялось на мышцах сгибателях кисти. Длительность апноэ у разных испытуемых была от 20 до 65 секунд. В результате из 88 опытов в 65 апноэ сопровождалось отчетливым увеличением тонуса мышц, в 16 тонус уменьшился, в 7 — остался без изменений. Следует заметить, что наибольшие изменения тонуса обнаруживались у испытуемых с более длительным апноэ. Одновременно с увеличением тонуса отмечалось укорочение моторной хронаксии той же мышцы в 45 опытах

из 80, в 20 опытах хронаксия при этом удлинялась, в 15 — изменений не обнаружено.

Для сравнения у тех же испытуемых прослеживались изменения тонуса и хронаксии мышц под влиянием статического напряжения другой руки, которое осуществлялось сжатием резиновой груши динамометра в течение 2—3 минут до отказа. На протяжении этого времени и последующих 10—15 минут измерялась хронаксия и тонус. В результате установлено следующее. Статическое напряжение лавой руки сопровождается увеличением моторной хронаксии-сгибателя правой руки в 42 опытах из 82. В 23 случаях при этом было укорочение хронаксии, в 17 — изменений не было. Мышечный тонус руки изменялся так: в 73 опытах из 85 тонус увеличился, в 10—уменьшился, в 2 — не изменился. Изменения тонуса оказались более постоянными и отчетливыми, чем сдвиги хронаксии. После прекращения статического напряжения наступало сразу укорочение хронаксии, но тонус еще продолжал некоторое время нарастать. Эти изменения удерживались в среднем в течение 12 минут после работы.

Те изменения, которые мы улавливаем в скелетной мускулатуре по ее тонусу и хронаксии, являются в какой-то степени отражением состояния мозгового конца двигательного анализатора. В этих опытах, очевидно, выявляется, что в мозговом конце двигательного анализатора имеет место преобладание возбуждения. При этом сопоставлении обоих рядов фактов — влияние на тонус мышцы руки сжатия кисти другой руки и произвольной задержки дыхания — выявляет один и тот же эффект — повышение тонуса. По-видимому, и при апноэ главную роль играет статическое напряжение дыхательной мускулатуры, т. е. активность двигательного анализатора, который управляет и дыхательной мускулатурой. Что касается моторной хронаксии, то ее сдвиги оказались в наших исследованиях менее закономерными.

И. П. Павлов указывал, что функциональное состояние и работоспособность каждого органа определяется, тройным нервным контролем: функциональными импульсами (носящими характер пусковых механизмов), сосудистыми (регулирующими кровоснабжение органов) и трофическими (регулирующими тканевой обмен веществ). Все они взаимно связаны и координированы. Это относится ко всем системам органов, в том числе и к двигательному аппарату.

В основе этого тройного контроля лежат рефлекторные (механизмы внешнего и внутреннего происхождения, среди которых большое значение имеют кинестетические импульсы; роль последних в равной мере велика как при осуществлении безусловных двигательных рефлексов, так и при образовании новых двигательных навыков. Любой двигательный акт представляет собой сложный, развивающийся во времени процесс, каждый момент которого протекает строго координированно. Осуществление двигательного акта возможно лишь при соответствующей выучке,

при выработке динамического стереотипа. Вместе с тем в каждый данный момент центральная нервная система может внести в отработанное, привычное движение изменения, зависящие от перемены во внешних условиях, вследствие чего образовавшийся стереотип не остается стабильным, он всегда в той или иной степени динамичен. Следует согласиться с мнением А. Н. Кабанова (1953), изучавшего перестройку координационных отношений у инвалидов в тех случаях, когда после травмы или ампутации конечности изменяется функция мышц, что теория И. П. Павлова о динамическом стереотипе еще крайне недостаточно использована при анализе двигательных актов. Между тем она представляет основу как для теоретического изучения координационных механизмов, так и для практики обучения спортивный и другим двигательным навыкам.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ

ПРОБЛЕМА МОТОРНО-ВИСЦЕРАЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Современные физиологические данные говорят о том исключительном значении, которое имеет кинестетический анализатор (включая сюда и речевой аппарат) в жизни людей благодаря взаимодействию с различными другими афферентными системами, в особенности зрительной и слуховой. Как указывает А. А. Ухтомский, «чтобы обеспечить нормальную экстероцепцию, нужно иметь высоко развитую проприоцепцию» (1945, стр. 76). Из единства этих анализаторов возникают особенности высшей нервной деятельности человека. Здесь же лежит основа так называемых произвольных движений, понимаемых строго материалистически (И. М. Сеченов, И. П. Павлов). Так принцип взаимодействия частей организма распространяется и на громадный аппарат кинестезии, заложенный во всех органах движения. Этот аппарат участвует в локомоторных актах любого уровня, начиная с простых безусловнорефлекторных движений через сложную систему цепных безусловных и условных двигательных рефлексов и кончая сложнейшими трудовыми и речевыми реакциями человека. В свою очередь кинестетический анализатор находится во взаимодействии со всеми другими внутренними и внешними анализаторами, участвуя таким образом в создании функционального единства организма.

Важнейшее положение, лежащее в основе данной работы, заключается в том, что значение кинестезии не исчерпывается ее большой ролью в регуляции двигательной сферы организма. Эта детально разработанная классиками физиологии роль кинестезии является лишь одной стороной вопроса.

Физиологическое понимание единства организма закономерно выдвигает вопрос о рефлекторном механизме взаимоотношения скелетной мускулатуры с внутренними органами. К этому имеются необходимые морфологические и физиологические предпосылки. Известно, что даже каждый сегмент спинного мозга, а тем более группа их, обладает афферентными путями как от экстероцепто-

ров, так и от проприоцепторов и интероцепторов, а также центробежными путями к скелетным мышцам, висцеральным органам и сосудам.

Л. А. Орбели и др. давно изучено, что один из подкорковых центров кинестезии — мозжечок — обладает вегетативными функциями. Между тем проблема кинестетических влияний на внутренние органы очень мало занимала физиологов, даже и тех, которые разрабатывали так называемую кортико-висцеральную теорию.

Многим казалось, что вообще рефлекторных дуг этого рода не существует. Ч. Шеррингтон (1906) считал, что между экстероцептивными, проприоцептивными и интероцептивными рефлекторными дугами вставлено в нервных центрах особое «сопротивление». Поэтому он допускал наличие проприоцептивных влияний только на кровеносные сосуды скелетных мышц в виде кольцевых спинальных рефлексов. Бейнбридж (1927) в монографии о мышечной деятельности, указывая на необходимость гармонической координации движений мышц с деятельностью кровеносной и дыхательной систем, совершенно не учитывал значения кинестезии в этом отношении. Приходя к заключению, что ни иррадиация с дыхательного центра на центр блуждающего нерва, ни изменение реакции крови не имеют значения для учащения пульса при мышечной работе, Бейнбридж пишет, что это учащение должно быть обусловлено какими-то другими факторами. Таким фактором он считает венозное давление (рефлекс Бейнбриджа). С нашей точки зрения этот рефлекс является не первоначальным, а вторичным звеном в цепи рефлексов, регулирующих кровообращение во время работы.

Гелльюрн (1948), давая классификацию вегетативных рефлексов, указывает на наличие сомато-висцеральных рефлексов, но понимает под ними только результат раздражения кожных рецепторов или афферентных соматических нервов; ни слова, о кинестезии как источнике влияний на внутренние органы здесь также нет. Таким же образом обстоит дело в трудах Гилла (1929), Эванса (1931), К. М. Быкова (1947). Недооценка кинестезии в этом отношении широко распространена и восполняется чаще всего ссылкой на чисто механические или гуморальные факторы.

Даже в отношении регуляции сердечно-сосудистой системы при мышечной деятельности роль проприоцепции обычно недооценивается. Некоторые авторы (Рейн, 1931; Кох, 1932; и др.), например, считают, что изменения минутного объема сердца при мышечной работе хотя и вызываются рефлекторно, но не с проприоцепторов работающих мышц (эта мысль даже в качестве возможности у них не возникала), а с сосудистых прессорецепторов. Механизм этот они представляют себе следующим образом: начало мышечной деятельности сопровождается пассивным расширением сосудов мышц, что приводит к падению давления в крупных артериях. В результате последнего с рефлексогенных

III) сосудов возникают >прессорные рефлексy, компенсирующие это падение.

По поводу этой гипотезы необходимо оказать следующее. И. П. Павлов указывал, что в животном организме имеется масса явлений, существующих рядом и связанных друг с другом то существенно, то косвенно, то случайно. С нашей точки зрения указанная гипотеза игнорирует главнейший механизм, т. е. существенную связь. В изменениях кровообращения при мышечной работе мы считаем существенной, основной причиной проприоцептивную регуляцию (т. е. моторно-висцеральные рефлексy), а влияния с сосудистых рецепторов (т. е. -виоцero-виоцеральные рефлексy) косвенной, вспомогательной причиной этих изменений.

Отсюда следует, что если в локомоторных рефлексax на (внешние раздражители кинестетические импульсы имеют вторичное происхождение, то в безусловнорефлекторных механизмах, регулирующих кровообращение при мышечной деятельности, эти импульсы играют первостепенную роль, а висцеральные имеют вторичное происхождение.

Из факторов, влияющих на внутренние органы при мышечной работе, но 'включающихся также во вторую очередь, следует указать на гуморальные. И этим факторам долгое время необоснованно приписывалась ведущая роль в области взаимодействия локомоторной и висцеральной систем.

Особенно долго господствовала гуморальная теория. Старые наблюдения, указывающие на изменения дыхания и (кровообращения при мышечной работе, объяснялись обычно местными гуморальными влияниями при полном игнорировании рефлекторного механизма (Гепперт и Цунтц — Geppert u. Zuntz, 1888; Атцлвр и Леман — Atzler u. Lemann, 1927; и др.).

Неудовлетворенность гуморальной теорией и недооценкой роли нервной системы вызвала к жизни другой взгляд, который приписывал, однако, мозгу какую-то неопределенную роль. До того, как 'возникло представление о кинестезии, среди физиологов и клиницистов было распространено мнение, что оценка (точнее самооценка) движений производится на основе центробежных нервных импульсов, осуществляющих это движение. Такова так называемая «иннервационная теория» восприятия движений.

После известных работ И. М. Сеченова и Ч. Шеррингтона эта аптирефйекторная концепция была почти всеми оставлена, но отзвук ее еще и поныне сохранился в гипотезе «сопутствующей ппнервации» вегетативных органов при мышечной деятельности. Представители этой гипотезы (Вебер, 1907; Крог и Линдгард — Kroffh a. Lindhard, 1913; Бейнбридж — Bainbridge, 1927; Гунзикер и Шпигель — Hunsicker u. Spiegel, 1934; и др.) считали, что когда в мозгу возникают волевые импульсы к движению, то одновременно в порядке соиннервации (Mittinnervation) возникают игитробежные импульсы, влияющие на дыхание и кровообращение. Как (пишет, та,пример, И. А. Ветехин (1937), «возникшие

в коре произвольные возбуждения одновременно, по пути, приводят в возбужденное состояние центры симпатической иннервации» (стр. 251). Каково происхождение этих импульсов, оставалось неясным, поэтому Герксгеймер (Herxheimer, 1937) имел право заявить, что повышение кровяного давления во время мышечной работы является следствием не психического влияния, а каких-то других причин (о проприоцептивной регуляции кровообращения тогда еще не было известно):

Русским исследователям прошлого века было ясно, что не следует отождествлять не только периферическую, но и центральную иннервацию скелетных мышц и внутренних органов. Так, А. Черевков (1892) из овоих экспериментальных исследований о влиянии больших полушарий головного мозга на сердечно-сосудистую систему делает вывод, что «сердечно-сосудистые эффекты и эффекты в произвольной мускулатуре хотя и могут являться одновременно, «о должны быть совершенно независимы друг от друга» (стр. 60). По сообщению этого же автора, В. Я. Данилевский обнаружил, что в некоторых случаях при очень слабом наркозе электрическое раздражение коры головного мозга вызывает сердечно-сосудистый эффект при полном покое скелетной мускулатуры. Таким образом, нет никакого «раздвоения» так называемого волевого или «кортикального» импульса, а существует рефлекторное взаимодействие между скелетной мускулатурой и внутренними органами; это взаимодействие базируется на деятельности соответствующих афферентных систем при участии больших полушарий головного мозга.

Однако и до сих пор в отношении происхождения вегетативных сдвигов при мышечной деятельности многие авторы стоят на той же точке зрения, которая была свойственна психологам-идеалистам прошлого века по вопросу о природе мышечного тонуса. Например Бэн (Bain, 1873) в свое время утверждал вопреки Бронджесту, что мышечный тонус есть результат самопроизвольной энергии нервных центров, а не рефлекторных влияний. По этому поводу А. А. Герцен (1890) писал: «Это — голословное допущение, не опирающееся ни на какие фактические данные» (стр. 99). Тем не менее Иогансон (J. Johansson, 1893), Гент (R. Hunt, 1899), Ауло (Aulo, 1911), Гассер и Мик (Gasser a. Meek, 1914) продолжали говорить об «иррадиации волевого импульса», осуществляющего мышечное движение. Явно идеалистическую трактовку этого вопроса дает Вейнберг (Weinberg, 1924) в статье «Психика и произвольная нервная система». Он утверждает, что необходимой предпосылкой влияния психики на вегетативные органы является «повышение уровня сознания» (Erhöhung des Bewusstseinsniveaus).

Условнорефлекторные изменения дыхания и кровообращения, возникающие перед началом мышечной деятельности (например у бегуна на старте), Бейнбридж называет «предупреждающими» (anticipatory), и объясняет психологически как «Психические про-

цессы, предшествующие произвольным движениям». Бейнбридж полагает, что центры продолговатого мозга могут быть приведены © состояние «предупреждающей» деятельности даже без вмешательства высших центров. То, что афферентный импульс, например болевой, приводит к рефлекторному движению и в то же время вызывает изменения, в дыхании, пульсе и кровяном давлении «даже прежде, чем индивид сознательно отнесется к стимулу, и ©о всяком случае прежде, чем высшие центры смогут повлиять на центры продолговатого мозга» (1927, стр. 129), говорит только о том, что здесь мы имеем дело с относительно простым безусловным рефлексом.

Насколько упрощенно понимают этот вопрос в спорте, можно увидеть из следующего положения: «Мышечная работа оказывает значительное влияние как на глубину, так и на частоту дыхания, с одной стороны, 'вследствие изменения состава крови, с другой — за счет произвольной задержки дыхания или изменения его ритма' ¹. Не только о проприоцепции, но и вообще о рефлекторной регуляции дыхания здесь нет ни слова!

Гипотезам произвольного управления, «иррадиации волевого импульса» или «раздвоения» его на двигательную и вегетативную сферы организма противоречит давнее наблюдение Крога и Лиидгарда (Krogh a. Lindhard, 1917), которые нашли, что увеличение легочной вентиляции, минутного объема крови и частоты пульса получается как при произвольных, так и при пассивных мышечных движениях.

Проверку этого вопроса мы поручили Т. П. Дмитриевой, которая проводила исследование частоты сердечных сокращений при количественно одинаковой мышечной работе руки, вызываемой произвольными стимулами (по инструкции) и электрическим раздражением мышцы. Исследование проводилось по эргографической методике Моссо. Рука фиксировалась в станке, средний палец подымал груз 700 г в течение 8 минут. Ритм сокращений — 48 в минуту. При волевых сокращениях ритм задавался звуком электрометронома, при произвольных — ритмическим стимулятором: оба электрода — дифферентный и индифферентный — укреплялись на предплечье. Пульс подсчитывался пальпаторно сразу после работы. Отдых между тем и другим исследованием — 15 минут.

Результаты исследования 44 человек показали, что заметных различий в частоте сердечных сокращений при том и другом виде работы не обнаруживается. Вообще изменения пульса незначительны вследствие малой нагрузки, но большую мы давать не хотели вследствие появления болевых ощущений от ритмической стимуляции, что ввело бы новый фактор, отсутствовавший при волевых сокращениях, детерминированных через вторую сигнальную

¹ Сб.: Биомеханика физических упражнений, под ред. Е. А. Котиковой, ПШ, стр. 43.

систему. У большинства испытуемых (здоровых молодых людей, преимущественно мужчин-спортсменов) отклонения были в пределах 3—4 ударов в минуту, причем имели одинаковый характер, независимо от способа вызова мышечных сокращений. Можно было отметить также небольшие волнообразные колебания пульса после той и другой работы.

Таким образом, есть основание считать, что изменение деятельности сердца при мышечной работе, не сопровождающейся эмоциональной реакцией, возникает «а основе проприоцептивных импульсов, т. е. является чистым моторно-висцеральным рефлексом.

«В последнее время некоторые материалы к этому вопросу представлены Дежур, Мумузиас и Тейлак (Dejours, Moumouzas a. Teillac, 1954) и П. А. Некрасовым (1955).

Прежде обычно ограничивались лишь эмпирической констатацией влияния работы на деятельность внутренних органов без специального изучения механизмов согласования функций и, в частности, роли кинестезии в нем. Вслед за Ч. Шеррингтоном считалось, что каждое интенсивное движение тела сопровождается усиленной деятельностью «внутренних органов, преимущественно кровообращения и дыхания, ибо «само собою разумеется», что добавочные требования, предъявляемые при этом к мышцам[^] влекут за собой потребность в увеличенной доставке к ним материалов, необходимых для развития энергии сокращения. «Таким образом, 'Повышение деятельности внутренних органов тесно связано с деятельностью мышечной системы» (Шеррингтон). Эта связь, говорит он дальше, совершенно не должна удивлять. Однако более детальному анализу Шеррингтон эту связь так и не подверг. Ничего нет по этому поводу и в книге Г. П. Конради, А. Д. Слонима и В. С. Фарфеля (1935), в общем довольно широко освещающей важнейшие вопросы физиологии труда.

Недостаточность гуморальной теории ясно видна даже на примере регуляции дыхания, где гуморальные факторы более значимы, чем в отношении других вегетативных функций. Авторов, изучавших регуляцию дыхания при мышечной деятельности, но не желавших покинуть гуморальную теорию, она привела к гипотезе «Х-факторов», якобы осуществляющих главную роль в приспособительном механизме дыхания (Крог, 1927; Гейдарсон — Henderson, 1938). Поучительны сомнения Круга, который писал: «...Функциональная гиперемия вызывается какой-то реакцией со стороны самой работающей ткани. Принято считать, что эта реакция есть просто увеличенное образование кислых продуктов обмена, особенно угольной кислоты... Я боюсь, что это мнение стоит не на очень твердой почве» (1927, стр. 83). Но взамен этого Круг выставил гипотезу о «гормоне Х». Его мысль не вышла за пределы гуморальной теории. На несостоятельность подобного рода «надстроек» к гуморальной теории регуляции дыхания указывает М. Е. Маршак (1948), опираясь на исследования с временным

выключением кровообращения в работающей руке (Гаррисон с сотрудниками — W. Harrison, 1932) или ноге (Асмуссен, Христенсен и Нильсен — Asmussen, Christensen, Nielsen, 1943; Бармен с сотрудниками — Barman, Moreira, 1943). Все эти данные привели к выводу о доминировании 'нервной регуляции дыхания при работе, хотя интимный механизм ее еще оставался не раскрытым.

После открытия хеморецепции каротидной зоны в отношении дыхательных рефлексов (Гейманс — Neumans, 1930) казалось, что вопрос о преобладании гуморального механизма регуляции дыхательных движений (как автоматического, так и с рецепторов каротидной зоны) решен. Шмидт (Schmidt, 1944) даже объявил это открытие переворотом в физиологии дыхания. Однако не этот механизм при всей его тонкости является, по-видимому, ведущим в норме и -при обычных условиях жизнедеятельности.

Остановимся вкратце на вопросе о влиянии мышечной работы на внешнее дыхание. Издавна известный факт усиления дыхания при работе объяснялся преимущественно гуморальными факторами — накоплением в ириви угольной и молочной кислот и других продуктов усиленного метаболизма мышц. Роль состава крови для функционального состояния дыхательного центра несомненна, однако это влияние заключается не только в непосредственном воздействии на клеши дыхательного центра и даже не только в раздражении рецепторов каротидной зоны. Еще в прошлом веке возникло предположение (Шпек — Speck, 1892) о назначении мышечных рецепторов, воспринимающих химические раздражения. Шпек считал, что внутренняя оболочка мышечных вен имеет рецепторы и воспринимающие нервные окончания, которые раздражаются угольной кислотой и при этом рефлекторно вызывают усиление дыхания. В новейшее время, как мы выше указывали, это подтвердил Гортоломеи с сотрудниками (1954).

Однако механизм рефлекторной регуляции дыхания не ограничивается одними химическими раздражениями. Несомненно, имеет значение и адекватное, механическое раздражение рецепторов всего мышечно-суставного аппарата. Многими авторами, отмечена синхронность между ритмом физической работы и дыхательных движений (Лилюестранд и Стенстрем — Liljestrand a. Stenstrom, 1920; Андерс — Anders, 1928; В. В. Ефимов и И. А. Аршавский, 1929; и др.). При гимнастических упражнениях эта синхронность наблюдалась М. Е. Маршаком (1947).

Имеются и экспериментальные данные о кинестетических илканиях на дыхание у животных. Гаррисон с сотрудниками (W. Harrison, 1932) установил, что движения конечности собаки как в 'нормальных условиях, так и после выключения кровообращения в задней конечности, вызывали усиление дыхания; но оно исчезало после денерваций конечности, чем доказывается рефлекторный характер регуляции дыхания при работе. Тем не моею, Холдчп и Пристли (Haldane a. Pristley, 1937) отрицали

возможность рефлекторного механизма взаимодействия между этими органами. Эти авторы учитывали лишь рефлекторные влияния на дыхание с каротидного синуса.

М. Киселев (1937) в острых опытах показал, что импульсы с проприоцепторов *m. quadriceps* оказывают влияние на дыхание и сердечную деятельность. Комроэ и Шмидт (Comroe a. Schmidt, 1943) в опытах на собаках под наркозом подтвердили, что движения конечности усиливают легочную вентиляцию; это явление не наблюдается после перерезки спинного мозга. Указанные авторы, как и Маршак (1947), признают влияние проприоцептивных импульсов с работающих мышц на дыхание. В этой связи интересно отметить, что Эйлер и Лил пестр анд (Euler u. Liljestrand, 1946) в результате острых опытов «а собаках пришли к заключению, что афферентные импульсы с каротидной и аортальной зон оказывают лишь незначительное влияние на регуляцию дыхания при мышечной работе. Мы хотим подчеркнуть, что, очевидно, и в отношении регуляции дыхания рецепция двигательного аппарата подчиняет себе рецепцию внутренних органов.

Материалы о значении рецепции мышц конечностей для регуляции дыхания продолжали накапливаться и в дальнейшем. А. И. Ройтбак (1947) получил кратковременное угнетение дыхательных движений лягушки при воздействии на мышцы конечностей. Л. А. Топорковой (1947) показано, что растяжение мышц конечностей лягушки вело к торможению дыхания, а ритмические растяжения их дали противоположный результат — усиление и учащение дыхания. У кошек раздражение мышц задних конечностей вызывало усиление дыхания и лишь в редких случаях тормозило его.

Подытоживая состояние вопроса, М. В. Сергиевский (1950) пишет: «Возможно, одной из причин синхронных изменений мышечно-суставных движений и дыхания является рефлекторное воздействие на дыхательный центр с проприоцепторов мышц и суставов. Однако до настоящего времени данное предположение обосновывается главным образом результатами опытов с искусственным раздражением электрическим током центрального конца перерезанного нерва» (стр. 287).

В последующем Ц. Дедабришвили (1953) было подтверждено, что кинестетические раздражения в виде пассивного сгибания лапы вызывали усиление дыхания, точно совпадавшее с ритмом сгибания; при частом ритме сгибания дыхание затормаживалось. В этом различии мы видим неодинаковую лабильность дыхательного и локомоторного центров.

Конечно, в опытах с пассивным сгибанием наряду с рецепцией двигательного аппарата возможно и даже вероятно участие афферентных импульсов с рецепторов кожи, но такого рода опыты имеют, по нашему мнению, ту ценность, что в наиболее простой форме показывают рефлекторную природу влияний кинестезии на вегетативные функции, в том числе и на дыхание.

Еще труднее было с признанием хеморецепции мышц. Так, Реймане и Кордые (Heumans et Cordier, 1940), соглашаясь с возможностью проприоцептивных влияний на дыхание, однако отрицали «аличие хеморецептивных влияний с мышц. «Метаболизм, питание клеток и мышц не являются механизмом, способным изменять рефлекторным путем деятельность дыхательного центра» (стр. 125). Наличие хеморецепторов мышц в отношении регуляции дыхания до сих пор признается гипотетическим (Дежур, Тейла — P. Dejours, A. Teillac, 1956; и др.). Конечно, вопрос не может считаться окончательно решенным. В сложных вопросах приходится прибегать к косвенным методам, каждый из которых не может дать исчерпывающего ответа, однако в совокупности они показывают довольно много.

На основании наших данных, мы (В. И. Бельтюков и М. Р. Могендович, 1952) не могли согласиться с этим отрицательным мнением. Если хеморецепторы мышц рефлекторно влияют на нервные центры разных уровней, а также на такие вегетативные функции, как кровообращение, пищеварение и экскрецию, то тем более возможны соответствующие влияния на дыхание, как весьма реактивную функцию организма.

И действительно, Гортоломеи с сотрудниками (Hortolomei, 1954) в работе, посвященной рефлексам с мышц и их влиянию на дыхание, доказали в опытах с перфузией изолированной, но сохранившей иннервацию конечности, что мышцы содержат хеморецепторы, реагирующие на накопление углекислоты и недостаток кислорода. А. Н. Бакурадзе и Р. М. Месхриадзе (1954) установили, что рефлексы с хеморецепторов конечностей на дыхание у лягушек вызываются молочной кислотой, адреналином и ацетилхолином и что новокаин, вызывая анестезию мышцы, исключает эти реакции. П. М. Казаков (1954) на основании своих опытов пришел к выводу, что регуляция дыхания у лягушек в основном осуществляется не гуморально, а рефлекторно. И. Г. Антонова (1954) считает, что проприоцепторы, иннервируемые подъязычным нервом, играют важную роль в формировании ритма дыхания у лягушки.

И, наконец, в самое последнее время Рамзэй (Ramsay, 1955) на основании опытов на собаках с перфузией конечности высказал предположение, что в скелетной мускулатуре имеются рецепторы, реагирующие на изменение интенсивности обмена веществ и пей.

Несмотря на значительность вышеприведенных фактов и мнений, в целом механизм проприоцептивной регуляции дыхательных движений еще не получил общего признания и не пользуется достаточным вниманием. Например, даже в последнем издании учебника физиологии К. М. Быкова и др. (1955) игнорируются («к'мусловнорефлекторяые влияния с проприоцепторов на дыхание, а круг безусловных раздражителей и дыхательного центра ограничивается ночему-то только CO_2 и импульсами с рецепторов

легких. Все остальные внутренние раздражения, (по мнению авторов учебника, постоянно сочетаются с этими двумя раздражителями и таким образом возникают натуральные условные рефлексы на раздражение интероцепторов и проприоцепторов (стр. 266). Путаница усугубляется тем, что авторы нарочито смешивают интероцепцию с проприоцепцией, т. е. висцеральный анализатор с двигательным.

Не лучше обстоит дело и с признанием роли кинестезии в регуляции кровообращения при мышечной работе. Хотя Бьюкенен (Buchanan, 1909) давно уже установила, что сердце у человека учащает свою работу сразу после начала локомоции (первый же сердечный цикл при этом оказывается короче, чем- в покое), когда о гуморальном воздействии говорить еще не приходится, тем не менее главную роль в этой регуляции продолжают приписывать гуморам*.

Другой популярный фактор, которым подменяется значение кинестезии в кровообращении — так называемый венозный насос. Этот механический фактор, действительно играющий некоторую (но отнюдь не главную) роль в регуляции кровообращения при локомоции, оказывается в некоторой степени действенным и в состоянии относительного покоя. Как показал Гукер (Hooker, 1911), этот эффект зависит от слабых сокращений мышц ноги, которые испытуемый чувствует, но не может произвольно полностью подавить. Гукер нашел, что вследствие этого кровяное давление в сосудах ног оказывается ниже гидростатического. Если ноги парализованы или человек находится под наркозом, то давление в сосудах ног поднимается до теоретически рассчитанного (на основании гидростатического давления) уровня.

Известно, что координация функций внутренних органов, в частности аппарата кровообращения, осуществляется центральной нервной системой. А центральная нервная система находится под регулирующим влиянием различных афферентных систем; в том числе кинестетической. Само собой разумеется, что при мышечной деятельности роль кинестезии особенно возрастает, а соответственно повышается ее безусловнорефлекторное влияние на внутренние органы. Условные и безусловные рефлексы в этом отношении дополняют друг друга, создавая более совершенный механизм регуляции. Так, условные рефлексы на вегетативную сферу организма имеют первостепенное значение в формировании предстартового (предрабочего) состояния. В процессе же выполнения мышечной работы коррекция вегетативных функций переходит в значительной мере к безусловнорефлекторным влияниям с проприоцепторов и других внутренних рецепторов. Потребность

¹ Для физиологии труда важно, что многие из тех эффектов, которые возникают под влиянием ацетилхолина, в частности являющегося в кровяном давлении, могут быть получены при действии молочной кислоты (С. М. Трегубов, 1955). Известно, что эта кислота является не только местным, но и рефлекторным раздражителем внутренних рецепторов.

спортсмена в так называемой разминке является доказательством недостаточности одних лишь условнорефлекторных механизмов в подготовке организма к интенсивной мышечной работе.

•Координация мышечной деятельности с работой внутренних органов полностью проявляется в доминантной установке не только в отношении условных, но и безусловных раздражений. Поэтому естественно, что относящиеся сюда факты отчетливо проявились уже в наблюдениях А. А. Ухтомского (1911) о влиянии непосредственного раздражения двигательных центров коры больших полушарий («кортикальной стимуляции») на некоторые функции пищеварительного аппарата, положивших начало учению о доминанте.

Экспериментальные данные о представительстве вегетативных функций в коре больших полушарий были получены еще в прошлом веке (iB. Я. Данилевский, Лепинь и Бошфонтен— Lepine, Bochefontaine, А. Н. Черевков, В. М. Бехтерев и Н. А. Миславский, Л. С. Минор и др.). В опытах на кураризованных собаках Данилевский (1874) убедился, что непосредственное раздражение некоторых участков мозговой коры вызывает резкое изменение сердечной деятельности с повышением кровяного давления. Интересно также наблюдение этого автора, что после перерезки мозгового ствола над продолговатым мозгом получают аналогичные явления при раздражении седалищного нерва, но только при этом требуется более сильное раздражение. В. (М. Бехтерев и Н. А. Миславский (1886) показали, что слабое раздражение задней и передней части сигмовидной извилины вызывает у кураризованных собак значительное повышение кровяного давления. Эти экспериментальные данные были затем подкреплены клиническими наблюдениями >В. М. Бехтерева (1898) о влиянии мозговой коры человека на сердцебиение, давление крови и дыхание.

«...Несмотря на разнообразие сосудистых и сердечных изменений при раздражении коры мозга, наиболее частым сочетанием этих изменений является повышение кровяного давления и учащение сердечной деятельности, которое при более сильном и продолжительном раздражении может перейти в замедление сердечной деятельности», — писал позже В. М. Бехтерев (1906, стр. 1089). В его лаборатории Е. С. Боришпольский и В. П. Осипов (1899) экспериментально изучали зависимость изменений кровообращения при эпилептических приступах от двигательной области мозговой коры: удаление обеих двигательных зон коры во время приступа, моментально останавливая судороги, прекращало вместе с тем и изменения кровяного давления. Иначе говоря, изменения кровообращения при этом связаны с возбуждением кинестетического анализатора.

Впоследствии экспериментальные исследования Кеннард (М. Kennard, 1935, 1937) подтвердили, что раздражение премоторных зон коры вызывает различные вегетативные реакции. Гофф и Грнн (Hoff a. Green, 1936) изучали сердечно-сосудистую систему

при электрическом раздражении коры и получили как прессорный, так и депрессорный эффект. Фултон (1938) заметил, что двустороннее повреждение лобных долей у обезьян довольно часто сопровождается заворотом и непроходимостью кишок. Индийские исследователи Анаад и Дуа (В. Anand a. S. Dua, 1956), применяя электрическое раздражение лимбической системы мозга у кошек и обезьян, показали большое значение этой части центральной нервной системы для регуляции висцеральных функций.

В связи с этим следует снова подчеркнуть, что >В. М. Бехтерев еще в начале нынешнего столетия считал достаточно обоснованным следующее положение: «Органические функции представлены приблизительно в тех же частях мозговой коры, которые заведывают и произвольными движениями. Таким образом те области мозга, которые предназначены для выполнения произвольных движений, очевидно содержат также и центры для самых разнообразных органических движений» (1906, стр. 1192).

Именно двдсь, в коре больших полушарий, происходит высший анализ и синтез последовательных раздражений внутренних афферентных систем. Возникающие в процессе взаимодействия организма с внешней средой мышечные движения вызывают раздражение кинестетических рецепторов. Соответствующие афферентные импульсы, притекая в нервные центры различных уровней, вызывают рефлекторные изменения функций внутренних органов, приводя последние в функциональную гармонию с деятельностью скелетной мускулатуры. При этом возникают импульсы с висцеральных рецепторов, влияющие в свою очередь на различные системы организма.

Следует учесть, что при выработке любого условного рефлекса в лаборатории (а тем более в жизни) имеется двигательный компонент хотя бы в виде ориентировочной реакции. В этом одна из причин, почему наряду с основным условным рефлексом в рефлекторной реакции участвуют различные вегетативные аппараты, т. е. функционально объединяются кинестетический и висцеральный анализаторы. В. Н. Мясищевым (1926) показано, что при выработке условного оборонительного рефлекса у человека имеются дыхательная, сердечная и другие реакции. В недавнее время эти вопросы в исследованиях на человеке разрабатывала В. В. Петелина (1952). Д. А. Бирюковым с сотрудниками (1948) подтверждено наличие подобных явлений при выработке любого условного рефлекса у собак. Аналогичные данные имеются у Е. Ф. Полежаева (1953), В. Я. Кряжева (1955) и др.

Связь между кинестетическим анализатором и вегетативными функциями выявляется также в состоянии гипноза и она. Известно, что в обоих этих состояниях, характеризующихся большим или меньшим торможением кинестетического анализатора, возникают изменения вегетатики, например в виде снижения пульса и кровяного давления (К. И. Платонов, 1930; А. М. Цынкин, 1930; Бир, 1930; и др.). А. О. Долину, Е. Т. Мкнкер-Богдановой и

К). А. Повори'Н'Скому (1934) удалось путем внушения в гипнозе питья «сахарного сиропа» при даче воды получить повышение содержания сахара в крови. Стоквис (Stokwis, 1937), внушая лдорроовому человеку в гипнозе различные эмоции и выполнение физической работы, получал наибольший подъем кровяного давления под влиянием внушения страха и сильной боли. При внушении выполнения физической работы подъем давления имел меньшую величину. Этот же автор отметил, что в гипнотическом состоянии кровяное давление у гипертоников понижается в значительной степени. На последний факт мы обращаем особое внимание, так как рассматриваем его с точки зрения моторно-висцеральной теории: это падение кровяного давления есть рефлекторный результат понижения тонуса скелетной мускулатуры, наблюдаемого в гипнозе.¹ В последнее время А. И. Белкин (1956) показал возможность прямого гипнотического воздействия на моторику желудочно-кишечного канала; при этом можно вызвать как усиленную перистальтику, так и антиперистальтику.

Что касается влияния сна на вегетативные функции, то Розенблум и Камминс (Rosenblum a. Kummins, 1954) установили в наблюдениях над 17 лицами резкое снижение моторной функции сигмовидной кишки во время естественного и амиталового сна. Эксперименты В. Ф. Мостун (1954) на фистульных собаках с естественным и медикаментозным (барбамил) сном показали, что во время сна увеличивается «период работы» пищеварительного канала и укорачивается интервал покоя. Автор объясняет это тем, что при наступлении сна происходит снятие торможения подкорковых центров со стороны больших полушарий. При более высокой дозировке барбамила отмечалось угнетение моторики пищеварительного канала вследствие иррадиации торможения с коры больших полушарий на подкорковые центры. Следовательно, при различной глубине сна происходят различные по характеру изменения пищеварительной моторики. В параллель этому укажем, что и различная по интенсивности мышечная деятельность оказывает противоположное влияние на пищеварительную моторику. При обсуждении вопроса о действии наркотиков следует иметь в виду, что помимо своего тормозного влияния на высшие рефлекторные центры многие наркотические вещества обладают, по-видимому, и специфическим влиянием на вегетативную нервную систему; это сказывается различным образом на вегетативных функциях (В. В. Кованов, 1941; Гелльгорн, 1943).

Наряду с этим, во сне изменяется и секреторная функция пищеварительного аппарата. Папаяннопулос, Атанаоопулос и Билярас (Papaianopoulos, Athanasopoulos, Biliaras, 1954) определяли у здоровых и больных людей содержание соляной кислоты » почасовых фракциях желудочного сока, получаемого через

¹ Не на этой ли основе может быть понято положительное действие небольших доз хлоралгидрата при гипертонии? (Шиишглар— Spingler, 1929).

зонд с 10 часов вечера до 7 часов утра в условиях сна. Установлено, что во -вторую 'половину ночи кислотность убывала или даже исчезала полностью как у здоровых, так и у страдающих язвой двенадцатиперстной кишки.

Исключительный интерес представляют исследования Т. Т. Алексеевой, А. П. Крючковой, И. М. Островской и Т. С. Солововой (1955) на сросшихся близнецах. Состояние сна и бодрствования у них было независимым — дети могли 'раздельно засыпать и просыпаться. При этом изменения в вегетативной сфере (системах кровообращения и дыхания) также были различными и соответствовали состоянию каждого ребенка. Эти наблюдения показывают весьма демонстративно, что вегетативные сдвиги, происходящие во время сна, осуществляются центральной нервной системой. В последнее время взаимосвязь между проявлением двигательных (безусловных и условных) реакций и вегетативных рефлексов изучалась в ра'ботах И. П. Байченко с сотрудниками (1955), Р. П. Ольнянской, Л. А. Исаакян и др. (1955) на людях, А. Г. Филипповой (1955) на животных.

Всякое изменение, в состоянии двигательного анализатора сказывается в той или иной мере на висцеральной сфере. При этом имеются в виду специфические кинестетические импульсы, а не болевые, так как последние имеют свою собственную специфику и вызывают характерные для них вегетативные реакции. Поэтому совершают методическую ошибку те авторы, которые раздражают обнаженный нерв, содержащий в числе других проприоцептивные волокна, и относят получаемые эффекты на счет кинестезии. Мы считаем, что ноцицептивное раздражение любого афферентного нерва, независимо от его принадлежности к тому или иному внешнему или внутреннему анализатору, вызывает достаточно сходные болевые реакции. Характерность этих реакций смазывает специфические различия, свойственные различным анализаторам в норме. Поэтому при изучении качественных свойств анализаторов в их взаимодействии необходимо избегать болевых раздражений. Механизмы болевых и неболевых реакций существенно различаются между собою.

Далее следует иметь в виду, что степень кортикализации различна для локомоторных и висцеральных функций. В связи с этим можно с достаточной уверенностью полагать, что исследование корковой нейродинамики, а тем более типа нервной системы, методом условных двигательных и секреторных рефлексов даст не идентичные результаты. Некоторые данные по этому поводу приводит В. К. Федоров (1955), но мы считаем, что следует говорить о существенном различии нейродинамики в центрах локомоции и вегетатики. Их взаимодействие базируется на этом различии.

Новейшие данные о морфологии и физиологии мозговых концов анализаторов представлены О. С. Адриановым и Т. А. Меншг (1955). В частности они установили, что ядро двигательного анализатора структурно дифференцировано на два поля, из которых одно особенно тесно связано с кинестезией и мышечным тонусом. Этими авторами приведены данные о возможных морфофизиологических механизмах замещаемости двигательных функций при удалении ядра двигательного анализатора за счет ножного анализатора. Известно (Э. А. Асратян, 1955), что хирургическое удаление коры больших полушарий у собак влечет за собой существенные изменения в характере, течении и приспособительной изменчивости ряда вегетативных (слюнных и желудочных) безусловных рефлексов, а также спинальных соматических рефлексов. И те, и другие резко ослабляются, их приспособительная изменчивость делается грубой, несовершенной.

Кора больших полушарий является органом не только условно-рефлекторной, но и безусловнорефлекторной деятельности. Как писал Л. А. Орбели, «в коре мозга, которая развивалась скачками, образовывались, конечно, определенные врожденные деятельности, которые анатомически являются кортикальными, а физиологически — врожденными. Если мы не будем различать функциональные понятия временной связи и условнорефлекторной деятельности от анатомических понятий — кортикальный или субкортикальный, — мы всегда будем впадать в ошибки» (1949, стр. 636).

Это положение нам представляется особенно важным для понимания становления моторно-висцеральных рефлексов в филогенезе.

Современная точка зрения по вопросу о механизмах координации деятельности внутренних органов с работой скелетной мускулатуры заключается в признании не «само собой разумеющегося действия волевых импульсов» на вегетатику, а условно-рефлекторных и безусловнорефлекторных, т. е. строго детерминированных влияний соответствующих афферентных систем. Не следует подменять павловское понятие «условный рефлекс», строго детерминированное, выражающее аналитико-синтетическую деятельность высшего отдела нервной системы, адетерминистическим понятием Шеррингтона, Фултона и др, о спонтанно возникающих кортикальных импульсах или о психогенной стимуляции вегетативной сферы.

А. А. Ухтомский неоднократно указывал, что психологическое представление о простом и далее неделимом элементарном ощущении физиологически раскрывается как чрезвычайно сложный результат возникновения, проведения, трансформации и координирующего торможения нервных влияний и импульсов, движущихся от мест исходного раздражения до больших полушарий. В отношении кинестетических импульсов И. П. Павлов подчеркивал, что они в значительнейшей части идут не в кору, а в низ-

Шийе отделы мозга. Эти влияния с рецепторов мышц и суставов на вегетативную сферу под именем моторно-висцеральных рефлексов систематически изучаются нашей лабораторией.

Первые результаты наших исследований были опубликованы М. Р. Могендовичем (1946), В. И. Бельтюковым и М. Р. Могендовичем (1947). Затем в работу включились другие наши сотрудники — А. К. Чуваев, Г. Е. Скачедуб, Г. З. Чуваева, Т. П. Романова, А. Г. Маркин, М. Г. Рыклин, а также работники других лабораторий. На основании многочисленных исследований, начиная от спинальных рефлексов лягушки до высших реакций человека, мы убедились в том, что высоколабильная регуляторная система локомоции подчиняет себе в порядке «усвоения ритма» (А. А. Ухтомский, Н. В. Голиков) менее лабильный аппарат управления внутренними органами и таким образом вегетатика подчиняется моторике посредством моторно-висцеральных рефлекторных механизмов различных уровней центральной нервной системы. Нам стало ясно, что целый ряд актуальных вопросов из области взаимодействия органов не может быть разрешен без изучения широких и существенных влияний кинестетической афферентной системы на весь организм.

В соответствии с принятым нами принципом классификации, мы делим все рефлексы с мышечнотуставного аппарата на три группы: моторно-моторные (т. е. рефлексы саморегуляции мышц), моторно-висцеральные и моторно-сенсорные. Сюда входят как безусловнорефлекторные, так и условнорефлекторные кинестетические влияния на локомоторный аппарат, на внутренние органы и на состояние сенсорной сферы.

Выше мы указывали, что вслед за Ч. Беллом (1830) и Ч. Шеррингтоном (1906) большинством ученых за кинестезией признавалась лишь возможность замкнутых рефлексов кольцевого типа, т. е. в пределах локомоторного аппарата. Но в последние годы некоторые зарубежные авторы приблизились к нашей точке зрения. Так, Асмуссен и Нильсен (E. Asmussen, M. Nielsen, 1955) предполагают, что при тяжелой работе происходит сужение сосудов в неработающих органах, обусловленное рефлексом с проприоцепторов работающих мышц.

О значении кольцевого ритма в жизнедеятельности организма говорил А. Ф. Самойлов (1930). В связи с опытами И. А. Ветихина и др. на мышечном кольце медузы, Майнса (Mins) на сердце рыб и черепах, и своими на сердце черепах А. Ф. Самойлов пришел к мысли, что и рефлекторный тонус скелетных мышц есть такое же проявление кольцевого ритма. Он писал: «Мышцы играют не только роль нашего рабочего органа, мышцы в то же время — своеобразный и по праву изначальный орган чувств нашего тела. В мышце между ее волокнами заложены особенные чувствительные образования... Сокращение мышцы производит механическое раздражение нервных чувствительных окончаний в мышце; идущие отсюда сигналы контролируют, направляют

в порядке рефлекса мышечную иннервацию и руководят, таким образом, сокращением мышцы» (1946, стр. 257).

Кольцевой нервной механизм участвует, по-видимому, в регуляции метаболизма всех органов и, в частности, скелетных мышц. Исследования последних лет (Р. В. Чаговец, 1951; Н. Н. Яковлев, 1953; и др.) показали усиление нервной трофики мышц под влиянием тренировки. Можно полагать участие в этом процессе мышечно-суставных рецепторов, подобно тому, как висцеральные рецепторы участвуют в регуляции обмена веществ внутренних органов (Эйлер и Лилиестранд, 1935). В этих случаях говорят о «нутритивном рефлексе» (Гесс — Hess, 1930). Рефлекторно регулируемое изменение метаболизма мышечной ткани происходит независимо от регуляции кровоснабжения (И. П. Павлов), но в норме параллельно с ним. Поэтому сужение сосудов мышцы не вызывает патологических нарушений в ней, так как соответственно уменьшается интенсивность метаболизма.

Известно, что при общей иммобилизации как без наркоза, так и посредством наркоза у животного развивается гипотермия (П. М. Граменицкий, 1952). Термометрия мышц, произведенная этим автором, показала, что их температура у нормальных животных также подвержена постоянным колебаниям, часто более значительным по масштабу, чем колебания температуры головного мозга. Мы полагаем, что эти колебания температуры мышц могут явиться в свою очередь раздражителями мышечных рецепторов.

Дрожание, вызванное охлаждением тела у человека и животных, не только является мышечной работой, непосредственно повышающей обмен веществ и теплопродукцию мышц, но одновременно раздражает проприоцепторы. Возникающие при этом афферентные импульсы рефлекторно способствуют общему повышению обмена веществ и теплообразования. Изучение реакций симпатэктомированных собак при холодовом раздражении показывает, что и анимальная нервная система играет важную роль в вегетативных приспособительных механизмах при общем охлаждении тела.

Однако имеются некоторые особенности в поведении собак и кошек, лишенных симпатико-адреналовой регулирующей системы. У симпатэктомированных собак драка оказывает весьма незначительное влияние на кровяное давление, а у симпатэктомированных кошек во время драки происходит даже падение кровяного давления (Бакк, Броуга и Гейманс — Back, Brouha, Heymans, 1934; Розенблют и Кеннон — Rosenblueth a. Cannon, 1934 и др.). Возможно, что это зависит не только от видовых различий в реактивности вегетативной нервной системы (Бендер и Вейнштейн — Bender a. Weinstein, 1940), но и от видовых различий в развитии кинестезии. Некоторые данные по последнему вопросу имеются у П. А. Некрасова (1955).

По вопросу о влиянии мышечных движений на кровообраще-

ние в головном мозгу имеется прекрасная работа А. Ф. Лазурского (1900), вышедшая из лаборатории В. М. Бехтерева. На основании экспериментальных исследований на собаках, А. Ф. Лазурский возражает Моссо (Mosso) и другим авторам о якобы существующем антагонизме между кровоснабжением мозга и всего остального тела. Автор утверждает, что, наоборот, возможно одновременное усиление кровообращения в мозгу и на периферии тела, в частности в скелетной мускулатуре. А. Ф. Лазурский фактически показал, что работа мускулатуры тела всегда сопровождается усилением кровообращения в двигательных центрах коры и указывал на активный характер этого усиления: «...Возбуждение психомоторной области мозговой коры играет важную роль в происхождении той гиперемии мозга, которую мы наблюдаем во время бега, особенно в первые моменты его» (стр. 269). Другое дело, насколько велика эта гиперемия мозга по сравнению с гиперемией работающих мышц, — в мозгу она значительно меньше. По вопросу о механизме, посредством которого мышечные движения влекут за собою гиперемию мозга, А. Ф. Лазурский говорит, что он «очень сложен и мало разработан». «Из наших опытов можно заключить, что важное значение в решении этого вопроса должен играть тот факт, что центральная нервная система (психомоторная область мозга) сама участвует в работе. Известное влияние (по крайней мере на частоту сердечных ударов) оказывает также раздражение периферических окончаний чувствующих нервов во время мышечных движений. Влияние химических продуктов работы и измененных дыхательных движений, по-видимому, гораздо менее сказывается на мозговом кровообращении, по крайней мере в первые минуты бега» (стр. 273).

Эти строки показывают, насколько близка была уже в то время школа В. М. Бехтерева к признанию ведущего значения нервной регуляции и роли кинестезии в приспособлении кровообращения к потребностям мозга и мышц. И. А. Ветохин и Г. В. Первушин (1940), изучая церебральную плетизмограмму у человека с дефектом в черепе при эпилептических припадках, мышечных движениях и эмоциях, отметили увеличение объема мозга при всяком мышечном напряжении и при глубоком вдохе.

По-видимому, существует общая закономерность в отношении влияния раздражения анализаторов на кровоснабжение их центральных концов. Так, пользуясь в экспериментах методикой «окна в черепе», Шмидт (1936) показал усиление кровообращения в затылочной области коры больших полушарий при раздражении зрительного анализатора. Б. Н. Кловский (1942) установил, что раздражение вестибулярного аппарата вызывает расширение сосудов мягкой мозговой оболочки в лобно-теменной области коры.

Интересное клиническое наблюдение этого рода привели не-

давно Гофф и Зейтельбергер (Hoff u. Seitelberger, 1952). У больного с гемангиомой головного мозга в затылочной области над зоной опухоли прослушивался пульсирующий шум. Этот шум усиливался при раздражении зрительного анализатора ярким светом, и ослаблялся при закрывании глаз. В последнее время А. А. Кедров и А. И. Науменко (1954) разработали новую электроплетизмографическую методику в целях изучения внутричерепного кровообращения в норме и патологии.

Весьма вероятно, что не только анимальные, но и вегетативные процессы, происходящие в организме, сопровождаются усилением кровообращения в головном мозгу. Недавно А. К. Хашимов (1955) обнаружил, что во время пищеварения увеличивается кровоснабжение как пищеварительного аппарата, так и головного мозга. Однако главная роль здесь принадлежит двигательной (локомоторной) сфере организма. Отмечая, что раздражение той или иной афферентной системы сопровождается усилением кровообращения в соответствующих частях (анализаторах) головного мозга, мы вместе с тем далеки от того, чтобы считать возбудимость нервных центров лишь результатом их кровоснабжения. Школа В. М. Бехтерева давно указывала на ошибочность такого взгляда (М. Н. Жуковский, 1898). Такова же и позиция А. А. Ухтомского в этом вопросе.

Очевидно, что работающая мышца (тем более группа мышц) является мощным источником афферентных импульсов, распространяющихся через разные этажи центральной нервной системы на всю вегетативную сферу. Нами это показано в отношении органов кровообращения, пищеварения и экскреции. По нашему мнению, в этом и заключается основной рефлекторный механизм приспособления вегетативных функций к потребностям организма во время мышечной деятельности. Естественно, что чем интенсивнее эта деятельность, тем сильнее изменяются функции внутренних органов. Эти изменения не однозначны. Например, функции кровообращения и дыхания при определенном способе мышечной деятельности усиливаются, а функции пищеварения могут быть при этом угнетены. Напомним, в частности, что И. П. Павлов неоднократно указывал даже на антагонизм, существующий между пищевой двигательной и секреторной (слюнной) реакциями у животных. Моторно-висцеральные рефлекторные взаимоотношения занимают определенное место в функциональной мозаике коры и подкорковых центров.

В частности, в отношении поля 6 коры известно, что сюда наряду с афферентными импульсами от мышечно-суставного аппарата приходят импульсы от висцеральной мускулатуры. Таким образом, это поле включает в себя концы разных анализаторов — не только кинестетического, но и висцерального. В цитоархитектоническом исследовании мозга детей разного возраста И. И. Глезером (1955) установлено, что в корковом ядре двигательного анализатора происходят закономерные морфологические

Изменений (пирамидизация) в постнатальном онтогенезе. Любопытно, что поле 6 является к моменту рождения менее зрелым по своей тонкой структуре сравнительно с полем 4, но затем развивается более быстрым темпом.

Возможно, что это связано с интенсивным становлением моторно-висцеральных рефлексов после рождения.

Э. И. Аршавская (1946) поставила своей задачей выявить характер сопряженных реакций сердечно-сосудистой системы и дыхательного аппарата в различные возрастные периоды при раздражении центральных отрезков nn. *ischiodioi*, *mediani*, *lingualis*. Опыты ставились на щенках с регистрацией кровяного давления и дыхания. Конечно, применение такого способа раздражения не дает возможности разделить афферентные системы, но все же обращает на себя внимание тот факт, что из указанных нервов раздражение язычного нерва (как чисто экстероцептивного) вызывает реакции в вегетативной сфере, онтогенетически позже других, а именно через 1—17г месяца после рождения, тогда как срединного нерва — с 8—10-го дня, а седалищного — с 15—18-го дня, (оба нерва содержат множество проприоцептивных волокон). С нашей точки зрения данный факт следует рассматривать как первое приближение к доказательству врожденности некоторых моторно-висцеральных рефлексов. Попутно заметим, что по данным Э. И. Аршавской такой безусловный висцеро-висцеральный рефлекс как реакция сердца и сосудов на раздражение слизистой оболочки трахеи отсутствует у щенков раннего возраста и появляется лишь через месяц после рождения.

П. И. Кургановский и Л. Я. Балонов (1955) изучали изменения сердечной деятельности при ориентировочной реакции у детей в возрастном аспекте. Ими установлено, что чем слабее двигательная ориентировочная реакция, тем меньше изменяется деятельность сердца. Наиболее сильны обе реакции в возрасте от 3 до 5 лет, затем с возрастом они уменьшаются.

Итоги данной главы дают основание сказать, что полная слаженность, высокая координированность всех функций организма, в том числе вегетативных, существующая во время физического труда человека, достигается прежде всего посредством центральной нервной системы при обязательном участии двигательного (кинестетического) анализатора. На эту проблему мы обращаем внимание врачей всех специальностей, так как здесь открываются широкие перспективы для теории и практики. Этим оправдывается и введение нами нового термина — моторно-висцеральный рефлекс.

Более подробный разбор соответствующих материалов дан в последующих главах.

ГЛАВА ДЕВЯТАЯ

ВЛИЯНИЕ МЫШЕЧНОЙ РЕЦЕПЦИИ НА СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТУЮ СИСТЕМУ

Соотношения, существующие между мышечной деятельностью и аппаратом кровообращения, уже около 100 лет привлекают внимание физиологов и клиницистов. Факт изменения разных сторон функционирования сердечно-сосудистой системы при физической работе подтверждается всеми исследователями, занимавшимися этим вопросом. С соответствующими наблюдениями мы встречаемся в исследованиях Клода Бернара (1859), Маррея (Marey, 1863), И. Р. Тарханова (1880), Шово и Кауфмана (Chauveau et Kaufmann, 1887) и др. Людвиг и Щелков еще в 1861 г. установили, что сократительная деятельность скелетной мышцы сопровождается расширением ее сосудов, однако механизм этого явления долго оставался неизвестным. И. М. Сеченов в 1867 г. обнаружил, что его знаменитый опыт с раздражением промежуточного мозга лягушки кристаллом соли ведет к торможению не только локомоторной сферы, но и сердечной деятельности.

Большой интерес представляет также относящееся к этому вопросу наблюдение И. П. Павлова, сделанное им при изучении регуляции кровяного давления. В статье «Блуждающий нерв как регулятор общего кровяного давления» (1883) он отмечает, что каждое движение животного приводит к кратковременным, длящимся несколько секунд изменениям кровяного давления — повышению, сменяющемуся понижением, после чего кимограмма возвращается к прежнему уровню. Это попутное и весьма важное наблюдение И. П. Павлова показывает, что естественное (так называемое «самопроизвольное») сокращение мышц закономерно отражается на кровообращении, и в этом преимущество данного наблюдения перед работами других авторов, применявших для Пл'ого искусственное (электрическое) раздражение афферентных мышечных нервов (Aon — Asp, 1867; Тенгвалл — Tengwall, 1895; Гент-Ilunt, 1899; Винсент и Камерон — Vincent a. Cameron, ИНГ»; Ярошп Jnmsdii, 1925; и др.).

К настоящему времени накоплены многочисленные факты и наблюдения на животных и людях, в которых устанавливается более или менее определенное соотношение, координация между мышечной работой и функциональным состоянием сердечно-сосудистой системы. Сердце и скелетная мускулатура находятся во взаимодействии. В частности, отмечена особо тесная связь между левой рукой и сердцем: яри некоторых заболеваниях сердца боли иррадируют преимущественно в эту руку. И наоборот, с левой руки легче вызываются нарушения при некоторых заболеваниях сердца, например спазм коронарных сосудов. Такие больные не могут носить тяжести в левой руке, должны особенно беречь ее от охлаждения и прочих раздражений, ибо все это — путь к провоцированию приступа стенокардии. При наличии предрасположения такие приступы вызываются погружением руки в холодную воду (Маттес — Mattes, 1936). Вот еще одно чрезвычайно демонстративное клиническое наблюдение: «Однажды, — пишет Мэкензи, — придя к больному, страдавшему сильными припадками грудной жабы, я увидел, что он ест при помощи исключительно одной правой руки. На мой вопрос, почему он не пользуется и левой рукой, он отвечал, что боится делать это, так как иногда движения левой руки вызывали приступ».¹ Мэкензи добавляет, что этот больной умер несколько часов спустя, во время приступа. И. Я. Раздольский (1924) и С. И. Карчикян (1928) привели по этому поводу ряд клинических наблюдений, подчеркивающих, по словам С. И. Карчикяна, «тот неоспоримый факт, что между работой сердца и функцией левой руки существует самая тесная связь» (стр. 1582).

По наблюдениям Шриdde (Schridde[^] 1925), в случаях смерти от электрического тока, обусловленной нарушением деятельности сердца, у 90% больных травме подверглась левая рука. Высказано предположение (Г. Л. Френкель, 1946), что неоднократно отмечавшаяся смертельная опасность электротравмы левой руки (так называемая «тайна левой руки») заключается в рефлекторно возникающем при этом спазме коронарных сосудов.

Недавно Аск-Упмарк (Ask-Upmark, 1953) снова «подчеркнул, что у больных инфарктом миокарда в остром периоде следует избегать манипуляций на левой руке (пункция вен « т. п.).

Не только эта деталь, но и весь вопрос о соотношении между локомоторной деятельностью и работой сердца является очень важным. Я- С. Шварцман (1927) обнаружил следующее явление: если заставить человека сильно напрягать мускулатуру рук и в это время выслушивать сердце, то вместо ожидаемого усиления тонов или шумов наблюдается резкое заглушение их. Автор делает правильный вывод: «Описываемый мною рефлекс дает право полагать, что скелетная мускулатура функционально чрезвычайно интимно связана с сердечной мышцей, и не только опре-

¹ Мэкензи. Патология сердца. СПб., 1911, стр. 54.

деленные мышечные движения, но уже фаза напряжения я при- том даже небольшой какой-нибудь группы мышц отражается на функции сердечной мышцы» (стр. 1643). Зависимость тонов сердца от положения тела исследовали Энгельбертц, Лютцке и Ципп (P. Engelbertz, A. LfItcke u. Zipp, 1955).

В связи с этим следует указать, что недавно Кэннон, Рауле и Шефер (Cannon, Raule a. Schaefer, 1954) в экспериментах на животных изучали влияние на тонус сердца импульсов от передней конечности и установили, что раздражение различных нервных ветвей плечевого сплетения у кошки оказывает тормозящее дей- ствие на функции звездчатого узла.

Тем не менее интимный механизм влияния мышечной работы на функции сердечно-сосудистой системы до сих пор остается еще не вполне ясным. В этом отношении нельзя не согласиться с оценкой положения, данного авторами одного из руководств по физиологии труда: «Ведь только недостаточностью наших зна- ний можно объяснить тот факт, что при огромном количестве исследований, посвященных сердечно-сосудистой системе (какой физиолог труда не считал пульса и не обращался к аппарату Рива-Роччи?), мы лишь очень редко можем на их основании сделать сколько-нибудь определенные выводы и уже понятно ни- когда не в силах указать, какое взаимодействие каких именно факторов привело к найденному нами изменению» (Г. П. Кон- ради, А. Д. «Слоним, В. С. Фарфель, 1935, стр. 238).

Несомненно, что отсутствие изучения связи сдвигов функций сердечно-сосудистой системы с кинестезией является одной из причин, мешавших правильному пониманию и овладению меха- низмом влияния мышечной деятельности на аппарат кровообра- щения у человека (С. С. Груздев, 1889; П. К. Горбачев, 1890; В. И. Башмаков и Б. И. Ильин-Какуев, 1928; Б. Д. Кравчинский и И. Б. Шулутко, 1930; А. А. Рачков, 1954, и др.). Это относится не только к физиологии, но и к патологии. В этом также су- щественный дефект так называемой кортико-висцеральной теории.

Издавна накопленные по разбираемому вопросу многочислен- ные экспериментальные и клинические материалы мало что дают для познания механизма связи между мышцами и аппаратом кровообращения. Можно указать лишь единичные работы авторов, стремившихся обосновать его с точки зрения рефлекторной те- ории. Что касается нас, то мы считаем кинестезию одним из важ- нейших механизмов регуляции сердечно-сосудистой и других сис- тем организма.

Так же обстоит дело и с вопросом о влиянии мышечной ра- боты на состав крови. Имеются данные, что работа оказывает рефлекторное влияние на состав крови в отношении лейкоцитов (П. Д. Либерш, 1914; А. Гольдберг и М. Лепская, 1928; и др.) и тромбоцитов (Изаакс и Гордон — Isaacs a. Gordon, 1924). Интере- сно, что и исследования Шистовского, Аполлонова и Акциден-

ского (1929) на собаках интравенозное введение молочной кислоты в дозе 0,2 мл на 100 мл крови не дало изменений белой крови. Поэтому этиологию множественного лейкоцитоза объяснить образованием повышенного количества молочной кислоты в мышцах нельзя. Изменение химизма крови под влиянием работы отметили Т. Т. Гуреев (1928) и А. Гольдберг, М. Лепская и М. Михлин (1928). Влияние мышечного утомления на состояние гематоэнцефалического барьера изучали Г. Н. Кассиль, Т. Г. Плотицина и Э. Л. Ромель (1934).

Рефлекторные влияния на количество тромбоцитов в периферической крови исследовал Е. С. Иваницкий-Василенко (1936) и его сотрудники (М. С. Климова, 1936; В. И. Простякова, 1936; Л. Г. Макаров, 1936). Недавно Накамура (Nakamura, 1955) обнаружил связь между физической работой и эозинофилией и считает, что определение количества эозинофилов может быть использовано для установления степени утомления. Слэн и Аллердайс (Sloan and Allardyce, 1955) установили, что умеренная мышечная работа в течение 10 минут приводит к снижению количества тромбоцитов на 60 000 в 1 мм³. Переход из горизонтального положения в вертикальное тоже вызывает снижение количества тромбоцитов на 40 000. Румынские исследователи Ягнов и Фишер (Iagnov, Fischer, 1955) показали, что при введении крысам внутримышечно 2 мл желудочного сока человека число ретикулоцитов в крови увеличивается вдвое. Но если предварительно блокировать мышечные рецепторы 2% новокаином, то ретикулоцитоза не наступает, что говорит о рефлекторном механизме данного явления.

А. П. Егоров, один из авторов теории миогенных сдвигов крови, предложил воспользоваться фагоцитарной реакцией как индикатором степени спортивной тренированности. В работе А. П. Егорова и С. Пошерстник (1935) приводятся данные о влиянии мышечной работы в виде приседаний, в результате которой у здоровых людей отмечено понижение фагоцитарного индекса в среднем на 30%. По мере спортивной тренировки происходит уменьшение величины снижения этого индекса. Авторы предполагают участие в этом явлении нервно-психической сферы.

С. И. Метальников и В. Шорин (1926), Н. И. Головкова (1927), Н. А. Подкапаев и Р. А. Саатчиан (1928), Г. Г. Голодец и Н. В. Пучков (1939, 1947) экспериментально показали, что фагоцитарная реакция в организме регулируется центральной нервной системой. Известно, что наркотический сон изменяет реактивность организма (А. Д. Сперанский). В частности, это известно и в отношении лейкоцитоза (Р. И. Волинская, 1944; К. Г. Малышева, 1950). В наркозе иммуногашающее раздражение не сопровождается выработкой антител (П. А. Алисов, 1944).

В нашей лаборатории этот вопрос исследовала О. С. Шерстнева (1961) при изучении влияния хлорал гидр атл от наркоза на фаго-

цитоз у кроликов *in vitro*. В результате ею установлено, что наркоз резко понижает процент фагоцитировавших лейкоцитов. Так, с 26,2% фагоцитоз падает до 9,3%, а по Мереі прохождения наркоза восстанавливается и на 2-м часу доходит до 16%.

Далее следовало выяснить основной и принципиальный вопрос: чем обусловлено понижение фагоцитарных свойств крови в наркозе — непосредственным действием химического наркотика на кровь или же выключением высшего отдела центральной нервной системы. Для решения этого вопроса мы должны были произвести такие исследования, при которых наркотическое состояние вызывается без химического наркотика. Таким наркотизирующим фактором является электрический ток (электронаркоз).

Прежде всего следовало выяснить влияние электронаркоза на фагоцитарную функцию крови кроликов. На основании 17 опытов на 6 животных установлено, что процент фагоцитировавших лейкоцитов через 30 минут после начала электронаркоза падает в среднем на 22,8%. Следовательно, сам по себе электронаркоз снижает процент фагоцитировавших лейкоцитов в такой же мере, как и химический наркоз. Поэтому мы имеем основание предполагать, что фагоцитоз угнетается не непосредственным влиянием химического наркотика на кровь, а именно наркотизацией центральной нервной системы, т. е. выключением нервного механизма регуляции фагоцитарной реакции.¹

В последнее время изменение фагоцитарной активности лейкоцитов крови при возбуждении и торможении центральной нервной системы изучала А. Г. Гельдыева (1955) и др. Таким образом, существование рефлекторного механизма, регулирующего функции крови в связи с состоянием высшего отдела центральной нервной системы, является бесспорным.

Роль головного мозга в регуляции системы крови экспериментально различными методами изучали Н. С. Джавидян (в лаборатории Э. А. Асратяна, 1953), Е. И. Жарова (1953), И. Б. Козловская (1953), С. А. Чеонокова (1953), Н. М. Еремеева (1955). То, что этого рода влияния имеют сложнорефлекторную природу, показано в исследованиях А. А. Маркосяна (1953, 1955) с сотрудниками посредством условнорефлекторных, воздействий на скорость свертывания крови.

Мнение о том, что в рефлекторных механизмах регуляции кровообращения принимают участие афферентные импульсы от мышц, т. е. от проприоцепторов, возникло еще в прошлом веке. Па это указывал Аси (1867), получая прессорный эффект при раздражении центрального конца мышечных ветвей седалищного нерва. В дальнейшем многими исследователями подчеркивался

¹ Подробно эти и осл едет а:ii и я изложены в диссертации О. С. Шерст-іН'ііотт «Об изменениях фагоцитоза под влиянием магнитного поля, электро-ипркоза и химического наркоза», Молотош, 1051.

преимущественно преосорный характер влияния с различных афферентных нервов (Гейденгайн — Heidenhain, 1870; Ф. В. Овсянников и С. Чирьев, 1872; Кноль—Knoll, 1872; В. Я. Данилевский, 1885; и др.). Гроосман (Grossmann, 1897) проводил многочисленные опыты с раздражением различных нервов и показал, что отчетливый преосорный эффект получается при раздражении центрального конца nn. ulnaris, radialis, mediani, ischiadici, trigemini, glossopharyngei, тогда как при раздражении nn. facialis, accessorii, optici не обнаруживается изменений кровяного давления.

Преимущественно прессорный эффект раздражения многих нервов может быть имеет связь с наличием в них центростремительных волокон двигательного аппарата, тогда как большинство висцеральных центростремительных волокон дает чаще эффект депрессорного характера. Л. А. Орбели (1934) на основании полученных в его лабораториях экспериментальных фактов полагает, что прессорные аппараты являются филогенетически более древними, а депрессорные — более поздними. Биологически понятно, думается нам, что работа мышц должна прежде всего вызывать именно преосорный эффект.

В механизме рефлекторных влияний на кровяное давление И. П. Павлов придавал большое значение блуждающему нерву как регулятору общего кровяного давления. Его ученик А. М. Чешков (1902) писал, что блуждающие нервы являются чрезвычайно важным прибором для приспособления деятельности главных систем внутренних органов к условиям окружающей организм внешней среды. Это заключение основывалось, в частности, на опытах с мышечной нагрузкой, сделанных А. М. Чешковым на известной собаке по кличке Вагус.

Очень важно, что изменением интенсивности раздражения различных центростремительных нервов можно получить все переходы от падения кровяного давления до максимального его подъема (Мартин и Менденгалл — Marlin a. Mendenhall, 1915; Тигерштедт — Tiegerstedt, 1923; и др.). Роль высшего отдела центральной нервной системы в регуляции кровяного давления показана опытами Шпигеля и Яскина (Spiegel a. Yaskin, 1928): после перерезки среднего мозга раздражение центрального конца седалищного нерва вызывает значительно более интенсивное и длительное повышение кровяного давления, чем до децеребрации. Баркрофт и Флорей (Barcroft a. Florey, 1929) в опытах на собаках изучали влияние мышечной работы на тонус сосудов внутренних органов. При кратковременном беге наблюдалось побледнение толстой кишки и сокращение селезенки; при более длительном беге селезенка остается длительно сокращенной, а на толстой кишке наблюдается некоторое понижение тонуса кровеносных сосудов. Влияние мышечного дрожания на кровообращение, теплорегуляцию и другие вегетативные функции следует связывать с тем, что эта форма мышечной активности является,

подобно вибрационному механическому воздействию, сильным раздражителем кинестетических рецепторов. Рейну, Келлеру и Лёзеру (Rein, Keller u. Loeser, 1930) принадлежит окончательное и методически совершенное доказательство, что увеличение 'Кровообращения 8 работающей мышце вызывается рефлекторным путем, а не является результатом непосредственного действия на сосуды химических факторов.

М. Е. Маршак (1931), исследуя температуру кожи в-тех областях, где мышцы находились в состоянии статического напряжения, обнаружил четкое понижение температуры. При динамической же работе, -наоборот, наблюдалось повышение кожной температуры. Мы полагаем, что сжатие сосудов кожи, как и сосудов мышц, при статической работе имеет не механическое, а рефлекторное происхождение.

По исследованиям А. И. Смирнова (1926, 1928), высоко оцененным А. А. Ухтомским, большие полушария оказывают постоянное тормозящее влияние на центр блуждающего нерва; особенно активной в этом отношении является двигательная область коры.

А. И. Смирнов (1926) указывал: «Тормозная зона для центра блуждающего нерва находится >в какой-то интимной функциональной связи с моторными импульсами с коры мозга» (стр. 36).

П. Д. Олефиренко (1930) в лаборатории А. И. Смирнова сделал следующее интересное наблюдение: в хроническом опыте на собаке после удаления участка коры в области сигмовидной извилины проявилось устойчивое замедление пульса (до операции — 80 ударов в минуту, после операции — 45); при этом даже во время движения пульс у животного не повышался. Здесь ясно видно, что нарушение мозгового конца кинестетического анализатора выключило влияние мышечной деятельности на кровообращение. Эти данные также дают возможность предполагать, что регуляция большими полушариями моторно-виоцеральных рефлексов имеет безусловный характер.

Имеется еще несколько наблюдений этого рода. С. И. Фудель-Осипова (1941), изучая капиллярное кровообращение у человека при мышечной работе, заметила, что на покоящихся конечностях капилляры суживаются или закрываются; автор объяснила это рефлексом с «кожи, суставов и мышц. Затем С. Е. Рудашевский (1944), исследуя механизм афферентных влияний с кожи на сердце лягушки, попутно обнаружил, что растяжение скелетной мышцы затормаживало сердцебиения; (в связи с этим автор высказал предположение о возможности проприоцептивных влияний па сердце.

Таким образом постепенно накапливались отдельные факты о роли кинестезии в изменениях кровообращения при мышечной работе, но должным вниманием они еще не пользовались и в основном продолжала господствовать гуморальная теория. Требовалась систематическая разработка вопроса с целью доказательства чисто портного механизма, осуществляющего влияния с ре-

цепторов скелетных мышц — на деятельность сердца и сосудов. Первую работу экспериментального характера в этом направлении проводил по нашему заданию В. И. Бельтюков с 1945 г. Что касается теоретических предпосылок, то мы еще в 1941 г. в связи с проблемой внешнего и внутреннего в единстве организма указывали: «Примером тесного взаимодействия между проприоцепторами и внутренними органами (а, следовательно, interoцепторами) может служить тот факт, что сокращение поперечно-полосатой мышцы вызывает усиление ее кровоснабжения благодаря вовлечению в реакцию вазомоторов, учащение деятельности сердца, изменение дыхания и многих других, еще не вполне раскрытых функций» (стр. 96).

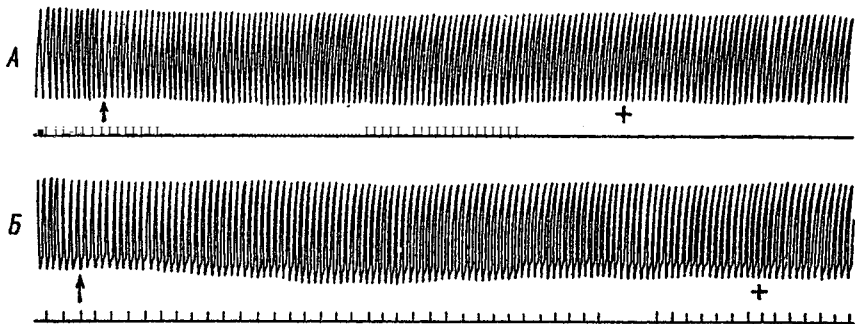


Рис. 44. Кардиограмма лягушки при растяжении икроножной мышцы.

А — груз 20 г; Б — груз 50 г. Стрелки обозначают момент растяжения, крестики — снятие груза.

В. И. Бельтюков изучал рефлекторные влияния адекватного раздражения проприоцепторов на деятельность сердца в обстановке, позволявшей в любой момент исключить участие гуморального фактора. Опыты ставились на децеребрированных лягушках с обнаженным сердцем и отпрепарованным дистальным концом икроножной мышцы; регистрация сердечной деятельности осуществлялась с помощью сердечного рычажка на кимографе (механическая кардиограмма). Опыт начинался спустя 30—60 минут после препаровки. Предварительно записывалась контрольная кардиограмма. После того как мы убедились, что она имеет совершенно равномерный характер, раздражали мышечные рецепторы, продолжая запись кардиограммы. Раздражение производилось в большей части опытов растяжением икроножной мышцы грузом 50—100 г. Часть опытов была поставлена с раздражением мышечных рецепторов передней лапки путем давления грузом. Во всех случаях принимались меры к исключению раздражения рецепторов кожи. В этой серии было поставлено 243 опыта.

Непосредственное наблюдение и анализ полученных кардиограмм показали, что в подавляющем большинстве случаев ре-

зультаты таковы: сперва, с началом раздражения кинестетических рецепторов, амплитуда сердечных сокращений понижается. Спустя некоторое время наступает противоположная реакция — увеличение амплитуды сердца; это увеличение происходит как за счет усиления систолы, так и за счет большего Диастолического расслабления. Типичные кардиограммы этого рода представлены на рис. 44.

В части опытов повышенная амплитуда вновь сменялась понижением и так повторялось несколько раз. После прекращения раздражения мышечных рецепторов эта волнообразность силы сердечных сокращений исчезала.

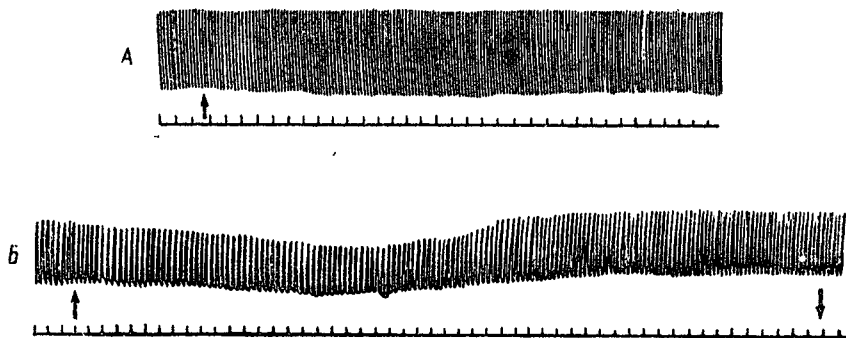


Рис. 45. Кардиограмма лягушки.

А — кратковременная и слабо выраженная фаза уменьшения амплитуды сердечных сокращений под влиянием растяжения икроножной мышцы (груз 100 г); *Б* — длительная фаза уменьшения амплитуды после 15 часов работы сердца в условиях эксперимента.

Стрелка обозначает начало растяжения мышцы.

Первая фаза — понижение амплитуды — начинается, как мы указывали, сразу после растяжения мышцы или в течение первых 5—10 секунд действия раздражителя. Она кратковременна — обычно через 10—20 секунд уже восстанавливается исходная амплитуда. Такое понижение амплитуды сердечных сокращений было отчетливо выражено в 64% опытов. В 6 случаях наблюдалось растягивание этой фазы до 3—5 минут.

Вторая фаза — увеличение амплитуды сердца — было отчетливо выражено в 73% опытов. Начало этой фазы сильно варьирует: в одних опытах она возникала через 15—20 секунд после начала раздражения мышечных рецепторов, в других — через 1—1/2 минуты.

Чаще всего отчетливое повышение амплитуды начинает наблюдаться через 40—50 секунд. Если для первой фазы характерна кратковременность, то вторая фаза значительно длительнее: продолжительность ее часто достигает 4—5 минут, после чего амплитуда сердца возвращается к исходной величине (рис. 45).

Абсолютное увеличение амплитуды различно в разных опытах. Измерения полученных кардиограмм показали ее величину от 0,5 до 2,0 мм (по записи на кимограмме неравноплечим рычажком).

Регуляция сердца с мышц передней и задней лапок была примерно одинаковой: с передней лапки (73 опыта) увеличение амплитуды наблюдалось в 52 опытах. С задней лапки (170 опытов) оно наблюдалось в 128 опытах. При этом изменений не наблюдалось в 58 опытах и в 5 было уменьшение амплитуды сердечных сокращений.

Параллельно с измерением амплитуды мы производили подсчет частоты сердечных сокращений. Пределы этих колебаний были незначительны («а 1—3 сокращения в минуту) и закономерной связи с раздражением мышц, по-видимому, не имели. Следовательно, оказывая вполне заметное влияние на силу сердечных сокращений, кинестетические раздражения не вызывают изменений в темпе сердечных сокращений у спинальной лягушки.

Совершенно иное наблюдалось на бульбо-спинальной лягушке (первоначальная остановка сердца с последующим увеличением амплитуды), но объяснение этого явления затемнялось неизбежно возникающими при этом у лягушки общими движениями в результате растяжения икроножной мышцы (моторно-моторный рефлекс). В дальнейших исследованиях с помощью электрокардиографа нам удалось уточнить этот вопрос и установить, что у бульбо-спинальной лягушки остановка сердца вызывается именно нашим раздражением проприоцепторов, так как реакция сердца предшествует возникновению общих движений животного.

В. Д. Глебовский (1949) произвел эксперименты, подобные нашим, но он воздействовал не на рецепторы, а раздражал индукционным током или механически центральные концы глубоких мышечных нервов. На спинальной лягушке он подтвердил полученные нами (В. И. Бельтюков и М. Р. Могендович, 1947; В. И. Бельтюков, 1947, 1948) данные, а на децеребрированных животных наблюдал также первоначальное торможение сердца, сменяющееся волной повышения амплитуды. В связи с опытами этого автора следует указать, что эксперименты с непосредственным раздражением нервов не равноценны раздражению рецепторов.

Итак, полученные в нашей лаборатории данные В. И. Бельтюкова с несомненностью доказали наличие рефлекторной регуляции деятельности сердца со стороны проприоцепторов.¹

Дальнейшие исследования в этом направлении проводил в нашей лаборатории с 1949 г. Г. Е. Скачедуб на бульбо-спинальных

¹ Подробно исследования В. И. Бельтюкова изложены в его диссертации «Об отдаленных нервных влияниях на деятельность внутрисиних оipawioB», Молотой, 1948.

лягушках. Регистрация деятельности сердца в его опытах производилась посредством кимографической записи кровяного давления в аорте, для чего он пользовался достаточно точным и вполне надежным воздушно-водяным манометром. Раздражение рецепторов производилось растяжением икроножной мышцы грузом 200—300—400 г.

Результаты 62 опытов этого рода показали наличие реакции во всех случаях почти исключительно в виде повышения кровяного давления. Латентный период равнялся в среднем 7,6 секунды. Следует отметить, что в большинстве опытов в момент подвешивания груза наблюдалось небольшое снижение кровяного давления в аорте. Но после непродолжительного снижения обязательно возникало устойчивое повышение его, что соответствует данным В. И. Бельтюкова.

С целью выяснения вопроса о влиянии на сердечную деятельность импульсов, возникающих в мышце при ее сокращении, В. П. Колычевым были проведены опыты на 50 осенних бульбоспинальных лягушках. Сердечная деятельность регистрировалась на кимографе. Воздействие оказывали на обнаженную икроножную мышцу индукционным током. Применялся ток такой силы, при воздействии которого не возникала общая двигательная (оборонительная) реакция животного.

Результаты показали наличие рефлекторных изменений сердечной деятельности (в 80 пробах из 115). Эти изменения в значительном числе опытов имели двухфазный характер, а именно: в начале воздействия на мышцу возникало небольшое угнетение сердечной деятельности с последующим более резким усилением ее, выразившимся в увеличении амплитуды и частоты сердечных сокращений. Иногда в начале раздражения мышцы наблюдалась даже кратковременная остановка сердца. В тех случаях, когда воздействие на мышцу индукционным током вызывало общую двигательную реакцию животного (моторно-моторный рефлекс), изменения сердечной деятельности носили в основном такой же характер, но были выражены более отчетливо.

Таким образом, при сокращении скелетных мышц наблюдается такая же реакция со стороны сердца, что и при ее растяжении (В. И. Бельтюков, 1947). Можно считать, что как при одном, так и при другом способе воздействия на мышцу лягушки изменения сердечной деятельности обусловлены проприоцептивными импульсами (моторно-висцеральный рефлекс). В нашей лаборатории И. Г. Урицкая наблюдала сокращения лимфатических сердец на бесполушарных лягушках и установила изменение ритма и силы сокращений от раздражения и растяжения скелетных мышц, т. е. от проприоцептивных влияний.

Е. А. Квасова и П. А. Некрасов (1950), еще раз показали влияние кинестетических раздражений на кровяное давление. В острых опытах на кошках при растяжении четырехглавой мышцы бедра наблюдали иррегулярный эффект. Рефлекторный механизм

этого эффекта подтвержден ими посредством перерезки задних спинальных корешков.

/В опытах Д. Г. Квасова и И. И. Науменкова (1951) на кошках подтвердилось повышение кровяного давления при электрическом раздражении центростремительных нервных волокон скелетных мышц. Такой же результат был получен Д. Г. Квасовым (1953) при раздражении подъязычного нерва. Мисаси и Де Сапия (Misasi et De Sapia, 1954) изучали влияние раздражения суставных и околосуставных тканей колена на кровообращение и дыхание. В острых опытах на кроликах при электрическом и механическом раздражении эффект зависел от силы воздействия: при слабых раздражениях кровяное давление понижалось, при сильных — повышалось.

Методическим недостатком последних работ является то, что в них, как и в старых работах Асп (1867), Теигвэлл (Tengwall, 1895) и др., раздражению подвергались не рецептары, а нервные проводники. (Как писал Ухтомский, «...экспериментальные раздражения обнаженных нервных стволов способны затемнять нормальные функции органов, ибо нормальная функция нервного прибора опирается на деятельность специальных рецепторов в кровях и органах, восприимчивых только к специальным, так называемым адекватным раздражителям»¹).

В работах нашей лаборатории, начатых в 1945 г. с применением адекватных раздражений мышечных рецепторов (В. И. Бельтюков и др.), этот недостаток был устранен. Он отсутствует также в тех наших опытах, где в качестве кинестетического раздражения применялось статическое напряжение в опытах на теплокровных животных и на человеке. Этим способом пользовались Н. Г. Кроль и З. А. Абрамова (1952) в лаборатории Н. К. Верещагина в экспериментах на собаках с выведенной в кожный лоскут соией артерией. В их опытах при статической нагрузке систолическое давление повышалось значительно меньше, чем диастолическое; пульсовое давление уменьшалось. Эти же авторы показали, что тренировка вызывает адаптацию сердечно-сосудистой системы к тем изменениям, которые эта система испытывает при выполнении мышцами статической работы.

Влияние статических напряжений на кровообращение и газообмен у человека изучалось многократно. Из отечественных авторов этим вопросом занимались К- Х. Кекчеев, Б. И. Немеровский и Л. И. Самсонова (1926), К- Х. Кекчеев и Л. И. Брайцева (1930), Я. М. Лобач и Р. А. Розенгард (1934), И. А. Ветохин (1935), В. С; Фарфель и Н. В. Хранилова (1935), В. К. Васильева и Л. И. Ильина (1935), В. В. Скрыбин (1950), Р. А. Шабунин (1955) и др. А. А. Бирюкович (1954), исследовавшая влияние статических усилий на артериальное давление у девочек 8—14 лет, также отметила значение тренировки в отношении сдвигов кровяного дав-

¹ А. А. Ухтомский. Собрание сочинений, 1, 1950, стр. 321.

дствия; это нашло отражение в более плавных колебаниях давления. Характерным в изменении давления после статической работы является резкое уменьшение пульсового давления за счет повышения диастолического, что продолжается еще некоторое время после окончания работы. А. А. Бирюкович признает рефлекторный механизм влияния мышечного напряжения на кровяное давление, но связывает его не с кинестезией, а только с сосудистыми рецепторами, раздражаемыми изменением давления в сосудах работающих мышц.

Многие из вышеупомянутых авторов вообще отрицают рефлекторный характер этих сдвигов. Они считают, что повышение кровяного давления объясняется механическим сдавлением кровеносных сосудов в статически напрягающейся мышце, что изменяет условия гемодинамики. Гипотеза эта становится явно недостаточной. Известно, что у физически крепких людей венное давление выше, чем у слабых, у молодых выше, чем у стариков (Р. Я. Письменный, 1938). Это тоже может рассматриваться как рефлекторное влияние с тонически активных мышц. Вопрос, видимо, не может быть решен вне теории моторно-висцеральных рефлексов (С. Н. Добронравов, 1955).

В нашей лаборатории изучением влияния статического напряжения на кровяное давление и дыхание занимался В. П. Колычев. В хронических опытах на 3 собаках применялась прерывистая статическая нагрузка, заключающаяся в поддержании на спине в течение 3—5 минут груза весом от 2 до 10 кг. Кровяное давление и пульс регистрировались на сонной артерии, предварительно выведенной в кожный лоскут на шее; дыхание записывалось пневмографом. Было проделано 92 опыта, из которых в 70% имело место повышение кровяного давления и усиление дыхания. В остальных опытах изменений не было.

В другой серии опытов на тех же животных В. П. Колычев применял другой способ воздействия на кинестезию, а именно кратковременную иммобилизацию конечности. Фиксация достигалась бинтованием здоровой задней конечности в состоянии флексии. Бинтование производилось таким образом, чтобы оно не нарушало циркуляцию крови в конечности. Таких опытов было проделано 18, из них повышение кровяного давления наблюдалось в 13, понижение — в 2 и без изменений — в 3. Дыхание в большинстве случаев усиливалось. Интенсивность реакций со стороны кровяного давления и дыхания была более выраженной при статическом напряжении, чем при иммобилизации конечности. Однако и в том, и в другом случае направление сдвигов было одинаковым. Мы полагаем, что главным источником импульсов в обоих случаях являются проприоцепторы. Последующие клинические наблюдения о влиянии гипсовой иммобилизации ноги на сосудистую реактивность рук у больных, проведенные нашей сотрудницей Т. П. Дмитриевой, наложены в главе 12.

Иного рода методикой для изучения рецепции конечностей в отношении влияния на внутренние органы является методика сосудистой изоляции.

Методика Хегера (1887), заключающаяся в сосудистой изоляции конечности при сохранении нервной связи ее с организмом, применялась многими исследователями, начиная с прошлого века (литература вопроса подробно изложена в монографии М. Г. Дурмишьяна, 1955). В одной из последних работ этого рода В. Н. Черниговский и А. Я. Ярошевецкий (1953) применили данную методику для изучения рецепции костного мозга у кошек. В условиях перфузии сосудов конечности жидкостью Тироде введение никотина, ацетилхолина и других химических раздражителей вызывало рефлекторные изменения кровяного давления и дыхания. Авторы предполагают, что костный мозг обладает хеморецепторами, однако не отрицают возможности (проникновения химического раздражителя в сосуды и мышцы конечности).

В том же году Ружевский (Ruzewski, 1953) в аналогичных методических условиях установил, что введение в конечность хлористого калия, ацетилхолина и гистамина вызывает повышение кровяного давления и усиление дыхания. Автор не исключает наличия, кроме хеморецепторов сосудов, специальных хеморецепторов мышц.

Необходимо сделать следующее общее методическое замечание. Обычно экспериментаторы, изучая влияние каких-либо афферентных импульсов на ту или иную вегетативную функцию, не обращают внимания на локомоторные реакции. Между тем, как это явствует из наших данных, наличие движений животного само по себе может сказываться, например, на деятельности сердечно-сосудистой системы. Поэтому для правильного анализа сдвига в деятельности внутренних органов необходимо каждый раз отмечать, возникали ли при афферентном раздражении мышечные движения или нет. Только в последнем случае экспериментатор имеет право утверждать, что именно примененный им раздражитель является причиной соответствующей вегетативной реакции.

Несомненно, что кинестетические влияния на внутренние органы имеют сложнорефлекторную природу, т. е. в них участвуют как безусловные, так и условные связи.

По-видимому, первое исследование по выработке условного рефлекса на сердце принадлежит Я. Л. Васильеву и В. А. Подерни (1930). Применяя метод электрокардиографии, они получили условный рефлекс ускорения сердечной деятельности у людей при подкреплении эмоциональным раздражителем (звук выстрела) или физическими упражнениями.

Условные рефлексы на сердце у детей при электрокардиографической регистрации были выработаны в 1932 г. Н. И. Красногорским совместно с Гуд (Good). Было установлено, что условна»

брадикардия вырабатывается значительно труднее, чем условная тахикардия (Красногорский, 1935).

О. П. Минут-Сорохтина, Г. Н. Сорохтин и К. Ю. Тургель (1934) выработали у людей условные рефлеюсы типа брадикардии. Н. И. Козин (1935) получил у детей условнорефлекторное повышение кровяного давления в ответ на звонок и на слово «звонок». Безусловным раздражителем были физические упражнения. Н. Н. Карауловский (1964) на основании своих исследований пришел к выводу, что при непрочном условном рефлексе на сердце, когда словесный сигнал вызывает слабое возбуждение В больших полушариях, процесс возбуждения иррадирует по коре, и, достигая пункта коркового представительства блуждающего нерва, повышает его тонус, что приводит к урежению сердечной деятельности. При более же прочном условном рефлексе, когда возбуждение достигает средней силы, возникает отрицательная индукция на центр блуждающего нерва, что сопровождается учащением сердечной деятельности.

С. Н. Добронравов (1955) в лаборатории Н. К. Верещагина, установив на здоровых молодых людях электрокардиографические изменения при статических напряжениях, подтвердил, что это есть моторно-висцеральный рефлекс. Р. А. Шабунин (1955) в той же лаборатории обнаружил, что статические усилия приводят к торможению как условных, так и безусловных сосудистых рефлексов человека, изучаемых методом плетизмографии. Это торможение имеет фазовый характер.

На основании этих и других экспериментальных данных, Н. К. Верещагин (1956) выдвигает свое объяснение феномена Линдгарда. Последний, как известно, заключается в том, что сразу после статического мышечного напряжения наступает кратковременное резкое повышение ряда вегетативных функций — обмена веществ, дыхания и кровообращения. Эту послерабочую вспышку функций Н. К. Верещагин рассматривает как следствие положительной индукции в корковых центрах, — индукции, возникающей на смену и на месте бывшего торможения от статического усилия.

Кстати следует заметить, что подобного рода реакции являются лишь конкретным выражением той универсальной закономерности в деятельности нервных центров, которую открыл Ч. Шеррингтон и наименовал «возбуждением вслед за торможением» — *postinhibitory exaltation*.

Ю. И. Данько (1956) при изучении условных рефлексов у человека (двигательных, дыхательных, сосудистых и слюнных) в процессе выполнения мышечной работы обнаружил фазовые изменения динамики нервного процесса в больших полушариях. Как во время выполнения работы, так и в послерабочем периоде. В частности, в последнем периоде имеет место фаза послерабочего возбуждения и затем фаза послерабочего торможения. Ю. И. Данько отмечает, что мышечная работа вызывает

многообразную корковую мозаику, связанную с повышенной функцией двигательного анализатора. Фазовый характер обратного влияния центра последующего возбуждения на центр предшествующего обнаруживается при взаимодействии корковых пунктов (Лян Чжи-ань, 1956).

По нашему мнению, основанному на собственных многочисленных экспериментальных исследованиях, как феномен Линдгарда, так и интересные факты, открытые в свое время в лабораториях А. А. Ухтомского и М. Е. Маршака, а также Н. К. Верещагиным с сотрудниками и Ю. И. Данько в последние годы, могут получить адекватное объяснение в механизме сложных рефлекторных реакций моторно-висцерального типа.

Однако (некоторые авторы продолжают применять старую неудовлетворительную трактовку вопроса не о рефлекторном, а о «волевом», т. е. произвольном происхождении этих реакций, и об особой роли в них лишь одной части вегетативной нервной системы в духе оставленной гипотезы Эппингера и Гесса о симпатикотониях и ваготониях. Теория моторно-висцеральных рефлексов включает в себя вегетативную нервную систему как эффекторный аппарат, но рассматривает взаимоотношения обеих частей (симпатической и парасимпатической) - в функциональном единстве и подчинении центральной нервной системе на различных ее уровнях.

Значительное применение в определении состояния и реактивности сердечной мышцы имеет электрокардиография. В результате довольно многочисленных исследований, проведенных на людях, занимающихся интенсивной мышечной деятельностью (как трудовой, так и спортивной), в основных чертах установлена картина сдвигов электрокардиограммы, возникающих при этой деятельности. Указанные сдвиги зависят от целого ряда факторов: от интенсивности и длительности мышечной нагрузки, ее характера, от состояния организма, от возраста, степени тренированности и т. д. Не считая необходимым излагать все эти работы подробно, укажем лишь важнейшие из них: К. Ф. Михайлов (1927), Я. И. Калминский и М. Туркельтауб (1932), С. Г. Моисеев (1934), Л. М. Рахлин и А. Я. Плещицер (1935), И. И. Костюков и С. Д. Рейзельман (1937), Н. К. Витте (1939), О. В. Кочаровская (1948), С. П. Летунов и Г. Е. Мотылянская (1951), Л. И. Фогельоон (1951), М. Н. Гунбина (1951), Н. И. Мартынова (1954), И. Б. Крамаренко (1955), В. В. Скрябин и С. Н. Добронравов (1955), С. Н. Добронравов (1955).

В систематических исследованиях В. И. Бельтюков изучал изменения электрокардиограммы человека в начальный момент статического усилия руки, а также безусловнорефлекторные и условнорефлекторные (через вторую сигнальную систему) компоненты этой реакции в возрастном аспекте. Полученные данные рассматриваются нами как моторно-висцеральные рефлексы высших уровней нервной системы.

Наблюдения проводились на практически здоровых **ЛЮДЯЗС** в возрасте от 16 до 25 лет. Раздражение проприоцепторов создавалось путем сжатия испытуемым резиновой груши водяного динамометра правой рукой. Деятельность сердца регистрировалась электрокардиографически (в третьем отведении). На 108 испытуемых записаны по 3 электрокардиограммы: контрольная, при сигнале «приготовиться!» и при осуществлении сжатия груши. Кроме того, у половины испытуемых записана электрокардиограмма и после работы. Во всех случаях исследование проводилось в положении лежа.

Подсчет биений сердца по электрокардиограмме выявил в среднем следующее: в исходном состоянии частота сокращений сердца равна 70 в минуту. Словесный предварительный сигнал «приготовиться!» вызывал учащение сердцбиений в среднем до 73,3, а сама работа доводила учащение до 85,6. Таким образом, условный сигнал (словесный раздражитель) вызывал лишь незначительное учащение сердечной деятельности — на 4,7%, тогда как безусловный раздражитель проприоцепторов — мышечное напряжение — вызвало учащение на 22,3%. Этим устанавливается, что в сложнорефлекторной реакции сердца на мышечную работу главную роль играет безусловнорефлекторный механизм регуляции. Анализ электрокардиограмм, записанных после данной функциональной пробы, показал, что сразу после прекращения мышечного напряжения ритм сердца уменьшается и вскоре возвращается в исходное состояние.

Следует заметить, что такого рода результат был получен не у всех испытуемых. Так, при сигнале «приготовиться!» учащение сердцбиений наблюдалось у 81 человека (75%), у 18 человек (17%) наблюдалось, наоборот, урежение, а у 9 человек (8%) изменений в ритме сердца не было. При мышечном напряжении результаты получились более однообразными: учащение сердцбиений обнаружено у 104 испытуемых из 1.08; у 2 наблюдалось незначительное замедление (на 1—2 биения в минуту) и у 2 изменений не было. У большинства испытуемых учащение сердцбиения при работе превышало И сокращений в минуту и у многих достигало 25—30 и даже больше (рис. 46).

Представляет интерес парадоксальная реакция сердца, наблюдавшаяся у части испытуемых под влиянием положительного словесного раздражителя. Это явление требует специального исследования. Такого рода извращение характера рефлекторной **реакции** является показателем фазового состояния нервных центров, что в известных пределах может быть иногда свойственно и здоровым лицам. В патологии же подобного рода явления встречаются довольно часто. Так, вместо ожидаемого, например, у опытного с инфарктам миокарда урежения пульса под влиянием физических упражнений можно получить тягчайшую тахикардию (И. К. Добровольский, 1955). И. А. Пеймер (1956) на электрокардиограмме наблюдал у больной с фазовыми состояниями,

возникшими под влиянием травмы головного мозга, замедление сердечной деятельности после команды, поданной для выполнения упражнения. И наоборот, вслед за указанием: «Лежите спокойно, не двигайтесь!» у этой же больной наблюдалось укорочение сердечного цикла.

Переходим к электрокардиографическим исследованиям детей. Из общих особенностей физиологии детского возраста отметим, что Я. Д. Каплан (1935) при изучении энергетических трат у детей на физическую работу установлено следующее: чем младше ребенок, тем выше его энергетические траты на одинаковую работу. С увеличением возраста увеличивается мощность работы, а энергетические траты на 1 кг/м работы уменьшаются.

Состояние сердечно-сосудистой системы у школьников всех возрастов изучал посредством пробы Крэмптона И. М. Пинкус (1931). Н. А. Шалков (1946) исследовал гемодинамику у здоровых и больных детей под влиянием физической нагрузки и установил, что на одинаковую нагрузку тренированные дети отвечали меньшим изменением кровяного давления, чем не тренированные. Восстановительный период всех функций кровообращения у больных с декомпенсацией по сравнению с здоровыми детьми значительно замедлен.

То, что мышечная (локомоторная) активность в процессе онтогенеза определяет состояние регуляторного аппарата (вагусной иннервации) сердца, показано работами лаборатории И. А. Аршавского (С. И. Еникева, 1954; В. Д. Розанова, 1954;

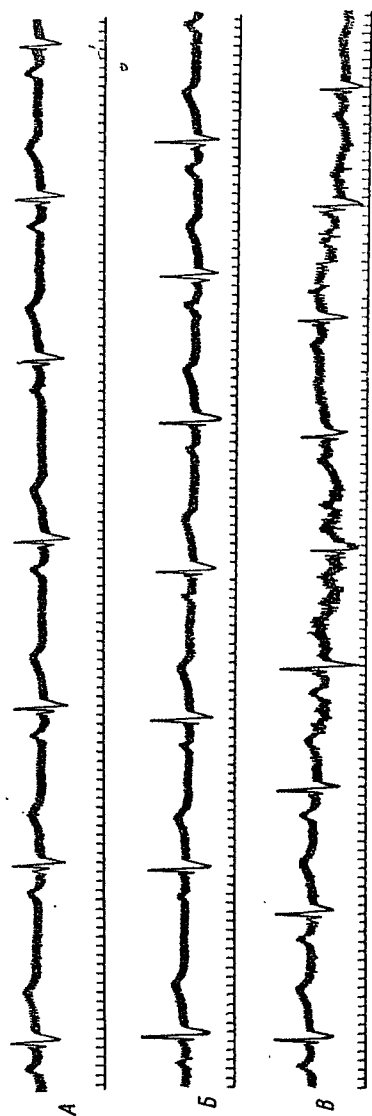


Рис. 46. Электрокардиограмма обследуемого Ю-на.

А — исходная электрокардиограмма в покое; Б — влияние словесного сигнала; В — влияние мышечного напряжения.

и др.). Установлено, что у детей лишь после 3 лет появляется значительно вараженный тонус вагусной иннервации и с возрастом он усиливается, приводя у хорошо физически развитых детей и подростков к снижению частоты сердечной деятельности. Что касается артериального давления, то оно, равняясь у новорожденных детей 60—70 мм Hg, уже к году достигает 100—105 мм. Йордан (Jordan, 1955) в исследовании, специально посвященном соотношениям ритма сердца и возраста, установил, что колебания частоты сердцебиений у молодых лиц значительны, у стариков — невелики.

По морфологическим данным Л. А. Кукуева (1955) к 7-летнему возрасту у ребенка все корковое ядро двигательного анализатора по степени зрелости приближается к мозгу взрослого, а в 12 лет вся кора цитоархитектонически вполне сходна с корой мозга взрослого человека. В связи с этим, очевидно, должно находиться и развитие моторно-висцеральных рефлексов у детей разного возраста.

С целью выявления роли условнорефлекторного и безусловнорефлекторного компонентов в усилении сердечной деятельности при мышечном напряжении у детей В. И. Бельтюков предпринял электрокардиографическое исследование школьников в возрасте от 7 до 15 лет. Методика была такой же, как и при исследовании взрослых. Изучению подверглись 233 школьника. Полученные результаты подтвердили данные, полученные нами на взрослых: условнорефлекторный механизм проявляется раньше, но изменения в деятельности сердца под влиянием сигнала предстоящей работы менее значительны, чем при самом сжатии динамометра. Оказалось, что у детей школьного возраста почти нет возрастных различий в реакции сердца на сигнал предстоящей работы. По-видимому, к 7-летнему возрасту уже сформированы влияния этого рода на сердце.

В отношении реакции сердца на безусловный компонент исследования, т. е. на мышечное напряжение, также нет существенного различия между школьниками младшего и старшего возраста. Если ритм сердца при сжатии динамометра детьми 7—9 лет увеличился в среднем на 18%, то у детей 10—15 лет увеличение частоты биений сердца при аналогичной работе достигало в среднем 21,2%. У взрослых старше 18 лет ритм сердца » тех же условиях увеличился на 26,4%. Как видно из этих материалов, рефлекторный механизм моторно-висцеральной регуляции у школьников оказывается немного менее развитым, чем у взрослых (рис. 47). Уже к 7 годам он оказывается сформированным в достаточной степени.

Два обстоятельства заставляют нас изменения, — полученные в деятельности сердца при мышечном напряжении, рассматривать как рефлекторные: 1) изменения в ритме сердца проявлялись сразу с началом раздражения рецепторов сокращением мышц; только в очень немногих случаях эти изменения реги-

стрировались на электрокардиограмме с скрытым периодом в 1—2 секунды; за это время не могли еще проявиться гуморальные изменения и оказать свое влияние на сердце; 2) учащение работы сердца проявлялось наиболее сильно в начале мышечной деятельности и постепенно уменьшалось.

С нашей точки зрения филогенетически и онтогенетически наиболее ранним, врожденным механизмом регуляции кровообращения при мышечной работе является безусловнорефлекторный, вызываемый раздражением мышечных рецепторов. Таким образом, моторно-висцеральные рефлексы безусловного характера являются той основой, на которой образуются условные рефлексы,

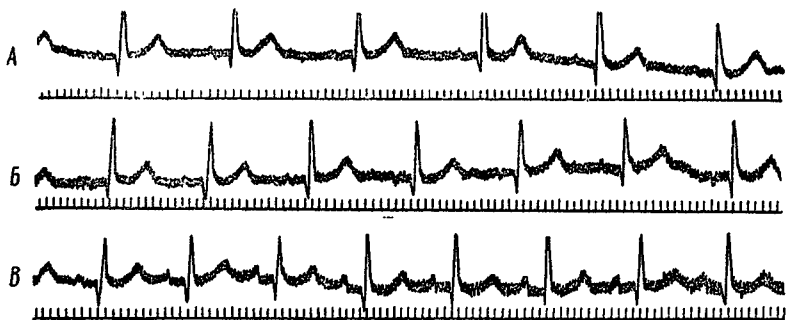


Рис. 47. Электрокардиограмма подростка К-на, 14 лет.

Обозначения те же, что и на рис. 46.

возникающие вследствие выработки с первых месяцев жизни животных и человека динамического стереотипа. Последний состоит из проприоцептивных и экстероцептивных сигналов, связанных с различными видами мышечной деятельности. У человека в этот стереотип включается и мощная вторая сигнальная система.

Имеются данные о влиянии тяжелых физических нагрузок на сердечную деятельность у собак (А. Г. Филиппова, 1955). В хронических опытах изучалось действие бега в топчаче с грузом на спине при регистрации электрокардиограммы. Установлено, что электрокардиограмма в основном изменялась в своей конечной части (за счет зубца *T* и интервала *ST*). Наиболее резкие изменения наступали по прекращении нагрузки; автор говорит о роли центральных нервных механизмов, не указывая их конкретно.

Н. И. Аринчин с сотрудниками (1955) разрабатывали вопрос о тоне сосудов человека, в частности при физической нагрузке.

Воздействия на разнообразные анализаторы, в том числе и на кинестетический, вызвали сдвиги в сердечно-сосудистой системе, но благодаря активности нервных механизмов наступало выравнивание ее деятельности.

Действие некоторых факторов, вызывающих изменения в сердечно-сосудистой системе у животных, и механизмы этих измене-

ий могут и должны быть проверены на человеке. При наличии у человека второй сигнальной системы, связанной через посредство первой сигнальной системы со всеми частями организма, регуляция кровообращения у него имеет свои специфические особенности. Последние позволяют воспроизвести такие условия опыта, которые невозможно получить у животных, например произвольное апноэ. В плане наших исследований данный метод представляет тот интерес, что произвольная задержка дыхания может быть в некоторой степени аналогизирована со статическим усилением мышц конечностей, осложненным резкими сдвигами в газовом составе крови и нарушением нормальных афферентных импульсов с легких.

Метод произвольной задержки дыхания был введен в клинику В. А. Штанге (1914) как проба на состояние сердечной мышцы и выносливость к наркозу. Дальнейшее применение этой пробы принадлежит Гёнчи (Gönczy, 1924), И. Г. Макарову (1936), В. Г. Куневичу (1938) и др. В последнее время проба с произвольной задержкой дыхания используется в клинике внутренних болезней для оценки функционального состояния сердечно-сосудистой системы (Г. Ф. Ланг, 1950). Однако вопрос о влиянии произвольной задержки дыхания на состояние сердечно-сосудистой системы у здорового человека исследован недостаточно, хотя он существенен для физиологии труда и спорта.

Для изучения этого вопроса нами (М. Р. Могендович и А. К. Чуваев, 1956) произведено 172 наблюдения на 32 лицах.

В положении сидя измерялась исходная величина систолического и диастолического давления в плечевой артерии или записывалась плетизмограмма руки. После этого испытуемый произвольно задерживал дыхание на фазе спокойного вдоха, при этом продолжалось определение кровяного давления или записывалась плетизмограмма как в течение периода задержки дыхания, так и после возобновления дыхания. Продолжительность апноэ у разных лиц варьировала в значительных пределах — от 20 до 120 секунд. За это время производилось измерение давления в зависимости от длительности апноэ от 1 до 3 раз: первое через 15—20 секунд после начала апноэ, второе через 30—35 секунд и т. д.

В подавляющем большинстве наблюдений (85%) во время апноэ систолическое давление постепенно нарастало; чем продолжительнее была задержка дыхания, тем выше становилось давление, превышая исходное на 10—40 мм Hg. Если задержка дыхания производилась на фазе выдоха, то кровяное давление нарастало более быстро. Диастолическое давление, как правило, также повышалось, но в меньших пределах, вследствие чего пульсовое давление увеличивалось. По возобновлении дыхания давление еще продолжало повышаться, но затем быстро падало, в большинстве случаев ниже исходного уровня; через 1—3 минуты оно возвращалось к исходному уровню.

На плетизмограммах выявились следующие закономерности: тотчас же после начала задержки дыхания и в течение первых 15 секунд наблюдалось повышение уровня плетизмограммы, затем плетизмограмма падала и в течение всего периода апноэ держалась на этом уровне. После возобновления дыхания плетизмограмма снова повышалась и на длительное время оставалась выше исходной.

Таким образом, плетизмографические наблюдения выявили фазовые изменения в тонусе сосудов при апноэ, а именно: первая фаза — падение тонуса сосудов, отличающаяся своей кратковременностью; возможно, что вследствие этого она и не улавливалась при измерениях кровяного давления. Вторая фаза — более стойкое повышение тонуса сосудов на все время задержки дыхания.

Анализ сердечно-сосудистых изменений при произвольной задержке дыхания показывает необходимость считаться с двумя факторами регуляции: с одной стороны, несомненны условнорефлекторные тормозящие влияния на дыхательный центр, с другой — проявляется действие развивающейся при этом гипоксемии и гиперкапнии. Мы склонны отнести обнаруживаемые при плетизмографии двухфазные колебания, по крайней мере первую фазу, за счет условнорефлекторных и безусловнорефлекторных влияний с дыхательных мышц, дыхательных путей и легких. Явления гипоксемии, как мы увидим ниже, развиваются значительно позже изменений, возникающих в тонусе сосудов.

Исследованиями М. Е. Маршака (1953) и др. показано, что с помощью оксигеометра быстро улавливаются даже небольшие изменения в насыщении крови кислородом при мышечной работе в нормальных и гипоксемических условиях. Мы поставили серию опытов (25 наблюдений на 12 испытуемых) для определения изменения насыщения артериальной крови кислородом во время произвольной задержки дыхания.

На ушную раковину испытуемого надевался датчик оксигеометра. В положении сидя испытуемый задерживал дыхание на фазе спокойного вдоха. Во всех наблюдениях в течение первых 30—60 секунд отклонений содержания кислорода в крови не отмечалось; лишь позднее его количество падало. Это падение продолжалось и в первые 15 секунд после возобновления дыхания, а затем на протяжении следующих 15 секунд количество кислорода возвращалось к исходной величине.

Таким образом, первая фаза колебаний тонуса сосудов руки во время произвольной задержки дыхания предшествует явлениям гипоксемии и обусловлена, очевидно, другими влияниями. Известно, что между дыхательным и сосудодвигательным центрами существует функциональное взаимодействие; об этом свидетельствуют, в частности, наблюдения И. Р. Петрова (1930), П. Н. Веселкина (1933), А. И. Смирнова (1951) и др. Небезынтересно вспомнить указание Гилла и Флека (Hill a. Flack, 1908),

что при дыхании в замкнутом пространстве может быть достигнута более высокая конечная концентрация углекислого газа и более низкое содержание кислорода, чем при произвольном апноэ. Недавно Фоулер (Fowler, 1954) в исследовании предела произвольного апноэ при дыхании газовыми смесями нашел, что возбуждение дыхательного центра зависит не только от химических стимулов. Все это говорит об участии рефлекторных механизмов в поддержании апноэ.

Как показано исследованиями нашей лаборатории по анализу центральных механизмов апноэ (Е. М. Чукичев, 1953; Л. Б. Губман, 1956), торможение дыхательного центра осуществляется со стороны второй сигнальной системы через двигательный анализатор. Возможно, что в первый момент это торможение распространяется с дыхательного центра на сосудодвигательный, поэтому и возникает первоначальное кратковременное падение тонуса сосудов. В дальнейшем, по мере усиления торможения, в порядке положительной индукции тонус сосудодвигательного центра повышается.

Возможно, конечно, и прямое условнорефлекторное влияние при действии раздражителей первой сигнальной системы на сосудодвигательный центр. Для выяснения этого необходимы специальные исследования.

Известно, что умелая регулировка дыхания — ключ к регулированию кровообращения. Поэтому мы исследовали изменения в сердечно-сосудистой системе, возникающие при переключении носового и ротового дыхания. Целью этих исследований было установление роли рецептивной зоны верхних дыхательных путей в механизме сердечно-сосудистых изменений при произвольном апноэ.

У испытуемых в положении сидя при наличии спокойного и свободного носового дыхания производилось неоднократное изменение кровяного давления с помощью артериального осциллометра и записывалась плетизмограмма руки (исходные показатели). Затем испытуемому предлагалось дышать ртом, при этом на нос накладывался мягкий зажим. Давление крови измерялось тотчас после перехода с носового дыхания на ротовое, а затем неоднократно в течение последующих 5—10 минут. Через 5—10 минут испытуемому предлагалось перейти на носовое дыхание, при этом снова определялась величина кровяного давления.

В результате оказалось, что у 23 из 30 испытуемых переход с носового дыхания на ротовое и обратно сопровождался отчетливыми изменениями величины давления. У 15 человек произвольная смена носового дыхания на ротовое (без наложения зажима на нос) вызывала снижение кровяного давления на 10—15 мм Hg. У 8 испытуемых, у которых смена носового дыхания на ротовое сопровождалась наложением зажима на нос, наоборот, происходило повышение кровяного давления. В остальных наблюдениях отчетливых изменений давления не обнаружилось.

Отмеченные изменения возникали тотчас при переходе с носового дыхания на ротовое; новый уровень кровяного давления удерживался на протяжении всех 5—10 минут наблюдения и при переходе с ротового дыхания на носовое быстро возвращался к исходному.

При плетизмографических наблюдениях (73 опыта на 15 испытуемых) выявились закономерные двухфазные колебания тонуса сосудов руки. Тотчас после перехода с носового дыхания на ротовое (зажим на нос не накладывался) на протяжении первых 15 секунд наблюдалось кратковременное повышение плетизмограммы. Затем на протяжении 1-й минуты происходило постепенное понижение ее. В дальнейшем плетизмограмма постепенно возвращалась к исходному или оставалась на несколько более высоком уровне. При переходе к носовому дыханию плетизмограмма снижалась.

Известно, что в острых опытах на животных выключение из акта дыхания верхних дыхательных путей влияет не только на функции дыхательного центра, но и на функции сердечно-сосудистой системы, в частности происходит падение давления (К. Р. Викторов и В. К. Трутнев, 1935). Наши наблюдения о влиянии произвольного перехода с носового дыхания на ротовое и обратно показывают, что и у человека выключение нормального носового дыхания ведет к изменению состояния сердечно-сосудистой системы, выражающемуся в падении кровяного давления и двухфазных колебаниях тонуса сосудов. Участие рецепторного аппарата верхних дыхательных путей в регуляции кровообращения у человека осуществляется, очевидно, путем рефлекторного изменения тонуса сосудодвигательного центра. Возможно, что выключение раздражения афферентной зоны верхних дыхательных путей движением воздуха имеет значение для функциональных изменений сердечно-сосудистой системы во время произвольной задержки дыхания. Мы не останавливаемся на случаях повышения кровяного давления при наложении зажима на нос, так как здесь имеются особые условия, требующие специального анализа.

Динамику функционального состояния сердечно-сосудистой системы у большой группы молодых спортсменов разной квалификации на протяжении длительного периода тренировки (1 год) изучал наш сотрудник Я. Б. Губман в 1953 и 1954 гг. Было исследовано 230 человек, из них 180 имевших квалификацию спортсменов-разрядников. В качестве контрольной группы были взяты 50 здоровых молодых людей, не занимающихся спортом. На протяжении года спортсмены исследовались 4 раза: 1-й этап — сентябрь-октябрь, 2-й этап — декабрь-январь, 3-й этап — апрель-май, 4-й этап — сентябрь. Контрольная группа была обследована два раза — на 1-м и 3-м этапах.

Основная цель данной работы — изучить устойчивые изменения функций сердечно-сосудистой системы, возникающие в про*

цессе систематических занятий спортом. При этом нас интересовало влияние степени тренированности организма на показатели функций сердечно-сосудистой системы. Особенно важно было, наряду с изучением максимального и минимального давлений, определить, возникают ли изменения среднего артериального давления в процессе длительной тренировки, так как имеются утверждения (Вакез и Гомец — Vaquez, Gomez и др.) о неизменности его.

У испытуемых в состоянии покоя (сидя) определялся пульс и измерялось артериальное давление посредством осциллометра. Затем применялась видоизмененная ортостатическая проба: после предварительного 3-минутного спокойного лежания у испытуемого измерялось осциллометрически кровяное давление в положении лежа. После этого испытуемый спокойно садился и сразу (спустя 4—6 секунд) снова производилось измерение. Подсчет пульса мы при этом не производили, чтобы уловить по возможности самые первые сдвиги кровяного давления.

Вторая функциональная проба заключалась в исследовании пульса после определения выносливости к статическому усилию руки (на половине максимальной силы посредством ртутного динамометра конструкции В. В. Розенבלата).

Л. Б. Губман обнаружил, что под влиянием систематической спортивной тренировки происходит повышение функциональных возможностей сердечно-сосудистой системы. Об этом можно судить как по пульсу, так и по уровню кровяного давления в покое. Частота пульса у спортсменов значительно снижалась. Наибольшим это снижение было на 2-м этапе исследования (в среднем на 4,6 ударов в минуту), совпавшим для большинства спортсменов с основным периодом тренировки. На 3-м этапе пульс снизился в среднем еще на 1,5 удара в минуту и стал равным 63,5, тогда как на 1-м этапе он был 69,6. На 4-м этапе, очевидно в связи с нерегулярной тренировкой или полным отсутствием ее в летний период у большинства спортсменов, отмечено некоторое увеличение средних величин пульса (на 1,6 ударов в минуту). Что касается неспортсменов, то у них существенных изменений не обнаружено: 71,9 ударов в минуту на 1-м этапе, 70,9 — на 3-м этапе.

Характерным для спортсменов являлось также меньшее (на 50%) учащение пульса после статического напряжения (к состоянию покоя), чем у неспортсменов. Этот факт, наблюдавшийся как на 1-м, так и на 3-м этапе исследования, демонстрирует различие в реактивности сердечно-сосудистой системы спортсменов и неспортсменов на мышечное усилие. Значительная разница отмечена на 1-м этапе в величинах пульса после мышечного напряжения у спортсменов и неспортсменов: пульс у последних был на 5,6 ударов в минуту больше (72,9 и 78,5). В дальнейшем, на 2-м и 3-м этапах, несмотря на увеличение силы и выносливости, у спортсменов наблюдалось снижение частоты пульса после

статического усилия в среднем по этапам на 5,9 и 6,9 ударов в минуту. У спортсменов на 3-м этапе подобных изменений не выявлено. Таким образом, меньшее мышечное напряжение у спортсменов сопровождалось большим учащением сердечной деятельности. Наоборот, функциональные возможности сердца спортсменов под влиянием тренировки значительно возрастали, что выражалось в меньшем учащении сердцебиений.

Осциллометрические исследования спортсменов показали, что под влиянием систематической тренировки на протяжении года показатели артериального давления имеют тенденцию к снижению. Так, максимальное давление, составлявшее на 1-м этапе в среднем 118,4 мм Hg, на 3-м этапе снизилось до 115,8 мм. Минимальное давление на 2-м и 3-м этапах стало ниже исходных величин 1-го этапа (64,3 мм) соответственно на 4,0 и 4,4 мм Hg. Среднее артериальное давление у спортсменов находилось в пределах 70—90 мм Hg и составляло на 1-м этапе в среднем 81,9. Под влиянием тренировки оно несколько снизилось (на 2-м этапе на 5,4 мм) и в дальнейшем (на 3-м этапе) оставалось относительно стабильным. Осциллометрический индекс у спортсменов в исходном состоянии, т. е. на 1-м этапе, равнялся в среднем 20,4 мм и был на 2,6 мм выше, чем у спортсменов, что связано, по-видимому, со снижением тонуса сосудов и более высоким в покое ударным объемом сердца у спортсменов. На 4-м этапе в связи с частичным или полным прекращением тренировки большинством спортсменов возникла тенденция к увеличению кровяного давления по всем показателям по сравнению с данными предыдущего (3-го) этапа исследования. Однако в целом показатели кровяного давления и на 4-м этапе остались выше исходных величин (1-го этапа).

Иные результаты получены при вторичном исследовании (3-й этап) спортсменов, где при относительно стабильном максимальном давлении (120 мм Hg на 1-м этапе; 119,4 мм на 3-м), все другие показатели слегка увеличились, в том числе и среднее давление (80,2 мм Hg на 1-м этапе; 83,0 мм Hg — на 3-м этапе).

Перемена положения тела (лежа — сидя) вызывает как у спортсменов, так и у спортсменов в большинстве случаев реакцию в виде небольшого повышения максимального и минимального давления (в пределах 5—10 мм Hg). Среднее давление чаще всего повышалось в аналогичных пределах. Осциллометрический индекс колебался как в сторону повышения, так и понижения в пределах 2—10 мм. Однако следует отметить, что под влиянием тренировки сдвиг кровяного давления при перемене положения тела имеет тенденцию к уменьшению. У хорошо тренированных спортсменов после перехода в положение сидя кровяное давление изменяется в меньшей степени, чем у менее тренированных.

Наши исследования подтверждают данные тех авторов (лаборатория С. П. Летунова и др.) которые не нашли константно-

сти среднего артериального давления. Йод влиянием систематической спортивной тренировки среднее давление имеет тенденцию к снижению, и у хорошо тренированных оно находится в пределах 70—80 мм Hg. Специфических различий во влиянии отдельных видов спорта на сердечно-сосудистую систему у представителей различных видов спорта нами не установлено. Полученные Л. Б. Губманом данные показывают картину тренировки моторно-висцерального рефлекса в процессе становления «спортивной формы».¹

* * *

Исходя из основной нашей задачи — всестороннего изучения взаимодействия скелетной мускулатуры с внутренними органами — мы предприняли дальнейшее исследование рефлекторных влияний на кровяное давление при раздражении афферентного аппарата мышц различными химическими и физическими агентами.

В литературе имеются единичные указания на возможное рефлекторное влияние продуктов мышечного метаболизма на кровообращение (Геринг, 1895) и дыхание (Филенэ и Кионка — Fillehne u. Kionka, 1896). Эти авторы выступали против гуморальной теории Цунтца и Гепперта (Zuntz u. Geppert), и указывали, что повышенная концентрация СО₂ может влиять на воспринимающие нервные окончания в мышцах. В последующем Фрей (Frey, 1931) вызывал повышение артериального давления путем инъекции фосфорной кислоты в мышцы задней конечности животного; после перерезки седалищного нерва повышения давления не наступало. Возможность рефлекторного влияния на кровяное давление химических воздействий на скелетные мышцы признает и Бергман (1936). Тем не менее, вопрос о рефлекторном влиянии химических факторов через рецептивный аппарат мышц на сердечно-сосудистую систему остается еще весьма мало изученным. Это относится не только к продуктам метаболизма, но и к фармакологическим веществам. В последнее время в контакте с нами этим вопросом занялся фармаколог В. И. Николаев.

Влияние внутриартериального и внутривенного введения некоторых химических раздражителей изучал в лаборатории В. С. Галкина А. Г. Бухтияров (1949). В острых опытах на кошках В. А. Федорова (1948) в лаборатории Г. А. Малова наблюдала рефлекторные изменения кровяного давления при введении эфирно-камфорной эмульсии и эфира в сосуды конечности, исключенной из общего круга кровообращения. Р. А. Арутюнян и Р. А. Дуринян (1954) в подобных опытах на собаках показали наличие рефлекторных влияний на кровяное давление с конечности:

¹ Подробно исследования Л. Б. Губмана изложены в его диссертаций «О физиологических особенностях двигательного аппарата и некоторых вегетативных функций в процессе систематической мышечной тренировки», Молотов, Н)Бб.

при Перфузии амилнитрита и хинина наблюдалось понижение давления, а при перфузии адреналина — повышение. А. С. Закс (1954), применяя индукционный ток для раздражения мышц бедра кроликов, наблюдал повышение кровяного давления; после внутривенного введения ганглерона в дозе 5 мг/кг автор обнаружил угнетение этих рефлексов.

Альбертацци (F. Albertazzi, 1955) установил, что после длительной иммобилизации гипсовой повязкой задних конечностей морских свинок (24—28 дней) перфузия этих конечностей в остром опыте показывает измененную реакцию на адреналин и ацетилхолин.

С вопросом о хеморецепции мышц связано исследование механизма гуморальных влияний с мышечной ткани на деятельность внутренних органов. Существовала теория, что различные вещества, выделяемые сокращающейся мышцей, поступая в кровь, достигают сердца, сосудов и других внутренних органов и непосредственно влияют на их функцию (Гепперт и Цунтц — Geppert u. Zuntz, 1888, Моссо — Mosso, 1893; и др.).

Эта теория в ее первоначальном виде потеряла свое значение, так как несомненно, что все реакции органов являются прежде всего опосредованными нервной системой с ее афферентным аппаратом. Из более поздних попыток обосновать прямое гуморальное влияние мышечных метаболитов укажем следующие. Окуно (Okuno, 1927) изучал влияние экстракта скелетной мышцы на сердце жабы; при слабой дозе получались положительный инотропный и слабый хронотропный эффекты; при более сильных концентрациях возникал угнетающий эффект на сердце.

А. Ф. Шарикова и С. Я. Рапопорт (1928), позже С. Я. Рапопорт (1934) подтвердили это в опытах с метаболитами мышцы теплокровных животных. Но оказалось, что точно такой же эффект дают и метаболиты разных других органов; печени, яичников, надпочечников, селезенки и щитовидной железы. Поэтому можно считать, что попытки доказать специфически регулирующее влияние веществ, выделяемых скелетной мышцей, на деятельность внутренних органов не оправдались. Главным механизмом этих влияний оказывается нервный в виде моторно-висцерального рефлекса. При этом мышечные рецепторы могут возбуждаться не только физическими, но и различными химическими факторами, в том числе и теми, которые образуются в мышце при ее деятельности.

Следует сказать, что изучение хеморецепции скелетных мышц в строго аналитическом эксперименте встречает большие методические трудности, которые существуют и в отношении висцеральных органов, когда речь идет о введении в них химических раздражителей. Тут и возможность резорбтивного действия, и возможность одновременного влияния не только на собственно мышечные рецепторы, но и на рецепторы, находящиеся в кровеносной системе мышц.

Изучение сдвигов в деятельности сердечно-сосудистой системы, возникающих под влиянием химических воздействий на мышцы, было начато в нашей лаборатории Г. Е. Скачедубом в 1949 г. Сперва он применил для этого по нашему предложению этиловый спирт. Животное (лягушка) подготавливалось к опыту так же, как и в предыдущих опытах, т. е. для записи кровяного давления и аорте. Обнаженная икроножная мышца, предназначенная для воздействия спиртом, соединялась с миографом для регистрации ее сокращений на барабане кимографа одновременно с записью кровяного давления. Были приняты меры к исключению возможности затекания спирта с мышцы на другие ткани. Кусочки фильтровальной бумаги площадью 5—10 мм² смачивались спиртом и осторожно прикладывались к дистальной части мышцы. При этом из 35 опытов в 34 наблюдалось снижение кровяного давления с латентным периодом в среднем 5,6 секунды. Сокращений самой мышцы не наблюдалось; следовательно, возбуждение мышечных рецепторов данным химическим раздражителем возможно без сокращения мышечных волокон. Остается открытым вопрос, раздражаются ли при этом специальные хеморецепторы мышцы или те же рецепторы, которые возбуждаются растяжением и сокращением мышцы.

Дальнейшие эксперименты в этом направлении вела с 1952 г. Т. П. Романова на теплокровных животных (кроликах и кошках). Под легким наркозом обнажалась общая сонная артерия для регистрации кровяного давления посредством эластического манометра на барабане кимографа. Принимались меры для предотвращения свертывания крови. Раздражению подвергалась четырехглавая мышца бедра, для чего производилось предварительно обнажение этих мышц на обеих лапах.

В качестве непосредственных раздражителей мышц применялись следующие химические факторы: этиловый спирт, кислоты (серная, соляная, молочная), водный раствор иода и лимоннокислый натрий. Для сравнения с ними применялся ряд физических факторов: индукционный ток, аппаратурная вибрация (100 гц), температурный раздражитель (тепло) и механическая травма мышцы (разрез).

Длительность действия разных раздражителей была от 15 секунд до 2—3 минут. В некоторых случаях химические факторы иподились внутрь мышцы посредством инъекции. На протяжении нсего опыта обнаженные мышцы предохранялись от высыхания и охлаждения. В отдельных случаях в качестве обездвиживающего средства применялось кураре.

В начале опыта записывался исходный уровень кровяного давления; затем производилось то или иное воздействие на мышцу. Химические раздражители наносились в подогретом виде при помощи фильтровальной бумажки размером 2—2,5 см² или путем внутримышечной инъекции. Кровяное давление регистрировалось непрерывно как во время действия раздражителя, так и

после удаления его в течение нескольких минут. Интервалы lift* жду воздействиями зависели от скорости возвращения кровяного давления к устойчивому исходному уровню. Таких воздействий (проб) в опыте производилось 10—12 (иногда больше, если допускало состояние мышц). Эта серия состоит из 30 опытов (5 на кошках, 25 на кроликах). В этих опытах еще раз подтвердилось, что сердечно-сосудистая система является очень возбудимой к различным раздражениям внутренних афферентных приборов организма. Все применявшиеся в данной серии опытов химические и физические воздействия на скелетную мышцу оказывали то или иное влияние на кровяное давление. Рассмотрим их в отдельности.

Этиловый спирт на поверхность четырехглавой мышцы бедра применялся в 113 пробах и посредством инъекции в мышцу в 19 пробах. При этом за один раз в мышцу вводилось от 1 до 1,5 мл спирта 90°. В результате оказалось, что спирт, нанесенный на поверхность мышцы или примененный внутримышечно, в большем числе проб вызывал падение кровяного давления, в меньшем числе — повышение его или какие-либо другие изменения. Не было ни одной пробы без сдвига в системе кровообращения. Важно отметить, что этот сдвиг в большинстве опытов возникал в первый момент действия спирта на мышцу, латентный период обычно был равен 2—3 секундам, хотя в отдельных случаях изменения наступали значительно позже, что зависело, по-видимому, от функционального состояния нервных центров животного, вызванного различными, не всегда учитываемыми причинами. В связи с этим, очевидно, находится и тот факт, что даже у одного и того же животного одинаковые воздействия на мышцу не всегда вызывают одинаковые изменения кровяного давления. Только у половины исследованных животных наблюдалась однообразная реакция. Вид наркоза при этом значения не имел, так же как и глубина его. От последнего зависел не характер реакции, а степень выраженности ее. При глубоком наркозе (и при кураре) влияния с мышц на кровообращение значительно уменьшаются или совершенно исчезают.

При применении кураре влияния оказывались ослабленными по сравнению с опытами, проводившимися с наркотическими средствами (хлоралгидрат, уретан). Это позволяет думать, что кураре не только парализует двигательные нервные окончания, но понижает возбудимость кинестетических рецепторов. В связи с этим следует указать на гистологические исследования Г. Ф. Иванова (1951), в лаборатории которого Т. И. Богдановой найдено, что введение кураре лягушке в кровь уже через час влечет за собой резкое изменение афферентных нервных волокон и проприоцепторов икроножной мышцы, а двигательные волокна и пластинки при этом оказываются без изменений. Г. Ф. Иванов поэтому полагает, что обездвиживающее действие кураре яв-

ляется результатом первичного избирательного поражения афферентного аппарата мускулатуры.

В связи с раздражающим действием спирта на мышечные рецепторы возможно предположение, что алкоголь действует на нервные центры не только через кровь, но и через указанные рецепторы, изменяя (возможно, двухфазно) их возбудимость. Известно, что под влиянием умеренных доз алкоголя значительно улучшается способность различать тяжесть предметов, т. е. мышечно-суставные ощущения (Н. П. Кравков, 1918).

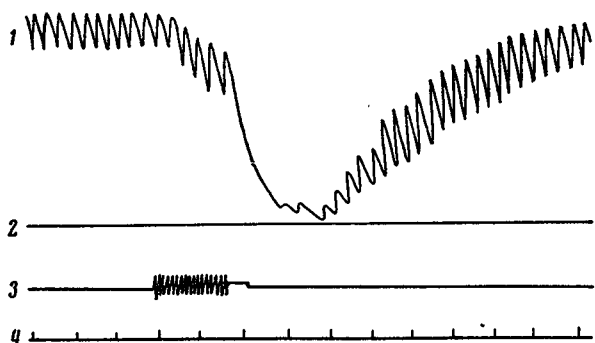


Рис. 48. Запись аортального давления лягушки при раздражении скелетной мышцы спиртом.

1—кровяное давление; 2—миограмма раздражаемой мышцы; 3—отметка раздражения; 4—отметка времени 5 секунд.

Фармакологи считают, что действие алкоголя на организм наступает после всасывания его в кровь и направлено в основном или исключительно на центральную нервную систему. При этом почти не учитывается возможность периферического действия алкоголя на сосудистые и тканевые рецепторы. В отношении сосудистой рецепции А. Г. Бухтияров (1949) экспериментально показал, что 32—35% раствор алкоголя в количестве 2 мл при введении в бедренную артерию вызывает прессорный эффект, а при введении в бедренную вену — депрессорный. При введении спирта в артерии и вены портальной системы наблюдался только прессорный эффект. Разницы в отношении характера изменений кровяного давления при введении алкоголя в селезеночную и кишечную артерии и вены, а также в воротную вену этим автором не отмечено. Так обстоит дело с сосудистой хеморецепцией в отношении алкоголя.

При детальном изучении истории вопроса мы обнаружили в литературе XIX века нечто близкое к вышеизложенному. Марсе (Marcet, 1869) произвел следующие три серии опытов. В I серии он изучал действие алкоголя на нормальных животных (лягушек и собак). Во II серии опытов у животных перерезались нервы конечности, на которую действовал алкоголь, при сохранении кровообращения в пей. В III серии опытов конечность оставалась

связанной с организмом только посредством нервов. В результате своих исследований Марсэ пришел к выводу, что алкоголь может действовать на нервные центры не только непосредственно, но и через афферентные нервы конечностей.

Однако все последующие фармакологи рассматривали влияние алкоголя лишь с гуморальной точки зрения, допуская возможность рефлекторного действия его только со слизистой желудка (Брунтон — Brunton, 1896).

Действие алкоголя на центральную нервную систему заключается в парабииотических фазах, через которые нервные центры мышц-антагонистов проходят не одновременно (например, разгибатель раньше впадает при этом в торможение, чем его антагонист). Таков один из возможных механизмов нарушения реципрокной иннервации, т. е. двигательной дискоординации при алкогольном опьянении (М. Р. Могендович, 1929, 1931). Теперь мы можем дополнить этот механизм центрального, автоматического действия алкоголя его рефлекторным действием, а именно через рецепторы мышц (рис. 48).

В. И. Николаев в нашей лаборатории показал на основании 300 проб на 138 лягушках, что даже 1% раствор этилового спирта, наносимый посредством фильтровальной бумаги на икроножную мышцу конечности, имеющую только нервную связь с организмом, вызывает рефлекс на сердечно-сосудистую систему. Эта концентрация близка к той, которая обнаруживается в мышцах наркотизированной алкоголем лягушки (микрометодика Е. Видмарка — Widmark). Можно считать доказанным рефлекторное действие слабых концентраций этилового алкоголя с рецепторов скелетной мышцы на вегетативные функции организма. Возникновение общих движений животного не меняет характера сдвигов кровяного давления, вызванных раздражением мышечных рецепторов. Так, прессорный и депрессорный рефлексы при наличии движений получались в одинаковом числе случаев. Кроме того, были опыты, в которых спонтанные движения животного сопровождалось, например, прессорным эффектом, а раздражение мышцы спиртом, тоже стимулировавшее движения животного, сопровождалось депрессорным эффектом. Следовательно, наблюдавшиеся нами сдвиги кровяного давления вызываются именно раздражением афферентной системы мышц и добавочные движения не изменяют характера этих сдвигов. Возникновение изменений кровяного давления при отсутствии движений животного указывает на то, что химическим раздражением мышечных рецепторов можно вызвать моторно-висцеральный рефлекс в чистом виде, т. е. не осложненный двигательной реакцией.

Это, однако, не означает, что движения, вызванные раздражением других афферентных систем (внешних и висцеральных), не будут вызывать сдвиги деятельности вегетативных органов, в частности сердечно-сосудистой системы. Эти сдвиги в подобных

случаях явятся интегральным результатом взаимодействия внешних и внутренних афферентных систем в борьбе за конечное поле, т. е. за вегетативный эффектор (принцип общего конечного пути). Вмешательство моторно-висцеральных рефлексов в подобных случаях необходимо учитывать.

В качестве других химических воздействий на мышцы нами применялись различные кислоты: соляная, молочная, серная (преимущественно в 2—3% растворах). Существенной разницы и действию отдельных кислот нами не отмечено, все они в большинстве случаев вызывали сдвиги кровяного давления; но в противоположность спирту, здесь больше половины проб вызывали прессорный эффект, в меньшей части опытов наблюдался депрессорный эффект. Иногда возникало волнообразное колебание кровяного давления. Латентный период реакции кровообращения на раздражение мышцы кислотами не превышал в большинстве проб 2—3 секунд.

Раздражение, кислотами и спиртом иногда применялось посредством инъекции в мышцу. Поэтому для выяснения вопроса о влиянии на кровяное давление механического раздражения, которое неизбежно при инъекции, в 16 пробах применялся вкол иглы шприца в мышцу без введения какого-либо вещества и изучалось влияние этого приема на кровяное давление. Из 16 проб в 14 вкалывание иглы в мышцу не сопровождалось никаким изменением кровяного давления и лишь в 2 пробах наблюдался очень незначительный эффект депрессорного характера. Кроме того, в 5 пробах применялась для контроля инъекция рингеровского раствора: при этом в 3 пробах рефлекс отсутствовал и в 2 наблюдалось незначительное повышение кровяного давления.

В качестве еще одного химического раздражителя мышечных рецепторов применялся водный раствор иода (1 :5000), который наносился на поверхность мышцы при помощи фильтровальной бумажки. В результате из 20 проб этого рода изменение кровяного давления наступило в 18 и имело в большинстве случаев депрессорный характер. Общая двигательная реакция при этом была отмечена в 7 пробах.

Следует считать, что иод оказывается специфическим раздражителем мышечных рецепторов, особенно учитывая то незначительное количество его, которое находится в водном растворе. Нели эта точка зрения утвердится, то она окажется полезной при рассмотрении вопросов физиологии и патологии щитовидной железы.

Лимоннокислый натрий (10% раствор) при воздействии на поверхность мышечной ткани также вызывал изменения кровяного давления. В 5 случаях из 10 наблюдался прессорный эффект, в 1 депрессорный, в 1 кровяное давление не изменилось, но появились волнообразные колебания кимограммы.

Реакция кровообращения на раздражение мышцы лимоннокислым натрием имеет некоторые особенности по сравнению

с другими химическими факторами. Важнейшая из этих особенностей— значительное удлинение латентного периода рефлекса на кровяное давление: в половине проб он осуществлялся лишь после удаления раздражителя (лимоннокислого натрия) с мышцы, т. е. через 30, иногда 60 секунд от начала воздействия. Наблюдались и другие интересные особенности. Так, в опыте № 21 после применения этого вещества отмечалось резкое удлинение латентного периода рефлексов на кровяное давление (до 2 и даже более минут) и для всех последующих раздражителей; изменения кровяного давления при этом стали сильно выраженными и длительными. Наоборот, в опыте № 27 после применения¹ лимоннокислого натрия сосудистые эффекты от раздражений, на-

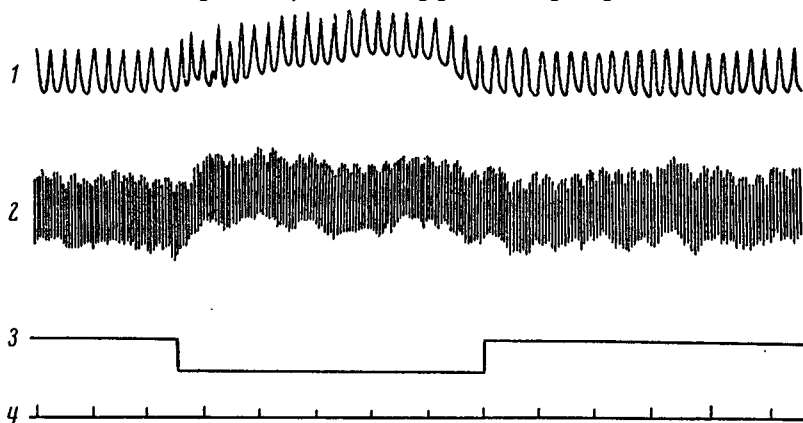


Рис. 49. Рефлекторное влияние сокращения мышцы на дыхание и кровяное давление у кролика (хлоралгидратный наркоз).

1 — пневмограмма; 2 — запись кровяного давления в сонной артерии; 3 — отметка раздражения мышцы; 4 — отметка времени 5 секунд. Мышца раздражается слабым индукционным током.

носимых на ту же мышцу, стали очень незначительными по сравнению с величиной рефлексов с мышцы другой лапы, на которую воздействие лимоннокислым натрием не оказывалось, и по сравнению с величиной реакции с данной лапы до применения этого вещества.

Все эти явления мы объясняем декальцинацией мышечной ткани и ее рецепторов, вызываемой нанесением лимоннокислого натрия на поверхность мышцы. Что декальцинация резко изменяет функциональное состояние мышечных рецепторов, проходящее через несколько стадий, показали Г. В. Гершуни и С. П. Нарикашвили (1942) на изолированном нервно-мышечном препарате лягушки с регистрацией биотоков нерва.

Пороговое тетаническое сокращение четырехглавой мышцы, вызванное индукционным током, в 86% проб сопровождалось изменением кровяного давления, чаще прессорного характера, иногда с волнообразным течением реакции.

Этот результат получился как в опытах Т. П. Романовой, так и В. П. Колычева (рис. 49).

Таким образом, имеется сходство в характере действия электрического раздражения мышц и некоторых химических факторов, в частности кислот, что проявляется в прессорном эффекте. 1/3 трети проб электрическое раздражение мышцы сопровождалось общей двигательной реакцией животного. В остальных случаях движения отсутствовали, но рефлекс на кровяное давление был ясно выражен. Влияние побочного механического фактора — наложения электродов на мышцу — в отношении кровяного давления нами было проконтролировано; этот фактор почти не оказывал влияния. Для нивелирования этого фактора Исходный уровень кровяного давления в опытах с индукционным током записывался уже при наложенных на мышечную ткань электродах.

Другой физический фактор — тепловое воздействие на мышцу — осуществлялось при помощи специального электротермического прибора, позволяющего поддерживать температуру постоянной в течение длительного времени. Металлическая площадка прибора приводилась в легкое соприкосновение с поверхностью обнаженной мышцы на определенное время. Обычно применялась температура от 48 до 60°. В результате изменение кровяного давления наблюдалось в 67 пробах из 83, то-есть в 83%. Эффект имел прессорный характер в 36 пробах, депрессорный — в 31. К 18 пробам изменения кровяного давления сопровождалось общими движениями животного.

Следует заметить, что в другой серии опытов, проделанных и а лягушках, мы убедились в рефлекторной природе тепловых влияний с мышцы на центральную нервную систему (методика кожно-мышечных рефлексов), так как денервация мышцы, подисргаемой действию тепла, исключала изменения нервной деятельности. Поэтому мы считаем возможным, что и в данных опытах на теплокровных животных влияния на кровяное давление имеют рефлекторную природу и что, следовательно, мышца обладает терморцепторами. В клиническом исследовании гемиплешков И. А. Дмитриевым (1955) с помощью тепловой функциональной пробы мы убедились в существовании единого термического анализатора, имеющего внешние и внутренние рецепторы по всех частях организма.

К. Я. Журавлев (1938), изучая реактивность кожи к температурным раздражениям, пришел к выводу, что температурные раздражения одной конечности передаются рефлекторным путем (а не нагретой кровью) на другую конечность противоположной стороны и т.д. Любопытно, что из его материалов следует, что правая рука более возбудима, чем левая, хотя сам автор об этом ничего не говорит.

Интересно, что физиологическое повышение температуры, наведенное во время сильного физического напряжения (трусиков или спортивного), по пропилит*» у адрового человека

в виде лихорадки даже временного порядка, так как имеются механизмы, обеспечивающие отдачу избыточного тепла и быстро приводящие тепловой баланс к норме (Поттенгер — Pottenger, 1944). Это происходит потому, что кинестетические импульсы, возникающие при мышечной работе, перестраивают не только интенсивность обмена веществ в организме, но и его терморегуляцию, базирующуюся в покое главным образом на кожной рецепции.

Комплексную температурную рецепцию (в данном случае кожную и мышечную) следует рассматривать не как простую сумму отдельных рецепций, а в динамике центральных процессов взаимодействия, по поводу которых А. А. Ухтомский говорит следующее: «Фактический эффект А + Б будет требовать вполне самостоятельного и конкретного определения характера субординаций, которые получатся в результате комбинации А + Б».¹

Следовательно, терморегуляционный эффект при мышечной работе является в конечном счете интегральным результатом взаимодействия кожной и мышечной афферентных систем организма (А. Г. Понугаева и О. И. Марголина, 1949; К. М. Смирнов, 1950; Н. А. Матюшкина, К. М. Смирнов и Г. А. Трубицына, 1954; С. Б. Цвейбах, 1954; Г. Е. Жирнова, 1955; Н. П. Савенко, 1955; Ф. М. Шлейфман, 1955). Вероятно, изменение температуры тела в зависимости от позы лежа и сидя, наблюдавшееся в свое время В. Кернигом (1864) и Н. Засецким (1879), имеет тоже рефлекторную (проприоцептивную) природу.

Аппаратурная вибрация, применявшаяся нами в качестве кинестетического раздражителя (А. Е. Щербак, 1902), получалась, посредством электромагнитного вибратора (В. И. Кармилов, 1948), дающего 100 гц, с амплитудой 0,5 мм. Этому воздействию в опытах Т. П. Романовой подвергалась обнаженная четырехглавая мышца кроликов в 60 пробах. Отчетливый эффект на кровяном давлении получился в 53 пробах, в большинстве случаев он носил прессорный характер. В некоторых случаях наряду с реакцией кровяного давления наблюдались общие движения животного.

В хронических опытах на собаках с выведенной в лоскут сонной артерией В. П. Колычев применял вибрационное раздражение области бедра с расчетом влияния вибрации на мышцы. Кимографически регистрируя кровяное давление, В. П. Колычев установил, что из 55 опытов в 39 произошел подъем кровяного давления, в 3 — понижение и в 13 изменений не обнаружено.

Таким образом, вибрация оказалась адекватным раздражителем кинестезии, приводившим к сдвигам в аппарате кровообращения. Это может иметь значение при дальнейшей разработке

¹ А. А. Ухтомский. Предисловие к книге М. Р. Могоидовича, 1941, стр. Б.

соответствующих вопросов профессиональной патологии, а также физиотерапии.

Применение на кроликах механической травмы скелетной мышцы (разрез), как и следовало ожидать от ноцицептивного раздражителя, является эффективным в отношении липарата кровообращения даже при наркозе животного (Т. П. Романова, В. П. Колычев). Существенной кровопотери при этом не наблюдалось, так как целостность крупных и средних сосудов (как и нервов) не нарушалась. В результате этого воздействия в большинстве опытов наблюдалась прессорная реакция. Тот факт, что разрез вызывает прессорный эффект, а спирт при нашем способе приложения его к мышце вызывает в разных концентрациях, как правило, депрессорный эффект, показывает, что спирт, действуя на рецепторы мышцы, является фактором не травмирующим, а специфически раздражающим.

* * *

Итак, раздражения разного рода, действующие на афферентную систему скелетных мышц, оказывают то или иное влияние на кровообращение. Каков механизм этих влияний? Краткий латентный период, т. е. в большинстве случаев быстрое появление реакции сердечно-сосудистой системы как на химические, так и на физические воздействия разного рода, исчезновение этой реакции после удаления раздражителя, опыты с деафферентацией мышцы и, наконец, зависимость реакции от сохранности центральной нервной системы или глубины наркоза, несомненно, говорят о рефлекторной природе этой регуляции. В самое последнее время Рэшкану, Кэраре и Дороган (V. Răscanu, N. Cărare, D. Dorogan, 1956) на основании опытов с перфузией конечности собаки с применением различных химических раздражителей также пришли к заключению, что хеморецепция мышц играет важную роль в регуляции артериального давления.

В некоторых наших опытах после удаления раздражителя наблюдалось дальнейшее увеличение реакции в том же направлении, которое возникло во время действия раздражителя (т. е. последствие). Это может объясняться инерцией сдвигов, вызванных в вегетативных нервных центрах раздражением мышечных рецепторов, а при химических воздействиях — также и гуморальным механизмом.

Иногда отмечалось, что после удаления раздражителя с мышцы кровяное давление изменялось в обратном направлении по сравнению с эффектом во время действия раздражителя. Это иллнется, вероятно, выражением волнообразных колебаний возбуждения в вегетативных нервных центрах, связанных с прекращением кинестетических импульсов. Мы неоднократно убеждались, что то или иное воздействие на афферентный аппарат даже небольшой группы мышц способно вызвать резкие изменения вегетативных функций.

Основываясь на данных А. О. Устимовича (1887), Ч. Шеррингтона (1906), М. Г. Дурмишьяна (1952) и других авторов, наблюдавших изменения кровообращения у животных с высокой и низкой перерезкой спинного мозга при раздражении центрального конца седалищного нерва, мы пришли к мысли о том, что перерезка спинного мозга не снимает полностью афферентных (в том числе и кинестетических) влияний с задних конечностей на вышележащие сосудодвигательные, сердечные и дыхательные центры.

С целью выяснения данного вопроса В. П. Колычевым были проведены 4 серии опытов на кроликах и собаках. Изучалось влияние раздражения мышц задних конечностей на сердечную деятельность, кровяное давление и дыхание. Опыты проводились на животных с полной или половинной (гемисекция) перерезкой спинного мозга в острых и хронических опытах.

В I серии в острых опытах на 15 кроликах с интактным спинным мозгом изучалось влияние раздражения мышц электрическим током и химическими воздействиями (этиловый спирт, кислоты) на кровяное давление и дыхание. Опыты подтвердили наши прежние данные (Г. Е. Скачедуб, Т. П. Романова) о влиянии этих способов раздражения мышечных рецепторов на вегетативные функции.

Во II серии на 25 кроликах с полной перерезкой спинного мозга в поясничном отделе изучались те же влияния. После перерезки мозга тоническая деятельность вазомоторных центров угнеталась, что приводило к падению кровяного давления до 60—70 мм Hg. При этом моторно-висцеральные рефлексy в большинстве опытов отсутствовали, а в меньшей части проявлялись в извращенном виде: вместо наблюдающегося в норме повышения кровяного давления при тех же раздражениях наблюдалось кратковременное его падение. Изменения дыхания при этом не были достаточно отчетливыми. Однако если опыт производился спустя 1—2 недели после операции перерезки спинного мозга, то в большинстве случаев возникало повышение кровяного давления, но более слабое, чем в норме. Появлялось также изменение дыхания. В опытах с гемисекцией (III серия) на 7 кроликах было установлено, что раздражение мышц задних конечностей (98 проб) как на стороне перерезки, так и на здоровой стороне вызывало падение кровяного давления, но эффект на здоровой стороне получался в два раза чаще, чем на стороне перерезки мозга. Таким образом, мы убедились, что перерезка всех спинальных восходящих путей лишь ослабляет моторно-висцеральные рефлексy с задних конечностей, иногда извращает, но не выключает полностью.

В IV серии опытов В. П. Колычев применил хроническое исследование на собаке с левосторонней гемисекцией спинного мозга в поясничном отделе. Опыты проводились до и после операции на протяжении многих месяцев. Кровяное давление и пульс регистрировались на сонной артерии, предварительно выведенной в кожный лоскут на шее. В качестве факторов воздействия па про-

приоцепторы были использованы аппаратурная вибрация (100 гц, амплитуда колебания 2 мм) и кратковременная иммобилизация задней конечности в положении максимального сгибания в коленном и тазобедренном суставах на 3—5 минут. Иммобилизация достигалась бинтованием конечности, не нарушающим циркуляцию крови в ней. Применение данного способа подробно обосновано в главе 10.

Результаты контрольных опытов на 3 интактных собаках показали, что как вибрация, так и иммобилизация задней конечности сопровождалась учащением пульса, повышением кровяного давления и усилением дыхания. Эти эффекты были ярче выражены при вибрационном воздействии. Те же воздействия на переднюю конечность вызывали физиологические изменения того же характера, но более слабые.

Опыты на собаке с гемисекцией спинного мозга показали, что сдвиги кровообращения и дыхания при указанных воздействиях: на проприоцепторы задних конечностей появлялись на 7—8-й неделе после перерезки. Однако сдвиги эти были выражены слабее, чем в норме, и возникали реже, особенно с парализованной конечности. Таким образом, перерезка спинного мозга в поясничном отделе не снимает полностью проприоцептивных влияний с задних конечностей на кровообращение и дыхание, а только ослабляет их. При этом афферентные импульсы с конечности идут по внеспинальным путям, в частности описанным Б. М. Соколовым (см. главу 1). Следовательно, моторно-висцеральные рефлексy могут осуществляться в какой-то мере при участии внеспинальных афферентных путей.

Все описанные выше опыты на теплокровных животных, как и результаты наших опытов на холоднокровных, показали, что афферентный аппарат скелетной мускулатуры и тех, и других является возбудимым к различным химическим и физическим раздражителям (спирт, кислоты, иод, лимоннокислый натрий, тепло, вибрация). Все эти воздействия вызывают изменение функций сердечно-сосудистой системы в порядке безусловного рефлекса (моторно-висцеральный рефлекс).

Этот рефлекс может иметь как депрессорный, так и прессорный характер. Спирт и водный раствор иода вызывают преимущественно депрессорный эффект.¹ Наоборот, кислоты, вибрация, индукционный ток, травма мышцы вызывают большей частью прессорную реакцию. Однако абсолютного различия в этом отношении нет. То или иное изменение кровяного давления зависит и конечном итоге от взаимоотношения в соответствующих нервных центрах возбуждения и торможения, складывающихся в частности под влиянием кинестетических импульсов. При этом имеет некоторое значение и характер периферического раздражения-

¹ Напомним, что введение спирта (как и кислоты) в бедренную артерию вызывает депрессорный эффект (Л. Г. Бухтпюрю, 1940).

Вопрос, о специфических свойствах различных раздражителей мышечной афферентной системы в отношении вызываемых ими вегетативных рефлексов может оказаться при дальнейшей разработке весьма плодотворным. В этой связи следует вспомнить указание И. П. Павлова, что всякая работа мускулов требует особой работы сердца, а согласование между ними достигается посредством нервной системы.

В развитие этих положений нами совместно с А. К. Чуваевым при участии Н. А. Кушовой и О. Н. Прозоровой (1953) было предпринято изучение сердечно-сосудистых реакций на временное прекращение кровотока в конечностях человека.

Влияние прекращения кровотока в руке исследовалось преимущественно в отношении возбудимости кожи и работоспособности мускулатуры изучаемой конечности (Бургинон — Bourguignon, 1929; А. Рожков и др. из лаборатории Л. П. Васильева, 1941; О. В. Плотникова из лаборатории Ю. М. Уфлянда, 1954). Вопрос же о влиянии прекращения кровотока в конечности на сердечно-сосудистую систему в целом остается мало разработанным; имеются лишь отдельные клинические наблюдения. Так, Меннингер фон Лерхенталь (Menninger von Lerchenthal, 1928) при сдавлении плеча манжеткой у 100 человек в 67% получил замедление пульса, в 15%—учащение; кровяное давление в 48% понижалось, а в 15%—повышалось. М. С. Дмитриева и С. А. Расторгуева-Михнова (1929) наблюдали повышение общего кровяного давления при кратковременном сжатии плечевой артерии у больных, что объясняли рефлекторным механизмом. Влияние кратковременного сдавления крупных артерий изучалось и в экспериментах на животных (К. А. Щукарев, 1929; и др.).

Нас интересовал практически значимый вопрос о влиянии на кровообращение более длительного пережатия конечности. Изучение этого вопроса мы производили по следующей методике. Испытуемому накладывались манжеты от сфигмоманометров на оба плеча; одна манжета служила для измерения кровяного давления (по Короткову или осциллометрическим способом), другая — для прекращения кровотока в конечности. В части наблюдений свободная рука помещалась в плетизмограф для записи ее кровоснабжения. Давление в сжимающей манжете поддерживалось в пределах 150—160 мм Hg, так как более сильное сжатие вызывает неприятные, иногда болевые ощущения, которых мы старались избежать. Кровяное давление (максимальное и минимальное), а также частота пульса и дыхания измерялись сперва до прекращения кровотока в конечности несколько раз через каждые 2—3 минуты (исходные показатели); затем измерение производилось многократно в течение всего времени сжатия плеча (влияние прекращения кровотока), а также некоторое время после восстановления кровообращения (последствие).

В этих же условиях у некоторых испытуемых записывалась плетизмограмма руки. Всего было произведено 90 исследований

на 60 практически здоровых лицах молодого возраста, из них 20 мужчин и 40 женщин.

Проведенные нами наблюдения состояли из 4 серий опытов. В I серии (19 исследований) на фоне постоянного уровня кровяного давления и частоты пульса производилась вышеуказанным способом компрессия плеча на 10 минут. Обычно она вызывала лишь в самом начале кратковременные и незначительные сдвиги деятельности аппаратов кровообращения и дыхания, а затем, еще во время компрессии, все эти показатели возвращались к исходному уровню. Но мы обратили внимание, что в некоторых опытах в конце периода компрессии (на 8—10-й минуте) начинался подъем кровяного давления и учащение пульса и дыхания.

Обычно тотчас после декомпрессии плеча кровяное давление опускалось ниже исходного уровня, а затем в течение нескольких минут возвращалось к нему, т. е. последствие было кратковременным.

Исходя из того, что в конце 10-минутной компрессии иногда наблюдался отчетливый вторичный сдвиг гемодинамики, нами была поставлена II серия наблюдений, в которой применялась более длительная компрессия — 20 минут. В этой серии (34 испытуемых) подтвердилось, что в первые минуты компрессии плеча, кроме небольшого кратковременного снижения давления в момент прекращения кровотока в руке, отчетливых отклонений в давлении крови и пульсе не обнаруживалось. Лишь на 8—10-й минуте компрессии наступало повышение кровяного давления, превосходившее исходное в среднем на 18 мм Hg. Это повышенное давление в большинстве случаев удерживалось до конца компрессии; в некоторых наблюдениях оно начинало снижаться раньше, т. е. еще перед декомпрессией, но не достигало первоначального уровня. Вторая фаза подъема наблюдалась в 20 опытах из 34. В остальных она не была достаточно выражена. Следует отметить, что во второй фазе одновременно с повышением кровяного давления учащался пульс в среднем на 10 ударов в минуту и дыхание — на 3 в минуту (рис. 50).

Эти физиологические сдвиги интересно было сопоставить с субъективными данными. На значение субъективного фактора, т. е. ощущений, возникающих при измерении кровяного давления, обратил внимание П. А. Ясницкий (1925).

В наших опытах вскоре после прекращения кровотока в руке испытуемые обычно отмечали ощущение похолодания или потепления, онемения и тяжести конечности ниже участка сдавления. Эти ощущения возникали значительно раньше, чем гемодинамические сдвиги второй фазы. Часто эти ощущения нарастали, однако большей частью не достигали степени болевых; кожная рецепция снижалась, но полной анестезии не наступало.

После декомпрессии руки нормальная рецепция ее восстанавливалась через 3—4 минуты. В момент декомпрессии повышенное

до этого кровяное давление быстро снижалось и устанавливалось на исходном или несколько более высоком уровне.

В качестве примера приведем протокол наблюдения № 39 от 31/X 1952 г. (испытуемая К-ва, 20 лет). Предварительно в положении лежа на оба плеча были свободно наложены манжеты от сфигмоманометра. (См. протокол на стр. 285.)

Аналогичные исследования были проделаны нами с компрессией ноги в течение 20 минут. Они и составили III серию.

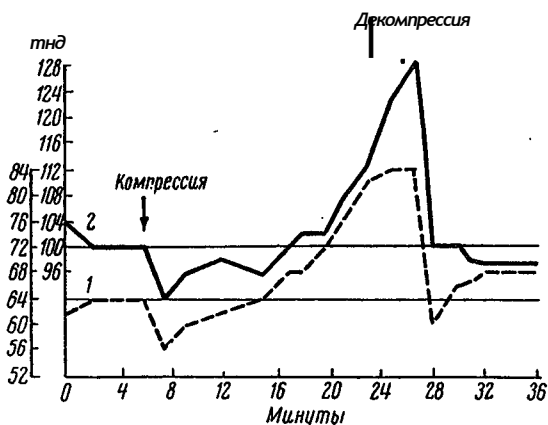


Рис. 50. Кривая колебаний общего кровяного давления при прекращении кровотока в конечности у испытуемой К-вой (наблюдение № 39, 31/X 1952 г.).

1 — минимальное давление, 2 — максимальное давление.

Сдавливающая манжета накладывалась на среднюю треть бедра, кровяное давление измерялось на руке. Из 20 наблюдений этого рода в 16 также имело место отчетливое повышение кровяного давления во второй половине периода компрессии. В основном кровообращение изменяется при сжатии руки и ноги одинаково.

В целях анализа полученных данных мы провели IV серию опытов с регистрацией плетизмограммы руки (17 наблюдений). При этом также выявились двухфазные сдвиги тонуса сосудов свободной конечности: в момент компрессии возникла первая фаза в виде кратковременного падения (12 наблюдений) или, наоборот, подъема (2 наблюдения) кривой плетизмограммы; в дальнейшем, на протяжении 5—8 минут компрессии, закономерных сдвигов плетизмограммы не обнаруживалось. Позднее, соответственно времени повышения кровяного давления, в 14 опытах наблюдалось повышение кривой плетизмограммы, т. е. расширение сосудов руки. Это и есть вторая фаза. В момент прекращения компрессии, т. е. в начале восстановления кровообращения,

Время (часы, минуты)	Пульс (в 1 минуту)	Дыхание (в 1 минуту)	Кровяное давление в мм	Субъективные данные	Объективные данные
9.40	52	24	104/62		Тактильная, температурная и болевая рецепция в норме
9.42	52	20	100/64		
9.44	56	20	100/64		
9.45	Компрессия левого плеча (150 мм)				
9.47	60	20	92/56	Потепление кисти	Тактильная рецепция снижена
9.49	56	20	96/58		
9.52	56	20	98/60		
9.55	56	20	96/62		
9.57	64	20	102/64	Ощущение тяжести	Без изменений
10.00	64	20	104/68	Ощущение онемения	Тактильная рецепция снижена
10.03	64	24	118/74	Ощущение тяжести становится неприятным	Тактильная рецепция значительно снижена. Движения пальцев затруднены
10.05	64	22	126/74		
10.06	Произведена декомпрессия плеча				
10.07	60	20	102/56	Ощущение жара в руке	Резкая гиперемия руки
10.09	60	20	102/60	Колотье в кисти, особенно в пальцах	Прикосновение усиливает ощущение колотья, чем маскируются все виды кожной рецепции
10.10	60	20	100/60	«Тянет руку»	Судорожные подергивания отдельных мышц
10.12	60	20	100/60	Все ощущения прошли	Все виды кожной рецепции в норме
10.14	60	20	100/60		

тонус сосудов другой руки повышался, а затем постепенно снижался ниже исходного.

Итак, на основании данных исследований устанавливается наличие двух фаз в реакции сердечно-сосудистой системы на компрессию руки или ноги: первая фаза — кратковременные и небольшие изменения кровяного давления, тонуса сосудов, пульса и дыхания, наступающие в начале компрессии конечности. Первая фаза имеет главным образом депрессорный характер, а тонус сосудов руки при этом в большинстве случаев повышается. Вторая фаза характеризуется отчетливыми, часто резкими сдвигами кровяного давления прессорного характера. Параллельно с повышением давления происходят изменения тонуса сосудов неперезатой руки, однако чаще всего наблюдается при этом падение тонуса сосудов, что выражается подъемом плетизмограммы. Характерно, что эти изменения в системе кровообращения обычно не сопровождаются особыми субъективными явлениями, кожная

рецепция при этом еще сохраняется. Это дает основание предполагать, что вторая фаза обусловлена в значительной степени рефлекторными влияниями со стороны «темных» (И. М. Сеченов) внутренних рецепторов (мышечных, сосудистых и др.) конечности, в которой прекращен кровоток. Фактором раздражения этих рецепторов является, по-видимому, аноксия.

Подкрепление этой гипотезы мы видим в исследованиях П. П. Гончарова (1945), по данным которого обескровливание отдельных участков тонких кишок вызывает отчетливые изменения кровообращения в виде повышения давления. Возможно также, что наши данные можно аналогизировать с наблюдениями Кларка (Clark, 1936), который показал, что прекращение кровообращения в конечности животного на протяжении первых 15 минут не оказывает влияния на электронейрограмму этой конечности; только через 15—20 минут исчезает функция нервных волокон группы А и В, т. е. в том числе и проприоцептивных.

По новым электрофизиологическим данным Легуи, Бувро и Шипан (Legouix, Bouverot, Chipan, 1955), полученным на лягушках, сдавление бедра гасит потенциалы нервных волокон медленного проведения и почти не отражается на волокнах быстрого проведения, т. е. двигательных. Тетанизация мышц вызывает снижение амплитуды и скорости проведения по нерву, но нормальное проведение восстанавливается сразу по ослаблению мышц. В связи с этим возникает мысль, не имеют ли место подобного рода изменения нервной проводимости при статических напряжениях и в известном феномене Линдгарда. Рассмотрение этого вопроса представляет самостоятельную задачу.

Мы полагаем, что прекращение кровообращения в конечности человека действует не только на возбудимость рецепторов кожи (Бургиньон, 1929; и др.), но и на возбудимость внутренних рецепторов, в том числе кинестетических. По-видимому, раздражение их анемией способно само по себе вызвать значительные рефлекторные сдвиги в сердечно-сосудистой системе.

Что наложение жгута на 20 минут не прекращает рефлекторных реакций с анемизированной конечности, подтверждено исследованиями наших сотрудников И. А. Дмитриева и Т. П. Романовой (1953). Они изучали на 50 здоровых людях отдаленные рефлекторные сдвиги кожной температуры, наступающие при термических воздействиях на руку. Оказалось, что прекращение кровотока не исключает сохранности терморепреции в руке: в течение всего времени сжатия термические раздражения этой руки продолжают вызывать хотя и ослабленные изменения кожной температуры другой руки и ног.

По-видимому, в регуляции кожной температуры участвуют не только терморепрепторы кожи, но и рецепторы вен (О. П. Минут-Сорохтина, 1953), рецепторы мышц (Т. П. Романова, 1954) и других подлежащих тканей руки; все эти рецепторы являются частями единого термического анализатора (И. А. Дмитриев, 1955).

Таким же образом может быть объяснено и влияние анемизации на различные внутренние и внешние рецепторы (афферентные системы) руки и ноги, раздражение которых вызывает, как мы видели, рефлекторные сдвиги в вегетативной сфере организма человека.

Если можно считать установленным возникновение функциональных изменений в сердечно-сосудистой системе при прекращении кровотока в руке или ноге, то механизм этих изменений нуждается в дальнейшем изучении в плане теории моторно-висцеральных рефлексов. В частности, требует объяснения факт снижения тонуса сосудов интактной руки на фоне повышения общего кровяного давления. Можно предполагать, что эти изменения являются результатом рефлекторных сдвигов, возникающих под влиянием анемизации другой руки (функциональная симметрия).

В последнее время В. М. „Кушко (1955) изучал влияния кровостанавливающего жгута на обмен веществ у животных. В мышечной ткани биохимические изменения носят закономерный характер, но степень этих изменений тем меньше, чем ниже температура окружающей среды. Особенно интересно, что в интактной конечности наблюдаются изменения, аналогичные изменениям в конечности, на которую наложен жгут. Весьма сложна динамика биохимических изменений, наступающих после снятия жгута, как в мышцах конечности, подвергнутой воздействию, так и в интактной.

Мы не будем останавливаться на биохимических свойствах внутренних рецепторов, эта новая важная проблема разрабатывается в особенности лабораторией Х. С. Коштоянца, а также С. В. Аничкова (М. Л. Беленький, 1948, 1949). Несомненно, что «в ходе важнейших реакций восприятия раздражений воспринимающими элементами процессам обмена веществ и структуре белковых тел принадлежит первостепенная роль» (Х. С. Коштоянц, 1951, стр. 85).

Следует указать, что некоторыми авторами придается особое значение в деятельности внутренних рецепторов аденозинтрифосфорной кислоте. В частности, имеется указание, что эта кислота при появлении ее в тканях задней конечности вызывает рефлекторно расширение сосудов области бедренной артерии (Флейш — Fleisch, 1938). Поэтому возможно, что АТФ-кислота является нормальным раздражителем, участвующим в рефлекторной саморегуляции мышц в отношении их кровоснабжения. Впрочем, такую же роль играет и углекислота. По данным Флейша с сотрудниками (Fleisch, Sibul u. Ponomarew, 1932), увеличение на 0,5% углекислоты в крови, протекающей через конечность, вызывает расширение сосудов конечности на 30%. А. М. Блинова и К. Е. Серебряник (1948) указывают, что причина неординарной реакции сосудов почки и скелетной мышцы на вдыхание углекислого газа имеет нервную природу. Авторы пришли к выводу, что одним из основных факторов, определяющих конечный эффект нервного импульса из сосудодвигательного центра, может быть

активное состояние ткани — интенсивность метаболизма в данном органе.

Согласно современным воззрениям следует считать, что безусловные фазные и тонические анимальные рефлексy юсуществляются двумя уровнями нервной системы: спинально-стволовым {подкорковым} и корковым. По такому же принципу реализуется и безусловнорефлекторная регуляция деятельности различных внутренних органов и тканей. В клиническом аспекте этот вопрос разрабатывает Г. Д. Лещенко (1955). При этом, судя по электрическим эффектам, кора и подкорковые образования связаны двусторонними путями, по которым происходит их взаимное активирование (С. П. Нарикашвили, 1955)

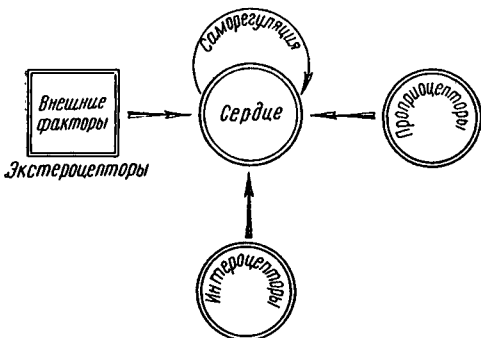


Рис. 51. Схема, иллюстрирующая разнообразие рефлекторных влияний на деятельность сердца.

Центральная иннервация сосудистой системы, так же как и скелетной мускулатуры, осуществляется корой и подкорковыми узлами противоположной стороны тела. В наблюдениях на человеке при операциях на головном мозгу это установил Л. А. Корейша (1952).

Э. подтвердила в экспериментах на кроликах наблюдения В. А. Данилевского,

что раздражение левой премоторной области коры вызывает наибольшее повышение кровяного давления. Удаление этой области, по данным Э. С. Алексенцевой, также приводит на некоторое время к значительному повышению артериального давления.

Е. К. Приходькова с сотрудниками (1955), экспериментально разрабатывая вопрос о роли коры в регуляции уровня кровяного давления, установила, что превалирующее значение в этом отношении имеет премоторная зона коры левого полушария при условии сохранения целости блуждающего нерва на противоположной стороне.

Исследования Кеннард(Кеннард1, 1935) на антропоидах также говорят о том, что разрушение прецентральной области коры вызывает нарушение иннервации сосудов на противоположной стороне. А. Ф. Макарченко (1940) при одностороннем раздражении двигательной зоны чкоры наблюдал биохимическую асимметрию: повышение сахара в крови, оттекающей от мипт конечности на стороне, противоположной месту раздражения.

Следует подчеркнуть, что все центральные уровни двигательного анализатора тесно связаны с сердечно-сосудистой системой и оказывают на последнюю регулирующее влияние (рис. 51).

ГЛАВА ДЕСЯТАЯ

ВЛИЯНИЕ МЫШЕЧНОЙ РЕЦЕПЦИИ НА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

Вопрос о влиянии мышечной работы на функции пищеварительного аппарата (его секрецию и моторику) давно привлекал к себе внимание исследователей. Еще Матвей Пекэн (1787) указывал, что движение «подкрепляет желудок, помогает варению пищи». Лучшие представители медицины прошлого века учитывали это в своей практической деятельности, но экспериментального обоснования тогда еще почти не было. Оно начало появляться лишь в конце прошлого века, преимущественно в отношении желудочной секреции и моторики.

Первым изучавшим на людях посредством зондирования влияние физической работы на желудочное пищеварение был Флейшер (Fleischer, 1882); после продолжительной прогулки пищеварение в желудке оказывалось замедленным. П. В. Буржинский (1887) установил на здоровых молодых людях, также посредством зондирования, что в ночные часы, т. е. во время сна, кислотность желудочного сока уменьшалась. К. Э. Вагнер (1888) из клиники В. А. Манассеина на И здоровых людях посредством зондирования установил, что во время сна понижается моторика желудка и его секреция, легкая физическая работа (ходьба с отдыхом) не мешает пищеварению, а после физического утомления количество желудочного сока уменьшается. К. Э. Вагнер сделал вывод, что «желудок есть орган, который отвечает не только на раздражения, производимые на него непосредственно, но и на раздражения отдаленные» (стр. 32). И. Н. Спиринг (1891) после гимнастических упражнений с гирями обнаружил понижение кислотности и убыстрение эвакуации из желудка. Штрентг (Streng, 1891), однако, не нашел изменений в деятельности желудка под влиянием мышечной работы. П. М. Сокановский (1895) на основании исследования на здоровых людях скорости всасывания некоторых лекарственных веществ из желудка установил, что при умеренных движениях достигается наибольшая скорость

всасывания, а при спокойном лежании наименьшая; при ходьбе всасывание идет быстрее, чем при беге.

В отношении влияния работы на желудочную секрецию большое значение имеют исследования В. А. Кноха (1901), выполненные под руководством М. В. Яновского, и эксперименты И. С. Кадыгробова (1905) из лаборатории И. П. Павлова. И. С. Кадыгробов проводил исследования на одной собаке с изолированным желудочком и с фистулой желудка. Собака возила в течение 6 часов тележку с грузом 12—24 фунта. По данным этого автора, мышечная работа до кормления не оказывала никакого влияния на желудочную секрецию. Мышечная работа непосредственно после кормления уменьшала количество желудочного сока в первые часы и увеличивала в последние; эвакуация была ускорена. Отмечено, что по мере привыкания к работе эти отклонения постепенно сглаживаются. Впоследствии этот вопрос стал предметом разработки в экспериментах на животных в лаборатории И. П. Разенкова (Э. К. Соколова, 1926; А. Н. Пчелина, 1926), а также И. А. Орбели (С. Прикладовицкой и А. Аполлонов, 1929; М. П. Бресткин, 1936).

Что касается дальнейших исследований на человеке, то здесь имеется мало наблюдений, но и они проводились в различных условиях и поэтому привели к неодинаковым результатам. Угнетение желудочной секреции у человека отметили Мантелли (Mantelli, 1911), Дельгунь (Delhougne, 1926), Джиянотти и Гольдбергер (Giannotti e Goldberger, 1931). Геллебрандт и Майльс (Hellebrandt u. Miles, 1932) показали, что легкая мышечная работа повышает кислотность желудочного сока, выделяющегося на пробный завтрак, а тяжелая работа, наоборот, приводит к понижению кислотности.

Деятельность слюнных желез детально изучена школой И. П. Павлова, вскрывшей механизмы нервной регуляции слюноотделения. Соотношение двигательной и слюноотделительной реакций постоянно находилось в поле зрения И. П. Павлова и его сотрудников (Б. П. Бабкин, 1904; В. Н. Болдырев, 1905; и др.). Отмечено, что сильные внешние раздражения, вызывающие двигательную реакцию, угнетают условные слюнные рефлексy. «Мы знаем антагонизм между мускульной и секреторной реакциями» (И. П. Павлов).¹

Однако вопрос о влиянии мышечной работы на безусловную секрецию слюнных желез остается мало исследованным. П. А. Некрасов и Н. В. Хранилова (1934) обнаружили в опытах на одном человеке после длительной ходьбы или упражнений со штангой угнетение слюноотделения на пищевое раздражение. Что касается состава слюны, то имеются указания, что после работы водородный показатель (рН) слюны понижается (Стар — Starr, 1922; Некрасов и Хранилова, 1934).

¹ Павловские среды, 3, 1949, стр. 268.

Мы решили исследовать, какое влияние на безусловные слюноотделительные рефлексы человека оказывает статическая и динамическая работа скелетной мускулатуры (И. Дружинина, М. Жданова и Н. Расторгуева, 1954; В. Бельтюков и И. Дружинина, 1956). На 18 здоровых молодых людях проведено 100 наблюдений. Методика была следующая: при статическом напряжении испытуемый сжимал рукой резиновую грушу динамометра до определенного деления шкалы и поддерживал уровень жидкости приблизительно на этой высоте на протяжении всего времени опыта. В другой серии опытов для статической нагрузки был использован груз 8 кг (мешок с песком за плечами) в позе стоя. Динамическая работа заключалась в ритмических сдавливаниях груши динамометра без учета показаний шкалы. Наблюдения за отделением слюны из околоушной железы производились с помощью капсулы Лешли-Красногорского.

Безусловнорефлекторное слюноотделение вызывалось двумя способами: испытуемому давалась конфета или слизистая оболочка полости рта смазывалась раствором лимонной кислоты. После укрепления капсулы над протоком слюнной железы применялся тот или иной из указанных химических раздражителей; слюна собиралась в течение 5 минут. После этого давалась мышечная нагрузка, вновь применялся тот же пищевой раздражитель и снова в течение 5 минут собиралась слюна. Мышечная работа продолжалась 5 минут. После пробы с мышечной работой следовал небольшой отдых, после которого в большинстве опытов снова ставилось контрольное наблюдение за безусловным слюноотделительным рефлексом. Обычно второе контрольное наблюдение давало тот же количественный результат, что и первое. Что касается влияния мышечной работы, то она дала следующие результаты (табл. 3).

Таблица 3

Характер работы	Число опытов	Секрция при работе			Среднее количество слюны (в мл)		%, к исходному количеству
		уменьшилось	увеличилось	без изменений	в покое	при работе	
Динамическая работа руки . . .	34	23	10	1	2,8	2,3	— 18
Статическое напряжение руки	37	24	12	1	3,6	2,8	— 22
Общая статическая нагрузка .	29	9	20	—	4,0	4,9	+ 22

Результаты этих исследований позволяют сделать следующие предварительные выводы: 1) деятельность скелетной мускулатуры оказывает влияние на протекание безусловных слюноотде-

лительных рефлексов у человека; 2) как динамическая, так и статическая работа мускулатуры руки вызывает, уменьшение безусловных слюноотделительных рефлексов в среднем на 18—22%. Общая статическая нагрузка (8 кг за плечами) стимулирует безусловнорефлекторное слюноотделение в среднем на 22%. Противоположное действие этих форм мышечной активности связано, по-видимому, с их интенсивностью: даже небольшая группа мышц руки, но напряженно работающая, индуцирует торможение на центр слюноотделения, тогда как статическое напряжение большого количества мышц, поддерживающих акт стояния с небольшим грузом, очевидно, вызывает иррадиацию возбуждения, стимулирующего слюноотделение.

Аналогичные нашим данные о влиянии мышечной деятельности на безусловные слюнные рефлексy у человека получила В. А. Нови (1955).

Следует считать, что влияние мышечной деятельности на секрецию слюны у человека осуществляется прежде всего кинестетическим афферентным механизмом, на который могут наслаиваться рефлексy с других рецепторов, в частности с кожных. Факт как положительного, так и отрицательного влияния мышечной деятельности на отделение слюны должен учитываться не только в физиологии труда, но и клиницистами (терапевтами и стоматологами). Вопрос заслуживает всестороннего дальнейшего изучения.

В литературе имеются исследования, посвященные изучению влияния мышечной работы на двигательную деятельность желудочно-кишечного канала у человека и животных.

В. А. Кнох (1901) на основании наблюдений, проведенных на здоровых людях, пришел к выводу, что работа (подъем и опускание тяжести, перекинутой через блок) в течение 3 часов © время пищеварения повышает моторику желудка. И. Н. Спиринг (1891) и И. С. Кадыгровов (1905) также отметили факт ускоренного перехода пищи из желудка в кишечник при мышечной работе. Бистер (Biester) показал зависимость характера влияния мышечной работы на моторику пищеварительного канала от фазы пищеварения: торможение в первые 2 часа после приема пищи и стимуляция в последующие часы пищеварения. С. Прикладовицким с сотрудниками (1931) было с достаточной убедительностью установлено, что физическая работа вызывает у животных прекращение как голодных, так и пищеварительных движений желудка. Адамс и Пембрей (Adams a. Pembrey, 1931) обнаружили у крыс замедление перистальтики после 15-минутного плавания в воде. Штейнгауз и Юнг (Steinhaus a. Young, 1932) в экспериментах на собаках видели в начале мышечной работы кратковременное повышение тонуса и перистальтики кишечника. М. Ю. Рапопорт (1935) © опытах на фистульных собаках показал, что бег животного в топчаке сразу после введения бульона в желудок резко угнетает моторику последнего; если же бег происходит

через 5—8 минут после введения пищи, то угнетающее действие работы заметно уменьшается. Вопросом о переходе желудочного содержимого в кишечник при выполнении мышечной работы занимался также М. И. Сапрохин (1935). Х. С. Коштоянц (1936) на основании своих сравнительно-физиологических исследований пишет: «Можно уверенно говорить, что центральные органы регуляции тонуса двигательной мускулатуры... имеют прямое отношение и к регуляции тонуса мускулатуры полостных органов (кишечник)» (стр. 1055).

Л. Г. Филатова (1949) из лаборатории А. Д. Слонвма в опытах на ежах обнаружила совпадение усиленной двигательной активности с повышением желудочной секреции, но рассматривала эту связь лишь как условный рефлекс на время. Автор видит здесь лишь совпадение мышечной деятельности с деятельностью желудочных желез. Роль кинестезии как фактора, влияющего на деятельность пищеварительных желез, при этом игнорируется.

Ван Лир, Гесс и Эдвардс (Van Liere, Hess a. Edwards, 1954) проводили следующие опыты. Крыс систематически заставляли бегать на топчаке в течение 2 часов в день, всего 66 часов. По окончании тренировки прослеживали продвижение частичек угля из желудка в кишечник. У тренированных крыс продвижение угля по длине кишечника оказалось увеличенным в среднем на 7 см. Авторы полагают, что с гипертрофией скелетной мускулатуры при физических упражнениях усиливается и деятельность гладкой мускулатуры кишечника. Другим фактором авторы считают усиление тонуса парасимпатической нервной системы при тренировке.

У человека угнетение голодной периодики желудка при кратковременной интенсивной мышечной работе (быстрый бег) наблюдал Карлсон (1916). К аналогичному выводу пришли С. Прикладовицкий и М. Рапопорт (1931): кратковременная и умеренная физическая работа влияет определенно задерживающим образом на моторику пустого желудка. Продолжительная и интенсивная работа оказывает более резкое и длительное влияние этого рода. Наоборот, Гельман и Шевелюхин (1931), исследуя молотобойцев на производстве, установили, что тяжелая физическая работа ускоряет эвакуацию содержимого желудка. Мангольд (Mangold, 1932) обнаружил у людей замедленный переход пищи из желудка в результате интенсивной динамической работы, по это происходит лишь в том случае, если работа производится через 2 часа после приема пищи. Следует отметить, что, по данным М. Л. Эйдиновой (1940), кислородное голодание значительно, задерживает эвакуацию жидкости из желудка.

К разбираемому нами вопросу мы отнесли бы также опыты по изучению влияния позы на пищеварительную моторику желудка. Маркович и Перуссия (Markowic u. Perussia, 1910), затем И. И. Кржемпекий (1914) из клиники А. П. Фавицкого привели данные, полученные разными методами исследования (рентге-

нологически и зондированием), о том, что эвакуация происходит быстрее всего при лежании на правом боку, медленнее всего — на левом боку; в. позе сидя или лежа на спине скорость эвакуации оказывается средней между указанными. Эта своеобразная форма моторно-висцерального рефлекса, которую мы назвали в 1941 г. «статогастрическим рефлексом», осталась мало известной и не попользовалась в клинической практике.

Следует заметить, что сами авторы только что указанных исследований объясняли найденные факты чисто анатомически и механически (силой тяжести), что нами отвергается: вряд ли сила тяжести может иметь самостоятельное значение в эвакуаторной деятельности желудка. В естественных условиях жизни человека и животного двигательная реакция локомоторного аппарата всегда сочетается с разнообразными вегетативными изменениями, образуя сложную структуру деятельности организма как целого.

В этой структуре участвует наряду с другими афферентными системами и кинестезия. При этом характер сдвигов вегетативных функций в обычных условиях определяется характером двигательной активности организма. Это в полной мере относится и к работе пищеварительного аппарата. Между тем, механизм влияния мышечной деятельности на пищеварительные процессы сводится авторами большей частью к перераспределению крови между мышцами и органами пищеварения (Кассинис и Браколани — Cassinis e Bracolani, 1927; и др.). В объяснении экспериментального и клинического материала доминирует еще не теория нервизма, а концепция гуморализма. Так, Геллебрандт с сотрудниками (1933) влияние физических упражнений на желудочное пищеварение объясняет только накоплением в крови молочной кислоты и обеднением тканей бикарбонатами, а также уменьшением кровоснабжения желудка.

Большое значение мышечной работы в регуляции деятельности пищеварительного аппарата привело нас к необходимости углубленного экспериментального изучения этого вопроса с позиций рефлекторной теории и с учетом кинестезии. На первых порах (1945) мы ограничили свою задачу изучением вопроса в условиях, наиболее простой методики, дающей возможность точного анализа механизма взаимодействия органов и систем. Поэтому наши исследования сперва проводились на спинальных лягушках. Моторика обнаженного желудка регистрировалась посредством легкого рычажка на медленно движущемся барабане кимографа. Так как сокращения желудка лягушки отличаются (большой длительностью, отдельные волны могут продолжаться до 1—2 минут.

Опыт заключался в том, что после записи в течение 30 минут контрольной кимограммы моторики желудка, производилось адекватное механическое раздражение скелетной мышцы, действовавшее от 5 до 30 минут. Деятельность желудка регистрировалась не только во время действия раздражителя на мышечные рецепторы, но « после прекращения его в течение 30 минут. Таких опы-

тов было проделано В. И. Бельтюковым 44 (на 28 животных). В результате в 36 опытах было зафиксировано ясно выраженное уменьшение частоты сокращений желудка в среднем на 28%. В 2 опытах получилось увеличение моторики, в 6 изменений не было.

Большинство опытов этой серии было поставлено в осенне-зимний период 1945—1946 гг., только незначительная часть их — весной. Отмечено, что у весенних лягушек, перезимовавших в лаборатории, изменения моторики желудка при раздражении мышечных рецепторов были менее отчетливы. Зато у них, как пра-

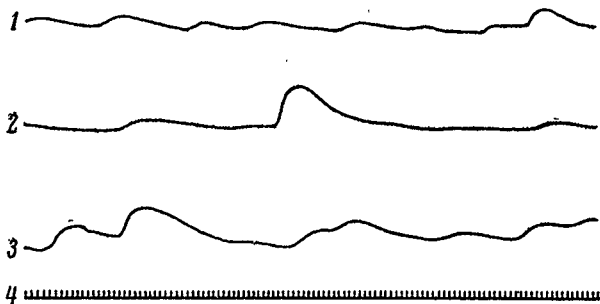


Рис. 52. Гастрограмма лягушки.

1 — контрольная запись; 2 — при растяжении икроножной мышцы грузом 100 г; 3 — сразу после прекращения растяжения, 4 — отметка времени.

пило, было хорошо заметно усиление моторики желудка после прекращения растяжения мышцы; при этом получалось не только восстановление исходного ритма, но и учащение его с одновременным увеличением амплитуды отдельных сокращений. Типичная кривограмма этой серии опытов представлена на рис. 52.

Чтобы убедиться, что изучаемые нами влияния имеют рефлекторную природу, была поставлена специальная серия из 30 опытов (на 14 лягушках) с полностью разрушенной центральной нервной системой. При этом мы ни в одном случае не могли получить каких-либо изменений в моторике желудка под влиянием воздействия на икроножную и другие мышцы. Этим опровергается возможность объяснения явлений взаимодействия гуморальными факторами. Нами отвергнуто также предположение, что причиной описанных явлений может явиться перераспределение крови (опыты на обескровленных лягушках).

Совершенно не разработан (и даже не поставлен) вопрос о регулирующем влиянии различного рода раздражений афферентного аппарата скелетных мышц и а функции пищеварительного канала. Между тем, изучение его с этой точки зрения может дать многое для понимания механизмов взаимодействия (М. Р. Могендович, 1956).

Поэтому нами было предпринято исследование действия некою- / рых химических и физических раздражений мышечных рецепторов на моторику желудка. Как и всегда в таких случаях, мы начали с опытов на лягушках.

Эти опыты проводились Т. П. Романовой в 1951 и 1952 гг. на бесполушарных животных. Для регистрации моторной деятельности желудка лягушки применялся разработанный в нашей лаборатории (А. К. Чуваев, 1949) безбаллонный способ. Желудок очищался от содержимого ватными тампончиками через пищевод. Затем в полость желудка через пищевод вставлялась стеклянная канюля, соединенная с чувствительной капсулой, записывающей посредством легкого рычажка на кимографе малейшие изменения тонуса и перистальтику желудка. Гастрограмма записывалась «а медленно вращающемся барабане кимографа. Раздражению подвергались мышцы бедра обеих лапок, для чего кожа с этих участков предварительно удалялась. В качестве факторов раздражения применялись: этиловый спирт разной концентрации, 1 % раствор серной кислоты и тепловое воздействие (около 40°). Длительность воздействия обычно равнялась 6 минутам.

В каждом опыте первоначально записывался исходный фон гастрограммы; затем кусочек фильтровальной бумаги, смоченный тем или иным химическим веществом, наносился на поверхность мышцы. По прошествии 6 минут раздражитель удалялся и мышца обильно обмывалась рингеровоком раствором, а запись гастрограммы продолжалась еще некоторое время.

Локальное тепловое воздействие осуществлялась при помощи специального электротермического прибора с нагревательной поверхностью 1 см².

Всего в данной серии было поставлено 48 опытов, в которых мышцы подвергались раздражению: спиртом — 21 проба, кислотой — 11 проб, термическим воздействием — 103 пробы.

Изменения в гастрограмме наблюдались в 90% общего числа проб; при этом все применявшиеся нами факторы оказывали преимущественно тормозное влияние, что выражалось в урежении сокращений желудка и в уменьшении их амплитуды. Эффект этот, как правило, выявлялся во время воздействия на мышцу, которое длилось, как мы указывали, 6 минут. Большей частью торможение моторики желудка, возникавшее под влиянием химического воздействия на мышцу, постепенно исчезало после прекращения воздействия, и в течение последующих 5—6 минут его эффект сглаживался. Но нередко наблюдалось, что торможение длилось значительное время и после прекращения воздействия. В нескольких случаях после удаления раздражителя с мышцы торможение желудка сменялось фазой возбуждения, превышавшей исходную величину сокращений.

Что касается опытов с тепловым влиянием на мышцу, то здесь также в большинстве случаев наблюдался тормозной эффект (72%); в 13 пробах наблюдался обратный эффект — усиление

перистальтики; в 7 пробах изменений не было. В ряде случаев; тормозное влияние сменялось возбуждающим после прекращения' теплового воздействия (двухфазное течение реакции). В связи с этим следует вспомнить другую серию опытов Т. П. Романовой с действием раздражения мышечных рецепторов на кожно-мышечные спинальные рефлексy, где было также обнаружено двухфазное течение реакций.

В среднем количество сокращений желудка за одинаковые промежутки времени (6 минут) уменьшалось под влиянием тепла с 4,5 до 3,7, а под влиянием химических воздействий на мышцу — с 5,0 до 4,0.

В 42% проб химическое и тепловое воздействие на мышцу вызывало, кроме изменений в гастрограмме, двигательную реакцию скелетной мускулатуры, величина которой варьировала от легкого вздрагивания мышцы, а которую наносился раздражитель, до движений всего тела. Как при наличии этих движений, так и при их отсутствии рефлекторное влияние примененных нами воздействий на гастрограмму было одинаковым, т. е. угнетало перистальтику.

Иногда воздействия вызывали местные изменения в виде побледнения мышцы. При действии спирта это выявлялось не сразу после удаления раздражителя, а через некоторое время, причем оно было менее выражено и менее стойко, нежели при действии кислоты или тепла. Если раздражитель вызывал слабую местную реакцию, то она вскоре исчезала, т. е. восстанавливалось нормальное состояние мышечной ткани, и тогда мы имели возможность наносить раздражение повторно (при условии возвращения гастрограммы в исходное состояние).

Вопрос о рефлекторном происхождении указанных влияний нами решался следующим образом. Было поставлено 8 опытов, аналогичных вышеописанным, но на одной стороне перерезалось пояснично-крестцовое сплетение; этим нарушалась целостность рефлекторной дуги одной конечности, ее афферентные пути, на другой же конечности они сохранялись. Применялось тепловое воздействие, вызывавшее наибольшие сомнения в отношении механизма влияния на желудок. В этих опытах 19 раз раздражению подвергались мышцы с сохраненной иннервацией и 13 раз мышцы денервированные. Во всех случаях, когда воздействие оказывали на мышцу, лишенную связи с центральной нервной системой, изменений в гастрограмме или не наблюдалось совсем (9 проб), или они были весьма незначительными (4 пробы) и в основном носили характер возбуждения; однако тот же раздражитель, действуя на мышцу с сохраненной иннервацией, вызвал четкие изменения в перистальтике желудка преимущественно¹ тормозного характера.

Методически при применении теплового воздействия на мышцу необходимо учитывать удаленность его от желудка. Если термический прибор находится настолько близко к желудку, что может

оказывать влияние тепловыми лучами непосредственно на желудок, то в этих случаях наблюдается не тормозное, а возбуждающее действие на перистальтику. Были поставлены контрольные опыты, в которых тепловое воздействие на мышцы исключалось, а источник тепла располагался вблизи желудка, — в этих опытах имело место постоянное усиление моторики желудка.

Таким образом, все проделанные Т. П. Романовой опыты убеждают в том, что тормозное влияние на гастропрамму химического и теплового раздражения мышцы есть выражение рефлекторной регуляции моторики желудка с рецепторов скелетной мускулатуры, т. е. моторно-виоцеральный рефлекс. Важно обратить внимание на то, что длительного сокращения непосредственно раздражаемой скелетной мышцы при этом заметить не удастся. Лишь иногда (далеко не всегда) отмечалось однократное вздрагивание в момент нанесения или начала действия раздражителя. Следует считать, что афферентный аппарат скелетных мышц способен длительно реагировать на химические и тепловые воздействия, оказывая регулирующее влияние на внутренние органы, в том числе на пищеварительный канал.

В дальнейшем мы перешли к изучению влияния мышечной деятельности на голодную периодичность пищеварительного канала у животных и человека.

Мы не будем подробно останавливаться на этом интересном проявлении «ритма жизни» в виде периодической активности желудочно-кишечного канала вне пищеварения, открытом и в основном разработанном павловской школой, в особенности В. Н. Болдыревым (1904, 1914). В последующем это физиологическое явление изучали Карлсон (1916), С. В. Аничков (1924), С. И. Чечулин и С. М. Павленко (1928), А. Г. Кратинев (1928), Е. И. Синельников и А. Г. Кратинев (1929), И. П. Чукичев (1935), А. Ф. Гончарова (1948), В. Н. Иванов (1949), Л. С. Грачева (1949) П. С. Кравицкая и А. П. Крючкова (1951), В. Г. Прокопенко и Л. С. Романова (1954), И. М. Бабко (1956) и др.

Имеющиеся в настоящее время материалы о природе голодной периодичности с несомненностью указывают на участие нервной системы в возникновении и ходе этого явления. Н. Ф. Попов (1933, 1953) экспериментально показал, что при полном выключении влияния коры головного мозга голодная периодичность исчезает. Вместо ритмически повторяющейся периодичности у этих собак наблюдаются только постоянные сокращения желудка. Отсюда ясно, что голодная периодичность обусловлена не переменным участием больших полушарий. Гуморальный же фактор, так называемая голодная кровь, которой прежде придавалось главное значение, обеспечивает только соответствующую стимуляцию нервных центров. С. С. Полтырев (1955) в опытах на собаках с удаленной корой больших полушарий также наблюдал изменение голодной периодичности, которая становится менее длительной (3—10 минут) и сопровождается ослабленными сокращениями желудка. М. Б. То-

тяева (1947) наблюдала после перерезки у собак обоих блуждающих нервов прекращение периодики и проследила ее восстановление после регенерации нервов. В. Л. Мдинарадзе (1954) в лаборатории А. Н. Бакурадзе показал, что выключение симпатической нервной системы как оперативным, так и фармакологическими способами вызывает усиление периодики.

Важно отметить, что голодная периодика является довольно возбудимой к изменениям, происходящим в организме как в нормальных, так и в патологических условиях.

Е. И. Синельников (1927), имевший возможность изучать голодные движения отрезка тонкой кишки у человека, отметил в первое время после операции нарушение периодики: периоды работы кишки длились 10—15 минут, а интервалы покоя — 26—30 минут. Через 6 месяцев это явление нормализовалось: периоды сокращений увеличились до 20—25 минут, а интервалы покоя — до 60—80 минут. Е. И. Синельников указал, что ритм голодных сокращений кишки равен 10 в минуту и за весь период работы кишка проделывает 150—250 сокращений.

Е. Б. Бабский (1934) наблюдал усиление голодной периодики при перегревании организма. А. Н. Круглый (1938) установил в опытах на собаках, что голодная периодика отсутствует при понижении парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе. М. Л. Эйдинова (1940) подтвердила это, указав, что в последующие после кислородного голодания дни наблюдается последствие в виде обратных изменений: увеличение продолжительности периодов работы желудка и укорочение периодов покоя. По данным И. П. Чукичева (1940), голодные сокращения желудка под влиянием продуктов кислотного гидролиза фибрина резко усиливаются, а продолжительность их резко увеличивается. Вместо 20—22 минут, периоды голодной активности желудка продолжаются 50—100 минут. Нарушение нормальной периодики желудка у человека вне пищеварения при некоторых условиях и заболеваниях наблюдал В. Н. Иванов (1949).

Имеются данные, которые дают возможность связать исчезновение голодной периодики при аноксемии с угнетением кинестезии. П. И. Шпильберг (1940) в работе об изменениях токов действия мышц человека при аноксемии указывает: «Тот факт, что и спектре аноксемической электромиограммы сильно страдает правая его часть — большие частоты, говорит за то, что при аноксемии не только нарушается деятельность центральной нервной системы, но и наступает угнетение проприоцептивных импульсов» (стр. 117).

А. Ф. Гончарова (1948) в лаборатории Д. А. Бирюкова, видела /ia животных под действием сильных экстероцептивных раздражений сперва угнетение движений желудка, затем стимуляцию в форме удлинения периодов работы и укорочения интервалов покоя.

Следует также учесть данные П. М. Каплан и Р. И. Левиной (1952), которые предприняли экспериментальное исследование влияния хронического раздражения тьюля 6 коры больших полушарий по Бродману на голодную периодику желудка. Оказалось, что при этом повышается активность мускулатуры желудка: увеличивается высота сокращений и длительность периодов работы при уменьшении длительности интервалов покоя. Эта повышенная активность голодного желудка наблюдается в первые недели хронического раздражения мозга тампоном, затем она исчезает и периодика возвращается к норме (адаптация).

Роль функционального состояния центральной нервной системы в регуляции голодной периодики подтверждается опытами со стрихнином.

При этом для нас имеет особое значение, что имеется связь между стрихнинными судорогами и афферентной иннервацией мышц. На эту ювязь впервые указал Станниус (Stannius, 1837), окончательно она доказана опытами Бальони (Baglioni, 1900) и Филенэ (Filehne, 1902).

Стрихнин по опытам Т. В. Ивановской (1950), выполненным на людях методом мотосенсографии (А. К. Сангайло, 1942)., оказывает резко возбуждающее действие не только на кору больших полушарий, но и на нижележащие отделы центральной нервной системы. А. И. Лакомкин (1948) в опытах «а животных показал, что при инъекции стрихнина в дозах, близких к судорожным, возбуждимость питьевого центра понижается, что автор рассматривает как отрицательную индукцию, возникшую в результате проприоцептивных импульсов. К Т. Абрамов (1955) в опытах на собаках установил следующую закономерность: чем ниже по ходу пищеварительного канала расположены железы, тем меньше их регуляторный механизм возбудим к стрихнину. С. С. Полтырев (1955) приводит данные о том, что на фоне стрихнизации животного сильнее проявляются висцеро-висцеральные рефлексы (с мочевого пузыря на секрецию желудка и с прямой кишки на экскреторную функцию желудка). Голодная периодика в период стрихнизации изменяется, что проявляется в удлинении общего периода за счет удлинения периодов покоя и периодов сокращений.

Учитывая вышеприведенные факты об изменчивости голодной периодики в норме и патологии, мы решили использовать это явление в интересующем нас плане как индикатор моторно-висцеральных рефлексов. В качестве естественного и сильного раздражителя кинестезии мы избрали статическое мышечное напряжение.

Исследование влияния мышечного напряжения на голодную периодику желудка собаки проведено в пашей лаборатории Г. Е. Скачедубом в 1950 и 1951 гг.

Работа проводилась на двух животных. Животному накладывалась фистула дна желудка. К опытам приступали после полного выздоровления. В течение 18—20 часов до опыта пища собаке

не давалась. Перед опытом желудок промывался теплой водой, через 30—40 минут через фистулу в желудок вводился тонкий резиновый >баллон, соединенный воздушно-водяной передачей с регистрирующей капсулой; запись производилась на барабанах кимографа. Часть опытов была отведена контрольным наблюдениям для характеристики голодной периодичности данного животного. С действием мышечной нагрузки было поставлено 43 опыта на двух животных. Для этого после контрольной записи периодичности на спину собаки накладывался пояс с грузом от 4 до 12 кг. Мы исходили из применения нагрузки, не превышающей половины веса животного. Как установлено школой П. Ф. Лесгафта (М. Кириллов, 1883), нагрузка на спину молодого кролика до половины веса тела не нарушает нормального роста, животного. Этот предел мы соблюдали в большинстве опытов с нагрузкой.

Анализ полученных гастрোগрам 43 опытов показал наличие в 39 опытах торможения голодной периодичности желудка (из них в 6 опытах торможение сменялось затем возбуждением), в 2 опытах отмечено усиление моторики желудка и в 2 опытах изменений не наблюдалось. Необходимо указать, что 2 опыта, давших усиление моторики, относятся к одному и тому же животному (Найда), у другой собаки (Пальма) оно отсутствовало, что, по всей вероятности, связано с особенностями нервного типа животных (М. А. Усиевич, 1952). Отсутствие изменений относится к последним опытам и связано, по нашему мнению, с адаптацией животного к статической нагрузке.

Для иллюстрации вывода о тормозном влиянии мышечного напряжения на голодную периодичность приводим данные из опыта 6/IX 1951 на Найде. В этом опыте применялся груз 8 кг во время периодичности в течение 10 минут. Произошло уменьшение числа сокращений: в среднем без нагрузки в минуту происходило 0,8 сокращений, с о время нагрузки — 0,4, т. е. урежение сокращений вдвое.

Еще более наглядно проявилось это влияние в опыте № 18 от 8/IX 1951 г., когда был применен груз 10 кг. До нагрузки в среднем количество сокращений было равно 0,8 в минуту. Во время 5-минутного действия груза они исчезли совершенно, а после снятия груза сокращения желудка возобновились и даже стали интенсивней (рис. 53).

В опытах на Пальме было также получено отчетливое торможение голодной периодичности при действии нагрузки 13 кг. Так, в опыте № 9 количество сокращений желудка без нагрузки в среднем равнялось 1,7 в минуту, при нагрузке — 0,5 в минуту. В опыте № 13 до нагрузки—1,2 в минуту, при нагрузке — 0,4 в минуту.

Приведенные опыты показывают наличие тормозного действия статической мышечной нагрузки на голодные периодические сокращения желудка собаки. Можно полагать, что эти влияния имеют характер безусловного рефлекса и осуществляются в основ-

уом с проприоцепторов. Результаты этих опытов Г. Е. Скачедуба на собаках в некоторой степени совпадают с данными вышеприведенных опытов В.- И. Бельтюкова на лягушках.

Аналогичные данные получила в своих опытах В. И. Дедловская (1953) Из лаборатории Н. К. Верещагина: у одной собаки влияние пружа сказывалось на периодике желудка тормозящим образом, у другой вслед за торможением наблюдалось усиление моторики.

Такое совпадение результатов двух авторов, работавших в разных лабораториях и независимо друг от друга, позволяет считать вопрос о влиянии мышечного напряжения на голодную моторику собак в основном решенным, хотя значение малых нагрузок необходимо подвергнуть более детальному исследованию.

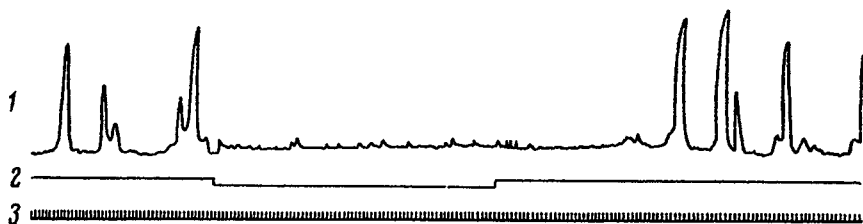


Рис 53. Гастрограмма голодной периодики собаки и влияние на нее статического мышечного напряжения.

1 — гастрограмма; 2 — отметка воздействия (груз 10 кг); 3 — отметка времени 5 секунд.

Периодическая деятельность желудка человека, находящегося в голодном состоянии, была установлена В. Н. Болдыревым и в дальнейшем изучалась С. В. Аничковым (1914, 1924)), В. О. Ивановым (1924), Н. П. Нехорошевым (1925), Д. В. Филимоновым (1925), Е. И. Синельниковым (1927), Ф. Ф. Борисенко (1928), Н. Н. Еланским (1930), в последнее время П. В. Рыжовым (1949, 1951); из иностранных авторов — Карлсоном (1916), Мангольдом (Mangold, 1932) и др.

Методически все эти работы имели тот недостаток, что зонд, введенный через рот, меняет условия опыта, так как сам он не является безразличным для моторики желудка (И. С. Рубинов, 1940). Поэтому особенно ценными являются случаи, когда можно изучать функции желудка у людей, имеющих фистулу желудка. Наиболее ранними исследователями физиологии пищеварения у человека через фистулу желудка являются венский врач Яков Хелм (1803) и канадский врач Бомон (1835) (цит. по Шервин — Sherwin, 1955).

Из авторов, изучавших влияние мышечной деятельности, одного такого больного имели в своем распоряжении С. Прикладовицкий и М. Рапопорт (1931).

Мы имели возможность исследовать ёлйяние мышёчного напряжения на голодную периодику человека у 3 женщин в возрасте 17, 21 и 27 лет, находившихся о 1953—1954 гг. на лечении в хирургической клинике, которым была наложена желудочная фистула вследствие рубцового сужения пищевода. По нашему заданию А. К. Чуваев применил баллонную регистрацию моторики желудка через фистулу. Наблюдения проводились утром натощак, в 'положении сидя. На фоне кимографически регистрируемой активности желудка, больному предлагалось держать груз (2,5 или 5 кг) на вытянутых руках. При этом у всех испытуемых возникало явственное торможение сокращений желудка, если применялся груз 5 кг. Результаты оказались вполне идентичны приведенным выше гастрограммам, полученным Г. Е. Скачедубом в экспериментах на животных. Малая же нагрузка (2,5 кг) несколько стимулировала голодную моторику жешудка.

Дальнейшие исследования по анализу некоторых физических факторов, вызывающих влияния с-мышц на голодную периодику желудка, проводила Т. П. Романова в 1952 и 1953 гг. Под опытом были две собаки с хронической фистулой желудка. Методика регистрации гастрограммы была такой же, как в описанных выше опытах Г. Е. Скачедуба. Физические раздражения наносились на наружную поверхность бедра собаки, для чего шерсть с этих участков кожи сбивалась. Раздражитель, следовательно, действовал кЭк и при всякой физиотерапевтической процедуре через кожу, но действовал и на подлежащие мышцы. В качестве раздражителей применялись электромагнитный вибратор, имеющий частоту 100 гц, и тепловое воздействие (50—60°). Для последнего использовалась стеклянная колба, наполненная водой соответствующей температуры. Время действия раздражителей от 30 секунд до 1 минуты.

Первоначально в ряде опытов была выяснена длительность и характер периодов работы и покоя голодного желудка у обеих собак без всякого воздействия. Когда эти исходные данные были установлены и графически зафиксированы, мы перешли к применению раздражителей. При этом в каждом опыте предварительно записывался исходный фон — один период работы и покоя желудка. Затем, в последующие периоды, применялось то или другое физическое воздействие. Иногда контроль и опыт шли в обратном порядке.

Обычно в течение одного периода сокращений желудка применялось одно воздействие; в некоторых случаях, когда период сокращений был длительным (35—40 минут), удавалось применить воздействие дважды, но не раньше, чем через 10 минут после первого. В период покоя желудка, более длительный, применялось 2-3 раздражения с промежутками не менее 15 минут.

В каждом опыте записывалось не менее двух голодных периодов желудка, поэтому длительность одного опыта равнялась

4, а иногда и 6 часам. Всего по дайной методике было проведено на Белке — 40 опытов, на Пальме — 21. Полученные гастрограммы показали, что указанные физические раздражители, действующие местно на бедро собаки, вызывают изменения в моторной функции желудка. Как известно, вибрация, действуя на организм с поверхности, не ограничивается влиянием на кожу, а проникает глубоко внутрь тканей, вплоть до кости. Поэтому можно считать, что вибрационное воздействие на бедро собаки не ограничивается влиянием на рецепторы кожи, но раздражению подвергаются и рецепторы мышечно-суставного аппарата. Отдифференцировать влияния на кожу и мышцы мы в этих опытах не могли и считали, что раздражители действовали как и в естественных условиях одновременно на кожные и мышечные рецепторы. Это вполне допустимо для вибрации, но может быть с некоторой степенью вероятности допущено и для теплового воздействия. То, что эти факторы способны раздражать мышечные рецепторы, было установлено в предыдущих сериях опытов Т. П. Романовой.

Вибрационное воздействие в опытах на обеих собаках применялось 64 раза. Вначале обратимся к результатам опытов на Белке.

Из 44 проб с вибрацией на данном животном в 39 наблюдались изменения в ходе голодной периодики, а именно: если вибрация действовала во время сокращений желудка, то они в большинстве опытов учащались, иногда с одновременным повышением тонуса желудка; если же вибрация применялась в периоде покоя желудка, то обычно наблюдалось лишь повышение тонуса желудка.

В опытах на Пальме вибрационное воздействие применялось в 20 случаях. У этой собаки вибрация оказала свое влияние во всех без исключения опытах: во время периодических сокращений отмечено большей частью учащение ритма перистальтики желудка, в нескольких опытах — урежение. Действие вибрации в период покоя желудка во всех опытах вызвало повышение его тонуса. Следует отметить, что у обеих собак повышение тонуса желудка возникало быстро после начала действия вибрации и держалось на высоком уровне в течение всего времени действия. Затем тонус желудка так же быстро возвращался к исходному уровню. Столь же быстро возникало влияние вибрации и в фазе «сокращений желудка. Короткий латентный период и быстрое возвращение к исходному уровню после прекращения воздействия позволяют, как нам кажется, рассматривать изменения голодной периодики желудка при вибрационном раздражении бедра как проявление безусловного рефлекса. Это подкрепляется и ранее приведенными опытами на холоднокровных животных, где полученные результаты не вызывают сомнений относительно их рефлекторного механизма.

Другим физическим раздражителем, применявшимся для воздействия на бедро собаки, было тепло (52 пробы на обеих собаках).

В опытах на Белке тепло применялось 28 раз со следующим результатом: в 'периоде работы желудка в большинстве случаев получалось учащение сокращений, в периоде покоя — во всех опытах имелось повышение тонуса желудка, а в части опытов, кроме того, наблюдалось появление сокращений.

В опытах на Пальме тепловое воздействие применялось 11 раз с такими же результатами. Таким образом, общие результаты опытов показывают, что тепловой раздражитель, примененный на бедро собаки во время периода сокращений, почти во всех пробах вызывал оживление активности желудка, что выражалось учащением ритма сокращений; иногда, кроме этого, отмечалось и повышение тонуса желудка. Тепловой раздражитель, действуя на лапу собаки в периоде покоя желудка, вызывал повышение тонуса этого органа, которое нередко сопровождалось единичными сокращениями желудка.

Оба применявшихся нами физических фактора, кроме указанных изменений в характере активности желудка, удлиняли период его работы. Так, если в начале опыта записать период работы желудка без применения раздражителя, а во время второго периода работы применить раздражение бедра, то второй период работы оказывается более длительным, чем первый.

После многократного применения указанных раздражителей у животного образуется условнорефлекторная связь, так что один зйук вибратора без приложения его к бедру вызывает изменения в голодной периодике желудка. Специально выработкой условных рефлексов на моторику голодного желудка собак занималась А. Ф. Гончарова (1948). Недавно безусловнорефлекторные влияния с конечности на тонус кишечника наблюдали Р. А. Арутюнян и Р. А. Дуринян (1954). В острых опытах на собаках они отделяли конечность от туловища, связь сохранялась только посредством нервов; при перфузии адреналина через сосуды этой конечности они наблюдали падение тонуса Кишечника.

Таким образом можно считать обоснованным положение, что раздражение различных рецепторов конечности, в том числе и кинестетических, оказывает регулирующее влияние на двигательную функцию пищеварительного аппарата. Дальнейшее исследование вопроса должно помочь клинике в овладении этим механизмом, который может иметь не только патогенетическое, но и терапевтическое (в особенности физиотерапевтическое) значение.

* *
*

Более 100 лет лет назад Н. И. Пироговым была введена иммобилизация гипсовой повязкой при лечении простых и сложных переломов костей конечностей, получившая широкое распространение в хирургии. В 'настоящее время иммобилизация такого |м>дп применяется не только для лечения, ио и в эксперимен-

тально-физиологических исследованиях на животных (А. П. Гущин, 1948; А. Я. Алымов и Д. Ф. Плещитый, 1949; С. И. Франкштейн, 1951; А. М. Пенькова, 1952; М. И. Рафики, 1953; и др.), а также на людях (А. Н. Крестовников, 1951; А. Б. Гандельсман, 1952).

Несомненно, что иммобилизация вносит изменения в кинестетическую импульсацию и тем самым в состояние кинестетического анализатора. Недавно в этом отношении получены и морфологические данные. И. П. Каллистов (1951) имел возможность морфологически изучить коленный сустав мужчины 24 лет, упавшего с подножки идущего поезда и получившего перелом бедра и тяжелый ушиб грудной клетки (гемоторакс). Впоследствии развилась тяжелая двусторонняя пневмония, погубившая больного. В процессе лечения на поврежденное бедро была наложена кокситная гипсовая повязка, которая не снималась до дня смерти больного, наступившей через 38 дней после травмы. Автор исследовал синовиальную оболочку обоих коленных суставов — иммобилизованной и неповрежденной конечностей. «Нас поразило, — пишет Каллистов, — обилие инволюционирующих, «увядающих» форм ворсин и полное отсутствие «клеточных пятен» и молодых ворсин на синовиальной оболочке сустава иммобилизованной конечности» (стр. 146).

Признаком инволюции ворсин автор считает гомогенизацию коллагена, запустение сосудов и почти полное отсутствие поверхностного клеточного слоя. Прежде всего инволюция касается вторичных ворсин, которые из сочных булавовидных и шаровидных превращаются в гомогенные, узкие, часто скрученные по длинной оси образования. На неповрежденной конечности этот процесс инволюции ворсин имелся в значительно меньшей степени.

Из этого сообщения И. П. Каллистова следует, что длительная иммобилизация конечности приводит даже к отчетливым морфологическим изменениям синовиальной оболочки сустава. Тем более эта мобилизация отражается на физиологических свойствах сустава. Однако вопрос о влиянии иммобилизации на ~~деятельность~~ ^{интерпретацию} ~~ощущения~~ ^{ощущения} остается экспериментально совсем не разработанным.

целью задуманных нами опытов с гипсовой иммобилизацией здоровой конечности животного являлось выяснение значения длительного кинестетического раздражения этого рода для функционального состояния вегетативной сферы организма. По нашему предложению Т. П. Романова изучала эти явления в отношении пищеварительного аппарата (голодной периодики его), э также вела наблюдение за общим состоянием животного. Ясно, что фиксация конечности (как длительная, так и кратковременная) изменяет течение афферентных импульсов со стороны ее рецепторного аппарата.

Может возникнуть вопрос, почему мы рассматриваем иммобилизацию не как выключение кинестезии, а как своего рода раздражитель ее. Мы полагаем, что афферентные импульсы с рецепторов мышечно-суставного аппарата могут быть сведены к минимуму лишь при среднем положении конечности. Если же суставу придается крайнее положение, то те мышцы, которые при этом растянуты, становятся источником длительной афферентной импульсации.

Мы остановились на иммобилизации конечности в состоянии флексии, потому что при этом растягиваются и, следовательно, приходят в состояние возбуждения проприоцепторы мышц-разгибателей. Эти мышцы являются более активными, так как они выполняют антигравитационную функцию (акт стояния и вообще поддержания активной позы). Клиническая практика также давно отмечает большую возбудимость разгибательных иннервационных систем к действию патогенных факторов. Например установлено, что при операциях на головном мозгу человека снижение лабильности явственнее отражается на аппарате разгибания, чем на аппарате сгибания (Я. Л. Славуцкий, 1952). В основе большей возбудимости аппарата разгибания лежит, по-видимому, выработавшаяся в филогенезе более тонкая физиологическая организация аппарата разгибания. Вот почему мы предпочли иммобилизацию конечности в состоянии флексии.

Для иммобилизующей повязки использовался прокаленный гипс, который затвердевает в течение 5—10 минут; это делало возможным не прибегать для наложения повязки к наркозу. Как по время, так и после наложения повязки собака продолжала спокойно стоять в станке. Иммобилизации подвергалась здоровая задняя конечность, повязка не снималась в течение 6—13 дней. Влияние ее на голодную периодику желудка изучалось следующим образом.

Первоначально, до иммобилизации, в нескольких контрольных опытах устанавливался характер периодики у данного животного. В день опыта перед наложением повязки также записывался один или два периода работы желудка. В следующем интервале покоя желудка производилась иммобилизация конечности. После этого опыт продолжался и записывались еще два периода работы желудка. В последующие дни продолжалась запись гастрограммы. В день, когда предполагалось удаление гипсовой повязки, предварительно также записывались два периода. Затем и интервале покоя производилось снятие повязки, вслед за этим регистрировались еще две гастрограммы периодов работы. Изучение движений желудка продолжалось еще в течение нескольких дней.

Результаты первого опыта на собаке Белке оказались следующими. При наложении неподвижной гипсовой повязки на мадшую правую лапу отмечено преждевременное наступление периода: ппторнал покоя продолжался лишь 30 минут, тогда как

Контрольный интервал в этот день продолжался 65 минут. Ритм сокращений желудка изменился, стал неправильным. Гастрограмма периода покоя также изменилась: появилась ясно выраженная волнообразность, говорившая о колебаниях тонуса желудка, чего никогда не наблюдалось до иммобилизации. Этот период покоя, как и предыдущий, был короче нормального (27 минут), а следующий период работы стал длиннее обычного.

В последующие дни у этой собаки при наличии иммобилизации конечности отмечались резкие колебания в продолжительности периодов работы желудка в один и тот же день (например 8 минут и 40 минут). Ритм сокращений постепенно восстанавливался, но амплитуда их была очень неравномерной. Интервалы

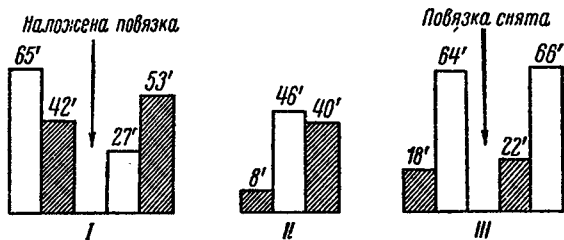


Рис. 54. Влияние гипсовой иммобилизации конечности на голодные сокращения желудка собаки.

Белые столбики — период покоя; заштрихованные столбики — период работы: I — 1-й день; II — через 3 дня; III — через 6 дней.

покоя желудка продолжали оставаться меньшими, чем до иммобилизации. В дальнейшем продолжительность периодов установилась на определенной величине, но волнообразные колебания тонуса желудка в интервалах покоя сохранялись.

На 6-й день повязка была снята. Непосредственных изменений в характере периодики это не внесло; очевидно, имело место последствие (рис. 54).

В общем состоянии животного в течение иммобилизации конечности отмечена вялость, животное большую часть времени лежит, наблюдалось ухудшение аппетита, нарушение терморегуляции. Однако с течением времени после момента иммобилизации действие ее на моторику желудка и общее состояние животного постепенно сглаживалось, что мы рассматриваем как адаптацию к длительно действующему монотонному раздражителю (А. А. Ухтомский, 1941).

В связи с этим мы решили повторить иммобилизацию на том же животном, что и было проделано через 23 дня после снятия первой повязки.

На этот раз наложение повязки не вызвало внеочередного периода сокращений, но интервал покоя стал отчетливо короче обычного, а период работы более длительным, чем до иммобили-

зации. Как и после первой повязки, отмечалась неустойчивость длительности периодов работы желудка (от 29 до 43 мин.), ; также нарушение ритма сокращений. Интервалы покоя резко сократились (до 20—35 минут), и имелись волнообразные колебания тонуса желудка, хотя и менее выраженные, чем при первой иммобилизации. В отношении общего состояния при повторной иммобилизации нарушения оказались также менее выраженными.

Через 10 Дней повязка была снята. На этот раз удаление повязки более резко сказалось на голодной периодике: и периоды работы, и интервалы покоя стали длительнее, чем в последние дни иммобилизации. В последующие после снятия повязки дни наблюдалась постепенная нормализация голодной периодики желудка.

Третья гипсовая повязка была наложена собаке Пальме на правую заднюю конечность. И у этой собаки иммобилизация здоровой конечности оказала возбуждающее действие на активность голодного желудка: периоды работы стали более длительными и с неправильным ритмом, интервалы покоя — короче. При этом и у данной собаки отмечалось волнообразное изменение тонуса желудка в периоде покоя. Отмечались также резкие колебания длительности периодов работы желудка на протяжении одного опыта (например 28 и 48 минут). В последующие дни иммобилизации эти отклонения уменьшились.

Гипсовая повязка была снята через 13 дней. При этом сразу последовало удлинение очередного периода работы и последующего интервала покоя. В последующие дни голодная периодика постепенно нормализовалась и на 4-й день после прекращения Пимобилизации вернулась к исходной.

Изменения общего состояния Пальмы во время иммобилизации были такими же, как и у Белки: снижение активности, потеря аппетита, повышение температуры тела. Тот факт, что гипсовая повязка сказывается отрицательным образом на здоровом организме, находит себе подтверждение в аутоэксперименте А. Б. Гяндельмьяна (1952): применив на себе длительную круговую гипсовую повязку левой руки, он отмечал ухудшение общего состояния в виде появившейся вялости, раздражительности, «сжимающей» боли в области сердца, нарушения сна и т. д.

Установленное нами нарушение голодной периодики желудка по всех трех случаях возникало в момент наложения неподвижной гипсовой повязки на лапу собаки в положении флексии и держалось в некоторой степени в течение всею времени иммобилизации. Только после снятия повязки усиленная голодная периодика желудка постепенно уменьшалась, нормализовалась и возвращалась к исходному состоянию. Это позволяет рассматривать указанные изменения как проявление регулирующего влияния кинестезии на пищеварительный аппарат (моторно-вис-

цетральный рефлекс). Не исключается участие в этих влияниях и рецепторов кожи иммобилизованной конечности. Вообще следует подчеркнуть, что кинестезия — это интегральная функция двух тесно связанных между собою анализаторов — мышечного и кожного.

Длительные влияния, которые возникают при гипсовой иммобилизации конечности без ее повреждения, можно аналогизировать с особым явлением, наблюдавшимся Н. Е. Введенским в 1912 г. Исходя из своих прежних наблюдений над сопряженными изменениями возбудимости корковых центров и из наблюдений А. А. Ухтомского над закономерностями иррадиации возбуждения в нервной системе, Н. Е. Введенский экспериментально показал, что афферентный нерв при длительном его электрическом раздражении, перестав вызывать видимые рефлекторные реакции, еще в течение длительного времени сохраняет способность влиять на функциональное состояние центральной нервной системы. При этом возникает повышение возбудимости в одних рефлекторных аппаратах и торможение в других. ,8

Наблюдавшиеся в наших опытах функциональные сдвиги центральной нервной системы, вызванные импульсами от иммобилизованной конечности, повлекли за собой не только нарушение функций пищеварительного тракта, но и изменения в общем поведении животного. Все это говорит о глубоком влиянии гипсовой- иммобилизации конечности на всю жизнедеятельность здорового организма. Вместе с тем необходимо отметить, что чем длительнее продолжалась иммобилизация конечности, тем меньшими функциональными нарушениями она сопровождалась. Это указывает на приспособительную деятельность центральной нервной системы: в результате адаптации ее к длительному потоку кинестетических импульсов вызванные ими нарушения сглаживались даже при наличии иммобилизации. Однако полной нормализации при наших сроках иммобилизации (до 13 дней) все же не наступало.

Для определения функционального состояния рецепторов иммобилизованной конечности нами изучалось влияние на голодную периодичку желудка вибрации через гипсовую повязку. Гипсовая повязка обладает свойством хорошо передавать вибрационные колебания. В этих опытах вибрационное воздействие применялось как на иммобилизованную лапу, т. е. на поверхность повязки, так и на бедро свободной лапы. Было проделано 20 опытов на тех же собаках. Раздражения наносились как в периоде работы, так и в интервале покоя желудка; результаты оказались в основном такими же, как и до наложения повязки: учащение ритма в периоде работы и повышение тонуса в интервале покоя.

В отношении последнего в опытах на Белке проявилось некоторое неравенство эффектов с загипсованной и свободной конеч-

пости. Так, при наличии гипсовой повязки на задней правой конечности вибрация левой в 3 пробах не вызывала повышения тонуса желудка. После удаления повязки с другой ноги такое же вибрационное воздействие сопровождалось ясно выраженным повышением тонуса желудка в интервале покоя (кстати сказать, тот факт еще раз свидетельствует о рефлекторном механизме этих влияний). Степень же выраженности рефлекса с иммобилизованной конечности была относительно одинаковой как при наличии повязки, так и без нее.

Итак, вибрационное воздействие © одинаковой дозировке, оказываемое на конечность собаки при наличии гипсовой повязки, вызывает в общем такие же рефлекторные изменения в голодной периодике желудка, как и без иммобилизации. Это показывает, что возбудимость рецепторов длительно иммобилизованной конечности сохраняется. В некоторых отношениях возбудимость загипсованной конечности оказывалась иногда даже выше, чем свободной. Если, как мы видели выше, торможение голодной периодики и вообще моторики желудочно-кишечного канала при аноксемии можно связать с угнетением кинестетической рецепции, то понятно, что возбуждение этой рецепции посредством гипсовой иммобилизации конечности или применением вибрации должно оказывать обратного рода влияние на моторику желудочно-кишечного канала, т. е. усиливать ее.

Применение вибрационного воздействия на загипсованную конечность может получить терапевтическое значение.

т*»

Все приведенные в данной главе материалы показывают, какую большую роль в регуляции пищеварительного аппарата играет кинестезия наряду с другими афферентными системами организма. Этот вывод подтверждается и исследованиями других лабораторий.

По вопросу о влиянии обычных локомоторных актов на функции органов пищеварения у собак А. М. Воробьев с сотрудниками (1955) установил, что секреторные и моторные функции пищеварительных органов угнетаются. Авторы рассматривают что как результат взаимодействия двигательного анализатора с корковым представителем пищевого центра, т. е. как моторно-висцеральный рефлекс.

Голодная периодика качественно отлична от активности желудочно-кишечного канала во время пищеварения. Кроме того, изучение влияния мышечной работы «а процесс пищеварения имеет большое практическое значение для физиологии труда и лечебной физкультуры. Выяснение этого вопроса мы предложили в 1954 г. А. Г. Маркину.

Опыты ставились на собаках с желудочной фистулой. Изучались скорость эвакуации пищи (молочно-крахмального киселя)

из желудка в кишечник и изменение скорости под влиянием статического напряжения. Последнее достигалось наложением на спину собаки, стоящей в станке, пояса с грузом от 2 до 10 кг. Груз накладывался сразу после дачи пищи (300 г киселя) и удерживался животным в течение определенного времени — 40—60 минут, затем снимался на 4—5 минут (отдых) и вновь накладывался до конца эвакуации содержимого желудка в кишечник. Концом эвакуации мы считали момент, когда содержимое желудка составляло не более 50 мл. Скорость эвакуации изучалась путем измерения количества находящейся в желудке пищевой массы каждые 20 минут от момента поступления ее в желудок и через каждые 5—10 минут, когда эвакуация подходила к концу. Для этого содержимое желудка выпускалось через резиновую трубку, вмонтированную в фистульную пробку, и измерялось; затем пищевая масса поступала обратно в желудок; измерение занимало не более 40—50 секунд. Подобной методикой измерения скорости эвакуации пользовались несколько авторов, в частности недавно ее применяла Е. Н. Верещагина (1956) при исследовании влияния талицкой минеральной воды на моторную функцию желудка.

Опытам по изучению влияния статической работы предшествовало несколько (4—6) опытов на каждой собаке для установления исходного фона. Затем опыты чередовались и ставились в смежные дни: один день проверялся фон, на следующий день ставился опыт с мышечной нагрузкой.

Всего произведено 200 опытов на 4 собаках. Опыты распадаются на три серии.

В I серии изучалось влияние легкой статической деятельности — нагрузка весом 2 кг (82 опыта). Во II серии применялась нагрузка средней тяжести — весом 5—6 кг (68 опытов). В III серии изучалось влияние тяжелой статической нагрузки — весом 10 кг, превышавшей 50% веса животного (28 опытов на 2 собаках). Остальные 22 опыта были контрольными.

По данным, полученным А. Г. Маркиным, легкая статическая нагрузка в указанных условиях с одним перерывом в 4—5 минут увеличивала скорость эвакуации в среднем на 5% (у разных собак от 3,8 до 7,0%). Статическое напряжение средней интенсивности (груз 5—6 кг) увеличивало (ускоряло) эвакуацию в среднем на 20% (от 14 до 24%). Большая статическая нагрузка (10 кг) ускоряла эвакуацию на 27%. Эти цифры отчетливо показывают, что с увеличением статического напряжения ускоряется и эвакуация. Но динамика этого ускорения для различных нагрузок не одинакова. Оказалось, что действие больших и малых нагрузок на ход эвакуаторной деятельности желудка протекает несколько различно и имеет фазовый характер с волнообразными колебаниями моторики гладкой мускулатуры желудка. Под влиянием малой нагрузки в первые 20 минут возникало уменьшение скорости эвакуации, за вторые и третьи 20 ми-

пут она немного возростала, а за четвертый 20-минутный интервал вновь уменьшалась по сравнению с динамикой эвакуации в контрольных опытах без нагрузки. В отличие от этого, средняя и большая статические нагрузки не дали в первом 20-минутном интервале угнетений эвакуации, а в последующем влияние этих нагрузок не отличалось от влияния легкой нагрузки (рис. 55). Более детальный анализ динамики эвакуации показал, что статическое напряжение любой интенсивности вызывает более или менее одинаковые фазовые изменения в эвакуаторной деятель-

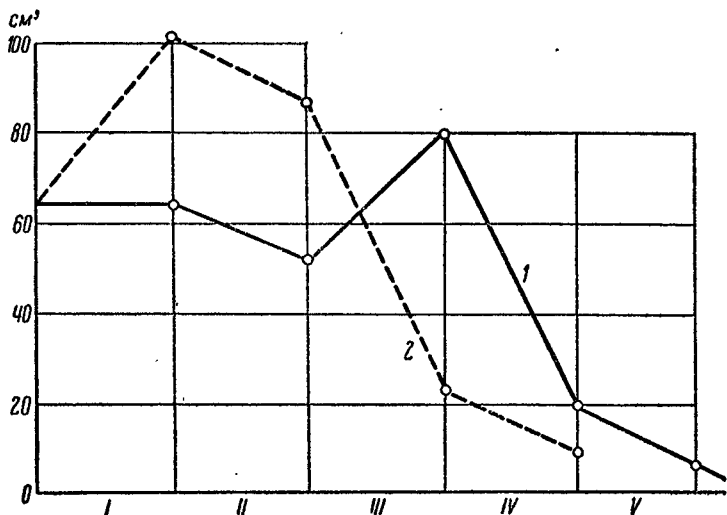


Рис. 55. Изменения эвакуаторной деятельности желудка собак под влиянием статической нагрузки (10 кг). Средние данные 24 опытов на двух собаках.

I—V — двадцатиминутные интервалы. 1 — без нагрузки; 2 — с нагрузкой.

пости желудка. Только первая фаза — угнетение моторики — при средних и больших нагрузках кратковременна и заканчивалась в течение первых 3—5 минут, но в последующие 15—17 минут скорость эвакуации нарастала, превышая исходную, так что в общем итоге за первые 20 минут получался положительный эффект. В принципе же трехфазное действие (угнетение — усиление — угнетение) имело место при статической нагрузке любой из исследованных нами интенсивностей. Впрочем возможно, что вторичное угнетение есть результат кратковременного отдыха, который мы предоставляли животному в конце первого часа. Чтобы проверить это, следовало непрерывную статическую нагрузку заменить прерывистой. Для этого была поставлена еще одна серия опытов из 20 исследований — на двух собаках с периодическим отягощением грузом средней и большой величины.

Груз накладывался на 2—3 минуты, затем снимался и собаке предоставлялся отдых на 3—5 минут, после чего вновь накладывался груз на 2—3 минуты, и т. д. Так продолжалось в течение 1—2 часов после еды. Результаты оказались вполне отчетливыми и выражались в уменьшении скорости эвакуации, т. е. угнетении моторики желудка. В среднем в контрольных опытах (без нагрузки) эвакуация продолжалась 70 минут, а под влиянием периодической статической нагрузки она увеличивалась до 90 минут.

На основании исследований А. Г. Маркина мы могли сделать вывод, что статическое напряжение возбуждает эвакуаторную

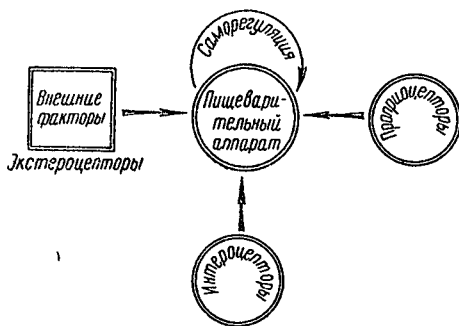


Рис. 56. Рефлекторные влияния на пищеварительный аппарат с различных внешних и внутренних афферентных систем.

моторику желудка тем больше, чем сильнее нагрузка. Но это относится к непрерывной « длительной статической нагрузке. При периодической же статической нагрузке, чередовавшейся с небольшими интервалами отдыха, получалось, наоборот, сплошное угнетение моторики, что может быть объяснено значительным динамическим компонентом этого рода работы.

Любопытно, что аналогичный результат — ускорение эвакуаторной деятельности желудка можно получить раздражением * определенной зоны коры больших полушарий. А. С. Борщевский, в лаборатории П. М. Каплан (1943) установил, что хроническое раздражение поля 6 по Бродману вызывало ускорение эвакуаторной способности желудка. Затем П. М. Каплан показал, что удаление поля 6 у собак вызывало замедление эвакуаторной деятельности желудка. При этом влияние больших полушарий передается через блуждающий нерв противоположной стороны. Контрольные опыты с удалением участков коры в теменной или затылочной доле не оказывали влияния на эвакуацию.

Недавно А. Н. Помельцов (1955) в лаборатории С. И. Филиппович также исследовал влияние статической мышечной

нагрузки на моторную функцию желудка и двенадцатиперстной кишки у собак. При этом обнаружено торможение голодной периодики. Что касается пищеварительной перистальтики желудка, то автор не нашел в ней существенных изменений под влиянием мышечной нагрузки статического характера. Последний вывод сомнителен.

А. Д. Степанова и В. И. Серова (1955) исследовали на собаках влияние мышечной работы на желчеотделительную функцию печени и установили, что работа, выполнявшаяся сразу после кормления, снижала желчеотделение даже ниже исходного голодного уровня, несмотря на то, что кормление является фактором, резко усиливающим желчеотделение.

Все материалы данной главы показывают, какие сложные влияния оказывает двигательный анализатор на функции пищеварительного аппарата как во время пищеварения, так и вне его. Многообразие рефлекторных влияний с различных афферентных систем на пищеварительный аппарат показывает схема (рис. 56). Зависимость моторики пищеварительного аппарата от характера и интенсивности деятельности скелетной мускулатуры, несомненно, получит применение в лечебной физкультуре.

ГЛАВА ОДИННАДЦАТАЯ

ВЛИЯНИЕ МЫШЕЧНОЙ РЕЦЕПЦИИ НА почки

Влияние мышечной деятельности на функцию почек изучалось многими авторами как в экспериментах на собаках (Ашер и Брук — Asher u. Bruck, 1906; И. С. Цитович, 1924; Добреф — Dobreff, 1926; А. Г. Гинецинский и Л. Г. Лейбсон, 1929; И. И. Журавлев, 1929; А. М. Зимкина и А. А. Михельсон, 1932; Э. Асратян и Д. Гзгзян, 1932; Р. О. Файтельберг, 1941 и др.), такие исследования на людях (Мак Кис, Пембрей и др. — Mc Keith, Pembrey, 1924; Вюшер — Wüscher, 1925; Лиliestранд и Вильсон — Liljestrand a. Wilson, 1925; Вебер — Weber, 1926; Вильсон, Лонг и др. — Wilson, Long, 1926; А. Данилов, А. Корякина и А. Крестовников, 1929; А. Гольдберг, М. Лепская и М. Михлин, 1930; В. Д. Кравчинский и И. В. Шулутко, 1930; Баронэ — Barone, 1931; А. А. Данилов и А. Н. Крестовников, 1932; Пирси, Ньюмэн и Бирмингам — Percy, Newman, Birmingham, 1954; М. П. Пастолов, 1954; и др.).

Этими работами установлено, что при непродолжительной и ненапряженной динамической деятельности мышц возникает небольшое увеличение диуреза; в самом начале интенсивной мышечной работы может возникнуть значительное увеличение диуреза, но главный эффект этого рода деятельности заключается в уменьшении диуреза вплоть до временной анурии. Мы не останавливаемся специально на биохимических изменениях, возникающих в моче при мышечной деятельности. Таких исследований много, но они выходят за пределы данной книги.

Из работ, посвященных анализу действия мышечной активности на функцию почек, отметим следующие. Рихарде и Смит (Richards a. Smith, 1924) наблюдали на лягушках при раздражении неперерезанных седалищных нервов уменьшение числа функционирующих клубочков почки. Файтельберг (1941) получил подобных эффект яри раздражении периферических концов перерезанных блуждающих нервов лягушки.

Ряд авторов наблюдал уменьшение диуреза у теплокровных животных при раздражении седалищных нервов или непосредственно мышц (Ашер и Брук, 1906; А. Г. Гинецинский и Л. Г. Лейбсон, 1929; и др.). Мак Кис, Пембрей и др. (1924) отметили, что после тяжелой мышечной работы происходит сокращение сосудов почек. Р. О. Файтельберг (1941) в лаборатории Л. А. Орбели в опытах на собаках установил, что в первые 15—30 минут мышечной работы диурез нормальной, а также денервированной, гидронефротических и нефротических почек резко снижается, доходя до анурии. Это является следствием уменьшения фильтрации жидкости в почечных клубочках. По мнению этого автора данный эффект вызывается продуктами мышечного метаболизма, которые гуморальным путем влияют на почки. Впрочем, он не исключает возможности и других объяснений. Добреф (1926) высказал сомнительное предположение, что анурия при мышечной работе является результатом механического сдавливания почечных собирательных трубочек окружающими их гладкомышечными волокнами.

Основной интересующий нас вопрос о механизме действия мышечной работы на функции почек до сих пор не имеет ясного ответа. Снижение диуреза при этом объяснялось либо общим уменьшением количества воды в организме вследствие усиленного потения при работе (Дэнлоп, Патон, Стокман и Маккадам — Dunlop, Paton, Stockman, Maccadam, 1898), либо перемещением воды из крови в работающие мышцы и другие ткани тела (Фишер — Fischer, 1913; М. Чукичева, 1930), либо другими гуморальными факторами.

Имеется небольшое количество наблюдений, что не только динамические усилия, но и длительное статическое напряжение в виде поддержания активной позы изменяет функцию почек. Факт значительного понижения диуреза при стоянии по сравнению с положением лежа (Нейкирх и Нейгауз, Neukirch, Neugaus, 1922; Уайт и др. — White, Rosen, 1926) толкуется исключительно как результат механического изменения кровообращения в почках или перехода воды из крови в лимфатические сосуды ног (Гарроп и Уотерфильд — Harrop a. Waterfield, 1930). В последнее время Пирси, Ньюмэн и Бирмингам (1954) нашли у людей некоторые сдвиги в выделении воды и солей с мочой ® связи с положением тела.

Хотя по поводу нервной регуляции почечной деятельности еще В. В. Пашутин (1881) писал, что расстройство почек у лакированных животных могло бы быть объяснено без заметной натяжки рефлексом с нервов кожи на сосудистые нервы почек, а в лаборатории В. М. Бехтерева давно установлено наличие центров мочеотделения в коре больших полушарий головного мозга (Л. И. Карпинский, 1901), однако роль иннервационного аппарата почек в изменении диуреза при мышечной работе настолько мало выяснена, что, по мнению многих авторов, ие

является существенной. Так, И. Н. Журавлев (1935) считал, что сдвиги диуреза связаны с усиленным обменом веществ в мышцах, т. е. обусловлены гуморальными факторами, действующими через кровь. По данным Р. О. Файтельберга (1941), накопление молочной кислоты уменьшало кровообращение в почках и таким способом снижало диурез. Введение собаке в яремную вену 20 мл 4% раствора молочной кислоты резко уменьшало диурез аналогично бегу собаки в тредбане в течение 25 минут. По мнению Р. О. Файтельберга, такое сходство данных эксперимента позволяет предполагать, что изменение деятельности почек под влиянием мышечной работы есть лишь результат накопления в организме, молочной кислоты. Таким же влиянием обладает и уксусная кислота.

Не отрицая фактов, приводимых многими авторами о роли мышечных метаболитов в регуляции деятельности почек, мы расходимся с этими авторами в понимании механизма этого воздействия. Несомненна значительная роль нервной системы в регуляции деятельности почек, поэтому невозможно игнорировать рефлекторный механизм влияния мышечной работы на диурез. Об этом говорят и данные экспериментальной патологии. Вульпиан (Vulpian) в середине прошлого века, вызывая у собак эпилептический приступ фарадизацией коры головного мозга в области сигмовидной извилины, наблюдал прекращение диуреза.

Е. А. Жербин (1949) наблюдал у собак после одиночного эпилептического приступа 10-минутную анурию, переходящую в полиурию с появлением сахара в моче. Е. Л. Нейгауз (1954) констатировал резкое снижение диуреза под влиянием судорожных доз пирамидона, но объяснял это лишь рефлексом с рецепторов кровеносных сосудов, не учитывая кинестезию.

А. И. Поспелова-Демкина (1909), исследуя влияние различных физических факторов на диурез у детей, установила, что световые и температурные воздействия на кожу усиливали его, и считала эти влияния рефлекторными, так как место воздействия не играло при этом никакой роли. Например, приложение холода к ногам и к пояснице вызывало одинаковое повышение диуреза.

А. Я. Пытель (1951, 1955) наблюдал анурию при травматическом размозжении больших групп мышц, но рассматривал ее исключительно как результат токсикоза, вызывающего почечную ишемию. Анурия при этом обусловлена, по мнению А. Я. Пытеля, только патологическим перераспределением кровотока в почках, тогда как с нашей точки зрения здесь следует предполагать и нарушение нервнотрофической регуляции секреторного аппарата почек.

Клинике известно, что рефлекторная олигурия и анурия наблюдаются при некоторых заболеваниях внутренних органов, а также после операционных воздействий. Вопросом о связи функции почек с органическими поражениями головного мозга;

занималась школа Н. Н. Бурденко (Й. А. Йдиксон, 1941). По-щадил мо-му, и терапия рефлекторно возникшей анурии может базироваться на нервном механизме. В частности это относится к действию физиотерапевтических факторов (А. Д. Голенд-берг, 1935; Н. П. Коханович, 1941). Несомненно, что многие па-тологические состояния будут поняты только при условии точного знания механизмов регулирующего влияния головного мозга на сложную функциональную деятельность почек.

Изучение нервной регуляции функции почек, в том числе образование условнорефлекторной анурии у собак производилось школой Л. А. Орбели (Л. Г. Лейбсон, 1925, 1926). Установлено, что «болевая анурия» выступала сильнее на той стороне, где перерезан чревный нерв. Наличие гуморальных звеньев в реф-лекторном механизме регуляции почек является бесспорным (Л. А. Орбели, 1935). Важная роль в механизме анурии принад-лежит антидиуретическому гормону гипофиза. Однако при боле-вом раздражении в краниальных областях у собак возникает и такое вещество, которое резко снижает диурез только в условиях сохранности нервных связей почек с каудальным отрезком спин-ного мозга (М. Г. Дурмишьян, 1955). Работами лабораторий К. М. Быкова (1947), С. И. Гальперина (1947), С. С. Полты-рева (1955) и др. установлен ряд фактов, касающихся рефлек-торных влияний с различных внутренних органов на деятельность почек. Интересно, что рвотный акт у животного сопровождается резко выраженной анурией, длящейся до 50—60 минут (Т. Ф. Ма-карова и Г. А. Филяшиа, 1956). Возможно, что это зависит от участия в данном акте не только висцеральной, но и скелетной мускулатуры.

Т. П. Шестерикова и Ю. А. Петрович (1954) в опытах на фистульных собаках изучали зависимость функции почек от светового режима. Авторы констатировали повышение диуреза в темноте и понижение при непрерывном освещении в течение длительного времени. Однако при объяснении полученных ре-зультатов авторы не учли, что в зависимости от освещения ме-няется поведение животных, их мышечная активность, а послед-няя обладает самостоятельным влиянием на диурез.

Е. М. Силаева и Р. А. Колотилова (1954) на собаках иссле-довали влияние на диурез резкой болевой реакции, возникающей на фарадическое раздражение головы и на условный раздражи-тель— звонок. При этом животное сильно возбуждалось, а это приводило к тому, что степень увеличения диуреза после водной нагрузки ослабевала по сравнению с той, которая имелась до нанесения болевого раздражения. В. Ф. Аскеров (1956) в лаборатории Э. А. Асратяна обнаружил, что повреждение спинного мозга у собак в виде гемисекции на уровне шейных сегментов отражается на деятельности почек; однако со време-нем нарушенная функция почек полностью восстанавливается. К. Г. Балицкий (1956) показал влияние повреждений

больших полушарий головного мозга «а компенсаторную функцию почки.

Следует заметить, что при экспериментальной разработке вопроса о рефлекторной регуляции почечной деятельности большей частью принимаются во внимание только экстероцептивные и интероцептивные импульсы (А. Г. Гинецинский и А. В. Лебединский, 1956) и нет речи о проприоцептивных влияниях на почки.

Что кора больших полушарий управляет работой почек видно также из следующих данных. П. М. Каплан (1951) установил, что непосредственное хроническое раздражение некоторых участков коры или удаление их у собак вызывает сдвиги в мочеотделительной функции почек. В дальнейшем это было подтверждено методом условных рефлексов: экстероцептивный условный рефлекс на мочеотделение исчез с левой почки после удаления двигательной зоны правого полушария с последующим восстановлением через несколько месяцев (Э. Ш. Айрапетьянц с сотрудниками, 1955).

Специально механизм влияния мышечной деятельности на мочеотделение изучался И. Н. Журавлевым (1935). В условиях острых опытов на собаках этот автор наблюдал, что асфиксия вначале вызывала анурию, сменившуюся затем повышенным диурезом. Он отверг участие в этом явлении изменений в составе эритроцитов и гемоглобина, а также плотного остатка крови, так как после удаления селезенки изменения диуреза при асфиксии остались прежними. Однако причиной изменения диуреза при мышечной деятельности автор считал сдвиги в химическом составе крови, связанные с усиленным обменом веществ в работающих мышцах, т. е. свел весь механизм к гуморальному фактору. И. Н. Журавлев считал, что главной причиной анурии является сосудистая реакция, меняющая кровоснабжение почек в момент асфиксии. Последующее (за мышечным напряжением) повышение диуреза этот автор связывал с поступлением в кровь и действием на почки продуктов мышечного метаболизма.

На возможность влияния раздражений мышечно-суставного аппарата в отношении функции почек имеется указание в работе В. М. Мюльберг (1947) из лаборатории С. И. Гальперина. В исследовании, посвященном рефлекторным изменениям кровообращения в клубочках почки лягушки, одним из применявшихся этим автором раздражителей было прижигание термокаутером коленного сустава, что вызывало временное инактивирование почечных клубочков.

В нашей лаборатории исследование влияний с мускулатуры тела на деятельность почек систематически проводилось с 1953 г. М. Г. Рыклиным, который выполнил несколько серий экспериментов на животных и клинических наблюдений на людях.

Эксперименты велись па собаках с выведенными раздельно на кожу живота натуральными отверстиями мочеточников по способу Л. А. Орбели (1924).

В I серии опытов на 4 собаках изучалась динамика мочеотделения под влиянием статической нагрузки на спину собаки (груз применялся пропорционально весу животного от $\frac{1}{3}$ до $\frac{2}{3}$ веса тела, продолжительность действия 30 минут). Учет диуреза проводился до, во время и после мышечного напряжения, а также в специальных контрольных полуторачасовых опытах, где мышечная нагрузка отсутствовала. Полученные в 57 опытах результаты показали, что мышечное напряжение статического характера снижает диурез. В среднем диурез в контрольных опытах за 30 минут был 11,7 мл, в опытах с мышечной нагрузкой 8,6 мл,

т. е. произошло уменьшение па 37%. Чем больше было мышечное напряжение, тем резче угнетался диурез. Следует заметить, что в этой серии мы не применяли водной пробы (рис. 57). Кроме того, в ряде опытов применялось статическое напряжение на фоне водной нагрузки. При этом почти во всех опытах также происходило угнетение диуреза: в среднем в контрольных опытах диурез за 30 минут равнялся 25,1 мл, а при мышечном напряжении 13,3 мл (уменьшение на 47%). Следовательно, на фоне водной нагрузки статическое напряжение угнетало диурез еще сильнее.

Во II серии изучалось влияние на диурез иммобилизации конечности (47 опытов на 6 собаках). Иммобилизация задней конечности производилась посредством наложения гипса в виде сапожка или кокситной повязки. Совершенно очевидно, что степень иммобилизации и количество иммобилизуемых мышечных групп в обоих случаях было различным, и это соответствующим образом сказывалось на функции почек. Во всех опытах наблюдалось угнетение диуреза, особенно резко выраженное сразу после наложения повязки. Постепенно мочеотделение возрастало (адаптация) и через несколько дней, несмотря на наличие гипсовой повязки, возвращалось к норме. Период адаптации имел различную длительность у разных собак—от 2 до 5 суток, после чего повязка снималась. Эта серия опытов проводилась без водной нагрузки.

Подтвердилось, что иммобилизация конечности (кокситная поки.жа и 6 опытах на 2 собаках и гипсовый сапожок в 28 опытах на 6 собаках) оказывает угнетающее действие на диурез на

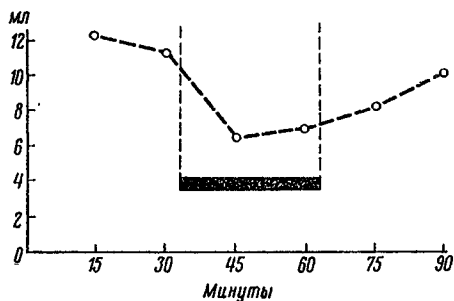


Рис. 57. Влияние статической нагрузки (5,1 кг) на диурез собаки. Опыт № 4, собака Пальма.

фоне водной нагрузки. Это действие было резко выражено, кйгда иммобилизации подвергалась большая масса мышц, т. е. при ко-ксийной повязке. Характерна асимметрия в реакции почек на им-мобилизацию: больше угнетается диурез на стороне, противо-положной иммобилизованной конечности (рис. 58).

В последней серии (10 опытов на 2 животных) исследование велось с пробой индигокармина (2% раствор с 0,5% новокаина вводился подкожно в количестве 5 мл). В контрольных опытах краска появлялась через 7—10 минут, после наложения повязки—

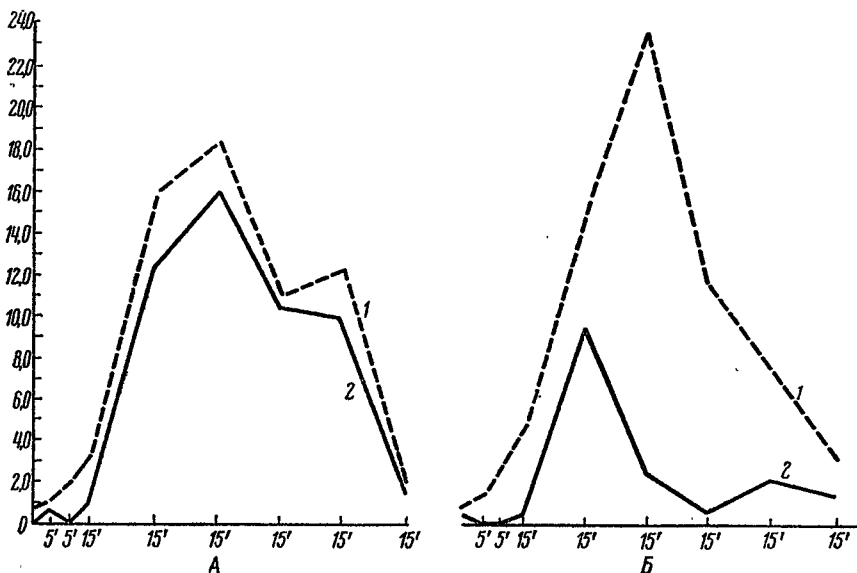


Рис. 58. Ход мочеотделения у собаки при водной нагрузке. Асимметрия в реакции почек после гипсовой иммобилизации одной задней конечности

А — норма; Б — после наложения гипсовой повязки на здоровую правую конечность.
/ — правая почка; 2 — левая почка.

через 3—5 минут. Этот факт, наряду со всесторонним анализом мочи дает возможность проникнуть в интимный механизм реакции почек на проприоцептивные влияния.

М. Г. Рыклиным было изучено влияние статической нагрузки на диурез у 12 здоровых людей, находившихся в условиях стационара. Все испытуемые были мужчины в возрасте до 30 лет. Изучалось влияние заплечного груза весом 8 кг в позе стоя. В результате по сравнению с контрольными опытами диурез понизился у 11 человек, у 1 диурез был незначительно выше исходного.

Кроме того, М. Г. Рыклин имел возможность провести тща-тельное исследование в условиях стационара одного здорового

22-летнего мужчины М., пожелавшего подвергнуться опыту с иммобилизацией ноги. Предварительно в течение 10 дней у испытуемого, находившегося на определенном режиме, исследовался ход и особенности диуреза. Затем ему была наложена кокситная гипсовая повязка, после чего наблюдалось угнетение диуреза, длившееся несколько дней. С 4-го дня диурез стал повышаться, после чего повязка была снята. Кроме того, у 5 здоровых испытуемых с их согласия применялась кратковременная иммобилизация коленного сустава, также приводившая к снижению диуреза. Следует заметить, что в течение всего времени нахождения в гипсе испытуемые жалоб на ухудшение общего состояния не предъявляли. Аппетит и сон были нормальными.

Анализ собранных материалов позволяет считать, что мы здесь имеем моторно-висцеральный рефлекс, т. е. влияния с проприоцепторов статически напряженных, а также подвергнутых иммобилизации или вибрационному воздействию мышц на деятельность почек. Возбуждение кинестетического анализатора определенного рода раздражениями мышц влияет угнетающим образом на диурез.

Полученные нами данные должны, в частности, учитываться в клинике при обследовании урологического статуса у лиц с иммобилизацией конечностей, особенно в первые дни после наложения повязки. В этой связи представляет интерес клиническое наблюдение И. Н. Шапиро (1955): после наложения больному с переломом левой бедренной кости высокой гипсовой повязки, у него возникла анурия, которую автор, однако, объясняет резкой болью при наложении повязки (?).

Конечно, возникающие при мышечной деятельности метаболиты могут действовать на диурез также рефлекторно через различные хеморецепторы, в том числе, и через мышечные рецепторы.

Изменение функции почек под влиянием травматических повреждений конечностей изучалось рядом клиницистов. Однако механизм этой патологии остается совершенно неясным. Возникающая при этом олигурия или даже анурия не снимается обезболивающими средствами (Ю. М. Лубенский, 1955). Особенно часто это явление связано с травмой мышечных масс ног, поэтому весьма возможно участие в нем патологического моторно-ренального рефлекса.

ГЛАВА ДВЕНАДЦАТАЯ

ВНУТРЕННИЕ АНАЛИЗАТОРЫ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПАТОЛОГИИ

Наличие разнообразных рефлекторных влияний с рецепторов мышечно-суставного аппарата и висцеральных органов представляет глубокий интерес не только для физиологии, но и для патологии. «Ненормальные возбуждения, исходящие из какого-либо одного органа, могут вызвать резкие повышения или понижения чувствительности и реактивности в других отдаленных органах» (1899, стр. 505). Это положение Н. Е. Введенского, соответствующее современной теории о взаимодействии афферентных систем (Л. А. Орбели), вполне применимо ко всем видам внутренней рецепции при патологических нарушениях в аппарате соответствующего анализатора, в частности к кинестезии. О проникновении этих представлений в практическую медицину говорит, например, Барракур-Бордас (Barraquer-Bordas, 1954). Исходя из клинических данных, он предлагает называть рефлексогенные участки поверхности тела (в ряде клинических случаев теряющих строгую локализацию) зонами раздражения, а термин рефлексогенная зона применять только по отношению к ограниченному проприоцептивному аппарату мышцы.

Прежде всего кинестезия имеет отношение, конечно, к двигательному анализатору. Роль ее в патологии иннервации двигательной сферы в наглядной форме иллюстрируется опытом Зауэрбруха (Sauerbruch): если длительно двигать лапу обезьяны, то последующая инъекция новокаина вызывает спазм данной конечности; но та же доза новокаина оказывается недостаточной, чтобы повлиять на животное без такой предварительной подготовки (Пенфилд и Эриксон—Penfield a. Erickson, 1949).

Данный опыт убеждает в том, что главенствующее значение при этом имеет функциональное состояние центральной нервной системы, зависящее от следов предшествующих раздражений или, как говорил А. А. Ухтомский, от «истории системы».

Интересную аналогию, имеющую такой же смысл, мы находим в исследованиях К. Л. Хилова (1952): если производить калорическую пробу вестибулярного аппарата, то сразу появляется нистагм глаз длительностью 25 секунд. Если животное находится под электронаркозом, то нистагма при этом не наступает. Электронаркоз продолжается еще в течение минуты, т. е. срок, значительно превосходящий ожидаемую длительность нистагма. Затем электронаркоз выключается и тотчас наступает нистагм нормальной длительности.

Клиницистам известно, что выпадение проприоцептивных импульсов значительно усугубляет двигательные расстройства, затрудняет восстановление координированных двигательных функций. Нарушенные движения не могут полностью восстановиться, когда поврежден центральный конец кинестетического анализатора.

Патологические процессы в мышцах и суставах могут явиться источником рефлекторных нарушений разнообразных функций организма в результате создаваемых ими центральных двигательных и вегетативных констелляций в понимании А. А. Ухтомского. Постепенно возникло представление о роли нервной системы в заболеваниях мышц. Фолькман (Folkmann, 1881) наблюдал контрактуру руки, и пальцев после тугой перетяжки плеча; эту контрактуру он назвал ишемической. Затем возникла мио-нейрогенная теория контрактуры (Гильдебранд — Gildebrandt, 1905) и рефлекторная теория Денюси (Denúcé, 1920), которая связывает ишемическую контрактуру с повреждением симпатического нерва (Вист — Wist, 1933). Клинически установлено, что длительное рефлекторное напряжение («затвердение») мышцы, «наступающее при растяжении ее, является результатом раздражения проприоцепторов (Зюсснер и Гейнрих — Sussner, Heinrich, 1934).

Известно, что в патогенезе физиопатий на первый план выступает раздражение кинестетического аппарата. Это раздражение распространяется широко: в локомоторной сфере — контрактура, в вегетативной — разнообразные расстройства (акроцианоз, гипергидроз, понижение температуры кожи, изменение артерий, мышечные атрофии и т. д.). М. Н. Березина (1944), исследуя больных с рефлекторными параличами и контрактурами, отметила изменение кинестезии, которая определялась по ощущению мышечного сокращения, вызываемого фарадическим током. 10. М. Уфлянд (1950, 1955) указывает на возможную роль травмы афферентных мышечных и костных нервов в рефлекторном происхождении параличей и контрактур.

Кинестезия может давать отдаленные симптомы, усложняющие картину мышечного заболевания. В. С. Марсова (1935) указывает, что фасцикулярный миопатоз иногда сопровождается [('ясными болями, которые могут дать повод подозревать заболевание почек, печени, сердца, половых органов, червеобразного отростка. В чтих случаях необходимо внимательно обследовать

мышцы соответственных областей. В. С. Марсова отмечает также, что при миопатозах наблюдаются обычно расстройства вегетатики, а также общие расстройства типа неврастении с симптомами раздражительности, апатии, плохого сна, головных болей, общей слабости, повышенной утомляемости. К сожалению автор не применяет теории кинестезии, и потому патогенез остается не раскрытым.

Имеются другие наблюдения этого рода. И. Г. Оршанский (1889) описал неврастеничку, у которой при механическом раздражении — поколачивании мышц конечностей или *patella* — получалась рефлекторная икота. Недавно Л. И. Омороков (1948) сообщил о больном (правосторонняя гемиплегия с афазией на почве постепенно развивающегося тромбоза артерии Сильвиевой борозды), у которого имелся следующий своеобразный рефлекс: открывание рта в ответ на кинестетическое раздражение — сгибание правой руки; давление на мышцы этой руки, как и сгибание левой руки этого рефлекса не вызывали. Поэтому можно думать, что это — патологически зафиксированный условный рефлекс — компонент акта еды. С. В. Гольман (1935) подробно описал больного, который в позе сидя не мог совершать сложные действия руками (например, вынуть платок из кармана, надеть или снять халат). Но в позе стоя, т. е. при усилении кинестетической импульсации, он проделывал все эти действия прекрасно.

Эти наблюдения гармонируют с данными М. Б. Кроля (1936), что у больных с заболеваниями мозжечка, особенно при болезни Фридрейха, в позе лежа имелась выраженная гипотония мышц, а в позе стоя возникала резко выраженная разгибательная ригидность, почти непреодолимое сопротивление растяжению мышц, участвующих в акте стояния.

Благодаря вертикальному положению тела и высокой функциональной дифференциации рук распределение мышечного тонуса у человека значительно отличается от такового у животных; вместе с тем изменилась и роль соответствующего центрального аппарата, т. е. кинестетического анализатора, особенно в связи с возникновением трудовой и речевой деятельности.

Экспериментальные и клинические данные говорят о том, что в результате выпадения или изменения мышечно-суставной рецепции нарушается нормальный баланс возбуждения и торможения в кинестетическом анализаторе и возникают разнообразные патологические движения: гиперкинезы, нарушение тонуса мышц, рефлекторные контрактуры, синкинезии, координаторные неврозы (писчий спазм) и другие формы центральных двигательных поражений. Интересна в этом отношении точка зрения А. Корнилова (1895), который писал относительно вероятного патогенеза Церебральной амиотрофии у взрослых, что она имеет рефлекторное происхождение, точкой исхода которого, по-видимому, служит Оора'жение сустава. Его собственные экспериментальные (на животных) и клинические наблюдения дали ему основание по

попросу о патогенезе артропатической амиотрофии присоединиться к точке зрения Вульпиана и Шарко о рефлекторных кляниях с пораженного сустава, выражающихся в атрофии близлежащих и отдаленных мышц. Н. А. Вельяминов (1924) был близок к признанию роли кинестезии. По поводу неврогенных артропатий он пишет: «...Некоторые травматические и термические Инсульты периферических нервов суставов в состоянии вызвать раздражения этих нервов, может быть и невриты в них, далее вызвать рефлексы на вазомоторы и, как последствия, трофические расстройства в суставах» (стр. 384).

С кинестезией связаны и рефлекторные влияния на симметричные конечности, что обнаруживается методом хрскнаксиметрии. К. И. Сальникова (1953) обнаружила у больных гоноартритом удлинение моторной хронаксии не только на пораженной (при одностороннем поражении суставов), но и на симметричной здоровой конечности. И. Е. Ландсман (1953) при исследовании инвалидов установил, что на культиях рук все мышцы дают удлинение хронаксии. Такие же изменения хронаксии, но слабее выраженные, наблюдались и на здоровой руке.

В этой связи нельзя не согласиться с П. И. Эмдиным (1929), давно указывавшим, что нейрохирургами все внимание уделяется эффекторному аппарату и нервным центрам и слишком мало еще изучена афферентная часть рефлекторной дуга сложного эпилептического приступа. Поэтому П. И. Эмдин призывал больше изучать значение оперативного вмешательства на периферии, которая детерминирует приступ при некоторых видах эпилепсии. Нам представляется весьма обоснованным, что Ф. Р. Богданов (1953) при лечении больных с атетозами, гиперкинезами и спастическим параличом рук применял вместо хирургических воздействий на мозг соответствующее воздействие на периферию, т. е. на больную конечность. Целью этого воздействия является изменение ненормальных возбуждений, исходящих из мышечно-суставного аппарата, и ослабление «бомбардировки» ими двигательных нервных центров; при этом наступает нормализация нарушенных функций кинестетического анализатора.

Как известно, при некоторых формах эпилепсии перед приступом у больного возникают неприятные ощущения в конечности, с которой начинается приступ. Если в это время сжать или туго перевязать эту конечность, то приступ можно предупредить, создав в коре больших полушарий отрицательную индукцию на основе возникающих при этом афферентных импульсов с рецепторов конечности (кожных и мышечных). Так выясняется роль кинестезии судорожно сокращающейся мускулатуры конечности в развитии общего приступа.

Возникающие при этом сдвиги не ограничиваются локомоторной сферой, но переходят и на висцеральную сферу, в результате чего эпилептическому приступу сопутствуют нарушения Дея» тслыгости внутренних органов. Нервный механизм висцеральных

нарушений при этом показан Е. С. Боришпольским и В. П. Осиповым (1899) в лаборатории В. М. Бехтерева: экстирпация двигательных корковых центров во время приступа эпилепсии у животного моментально ликвидирует не только судороги, но и сдвиги в аппарате кровообращения.

Значение двигательных центров коры мозга для изменения реактивности сердца в ответ на мышечные движения в хроническом опыте на собаке наблюдал П. Д. Олефиренко (1930) в лаборатории А. И. Смирнова. Е. А. Жербин (1949) в лаборатории В. С. Галкина показал влияние одиночного эпилептического приступа на секреторные и экскреторные функции животных. Ион Ионеску (Ion Ionescu, 1952) установил, что после приступа экспериментальной эпилепсии прочный условный слюнный рефлекс увеличивается в 3—8 раз. По данным Е. И. Злотник (1953), судорожный приступ вызывает непосредственное угнетение секреции желудка, но после ряда приступов, происходящих с небольшими интервалами (1—5 дней), у животного появляется длительный период гиперсекреции желудочного сока. В. В. Шаляпин и Е. А. Станко (1954) в опытах с пирамидоносовой эпилепсией обнаружили, что судорожный припадок сопровождался резким повышением кровяного давления. У животных же, обездвиженных кураре, а также в состоянии наркоза, даже при наличии генерализованного судорожного припадка со стороны кровяного давления отмечалась, наоборот, депрессорная реакция.

Из клинических наблюдений отметим, что еще В. М. Бехтеревым (1899) приводилось описание двух больных женщин, у которых при смехе происходило непроизвольное мочеиспускание. Н. И. Красногорскому (1935) пришлось видеть у пациентки 13 лет прямое действие эпилептического припадка на слюноотделительные рефлексы; припадок резко оборвал безусловную секрецию слюны.

Мы приводим эти факты в данном контексте, хотя сами авторы указанных работ не связывают механизм наблюдаемых явлений с кинестезией. Любопытно в этом отношении следующее замечание Е. А. Жербина (1949). Выполнив солидную и богатую материалами экспериментальную работу о влиянии эпилептического приступа на деятельность некоторых внутренних органов, в частности на почки, этот автор пишет: «Можно было бы считать, что прослеженные в наших опытах изменения функции почек объясняются мышечной работой, совершаемой во время приступа. Однако такое предположение было бы не совсем правильным. Работами целого ряда авторов показано влияние на функцию почек высших отделов центральной нервной системы и, в частности, коры головного мозга» (стр. 13). Остается непонятным, почему участие высших отделов мозга должно исключать роль кинестезии в данном явлении. Наоборот, мы считаем, что, оставаясь верным принципам рефлекторной теории, эти явления нельзя объяснить иначе, как участием (быть может, нл-

ряду с другими механизмами; моторно-висцеральных рефлексов.

В проблеме функциональной патологии двигательного анализатора в его мозговом конце большой интерес представляет явление катаплексии. И. П. Павлов объясняет это внезапное резкое падение тонуса мышц тем, что катаплексия разделяет большие полушария на двигательный и все остальные анализаторы и между ними возникают взаимные индукционные отношения. «Получается, — говорит Павлов, — отделение всех остальных анализаторов от двигательного. А когда те сильно возбуждены, тогда этот тормозится и наступает катаплектический симптом».¹

Значение этих вопросов в клинике нервных болезней изучено мало. Особого внимания заслуживает отмеченная Л. Я. Немлихер (1937) «миастенолепсия» — своеобразный синдром, близкий к катаплексии, но связанный не с аффектом, а с мышечным усилием, с утомлением, и имеющий в клиническом отношении сходство с миастенией. Л. Я. Немлихер развертывает понятие «диссоциации сна», связывая ее с имеющимся в литературе делением сна на три компонента: психический, моторный и вегетативный, и тем самым подчеркивает значение вегетативного элемента. На последний в литературе о нарколепсии обращалось до сих пор очень мало внимания.

Кинестезия и висцеральная рецепция наряду с другими афферентными системами принимают участие в тех патологических явлениях, которые известны под названием реперкуссии. Реперкуссия (Тома—А. Thomás, 1929)—это усиление имеющейся или возникновение прежней, доминировавшей когда-то боли. Тогда, в прошлом, непрерывный поток афферентных импульсов с патологически измененной периферии или внутреннего органа создал в больших полушариях очаг застойного возбуждения. Нервным клеткам головного мозга, как известно, свойственна в высочайшей степени способность сохранять следы прежних раздражений, поэтому указанное болевое переживание зафиксировалось в нейронах коры на многие годы. Эти следы при некоторых состояниях организма оживляются под влиянием побочных раздражений. Основным фактором, лежащим в основе этих явлений, оказывается застойность или патологическая инертность процесса возбуждения в соответствующем участке центральной нервной системы, причем ослабленные нейроны коры не в состоянии затормозить болевую реакцию, возникающую по поводу нового, случайного раздражителя. При этом на месте своего непосредственного приложения раздражитель вызывает гораздо более слабое ощущение или не вызывает его совершенно, по пораженный орган оказывается весьма возбудимым и восприимчивым к раздражениям, непосредственно с ним не связанным.

¹ (Едаром реперкуссия часто характеризуется как отзвук, эхо, вос-

¹ П. 'шлшк'кт' илшИи>нчм<иг сроды, I. П)Гу, стр. 'ИЗ.

поминание о бывших когда-то болях, как «память тела». В этих явлениях, следовательно, особенно важен учет прошлых воздействий и переживаний.

Другая форма отдаленной боли осуществляется по типу иррадиации. Она возникает при наличии основного патологического фактора в данный момент порождающего болевые ощущения в других, более или менее отдаленных и здоровых органах. Графическое изображение различия между двумя основными формами отдаленной боли дано «а рис. 59.

В основу клинического понятия реперкуссии следует положить павловский механизм корригирующих импульсов. Тем самым реперкуссия из описательного термина превращается в закономерное патофизиологическое явление, так как корригирующий механизм следует признать определенной формой взаимодействия

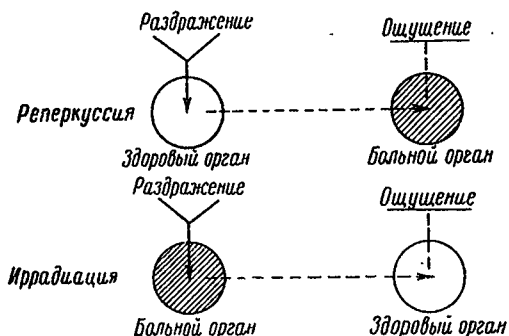


Рис. 59. Различие между реперкуссией и иррадиацией в патологии.

афферентных систем. К. П. Гольшева и А. А. Вишневский (1933) в лаборатории А. Д. Сперанского показали, что любая травма, нанесенная конечности животного и в последующем ликвидированная, оставляет глубокий след в центральной нервной системе, который обнаруживается при нанесении вторичной травмы («второй удар»). С. И. Франкштейн (1951) вызывал у кошек контрактуру конечности посредством за гипсовывания ее на длительный срок. После снятия гипса контрактура постепенно исчезала бесследно. Однако децеребрация, произведенная у такой кошки, вызывала децеребрационную ригидность всех конечностей за исключением той, которая раньше подвергалась иммобилизации.

К явлениям реперкуссии с участием внутренней рецепции могут быть отнесены некоторые клинические наблюдения С. П. Боткина (1867). «Бывают случаи, — писал он, — что гипертрофированное сердце, пришедши в состояние чрезмерного возбуждения от какой-либо очевидной причины: от усиленной ходьбы, Психического потрясения, неводержности в вине, неумеренного разговора, крика и пр., сохраняет это возвышенное возбуждение, а вследствие того и легчайшую возбудимость и по удалении про-

изведшей его причины. Больной, например, чувствовал себя довольно посредственно, но поспорил горячо или позволил себе выпить лишнее, и вслед за этим появляется сердцебиение или одышка, которые возвращаются при каждой ничтожной причине, несмотря на то, что больной находится в самых лучших гигиенических условиях» (стр. 99—100).

Близкую к реперкуссии природу имеют явления соощущения (синестезии). Уже в норме у человека могут возникать соощущения, которые выражаются тем, что наряду с ощущением, непосредственно обусловленным внешним или внутренним раздражением, появляется другое **отдаленное** ощущение в определенной части тела. Физиологические условия подобных явлений изучал Н. О. Ковалевский (1884). В патологических условиях эти явления в виде болезненных соощущений исследовал В. М.- Бехтерев (1911), и констатировал, что соощущения такого рода «могут достигать крайней резкой степени; они могут быть значительно сильнее, чем основное ощущение, иногда могут достигать крайне болезненных ощущений и, кроме того, могут проявляться в необычных областях тела» (стр. 62). Г. И. Маркелов (1939) в синдроме вегетативной невралгии отмечает своеобразное расстройство в сфере ощущений в виде явлений синестезии; одни ощущения у этих больных легко ассоциируются с другими, сливаясь с ними в одно общее целое. Этот автор рассматривает с точки зрения реперкуссии рефлекторную эпилепсию, при которой припадки провоцируются раздражением периферического нерва. Соответствующие клинические наблюдения приводились А. И. Златоверовым (1945), Н. М. Иценко (1945) и др. О сопряженных болях писал А. И. Гейманович (1935). Интересное клинико-физиологическое исследование рефлекторных параличей и их лечения принадлежит С. Е. Рудашевскому и И. Е. Пригонникову (1953). Эти авторы установили, что функциональные изменения как в области поражения (нерва, нервного центра), так и в отдалении от нее протекают на фоне сниженной физиологической лабильности и измененной возбудимости. Сдвиги возбудимости возможны при этом как в сторону повышения, так и снижения. В стадии повышенной возбудимости нервных центров может развиваться ряд патологических доминант: моторных (рефлекторные контрактуры, гиперкинезы) или сенсорных (каузалгии).

Г. И. Маркелов, много занимавшийся реперкуссивными синдромами, отмечает их большое разнообразие при участии вегетативных нарушений. Кинестетическая реперкуссия наряду с иррадиацией должна учитываться клиникой. В частности это относится к фантомным ощущениям и болям, в которых тоже имеется элемент кинестетической реперкуссии. Н. И. Стрелкова (1956) указала на функциональные нарушения сердца при ранениях нервов рук.

В патологических условиях может случиться, что висцеральные ощущения делаются ненормально устойчивыми, инертными

и не поддаются задерживающему влиянию многочисленных ощущений и представлений, связанных с внешними анализаторами. В результате эти висцеральные ощущения поддерживаются, усиливаются и разрастаются, превращаясь в отрицательную эмоцию чрезвычайных размеров, иногда подчиняющую себе все поведение человека.

Механизм подобных явлений представлялся И. П. Павлову следующим: «...Болезненное состояние какого-нибудь внутреннего органа или целой системы могут посылать в соответствующие корковые клетки, в определенный период или постоянно, беспреостанное или чрезмерное раздражение и таким образом произвести в них, наконец, патологическую инертность — неотступное представление и ощущение, когда потом настоящая причина уже перестала действовать».¹ Такое образование патологически инертного очага может произойти в обеих сигнальных системах, доходя до галлюцинаций и бреда.

Физиологические и клинические данные показывают, что наш мозг получает регулярно афферентные импульсы от всех жизненно важных систем, нормальное функционирование которых является не только непосредственно (в смысле обеспечения дыхания, кровообращения, локомоции и т. д.), но и в рефлекторном порядке основой нормального тонуса организма. Это сказывается, конечно, и на высшей нервной деятельности. Нарушения внутренней афферентации могут привести к патологии этой деятельности. Например, некоторые формы патологии сердца, сопровождаясь изменившимися импульсами от рецепторов сердца, сказываются сразу в рефлекторном падении тонуса мускулатуры и ощущении слабости, ведущих к потере ощущения биологической жизнеустойчивости, а затем к немотивированному, безотчетному страху смерти (Браун — L. Braun, 1932; В. М. Коган-Ясный, 1932).

В. М. Бехтерев неоднократно указывал, что при расстройствах чувствительной сферы следует учитывать и рецепцию внутренних органов. Здесь можно наблюдать, писал В. М. Бехтерев (1911), также явления анестезии, гиперестезии, парестезии и невралгических болей, которые дают основание для различных жалоб на поражение внутренних органов у истериков, неврастеников и ипохондриков и которые у психических больных приводят нередко к бреду одержимости и содержания во внутренних органах тех или других инородных тел или живых существ.

Специально о роли заболеваний сердца в клинике психозов писал Д. Б. Франк (1930).

Для клиники внутренних болезней представляет интерес также то, что ненормальные афферентные импульсы, возникающие при некоторых расстройствах сердца и еще не превратившиеся в осознаваемые процессы (т. е. создающие в больших полушариях лишь очаг скрытого возбуждения), могут реализо-

¹ И. П. Павлов. Полное собрание трудов, 3, 1949, стр. 710.

ваться в резкой эмоциональной окраске сновидений отрицательного тона. В более тяжелой форме могут наступить ночные эпилептические припадки кардиовазального происхождения, описанные Е. К- Краснушкиным (1946).

Школа С. П. Боткина считала, что одна из форм желчно-каменной болезни закономерно выражается временным расстройством психики. «Больные жалуются на какое-то угнетение их психики, необъяснимую склонность ко сну. Такие больные, находясь, например, в обществе, иногда вдруг неожиданно для всех впадают в особенное состояние — род летаргического сна, из которого только с большим трудом выводятся, и только зная возможность подобного проявления печеночных коликов и исследуя печень такого больного, находят ее болезненной, а сам больной потом скажет, что печень болела у него и раньше. Дальнейшее наблюдение выяснит, что здесь мы имели дело с несомненной желчной коликой» (Н. П. Симановский, 1882, стр. 540). С. П. Боткин в своих лекциях приводит несколько подобных наблюдений.

Психиатрической клинике давно известно, что у психопатов нередко расстройства различных висцеральных функций (А. И. Ющенко, 1902; П. Б. Ганнушкин, 1933).

Ландлам (Lundlum, 1924), исследовавший функции желудочно-кишечного канала у группы психически больных, нашел связь между типом психической реакции и функциональным состоянием этого канала. Генри (Henry, 1924) установил, что у депрессивных больных имеется отчетливый параллелизм между степенью депрессии и кишечной атонией. В. Н. Смотров (1934) на основании клинических наблюдений пришел к заключению, что ненормальные нервные импульсы, возникающие при тоническом спазме толстой кишки, могут сопровождаться расстройством самочувствия больного в форме психической подавленности, навязчивых мыслей и тяжелых нарушений в психической сфере.

Временные психопатологические явления могут возникать и при поражениях других органов брюшной полости. А. Л. Феиелоповым (1947) описано наблюдение больного с калькулезным пионефрозом, у которого тяжелое соматическое заболевание шло параллельно с нарушениями в области психики с сильной депрессией и суицидными настроениями. После операции наступило резкое улучшение психического состояния. А. С. Чистович (1945) показал, что хронические висцеральные раздражения являются причиной развивающегося после травмы психоза на почве рефлекторной дистрофии головного мозга.

Психиатрическая клиника располагает некоторым материалом о нарушениях кинестезии и ее роли в формировании высшей нервной деятельности. Физиологию и патологию кинестетического интлнзатора можно понять только исходя из того, что любое движение организуется и реализуется на основе центростремительных импульсов различных сферных систем - внешних и

кинестетических. Последние обеспечивают как миостатику, так и миодинамику.

Изучая сенсорную и моторную доминанту лягушки при локальном отравлении нервных центров стрихнином и фенолом, А. А. Ухтомский и И. И. Каплан (1923) получили длительную тоническую флексию конечности и назвали ее насильственной. «Характерно, что насильственная флексия лапки, сохранившей чувствительность, может быть преодолена почти без сопротивления, если производить разгибание мягким, постепенным движением. Но сильное сопротивление возникает тотчас, как только повести дело грубым, порывистым образом. Не говорит ли это за то, что здесь играет главную роль внутренняя чувствительность мышц, сухожилий и сочленений?» (1950, стр. 181).

Соответственно в клинике известен следующий кататонический симптом: на резкую попытку врача изменить положение руки или ноги больной реагирует напряженным тоническим сопротивлением, «о при мягком осторожном воздействии больной обычно хорошо подчиняется. Различные результаты зависит, очевидно, от количества возбуждаемых кинестетических импульсов в отношении центрального парабиотического очага: при небольшом возбуждении эффект положительный, при большом — отрицательный. В этой связи представляют интерес клинические наблюдения В. П. Кузнецова (1929), который установил, что относительно слабые, пороговые раздражения вызывают изменение наличного состояния мышцы в противоположное: гипертонус или дрожание уменьшаются, а торможение переходит в возбуждение. Но при сильном раздражении возникает усиление наличного состояния: когда тонус понижен — он уменьшается, а когда тонус повышен — он возрастает.

Особенный интерес представляют такие поражения кинестетического анализатора, при которых кататонические симптомы имеют локальный характер, проявляясь в одних частях тела и отсутствуя в других. Сюда относится наблюдение А. Г. Иванова-Смоленского об асимметрической катаlepsии у шизофреником и описанный Е. А. Поповым больной, у которого моторный негативизм проявлялся только на одной руке.

Клинике известны и другие изменения двигательных рефлексов, связанных с нарушением кинестезии. Одним из проявлений нарушения кинестетического анализатора является усиление или ослабление сухожильных рефлексов. Здесь нужно отметить, например, невротическое усиление коленного рефлекса, при котором больной жалуется, что рефлекс сопровождается крайне неприятным ощущением. С. С. Корсаков указывает: «Иногда бывают при некоторых формах душевного расстройства боли, являющиеся только при попытке к движению: больной не чувствует боли, пока совершенно покоен, но лишь только захочет встать, попробует протянуть руку, поднять голову, — инляют очень сильные болевые ощущения, которые не находят! сеог

объяснения в каких-нибудь местных изменениях. Под влиянием таких ощущений больные иногда должны долго сохранять полную неподвижность (*akinesia algera*)» (стр. 307). С. С. Корсакову же принадлежит указание на типичное расстройство мышечных ощущений, когда больным кажется, что их физическая сила резко увеличилась или, наоборот, что все предметы стали необыкновенно тяжелыми. Это наблюдали и более поздние исследователи. Так, Ангиал (*Angyal, 1936*) описывает патологические явления у шизофреников, связанные с нарушением кинестезии и мышечного тонуса. Некоторыми больными мышечные напряжения воспринимаются как действие чуждой силы. Например, один больной часто жаловался на огромную тяжесть своего тела, которая сменялась по временам ощущением его невесомости.

Клинические исследования последнего времени подтверждают, что кинестетический анализатор претерпевает функциональные нарушения не только при заболеваниях мышечно-суставного аппарата, но также при нервных и психических заболеваниях (С. Ф. Семенов, 1955; Е. Н. Шелест, 1955; Г. Р. Ткачева, 1956). И. П. Павлов заметил это давно: на «среде» 4 мая 1932 г. он сообщил о своем наблюдении при истерии (больная С.) очень притупленной кинестезии и слабости двигательного аппарата. Таким образом, имеются достаточные основания считать, что точное аппаратное исследование кинестезии у больных такими простыми способами, как вертикальный кинематометр нашей лаборатории (И. Б. Губман, 1956) или кинематометр для ноги (И. Г. Беляев, 1956), явятся важными диагностическими и контролирующими приемами, вполне доступными любому врачу.

Несомненно, что с кинестетическим анализатором, как и с внешними анализаторами, связаны сложные апрактические, агностические и афазические расстройства (вторая сигнальная система). С кинестетическим анализатором связаны также психомоторные синдромы (ступор, кататония), гиперкинезы и т. д. будучи в развернутом виде свойственны многим психическим заболеваниям, психомоторные синдромы бывают в большей или меньшей степени выражены и при различных нервных болезнях, ранениях и травмах черепа, опухолях мозга, энцефалитах, сосудистых поражениях головного мозга и т. д. Несмотря на исключительную роль кинестетического анализатора в жизнедеятельности людей, роль мышечно-суставной рецепции в поражениях нервно-психической сферы представляет еще почти непочатое поле для клиницистов и физиологов. Здесь нужно исходить из принципа единства центра и периферии. Поэтому следует учитывать функциональные изменения, происходящие и в периферическом конце кинестетического анализатора: возбудимость мышечных рецепторов, в частности, может изменяться под влиянием интоксикации любого происхождения, местного повышения температуры, носиллительного процесса, а также рефлекторной регуляции (хтоикая ппперации мышечных рецепторон»). С. Г. Абрип

(1940) и И. Д. Чернова (1935) нашли ранние гистологические расстройства афферентной иннервации мышц при полиомиелите.

Нужно полагать, что многие вещества, введенные тем или иным путем в организм, нарушают его функции рефлекторно, вследствие своего действия на внутренние рецепторы. Г. Ф. Иванов (1951) показал наличие стойких реактивных изменений в концевых воспринимающих образованиях (в том числе и в проприоцепторах) под влиянием разных факторов: перерезки, раздражения нервов индукционным током, введения в кровь кураре и отравления токсинами. Например, введение лягушке в кровь кураре уже через час влечет за собой резкое денатурирование воспринимающих нервных волокон и их окончаний в мышцах. Введение под кожу кураре вызывает избирательное разрушение миорецепторов — нервно-мышечных веретен.

Вопрос этот исследован еще совершенно недостаточно. Особенно мало изучены влияния фармакологических факторов на них. В частности, представляет интерес изучение влияния различных комбинаций снотворных и наркотических веществ не только на безусловные рефлексы, вызываемые с внешних и висцеральных рецепторов (А. А. Никулин, 1956), но и с мышечных.

Клиницисту важно знать также, что возбудимость этих рецепторов находится в большой зависимости от адаптационно-трофических центробежных импульсов, приходящих к ним из различных отделов центральной нервной системы (А. М. Марусева, 1942). Поражение соответствующих центров может резко изменять порог раздражимости и лабильность не только внешних, но и внутренних, в частности кинестетических, рецепторов и тем способствовать возникновению различных двигательных нарушений и мышечно-суставных болей.

Таким образом, не следует сводить весь патогенез мышечно-суставных нарушений исключительно к центральным влияниям, как к одностороннему процессу, игнорируя роль периферии и, в частности, проприоцептивного аппарата.

Психомоторные и висцеральные симптомы психических заболеваний не могут рассматриваться изолированно. Деятельность больших полушарий и подкорковых центров объединяет и те, и другие; между кинестетическим и висцеральным анализаторами имеется тесное взаимодействие, осуществляемое как посредством условных, так и безусловных рефлексов различных уровней центральной нервной системы. Взаимодействие между этими анализаторами в патологии может резко усиливаться. Как указывает А. Д. Сперанский (1955), «каждый рефлекс может стать патологическим, если в той или иной части его дуги произойдут временные или стойкие изменения, вызванные действием чрезвычайного раздражения, исходящего из среды» (стр. 492).

Как чрезмерная двигательная активность, так и состоящая патологической неподвижности при неровных и психических заболеваниях не могут не сказаться нейрогной на нарушенном доитоль

ности внутренних органов. Нами экспериментально установлено, что даже иммобилизация одной конечности здоровой собаки посредством гипсовой повязки на недельный срок приводит к нарушению не только соматических, но и вегетативных функций — терморегуляции, пищеварения, диуреза. Следовательно, в определенных условиях могут возникать и патологические моторно-висцеральные рефлексy.

В сложном единстве организма, осуществляемом в высшей форме при участии больших полушарий, нервным импульсам из двигательных и висцеральных органов принадлежит значительная, мало учитывавшаяся до сих пор роль в формировании различных психопатологических и невропатологических синдромов. В отношении психиатрии одно из лучших изложений значения висцеральной рецепции дает Т. К. Кашкарова (1956) в работе о патофизиологической основе ипохондрического синдрома. В соответствии с взглядами В. М. Бехтерева на значение локализации монотонных раздражений для проекции галлюцинаторных образов автор указывает, что проекция галлюцинаций на внутренние органы у больных с ипохондрическим синдромом находится в связи с патологией внутренних органов. Что касается роли кинестезии в Психиатрии, то углубленное изучение этого вопроса является еще делом будущего. Исходя из теории И. П. Павлова, следует считать, что кинестетические импульсы, так же как и висцеральные, входят органической составной частью в динамический стереотип жизнедеятельности организма не только в норме, но и в патологии. В этой связи небезынтересно напомнить о старых работах психиатров, которые изучали у своих больных состояние вегетативных функций, преимущественно дыхания и кровообращения (Сокальский, 1897; Гирш, 1899; Гиршберг, 1902).

Следует стремиться к изысканию рефлекторных способов перестройки деятельности анализаторов для нормализации висцеральных и двигательных функций на основе внешних и внутренних воздействий. Среди этих способов наряду с фармакологическими и физиотерапевтическими методами должна занять большое место лечебная физкультура (кинезитерапия, эрготерапия). Кинезитерапия (Георги — Georgi, 1845; Дюжардэн-Бомэц, Dujardin-Beaumetz, 1887) включает в себя лечение массажем, гимнастикой и трудовыми движениями. Уже эти авторы отметили одно из важнейших влияний кинезитерапии — влияние на дыхание и кровообращение — и солидаризировались с мнением Дюбуа-Реймона (Dubois-Reimond), что физическая тренировка упражняет больше нервную систему, чем мускулатуру.

Несмотря на то, что лечение движением применяется издавна (и частности при внутренних заболеваниях его высоко ценили С. Г. Боткин и Г. А. Захарьин), оно не имело до недавнего времени широкого распространения вследствие отсутствия глубокой научной разработки и теоретического обоснования, особенно в отношении влияния на внутренние органы.

Некоторые думают, что роль лечебной физкультуры сводится только или главным образом к психогенному или условнорефлекторному влиянию. Мы считаем эту точку зрения односторонней. Наряду с условнорефлекторными воздействиями в кинезитерапии играют большую роль и безусловные кинестетические влияния на различные сферы организма. Теоретической основой для понимания механизма упражнения всех (соматических и вегетативных) функций, их координации, должно стать представление о стереотипе больших полушарий и подкорковых центров и о доминанте. Эти два понятия близки по своей сущности. «На мой взгляд, — писал Ухтомский (1954), — уже теперь ясно, что периферические приборы нервной регуляции на местах являются не только посредниками для регуляций со стороны большого мозга и не только осуществителями некоего постоянного числа «субкортикальных стереотипов», но и такими факторами, с деятельностью которых коре приходится считаться в процессе сопоставления внутренних соматических событий с событиями среды» (стр. 78).

Двигательная функция человека (трудовая, спортивная и т. д.) является системой реакций на внешние раздражители, — системой, образованной по принципу условных и безусловных рефлексов при участии второй сигнальной системы. Упражнение этой функции есть, следовательно, не что иное, как закрепление образованных временных нервных связей. Вместе с тем процесс упражнения — это конкретное выражение усвоения ритма. В этом процессе меняется лабильность отдельных звеньев как в сторону повышения, так и в сторону понижения и устанавливается некоторый средний уровень лабильности центров, управляющих всеми работающими системами организма. Такое состояние центров представляет собой выработанную в процессе упражнения доминанту с соответствующими двигательными и вегетативными компонентами.

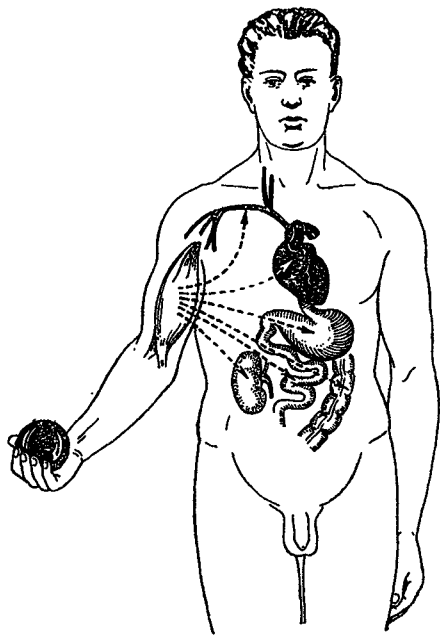
Известно, что кинестетические импульсы являются мощным средством общего тонизирования организма. Однако дело не только в этом. Движения являются действенным фактором при некоторых внутренних заболеваниях потому, что при этом возникают моторно-висцеральные рефлексы разных уровней, регулирующие и нормализующие деятельность внутренних органов в частности посредством адаптационно-трофических влияний. Поэтому важно, чтобы врач, которому приходится решать, нужны ли его пациенту физические упражнения, в какой форме и дозировке, мог при этом базироваться на точном знании того, как влияет мышечная деятельность не только на данный заболевший орган, но и на различные органы и системы тела.

Между тем, именно вопрос о механизме влияния мышечной деятельности на висцеральную сферу является наименее разработанным в теории лечебной физкультуры. Большинство авторов считает, что эти влияния основаны на гуморальных факторах. То же, которые пытаются придавать значение в этом вопросе пори-

ной системе, решают его не с точки зрения рефлекторной теорий и недоучитывают роль кинестезии.

Экспериментальные данные, которые были изложены выше, говорят о том, что полная слаженность, высокая организованность всех физиологических функций во время интенсивной физической деятельности достигается прежде всего посредством больших полушарий головного мозга при большой роли кинестетического анализатора. Главнейшей причиной действия мышечной работы на внутренние органы мы считаем не механическое перераспределение крови и не гуморальные влияния продуктов мышечного обмена веществ, а кинестетический, т. е. рефлекторный механизм (рис. 60). Таким образом, при оценке терапевтического значения физкультуры необходимо исходить из учета кинестетических импульсов, являющихся началом сложных, цепных рефлекторных актов не только в анимальной, но и в вегетативной сфере организма.

В этом отношении интересное указание имеется у Б. Г. Бажанова (1956). В работе о механизме действия лечебной физкультуры на больных сахарным диабетом этот автор указывает на роль проприоцептивных импульсов, стимулирующих у этих больных секрецию инсулина. Следовательно, моторно-висцеральные рефлексы распространяют свое влияние и на железы внутренней секреции.



Возможно, что имеется Рис. 60. Схема моторно-висцеральной связи между патологией мышечно-суставного аппарата и пищеварительными органами. Известны отдельные клинические наблюдения о расстройствах желудочно-кишечного канала при хроническом атрофирующем ревматическом артрите (Гартсток — Hartstok, 1934) и прогрессивной мышечной атрофии (О. М. Вильчур, 1934). Имеются данные М. Д. Виноградова (1912) из клиники М. В. Яновского, что больные хроническим ревматизмом обладают пониженным теплообменом. При этом последний отличается большим непостоянством, давая резко различные величины при одних и тех же условиях внешней среды.

Исходя из этого, следует решать вопросы патологии яе только самого мышечно-суставного аппарата, но и тех нарушений регуляции внутренних органов, которые патогенетически связаны с кинестетическим анализатором.

Некоторыми клиницистами давно ощущалась потребность в увязке патологии кровообращения с функциональным состоянием скелетной мускулатуры. М. В. Яновский еще в 1904 г. предложил для разработки вопрос: не имеется ли связи или параллельности в изменении мышечной силы и высоты кровяного давления при заболевании организма и если есть, то как оно изменяется и нельзя ли по изменению отношения между ними получить какие-либо указания относительно хода и течения болезни (В. К. Квятковский, 1904, стр. 1).

Однако новизна вопроса и отсутствие физиологически обоснованных предпосылок не дали возможности развернуть работу В. К. Квятковского, которая оказалась теоретически обедненной и была забыта. Автор разработал специальный показатель отношения между силой мышц кисти и кровяным давлением, который у здоровых людей равен 2. Ему удалось заметить, что увеличение показателя за счет возрастания мышечной силы является у больных благоприятным диагностическим признаком. Кроме того, этот показатель может быть контролем лечения (водолечения).

В дальнейшем было обращено внимание на соотношение кровяного давления с тонусом мышц, особенно в конституциональном аспекте. Так, Перитц (Peritz, 1926) выделил «спазмофиликов», у которых повышен тонус сосудов и тонус скелетной мускулатуры. Кречмер (Kretschmer, 1928) нашел у конституционального типа «эпилептоидов» сочетание повышенного тонуса мускулатуры со спазмом сосудов лица (желтовато-бледный цвет лица). Однако трактовка этой связи оставалась неясной. Гендерсон (Henderson, 1935) в работе «Мышечный тонус и венозный приток к сердцу» пришел к заключению, что чем выше тонус, тем больше приток. Но Гендерсон видит здесь только механический фактор. Гельгорн (1948) нашел, что асфиксия является мощным фактором повышения мышечного тонуса; кровопотеря повышает кровяное давление, реинфузия крови снижает до нормы; «осуществляющий эту важную реакцию механизм еще не вскрыт», писал Гельгорн (1948, стр. 286).

Нам кажется, что решение этих вопросов [невозможно ©]яе понятия о моторно-висцеральных рефлексах при учете химической раздражимости мышечных рецепторов, в частности, угольной кислотой.

Лечение движением — мост от физкультуры в клинику. Только в связи с кинестезией может правильно оцениваться и освещаться механизм действия лечебной физкультуры и трудовой терапии. Этот механизм включает деятельность мощного двигательного анализатора, регулируемого посредством первой и второй сигнальных систем и являющегося богатейшим источником бонусло-

морелекторных и условнорефлекторных импульсов на все рабочие аппараты (эффекторы) организма.

Необходимо подчеркнуть следующую особенность лечебного воздействия мышечных движений, отличающую его от действия медикаментозных средств: кинезитерапия не только стимулирует деятельность, например, аппарата кровообращения, но и тренирует его, создавая в то же время наиболее благоприятные условия для работы сердца и его рефлекторного механизма. Таким образом, в кинезитерапии сочетаются факторы стимуляции, тренировки и трофики не только местного, но и центрального происхождения. Вместе с тем, как указывает П. Н. Степанов с сотрудниками (1955), лечебная физкультура может усиливать действие фармакологических средств, таких, как наперстянка и горицвет. Вообще при даче лекарств нам представляется необходимым учитывать наличие или отсутствие применения кинезитерапии.

Едва ли в какой-либо области медицины так долго царил грубый эмпиризм, как в бальнеологии. При всей благоволности лечебных факторов этого рода попытки теории были весьма примитивны: углекислая ванна повышает тонус блуждающего нерва, или — в крови появляются сосудорасширяющие вещества и т. д. Неудовлетворительна и так называемая кортико-висцеральная теория. Несомненно, что механизм действия бальнеологических факторов значительно сложнее и вряд ли может быть понят без учета нервных влияний «а тонус скелетной мускулатуры как промежуточного звена в цепи рефлексов, действующих на функциональное состояние аппарата кровообращения и других органов.

Интенсивность и характер вегетативных сдвигов при мышечной работе определяются не только интенсивностью работы, но и состоянием организма, прежде всего его центральной нервной системы.

Давно известно, что во многих случаях причина заболеваний сердца заключается в нарушении нервной регуляции деятельности этого органа. Ускоряющие и замедляющие, прессорные и депрессорные рефлексы могут быть чрезмерно усилены. Наиболее общим признаком состояния гиперрефлексии является сильное учащение пульса при небольшом физическом напряжении, а также при эмоциональных и других раздражениях. Естественно, что терапия в этих случаях должна быть направлена не столько на сердечную мышцу, сколько на нервные центры, регулирующие сердечную деятельность в смысле понижения их возбудимости.

По-видимому, дело касается нарушения лабильности центров с образованием застойного очага возбуждения. В образовании чрезмерно длительной, неугасимой доминанты А. А. Ухтомский ищет причину целого ряда патологических явлений. Нормальная доминанта в большинстве случаев имеет временный характер. Она возникает при соответствующих условиях на основе широчайших и внутренних афферентных импульсов. С прекращением импульсов доминанта исчезает,

Мысль о том, что при гипертонической болезни образуется патологическая доминанта, развивалась несколькими авторами, в особенности Л. Л. Васильевым (1954), который считал, что у гипертоников имеются в сосудодвигательных центрах разных уровней нервной системы очаги патологического возбуждения или пессимального торможения.¹ Другим заболеванием, имеющим характерную картину патологической доминанты, является бронхиальная астма. У одного и того же лица она может быть вызвана разнообразными внутренними (висцеральными) и внешними раздражителями условного и безусловнорефлекторного происхождения.

Т. С. Истаманова (1935) изучала регуляцию внешнего дыхания при гипертонической болезни. У 50 больных (в нейрогенной стадии) регистрировалась спирограмма в покое, а затем при термических, болевых (укол иглой), фармакологических (адреналин, атропин) и словесных воздействиях. Оказалось, что в состоянии покоя у большинства больных дыхание не изменено. Применение внешних раздражений (термических, болевых) и предупреждение об уколе обнаруживает повышенную возбудимость дыхательного центра.

Нарушения при гипертонической болезни касаются не только вегетативной сферы, но и анимальной. Клинические наблюдения свидетельствуют о наличии у гипертоников болевых ощущений в различных мышцах. Возможно, что это связано с морфологической патологией нервно-мышечных веретен (В. Б. Зайратьянц, 1953). Кнорре (Knorre, 1930) методом двигательной хронаксии обнаружил при заболеваниях сердечно-сосудистой системы сдвиги возбудимости, выраженные в различной степени на отдельных мышцах. Но причиной этих сдвигов он считал гуморальные факторы — изменение кислотно-щелочного равновесия крови.

Ф. М. Василевская (1949) изучала двигательную хронаксию при фармакологическом сне у больных гипертонической болезнью. У большинства больных хронаксия была укорочена и не давала заметных отклонений во время сна. У части больных наблюдалось расхождение хронаксии мышц-антагонистов: хронаксия сгибателя укорачивалась, а разгибателя — удлинялась. У здоровых людей глубокий сон сопровождался значительным удлинением хронаксии мышц-антагонистов.

Исследование сенсорной (оптической) хронаксии как показателя состояния центральной нервной системы при гипертонической болезни проводил А. М. Королев (1951) в клинике В. Г. Вогралика. Автор обнаружил, что оптическая хронаксия проявляла фазовые изменения: она была укорочена в вегетативной фазе болезни и удлинена в склеротической фазе и при злокачественном течении гипертонии. Новые данные о значении нервной системы при гипертонической болезни приводят М. И. Гуревич

* В последнее время новые экспериментальные данные по этому вопросу приведены Н. Н. Горевым (19Б6); и Л. П. Черкасским (19Б6).

(1952)!, И. Д. Боенко (1952), В. С. Шкляр, Р. И. Микунис, И. А. Рыбачук (1955) и А. С. Ефимов (1955).

Кроме хронаксии, весьма тонким показателем состояния нервных центров является электромиография (Ю. С. Юсевич, 1953). Этим автором показано, что глубокий вдох отражался на электрограмме мышц руки. Сходные изменения наблюдались в момент сокращения симметричных мышц другой руки. Установлено, что характер электрограммы мышц в ответ на вдох или сокращение мышц другой конечности изменяется в патологии, в частности при гипертонической болезни. При той же болезни изучалось состояние вестибулярного аппарата (Е. Т. Гальвас, 1954) и субординационные изменения в скелетных мышцах больных (Г. Г. Кошелева, 1954).

Координация, имеющая в своей основе нервную систему, является одновременно и последовательно согласованным сочетанием функций тканей, органов и систем органов при их совместной деятельности в организме (Н. В. Зимкин, 1955). При упражнении, обучении и тренировке координационные механизмы могут усложняться и совершенствоваться. Наоборот, в результате заболеваний, при утомлении, при отсутствии тренировки и т. д. координация становится менее совершенной и слаженность различных функций нарушается. Тренировка развивает не только скелетную мускулатуру, ж> и вегетативные органы, в том числе сердечно-сосудистую систему (С. П. Летунов, 1955).

Когда тренированный человек и нетренированный человек выполняют одинаковое количество работы, то у первого пульс менее част, кровяное давление обычно ниже и минутный объем крови меньше, чем у второго. Резкое нарушение координации между мышечной работой и вегетативными функциями носит название синдрома напряжения. Бейнбридж (1927) характеризовал этот синдром следующими чертами: 1) пониженной способностью выполнять мышечную работу и 2) усиленной реакцией кровеносной и дыхательной систем на эту работу. Степень тяжести симптомов может быть различной. Можно сказать, что между хорошо тренированным спортсменом и больным, сильно страдающим от синдрома напряжения, существует ряд постепенных переходов.

В клинике внутренних болезней хорошо известна патологическая возбудимость сердечно-сосудистой системы, которая может иметь различное происхождение (С. П. Боткин, 1867). Известны случаи острой недостаточности сердца неврогенной природы, возникшие под влиянием чрезмерного физического напряжения у лиц с соответствующим предрасположением. Отмечена связь прогрессирующей мышечной атрофии с поражением внутренних органов, и частности сердца (О. М. Вильчур, 1934). Описан случай рефлекторной гипертонии, связанной с наличием абсцесса в тазобедренном суставе (Бергман— Bergmann, 1932). Вольгейм (Wolb Helm, 1933) установил, что у больных с декомпенсацией сердца

при мышечной работе (подъем/на лестницу) не происходит увеличения количества циркулирующей крови или оно лишь незначительное, не более 200 мл при такой нагрузке, которая у здоровых людей и у больных, с компенсированным заболеванием сердца увеличивает количество циркулирующей крови на 1—1,5 л.

По данным клиники Г. Ф. Ланга (Н. А. Толубеева, 1926), у гипертоников физическое напряжение вызывает более значительное повышение максимального давления, чем у нормотоников. Применяя функциональную пробу с движением, Н. А. Толубеева и Е. П. Флегонтова (1940) подтвердили у гипертоников нарушения реакций сердечно-сосудистой системы. В дальнейшем Н. А. Толубеева (1949) показала, что ортостатическая проба, дающая у здоровых падение кровяного давления всего на 5—10 мм Hg, у гипертоников вызывает падение на 30—50 мм. Эти влияния рассматривались исключительно с точки зрения действия силы тяжести на кровообращение при участии рефлексогенных зон аорты и каротидных синусов, т. е. только висцеральных рецепторов. Кинестетические влияния при этом авторы не учитывали. Между тем недоучет роли кинестезии при функциональных заболеваниях аппарата кровообращения мешает всестороннему познанию механизма этих нарушений. В общей форме это было ясно таким клиницистам, как Бергман и Г. Ф. Ланг. Ланг (1950) писал: «Изучение влияния физического движения на кровяное давление при гипертонической болезни пока не проведено достаточно систематически. Между тем это представляло бы значительный интерес не только с точки зрения уточнения реактивности вазомоторного аппарата при гипертонической болезни, но и профилактического и лечебного значения физкультуры при ней» (стр. 99).

По данным В. Н. Ментовой и З. Т. Самойловой (1955), при экспериментальной гипертонии имеется повышенная возбудимость сердечно-сосудистой системы. Это относится и к условным, и к безусловнорефлекторным реакциям кровообращения. Н. Н. Горев с сотрудниками (1955) указывали на несостоятельность депрессорных нервных механизмов при гипертонии.

Исследование вегетативной нервной системы при гипертонической болезни обнаружило у этих больных склонность к парадоксальным реакциям (Итало и Деллеонарди — Italo e Delleonardi, 1932). Я. Ю. Шпирт с сотрудниками (1952), применив фармакологические пробы (фенамин и мезатон) при гипертонической болезни, установили изменение возбудимости высших вазомоторных центров.

Насколько глубоко изменена у больных эта возбудимость, видно из исследований Биккенбаха (Bickenbach, цит. по Ромбергу — Romberg, 1929), установившего, что у больных с декомпенсированными сердечно-сосудистыми заболеваниями кожные сосуды не реагируют на термический раздражитель. Заметим, что замедленное восстановление температуры кожи после охлажде-

ния считается результатом длительного состояния тонического сокращения стенок мелких артерий и артериол.

И. И. Хренов (1946), исследуя минутный объем сердца при воздействии тепла на организм человека, попутно отметил, что легкие движения руки вызывали у здоровых людей увеличение минутного объема в среднем на 17,5%, а у больных с сердечно-сосудистой недостаточностью — на 58,6%. По данным З. С. Баркаган (1955), у больных гипертонической болезнью (и тиреотоксикозами) кровяное давление при Холодовой пробе повышалось в среднем в 2—3 раза больше, чем у здоровых. Этот автор считает, что при Холодовой пробе подъем систолического давления более чем на 20 мм Hg и диастолического более чем на 15 мм следует рассматривать как гипервозбудимость сосудодвигательных центров.

По нашему заданию М. Ф. Головкина в 1954 и 1955 гг. произвела комплексное исследование нервнорегуляторных механизмов сердечно-сосудистой системы у больных артериальной гипертонией в разных стадиях. Применялась функциональная проба в виде статического напряжения-сжимания кистью правой руки баллона ртутного динамометра (системы В. В. Розенבלата) на половине максимальной силы. Было исследовано 132 больных и 125 здоровых людей разного возраста и пола следующими тремя методами: электрокардиографически изучалась реактивность сердца, осциллометрически — кровяное давление и электротермометрически — реактивность кожных сосудов. Каждая функция исследовалась сперва в исходном состоянии (покой), а затем во время статического усилия и после него.

Метод электрокардиографии показал, что у здоровых в покое частота сердечных сокращений в среднем была равна 74,5 в минуту, а в момент статического напряжения она увеличивалась на 11,1 ударов в минуту, т. е. на 14,9%. Характер электрокардиограммы при этом изменялся: в большинстве случаев отмечалось увеличение зубцов *P* и *R* и уменьшение зубца *T*. В связи с учащением сердечного ритма отмечено укорочение интервала *R — R*. Любопытна возрастная особенность этих рефлекторных реакций сердца у здоровых людей: в возрасте от 18 до 29 лет ритм сердца учащался несколько меньше, чем у более старших лиц.

У больных при ритме покоя, равном в среднем 78,0 в минуту, мышечное напряжение вызывало более значительное учащение работы сердца — на 22,2 удара в минуту (т. е. на 28,5%) с соответствующим укорочением интервала *R — R*. На большинстве электрокардиограмм зубец *P* не изменялся, зубец *R* у 73% больных значительно увеличился, зубец *S* тоже увеличился, но зубец *T* в большинстве случаев не изменялся.

Таким образом, на одинаковое небольшое статическое напряжение руки сердце гипертоников реагирует более сильно и разносторонне (глубже), чем у здоровых, что показывает меньшую устойчивость, повышенную возбудимость центральных механизмов

моторно-висцеральных рефлексов у этих больных. Разделив больных по стадиям болезни (классификация Г. Ф. Ланга), мы обнаружили, что учащение сердцебиений под влиянием мышечной нагрузки увеличивается по стадиям, достигая наибольшей величины в III стадии гипертонической болезни.

Осциллометрически у тех же людей (больных и здоровых) исследовалось артериальное кровяное давление (максимальное, минимальное и среднее) с параллельным определением осциллометрического индекса, характеризующего состояние сосудистого тонуса.

Результаты показали существенное различие между больными и здоровыми в реакции на статическое усилие. В то время, как у 85,4% здоровых людей среднее артериальное давление при этом оставалось без изменений, у 81,5% больных оно повышалось на 10—20 мм Hg, а в отдельных случаях, наоборот, понижалось. Минимальное артериальное давление у 82,7% здоровых давало понижение приблизительно на 10 мм Hg, тогда как у больных в 87,4% случаев обнаружено повышение на 10—20 мм. Что касается осциллометрического индекса, то он у здоровых повышался на 10—15 мм спиртового столба, а у больных гипертонией (на всех стадиях) этот индекс возрастал на 25—40 мм.

Электротермометрически измерялась температура кожи на ладонной поверхности средней трети предплечья левой руки (статическое усилие производилось правой рукой). Исследование начиналось после нахождения устойчивой температуры кожи. Результаты исследования см. в табл. 4.

Таблица 4

Группа обследованных	Число обследованных	Температура кожи (в °)		Разность (в °)	Примечание
		в покое	при напряжении		
Здоровые	125	33,9	34,8	0,9	
Больные	132	33,9	34,0	0,1	
В том числе:					
с I стадией	42	34,7	35,2	0,5	У 18 больных извращенная реакция (понижение температуры)
со II стадией	50	33,9	34,5	0,6	
с III стадией	40	33,1	33,3	0,2	У 8 больных изменения отсутствуют

Таким образом, у части больных с I стадией (24 человека) имелась нормальная или даже повышенная рефлекторная возбудимость сосудов кожи на статическое напряжение, а у другой

части (18 человек) извращенная реакция, поэтому общая средняя величина ($0,5^\circ$) оказывается непоказательной. Но на следующих стадиях болезни реактивность сосудов кожи переходит в пониженную, а в III стадии приближается к нулю. В группе здоровых подмечена зависимость сосудистой реакции кожи при мышечном напряжении от возраста: по мере старения сдвиг температуры становится все менее выраженным. Уменьшение реакции кожных сосудов на кинестетические импульсы может явиться следствием либо пониженной возбудимости двигательного анализатора, либо склеротическими изменениями сосудов. В основном причина артериальной гипертонии связана с изменениями возбудимости нервных центров, регулирующих работу всей сердечно-сосудистой системы. Ниже мы приводим клинические наблюдения И. А. Дмитриева, который исследовал больных с последствиями расстройств мозгового кровообращения и установил обратимость угнетения реакции кожных сосудов по мере выздоровления. Это говорит о зависимости угнетения от центральных, а не периферических факторов.

В отношении реакции сердечно-сосудистой системы на физические упражнения и дозированную нагрузку при функциональных двигательных пробах можно считать, что у здоровых и тренированных лиц эта реакция выражена, как правило, менее сильно и менее продолжительно, чем у больных и нетренированных. Неблагоприятной же следует считать такую реакцию, которая не ведет к приспособлению организма и к повышению его работоспособности, а ослабляет его или расстраивает деятельность отдельных органов или систем. Такая реакция является результатом дискоординации рефлекторных механизмов, регулирующих работу сердечно-сосудистой системы при мышечных напряжениях.

Повышение функционального состояния этой системы путем систематической тренировки двигательного аппарата практически давно уже положено в основу лечения в курортных условиях («терренкур») и применения лечебной физкультуры. Так же ясно, что при пользовании с лечебной целью физическими упражнениями надо базироваться на их физиологическом действии как на здоровый, так и на больной организм. Лечебное действие физических упражнений заключается в активизации организма, противодействующей как влиянию болезни, так и ослабляющему действию вынужденного покоя (В. В. Гориневская и Е. Ф. Древинг, 1944).

Что касается механизма этого действия, то, по данным указанных авторов, он заключается в том, что «в начале Интенсивной мышечной деятельности работа органов кровообращения и дыхания возбуждается импульсами со стороны центральной нервной системы, а затем поддерживается нервно-гуморальным путем» (стр. 9). Авторы указывали и на участие других факторов, но ни слова о кинестезии или проприоцепции у них не сказано.

Таким же образом обстоит дело и у других авторов трудов по лечебной физкультуре. И. П. Мугдусиев и Е. Я. Якубовская (1936) в статье «Мототерапия сердечно-сосудистой недостаточности» роль скелетной мускулатуры рассматривали исключительно с точки зрения увеличения венозного притока, т. е. лишь на основе механических факторов гемодинамики.

И. П. Ильинский и О. Г. Мадунцева (1952) в статье «О применении физических упражнений при некоторых формах гипертонической болезни» высказали мнение, что благоприятное действие физических упражнений при данном заболевании заключается прежде всего в психогенном влиянии, а также в усилении обменных процессов в работающих мышцах с образованием кислот, гистамина и ацетилхолина, что ведет к расширению сосудистого русла и увеличению числа действующих капилляров. На этом основании авторы рассматривали лечебную физкультуру лишь как метод «неспецифической раздражающей терапии». Неудовлетворительность этого объяснения заключается также в том, что весь лечебный эффект приписывался только двум крайним звеньям регуляции: с одной стороны — психогенному или условнорефлекторному, с другой — гуморальному (метаболиты). Выпали все промежуточные безусловные рефлексы различных уровней центральной нервной системы, играющие столь важную роль в регуляции кровообращения в норме и патологии.

Мы полагаем, что помимо теории моторно-висцеральных рефлексов, лечебная физкультура как активный метод терапии внутренних болезней должна учитывать, что существует не только «охранительное торможение», но и «охранительное возбуждение». В лаборатории И. И. Федорова (1953) Е. А. Захария и В. И. Западнюк установили, что во время приступа судорог снижалось действие ожога конечностей и других патологических воздействий. Таким образом, интенсивная мышечная активность временно изменяет реактивность организма. Возможно, что механизм этого явления следует рассматривать как конкурирующие доминанты либо как явление отрицательной индукции (В. Я. Кражев, 1955). В этом отношении представляет также интерес экспериментальная работа А. В. Напалкова (1955), изучавшего роль отрицательной индукции в предотвращении развития заболеваний. Создание сильного очага возбуждения в коре больших полушарий собак вело к снижению патологически повышенного уровня кровяного давления, что А. В. Напалков рассматривал как результат отрицательной индукции с коры на подкорку. Если возбуждение возникало не в коре, а в подкорке (длительное голодание, кормление), то кровяное давление не снижалось.

На тесную связь между моторикой и вегетатикой указывает состояние сосудов кожи при односторонних поражениях локомоторного аппарата (гемисиндромы центрального происхождения). При этом возникает не только моторная, но и вегетативная асимметрия (В. М. Бехтерев, 1906), Неравномерные сдвиги

у этих больных в отношении артериального давления обнаружили С. Н. Давиденков (1926), Ш. А. России и Л. С. Шафрай (1937), С. Л. Левин (1948), З. А. Дамье (1951), А. М. Гуревич (1952); асимметрию венозного давления — В. А. Тумской и М. И. Дьяконова (1939); замедление скорости тока крови на стороне гемиплегии — Е. В. Павлодка (1948), изменение капилляров — М. А. Аксянцов (1948). Различными проявлениями вегетативной асимметрии при центральных поражениях занимались М. С. Маргулис (1907), А. М. Гринштейн (1928), Б. И. Шапиро и М. М. Цейтлин (1928), Г. И. Маркелов (1935), В. Н. Мясищев (1936), Гиллер (Hiller, 1936), Чеки (Szeky, 1937), С. А. Харитонов (1946), С.- Б. Балабан (1947), Э. И. Курдина (1949), И. И. Русецкий (1950). Из клиники Д. Г. Шефера по этому вопросу вышли работы М. Г. Гольдельмана (1949), А. А. Белугина (1949), И. И. Туревского (1953). В работах некоторых авторов наметилась связь между величиной вегетативных сдвигов и степенью двигательного паралича. Вопрос о влиянии удаления различных отделов коры больших полушарий на функциональные свойства скелетных мышц и на развитие мышечных атрофий экспериментально изучала Н. А. Галицкая (1954).

О взаимодействии локомоторного аппарата с вегетатикой говорят также сдвиги кожной температуры у гемиплегииков, что было отмечено еще Шевалье (Chevallier, 1867). Понижение кожной температуры на парализованной стороне обнаружил Г. И. Росеолимо (1894) у больного, имевшего кисту в правой лобной доле мозга. Затем этим вопросом занимались клиницисты Б. Н. Бирман и С. И. Резников (1928), С. Д. Вознесенский (1929), Ф. И. Перлина (1937), А. А. Славин (1948), Г. А. Габибов (1953). И. О. Гилула и Е. Л. Цапенко (1953) и др.

Исследование вегетативной асимметрии по реактивности кожных сосудов конечностей у больных с односторонними поражениями головного мозга производил по нашему заданию И. А. Дмитриев с 1951 г. Применялось электрометрическое измерение температуры кожи отдаленных частей тела при функциональной пробе — термическом воздействии на дистальную часть руки или ноги. Для сравнения была проведена соответствующая серия исследований на практически здоровых людях. Затем исследования были перенесены в клинику нервных болезней.

Результаты этих исследований показали, что как слабое холодное (15—17°), так и тепловое (42—45°) локальное воздействие вызывало и у здоровых, и у больных людей закономерные отдаленные сдвиги температуры кожи, обладающие значительным последствием. Рефлекторная природа этих сдвигов была проверена опытом с остановкой кровообращения в руке, подвергаемой термическому воздействию (И. А. Дмитриев и Т. П. Романюва, 1953).

Как известно, автору, ранее применявшие эту методику (Пикеринг — Pickering, 1932; Гиббон и Лендис—Gibbon a. Landis, 1932; Фэзери и Аллеи — Fatherrel a. Allen, 1938; Гетц — Goetz, 1946), отрицали рефлекторную природу сосудистых реакций. Однако исследования О. М. Минут-Сорохтиной (1953) и наши опровергли гуморальную теорию указанных авторов и установили рефлекторное происхождение указанных реакций. У здоровых людей, по нашим данным, они характеризуются симметричностью, относительной быстротой развертывания и большей величиной температурных сдвигов, а также адекватностью их. У больных с односторонним поражением головного мозга наряду с гемиплегией имеется неравномерное реагирование сосудов конечностей больной и здоровой стороны тела (термоасимметрия). Более глубокие нарушения реактивности сосудов выявляются на пораженных конечностях, хотя происходит некоторое снижение ее и на здоровой половине тела. Таким образом, нашими исследованиями подтверждается, что сосудистая иннервация, как и двигательная, осуществляется с противоположной стороны коры головного мозга и ближайшей подкорки. Важно, что по мере восстановления функций пораженной половины мозга асимметрия сосудистых реакций уменьшается вместе с восстановлением двигательной функции. Клинические наблюдения И. А. Дмитриева показывают тесную связь центральной иннервации вегетативных и моторных функций.¹

Экспериментальные материалы нашей лаборатории говорят о том, что нарушение нормальной кинестетической импульсации при иммобилизации конечности (Т. П. Романова, М. Г. Рыклин, А. Г. Маркин, В. П. Колычев) вызывает отчетливые изменения всех важнейших вегетативных функций организма. Для клинической проверки этих данных мы предприняли изучение влияния гипсовой иммобилизации конечности на сосудистую реактивность больных, находящихся в хирургических клиниках, руководимых проф. С. Ю. Минкиным и проф. Н. М. Степановым. У больных с гипсовой иммобилизацией ноги мы изучали состояние периферической сосудистой системы, для чего производили измерение кожной температуры с применением функциональной пробы (локальное охлаждение). Измерение производилось кожным электротермометром (исследования Т. П. Романовой) следующим образом. Первоначально определялась исходная устойчивая температура кожи в верхней трети предплечья. Затем на тот же участок оказывалось в течение 1 минуты холодное воздействие посредством термода. Сразу после удаления его в этом участке измерялась температура кожи и затем измерение повторялось каждую минуту до восстановления исходной температуры. Каж

¹ Подробно эти данные изложены в диссертации И. Л. Дмитрием л «Рефлекторные изменения кожной температуры при некоторых миклопшиших головного мозга», Молотов, 1955.

дый раз исследование производилось как на стороне иммобилизации, так и на противоположном предплечье. Было изучено 11 больных (39 исследований). У 6 больных гипсовая кокситная повязка применялась после деформации коленного или тазобедренного сустава по поводу туберкулеза; у 5 больных такая же повязка применялась по поводу перелома бедра. В результате было установлено, что сосудистая реактивность становится асимметричной, — восстановление температуры кожи руки на стороне иммобилизации ноги оказывалось отчетливо замедленным. Вот иллюстрация.

Больная 3-ва, 20 лет, диагноз — туберкулез левого коленного сустава, затихшая стадия; деформация сустава. Кокситная повязка на левой ноге. Исследовала трижды: на 3, 12 и 23-й день от начала иммобилизации. В первом наблюдении отмечена асимметрия исходной температуры: на стороне иммобилизации температура равна 34,6°, на другой руке — 33,9° (разность 0,7°). Под влиянием местного холодого воздействия температура правого предплечья понизилась до 25,6°, а левого — до 25,9°. В течение 4—5 минут после удаления раздражителя температура кожи быстро возросла: через минуту для правой руки/на 2,8°, для левой — на 2,5°, еще через минуту соответственно на 2,4 и 1,9°, затем на 1,5 и 0,9° и т. д. Таким образом, уже в первые минуты восстановления кожной температуры протекало неодинаково на обеих руках. В последующем ходе восстановления разница температуры правой и левой рук становилась еще рельефней, так как на стороне иммобилизации ноги восстановление имело более затяжной характер. В результате на стороне, свободной от иммобилизации, температура руки достигла исходной величины на 7-й минуте и в дальнейшем превысила ее на 0,3°, а на другой руке даже через 20 минут температура еще не достигла исходного уровня на 0,35°. При втором обследовании (на 12-й день иммобилизации) исходная температура рук оказалась одинаковой (34,8°), возбудимость же сосудов кожи оставалась асимметричной за счет замедленного восстановления температуры на стороне иммобилизованной ноги. На 23-й день асимметрия возбудимости сосудов кожи уменьшилась, но все же была еще отчетливой.

Такая же картина асимметрии сосудов кожи рук выявлена при пробе с охлаждением у всех остальных больных с кокситной гипсовой повязкой, наложенной по поводу различных поражений конечности: закрытый перелом костей левой голени на месте резецированного коленного сустава (больная К-на, 42 лет), закрытый перелом нижней трети правого бедра (больной В-в, 52 лет), ложный сустав в области правого бедра (больная Т-ва, 48 лет) и т. д. Что дело здесь именно в иммобилизации, видно из того, что степень выраженности нарушений функций сосудистой системы руки на стороне поражения зависит от массивности иммобилизации ноги. Если гипсовая повязка фиксирует только два сустава (голеностопный и коленный), то асимметрия сосудистой реактивности рук хотя и имелась, но была выражена менее резко, чем при кокситной повязке:

Но все же оставалось сомнение в том, не является ли указанная функциональная асимметрия результатом не иммобилизации коичпснти, л сч' трлимы п./in :1лб(ш'илпия. Поэтому в тех слу-

чаях, где это возможно, мы начинали исследование до наложения гипсовой повязки. Таких больных было трое: двое — со скелетным вытяжением, один — перед операцией по поводу туберкулеза коленного сустава.

Изучение температуры кожи предплечий у этих больных до наложения гипсовой повязки показало восстановление исходной температуры после охлаждения на 9, 12 и 16-й минуте. После наложения повязки у двух взрослых больных длительность восстановления увеличилась, а у третьего больного (А. А-ва, мальчика 4 лет) она, наоборот, уменьшилась.

Огромное влияние физических упражнений (кинезитерапии) на аппарат кровообращения воем известно, но в результате отсутствия достаточно разработанной теории механизм этого влияния остается мало изученным, ибо в нем отсутствует главное звено — кинестезия. Поэтому почти все методические указания по применению лечебной физкультуры и трудовой терапии в отношении внутренних болезней остаются эмпирическими, хотя во многих случаях они являются целесообразными. Практика отобрала лучшие физические упражнения, дающие терапевтический эффект, основанный на наличии мощной кинестетической стимуляции нервных механизмов регуляции сердечно-сосудистой системы и особенно нервной трофики сердечной мышцы и других внутренних органов. Из этого нужно исходить при лечении соответствующими движениями заболеваний сердечно-сосудистой и пищеварительной систем. Таковы, например, положительные результаты применения кинезитерапии при инфарктах миокарда (В. С., Лебедева, 1955), при язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки (П. Н. Степанов с сотрудниками, 1955) и при других внутренних болезнях. Тем не менее т. В. Гориневская отмечает, что пока еще нет достаточно проверенных данных экспериментального характера о влиянии физических упражнений на секрецию желудка и другие функции.

В нашем плане представляют интерес исследования состояния мышечного аппарата при гипертонической болезни. Моторную хронаксию при этом заболевании изучали Ф. М. Василевская (1949), Г. Г. Кошелева (1954), биотоки мышц — 10. С. Юсевич (1953). На терапевтическое значение снижения тонуса скелетной мускулатуры у гипертоников указывали Е. С. Авербух и И. Л. Морозова (1954).

В общей форме вопрос о соотношении между тонусом кровеносных сосудов и скелетной мускулатуры поставил венский клиницист Паль (J. Pal, 1937). Он объединил все виды расстройства тонуса гладкой и поперечнополосатой мускулатуры в единую группу «заболеваний тонуса», которые рассматривал как результат патологического состояния саркоплазмы мышечных клеток. Однако мысли о возможности рефлекторных соотношений между тонусом скелетной и висцеральной (сосудистой) мускулатуры у него не возникало.

Клиникой М. В. Черноруцкого подчеркивалось, что расстройство нейрорегуляторных функций при гипертонической болезни касается не только мускулатуры кровеносных сосудов, но проявляется и в спастическом состоянии других полых органов — пищевода, желудка, желчных путей и мочевого пузыря. Это подтверждено рентгенологическим исследованием желудочно-кишечного тракта яри гипертонической болезни (И. М. Яхнич, 1945).

Д. А. Иванова (1953) установила, что снижение внутримышечного давления у 'больных идет параллельно развитию легочно-сердечной недостаточности. Причиной понижения мышечного тонуса автор считала нарушение окислительных процессов в мышцах.

Некоторые авторы (Е. С. Авербух и Н. Л. Морозова, 1954) полагали, что у больных гипертонией наряду с повышенным сосудистым тонусом повышен и тонус скелетной мускулатуры. Г. Г. Кошелева (1954) отметила это только в отношении тонуса сгибателя при нормальном тонусе разгибателя. Однако в литературе нет ни достаточных фактических данных, ни теоретических оснований (кроме неудачной попытки Паля) для предположения о закономерной взаимосвязи между функциональным состоянием аппарата кровообращения и тонусом скелетной мускулатуры. Обычно при этом ссылаются лишь на точку зрения Гендероона (1936) о механическом влиянии тонуса скелетных мышц на венозный приток крови к сердцу.

Исходя из нашей точки зрения о том, что раздражение проприоцепторов оказывает закономерное влияние «а аппарат кровообращения, мы решили проверить это положение в клиническом исследовании группы больных с противоположными по характеру нарушениями кровообращения — гипертоническим и гипотоническим состояниями. Новые данные о гипотонических состояниях в норме и патологии привели О. Н. Кудряшев (1955) и Н. С. Молчанов (1955).

Конкретно нашей задачей (совместно с А. К. Чуваевым и Г. З. Чуваевой) являлось исследование тонуса, плече-лучевой мышцы руки, которое производилось пружинным миотометром нашей конструкции. Исследование заключалось в следующем: в положении лежа у' больного измерялся тонус мышц для установления исходного фона; затем на той же руке измерялось кровяное давление осциллометрическим способом. Производимая при этом компрессия плеча с нарушением кровообращения в руке на 1—IV₂ минуты являлась тем фактором, который служил в нашем исследовании своего рода функциональной пробой на сдвиги мышечного тонуса; после этой пробы и в течение нескольких последующих минут продолжалось измерение тонуса мышц.

Нас прежде всего интересовал вопрос об устойчивости мышечного тонуса, затем о возможности влияния на него кратковременного сжатия плечевой артерии. Последний фактор у здоровых людей молодого возраста не оказывает никакого влияния на мышечный тонус руки. Мы убедились в этом, обследовав в аналогич-

ных условиях 14 студентов в возрасте 18—21 года. Из них только у 1 мышечный* тонус незначительно увеличился, у остальных он оставался без изменений. Таким образом, можно считать, что в норме кратковременное нарушение кровообращения в руке не сказывается на тонусе ее мускулатуры.

Иначе обстоит дело с больными. Нами было обследовано 24 больных, из них 12 человек с заболеваниями сердечно-сосудистой системы (преимущественно гипертоническая болезнь) и 12 человек с другими заболеваниями (преимущественно язвенная болезнь желудка или двенадцатиперстной кишки), обладавшими гипотензивным состоянием кровеносной системы. В результате оказалось, что и у тех, и у других больных во время компрессии

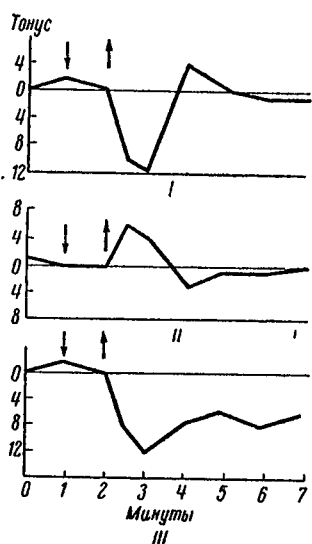


Рис. 61. Кривые колебания мышечного тонуса у больной С-а. Гипертоническая болезнь.

I — наблюдение 5/XI 1955 г.;
II — наблюдение 12/XI 1955;
III — наблюдение 28/XI 1955 г.
Стрелки обозначают начало и конец кратковременного сжатия плечевой артерии.

с гипотензией вторичного происхождения из 12 человек 11 дали реакцию с преобладанием понижения тонуса и у 1 изменений не было. Таким образом, почти у всех обследованных нами больных отмечена неустойчивость мышечного тонуса. Приводим соответствующую иллюстрацию.

Больная С-а, 50 лет. Диагноз: гипертоническая болезнь, I стадия, церебральная форма; истерия; спазм мозговых сосудов. У этой больной харак-

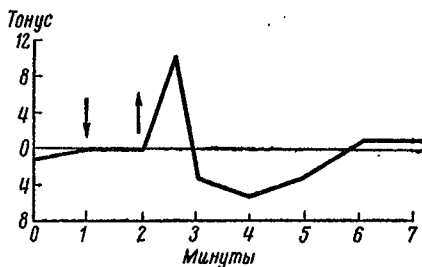


Рис. 62. Кривая колебаний мышечного тонуса (5/XI 1955 г.) у больной К-н. Гипертоническая болезнь.

Обозначения те же, что и на рис. 61.

плеча тонус мышцы большей частью повышался, но затем реакция шла различно в зависимости от состояния кровяного давления: при гипертензии наблюдались обычно резкие волнообразные колебания тонуса мышцы в обе стороны, но с явным преобладанием повышенного тонуса; при гипотензии колебания были менее резки и преобладал пониженный тонус. В группе больных гипертонической болезнью из 12 человек 10 дали реакцию с преимущественным повышением тонуса мышцы и 2 — реакцию понижения. В группе больных

терны разнообразные колебания Мышечного тонуса в разные дни в связи с колебаниями кровяного давления. Так, при обследовании 5/XI 1955 г. кровяное давление—160/100 мм Hg, мышца реагировала колебаниями преимущественно в виде понижения тонуса; при обследовании 12/XI кровяное давление оказалось 220/110 мм Hg, и мышца реагировала преимущественно повышением тонуса; 28/XI давление снова снизилось до 150/110 мм Hg, и мышца снова реагирует большей частью понижением тонуса (рис. 61).

Для иллюстрации двухфазных изменений тонуса мышц руки приведем следующее наблюдение.

Больная К-н, 60 лет. Диагноз: гипертоническая болезнь, III стадия, церебральная форма, обострение; кардиосклероз; эмфизема легких. При обследовании кровяное давление — 220/110 мм Hg. Характер сдвигов мышечного тонуса приводится на кривой рис. 62.

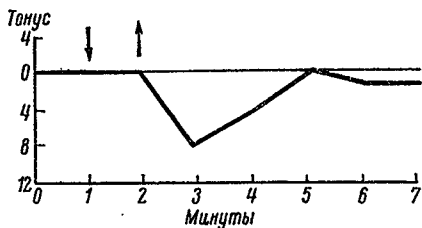


Рис. 63. Кривая колебаний мышечного тонуса (28/X 1955 г.) у больной Р-н. Артериальная гипертония.

Обозначения те же, что и на рис. 61.

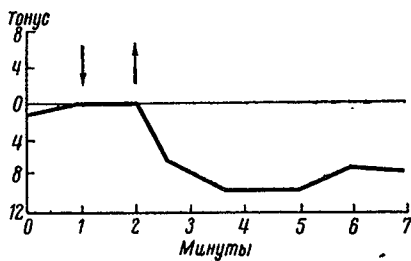


Рис. 64. Кривая колебаний мышечного тонуса (12/XI 1955 г.) у больной М-ой. Артериальная гипотония.

Обозначения те же, что и на рис. 61.

Перейдем к описанию больных с гипотензией.

Больной Р-н, 38 лет. Диагноз: язвенная болезнь; стеноз привратника. Кровяное давление — 90/70 мм Hg. Кривая мышечного тонуса (рис. 63) показывает отчетливое снижение.

М-а, 52 лет. Диагноз: хронический гепато-холецистит; хронический гастрит; печеночная колика. Кровяное давление — 110/60 мм Hg. Кривая (рис. 64) показывает реакцию тонуса мышцы на сдавление плеча во время измерения кровяного давления.

Подобную картину мы наблюдали почти у всех остальных больных этой группы.

Таким образом, в результате нашего исследования сдвигов мышечного тонуса руки под влиянием процедуры измерения кровяного давления, установлено следующее.

1. В отличие от здоровых людей, у которых кратковременное пережатие руки манжеткой сфигмоманометра не сказывается на мышечном тонусе, у больных при этом возникают волнообразные колебания тонуса, постепенно затухающие.

2. У больных гипертонической болезнью эти колебания тонуса мышц совершаются с преобладанием в сторону увеличения, тогда как у больных с гипотензией исторического происхождения возникают в тех же условиях колебания главным образом в сторону понижения тонуса.

3. Намечается зависимость между уровнем кровяного давления и характером колебания (направлением сдвигов) тонуса скелетных мышц. По всем данным, эта зависимость имеет рефлекторное происхождение. Патогенетический механизм данной зависимости требует специальных исследований. По-видимому, дело здесь в нарушении координации регулирующих центров коры головного мозга и подкорковых центров.

Наш небольшой материал может послужить основанием для дальнейшей разработки вопроса о состоянии мышечной системы при заболеваниях аппарата кровообращения; возникает также практически значимый вопрос о возможности воздействия на гипертонию и гипотонию сосудистой системы через изменение тонуса скелетно-мышечного аппарата.

Роль головного мозга в патологии моторно-висцеральных взаимоотношений выясняется также в клинических наблюдениях за состоянием аппарата кровообращения у психически больных. Так, Линтон и др. (Linton, 1934) обнаружили у шизофреников при ортостатической пробе и дозированной физической работе малые сдвиги в деятельности сердечно-сосудистой системы и вялость симпатических реакций. Пфистер (Pfister, 1937) нашел, что у шизофреников переход из горизонтального положения тела в вертикальное сопровождается падением кровяного давления без изменения частоты пульса (у здоровых наоборот: давление крови не меняется, а пульс учащается).

Недавно Е. М. Экел ова.-Багалея (1955) при подкожном введении кокаина больным кататонией получала кратковременное ослабление заторможенности двигательной сферы. При этом наблюдалось повышение вегетативных процессов, обусловленное возбуждением симпатической нервной системы. Эти изменения настолько постоянны и связаны с изменениями в двигательной сфере, что наводят на мысль о существовании постоянной тесной и физиологически обусловленной связи между ними. СЖедует отметить, что предположение о такой связи между анимальными и вегетативными расстройствами при шизофрении было высказано Е. А. Поповым.

Если эти отдельные наблюдения в дальнейшем клинически подтвердятся, то можно будет считать, что понижение реактивности сердечно-сосудистой системы у шизофреников имеет рефлекторное происхождение и зависит, вероятно, не только от рецепторов сосудов, но и от кинестетических рецепторов, точнее, от состояния соответствующих внутренних анализаторов. В последнее время некоторые данные в этом отношении представлены Н. Н. Станишевской (1955).

Эти вопросы еще только намечаются в клинике, но в перспективе они могут оказаться весьма плодотворными для понимания механизма взаимодействия локомоторной сферы и внутренних органов в патологии. Как видно, диекоордвнация наступает не только в анимальной сфере, но захватывает и вегетативную сферу, нарушая нормальное взаимодействие между ними.

Приведенные в данной и предыдущих главах экспериментальные факты показывают, что внутренние афферентные системы (как висцеральные, так и кинестетическая) обладают высоко развитой химической рецепцией. Проприоцепторы intimately связаны с мышечной тканью. Поэтому можно думать, что обмен веществ в мышцах является одним из существенных факторов, определяющих функциональное состояние проприоцепторов. Роль мышечных хеморецепторов в патологии подчеркивается школой А. Д. Сперанского: например, доза столбнячного токсина, вызывающая заболевание при инъекции в мышцу конечности, оказывалась не активной при интравенозном введении. Об этом же говорит другой опыт: введенный в мышцу вместе с анестетиком (новокаином) столбнячный токсин становился недействительным.

Можно полагать, что рецепторы мышц особенно возбудимы к столбнячному токсину. Наоборот, дифтерийный токсин оказывает влияние при введении в кровь непосредственно, но не действует при введении в мышцу.

На основании изложенного следует поставить вопрос о том, что различные патологические процессы, возникающие в мышечно-суставном аппарате (особенно инфекционные), могут протекать различно вследствие влияния на проприоцепторы. Предстоит учет и дальнейшая разработка этого фактора в патологической физиологии и клинике.

ГЛАВА ТРИНАДЦАТАЯ

О СООТНОШЕНИИ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ АНАЛИЗАТОРОВ

Кожа с ее многочисленными и разнообразными рецепторами является одним из «главных регуляторов и возбудителей движений животного» (И. П. Павлов). Особенно велика роль кожного анализатора в ориентации животных относительно свойств ближайшей контактной среды. Аfferентная система кожи является рефлексогенной зоной многих локомоторных актов. Поэтому ее функции в норме тесно связаны с двигательным анализатором в процессе формирования локомоторных цепных рефлексов. Из патологии известно, что при глубоком нарушении взаимодействия этих анализаторов страдает точность и координация движений. Но имеются данные и о самостоятельном значении мышечно-суставной рецепции. Бур дон (Bourdon, 1907) изучал точность движений пальцев руки и пришел к заключению, что после анестезии кожи пальцев эфиром точность активных движений малой амплитуды даже повышается.

Функция кожного анализатора методом условных слюнных рефлексов изучалась Н. И. Красногорским (1911), который проследил корковую локализацию этого анализатора, а также иррадиацию и концентрацию нервных процессов в нём. В дальнейшем исследования по физиологии кожного анализатора проводил В. М. Архангельский (1922) и др.

Что касается влияний с кожи на внутренние органы, то они рассматривались главным образом в отношении ноцицептивных (болевых) раздражений, вызывающих резкие изменения в деятельности эндокринных органов, сердечно-сосудистой системы, пищеварительного аппарата и т. д. Несомненно, что определенная доля в этой регуляции принадлежит мышечной рецепции как вторичному механизму цепных рефлексов: раздражение кожи рефлекторно вызывает сокращение той или иной группы скелетных мышц, а возникающие в них аfferентные импульсы действуют на внутренние органы по типу моторно-висцеральных рефлексов.

Однако уже давно было замечено (И. Р. Тарханов, 1885; Уленбрук—Uhlenbruek, 1924), что и слабые кожные раздражения, наносимые во время сна и гипноза, не вызывая локомоторных реакций, могут отражаться на деятельности дыхания и кровообращения. Близки к этому явления, отмеченные В. Н. Мясцевым (1925). Яркие примеры разнообразных рефлекторных влияний с кожи в экспериментальных исследованиях на здоровых людях привели В. М. Бехтерев и Г. Е. Шумков (1925).

И. П. Павлов обратил внимание на особое значение взаимодействия кожи и внутренних органов в патологии. В докладе «О трофической иннервации» он сказал: «Почему ненормальности в пищеварительном канале, в особенности у детей, ведут к разным заболеваниям кожи? Обратное: почему известные воздействия на кожу обуславливают заболевание внутренних органов: плевры, легких, почек и т. д.? А терапевтические приемы? Почему, как помогают согревающий компресс, горчичники, сухие банки и т. д.? Разве мы имеем на это удовлетворительный ответ со стороны физиологии? — Тут, очевидно, имеется огромная прореха в современной физиологии».¹

По вопросу о взаимоотношении афферентных систем доминирование внешних раздражений над внутренними можно отчетливо продемонстрировать следующим: в опыте Гольтца (Klopfversuch) болевое раздражение лапки лягушки снимает тормозящее действие висцеро-висцерального рефлекса на сердце.

Что касается неболевых влияний с кожного анализатора на внутренние органы, то они в экспериментах на животных изучены очень мало. Между тем, в повседневной жизни организма на кожу падает масса слабых и длительных раздражений, и мы предположили, что они могут, не вызывая локомоторных реакций, т. е. не сопровождаясь кинестезией, оказывать свое влияние на внутренние органы.

В отношении этого вопроса нам удалось найти в литературе очень немного. А. В. Тонких (1934) показала, что раздражение кожных нервов лягушки вызывает ускорение сердцебиений. Х. С. Коштыянец (1937), раздражая кожные рецепторы передних и задних конечностей лягушки после выключения осцилляций Мандибулярной мембраны, наблюдал остановку сердца. С. Е. Рудашевский (1944) нашел, что сильное раздражение кожного нерва индукционным током очень часто не вызывало изменений в деятельности сердца лягушки, тогда как слабое механическое раздражение кожи при применении его вслед за первым раздражением производило остановку сердца. Г. И. Буховец (1947) в лаборатории С. И. Гальперина обнаружила, что перерезка больших полушарий лягушки ниже обонятельных долей настолько повышает возбудимость рецепторов кожи, что простое прикосновение к ней вызывает остановку сердца. Особо следует отметить приводимый

* И» П. Павло®. Полное собрание трудов, 1, 1940, стр. 336.

Л. А. Орбели экспериментальный факт, найденный американской исследовательницей Кундэ: после односторонней симпатэктомии у кролика обнаруживается ряд кожных рефлексов, которые отсутствуют на интактной стороне.

В отношении неболевых кожных раздражений, вызывающих значительное возбуждение у человека, мы находим данные у М. М. Манасеиной (1882). Тактильные кожно-сердечные рефлексы описал А. Л. Эпштейн (1925), температурные влияния с конечностей на моторную и секреторную функции желудка наблюдали Мюллер и Гельшер (Miiller u. Holscher, 1929).

Важнейшим клиническим доказательством наличия взаимодействия между внутренними органами и кожей является феномен Захарьина-Гэда. В последующем было доказано, что существуют влияния не только с внутренних органов на кожу в виде зон гиперестезии или гипестезии (Б. И. Вилямовский, 1909), но и в виде вегетативных явлений. Так, М. С. Дульцин и Л. А. Шошина-Левицкая (1955) обнаружили лейкоцитоз в зонах кожной гиперестезии при висцеральных заболеваниях (грудной жабе, язвенной болезни желудка и др.). Установлено существование обратных рефлекторных влияний — с кожных зон на определенные внутренние органы (М. И. Аствацатуров, 1930; А. М. Гршгштейт, 1940).

В связи с проблемой слабых кожных раздражений следует упомянуть работу Рубнера (Rubner, 1904) о физиологическом влиянии неощутимого движения воздуха.

Довольно широко применялись физиотерапевтические воздействия на кожу (А. П. Розен, 1904; А. И. Пospelова-Демкина 1909; М. Е. Маршак, 1935; А. Д. Голендберг, 1935; И. Е. Бененсон, 1936; и др.), в особенности метод сегментарно-рефлекторной терапии А. Е. Щербака (А. Р. Киричинский, 1949).

Из клинических наблюдений последнего времени о рефлекторных влияниях с кожи на сердечно-сосудистую систему отметим работу Г. М. Покалева (1954), посвященную кожно-сердечному рефлексу Боткина при ревматизме. Рефлекторные изменения кожной температуры (с применением термических раздражителей) при некоторых заболеваниях головного мозга изучал И. А. Дмитриев (1955). Температурный порог рефлекторной сосудистой реакции как показатель функционального состояния вазомоторного аппарата у 'больных гипертонией' исследован Н. С. Бань (1955). Парафинотерапию при гипертонической болезни применяла В. С. Чередова (1955); по ее данным, парафиновые аппликации на дистальные отделы конечностей оказывают благоприятное действие, обусловленное возникновением генерализованного депрессорного рефлекса с кожи. Все эти работы показывают широкие влияния с кожи на аппарат кровообращения.

Клинические данные о влияниях с кожи на пшщеваритолып.т аппарат приведены в вышеупомянутой работе Мюллора и Лупп.

шера (1929). Исследуя больных и здоровых людей они установили что нагревание поверхности тела угнетает секрецию пищеварительных ооков. Охлаждение кожи оказывает обратное действие — усиление секреции.

Недавно Зиелаф (Sielaff, 1953) изучал рентгенографически и кимографически моторику тонких кишок у больных и выявил четыре типа моторной деятельности натошак: нормо мотальный, гипермотальный, дистонический и гипомотильный. Действие тепла и холода на соответствующие сегменты кожи вызывали усиление тонуса и перистальтики кишечника. Характерно, что у больных с гипомотильным типом кишечной деятельности кожно-виоцеральные рефлексy не проявлялись. Дитмар (Dittmar, 1953) также показал, что при воздействии на определенные зоны кожи «можно рефлекторно влиять на тонус и моторику желудка.

Особенно интересно наличие рефлекторных влияний с кожи на тонус мышц. Из житейских наблюдений известно влияние внешней температуры на общий тонус организма. Экспериментально влияние лучистой тепловой радиации на внутримышечное давление у людей изучал А. Н. Сумарока (1948). Внутримышечное давление определялось по способу Гендерсона. Оказалось, что тепловое воздействие, как общее, так и местное (отдаленное), понижает внутримышечное давление. Так, при общем 10-минутном облучении (0,5 кал. на 1 см² в минуту) давление в бицепсе руки падает на 17 мм НгО и после прекращения облучения возвращается к исходной величине через 12 минут. При местном облучении ноги до колена давление в бицепсе падает на 9 мм и возвращается к исходной величине через 8 минут после облучения.

Влияние различных электротерапевтических¹ процедур на нормальный мышечный тонус человека исследовал В. А. Греченин (1934), на моторную хронаксию — И. А. Пионтковский и Б. Г. Орлова (1934), И. Г. Решин (1934), О. В. Гринквич (1956) и др.

Из экспериментальных исследований о влияниях с кожи на внутренние органы необходимо отметить следующее. А. В. Рахманов (1933), действуя ультрафиолетовыми лучами на кожу животных, обнаружил морфологические изменения во внутренних органах и рассматривал их как результат кожно-висцерального рефлекса, главным образом сосудистого характера. М. П. Бресткин и Н. С. Молчанов (1934) изучали влияние местных тепловых процедур на секрецию желудочного сока и обнаружили тормозящее влияние. Г. Ф. Ивановым (1945) установлено, что тепловое воздействие (лампа соллюкс) небольшой силы на кожу задних конечностей вызывает значительное расширение кровеносных сосудов кожи головы, мозговых оболочек и мозга. Недавно И. А. Опарин (1954) исследовал влияние движущегося воздуха как тактильного раздражителя кожи.

Систематические исследования о механизме образования, диагностическом значении и терапевтическом действии ультрафиоле-

товой эритемы в экспериментах и клинике проводил Д. Г. Шефер с сотрудниками с 1939 г. В частности получено немало фактов, указывающих на ценность этой пробы при ряде внутренних заболеваний. Так, Е. И. Милютина установила ослабление эритемы вплоть до ее полного угасания при раковой кахексии и алиментарной дистрофии. З. В. Сучкова и параллельно с ней К. В. Хилевский обнаружили угнетение и асимметрию фотоэритемы при тромбангите на стороне поражения. А. А. Белутин и К. В. Хилевский констатировали различную возбудимость кожи к ультрафиолетовой радиации при гипертонической болезни в зависимости от стадии заболевания, причем в начальной стадии эритема оказывалась усиленной, а в более поздних стадиях — ослабленной. К. В. Хилевский выявил усиление эритемообразования в области пораженного сустава при острых процессах и обострениях хронических суставных заболеваний. Этот же автор показал терапевтическое значение ультрафиолетовой эритемы при хронических гастритах (К. В. Хилевский, 1956).

Механизм терапевтического действия ультрафиолетовой эритемы Д. Г. Шефер с сотрудниками (1956) объясняют следующим образом. Ультрафиолетовые лучи, раздражая афферентную систему облучаемого участка кожи, вызывают ряд первичных рефлекторных реакций. В дальнейшем к этому присоединяется действие гуморальных факторов: в облучаемом участке кожи образуются гистаминоподобные и ацетилхолиноподобные вещества, которые в свою очередь раздражают внутренние рецепторы, порождая таким образом новые афферентные импульсы. В нервных центрах возникают новые взаимоотношения, приводящие к перестройке ряда функций. По данным Н. К. Верещагина (1956), облучение кожи ультрафиолетовыми лучами во время статического мышечного напряжения ведет к образованию значительно более слабой эритемы, чем в покое.

Экспериментальные исследования о влиянии тактильных и температурных раздражений кожи на деятельность внутренних органов были начаты в нашей лаборатории В. И. Бельтюковым и затем продолжены в других методических условиях А. Г. Маркиным. К этому примыкают и исследования И. А. Дмитриева и Т. П. Романовой о механизме действия местного термического раздражения конечности на кровоснабжение отдаленных участков кожи, выявляемое методом кожной электротермометрии.

Особенностью опытов В. И. Бельтюкова (1947, 1948) является применение очень слабых раздражений кожи, которые не вызывают двигательных рефлексов. Мы придаем этому условию большое аналитическое значение, поэтому обращали на него особое внимание, чтобы получить кожные рефлексы на внутренние органы в чистом виде, т. е. без вовлечения в реакцию скелетной мускулатуры и, следовательно, кинестезии. В качестве эффекторов мы избрали сердечную деятельность и моторику желудка,

Для изучения кожно-сердечных рефлексов было поставлено две серии опытов — на спинальных и бульбо-спинальных лягушках. Регистрация работы сердца производилась кимографически. Для раздражения кожи применялась мягкая волосная кисточка, достаточно широкая. Ритмическое прикосновение такой кисточкой к коже лягушки, возбуждая тактильные рецепторы, не вызывает никакой двигательной реакции. Раздражение наносилось на различные участки конечностей и брюшка. Наиболее эффективным оказалось раздражение кожи на брюшке и вблизи отверстия клоаки, а у самцов, кроме того, в области так называемой бородавки на передних лапках. Влияния проявляются лучше, если раздражать не один и тот же участок кожи, а поочередно переносить раздражение на различные участки ее.

В серии на спинальных лягушках проведено 92 опыта, но результат получился отрицательный: слабое механическое раздражение кожи кисточкой в течение 5—10 минут не оказывало никакого влияния на работу сердца, лишь в отдельных опытах незначительно уменьшая его амплитуду. Так как у этих лягушек был исключен продолговатый мозг с его центрами, то мы перешли к опытам на бульбо-спинальных лягушках (135 опытов). Особенностью этих животных являлась их высокая тактильная возбудимость: как правило, уже нескольких прикосновений кисточки к коже достаточно для получения эффекта на сердце, более массивное раздражение сопряжено с возможностью появления движений животного, чего мы должны были избегать. Если эти движения все же появлялись, то они всегда сопровождалась длительной остановкой сердца. Эти пробы мы не принимали во внимание при обработке результатов.

При анализе кардиограмм этой серии опытов оказалось, что в 130 опытах (из 135) имелось уменьшение амплитуды сердечных сокращений. Это наиболее закономерный эффект слабых кожных раздражений. Влияние на частоту сердечных сокращений в смысле урежения их наблюдалось в 79 опытах (59%), при этом в большинстве случаев (75 опытов) дело доходило до остановки сердца на время «г 5 до 12 секунд, но двигательная реакция тела отсутствовала. В части опытов в самом начале раздражения кожи наблюдалось очень кратковременное (на протяжении 1—3 систол) увеличение амплитуды, быстро сменявшееся уменьшением ее (двухфазная реакция). Для иллюстрации приводим кардиограммы (рис. 66).

Из этих опытов мы сделали вывод, что существуют кожно-сердечные рефлексы в чистом виде, не осложненные сокращением скелетной мускулатуры, и что для получения этих рефлексов необходимо наличие продолговатого мозга.

Следующим вопросом, изученным В. И. Бельтюковым, было влияние слабых раздражений кожи на моторику желудка. Эти исследования оказалось возможным проводить на спинальных лягушках. Моторика желудка регистрировалась на медленно

вращающемся барабане кимографа в соответствии с медленностью реакций гладкой мускулатуры желудка. Раздражение тоже приходилось применять длительно — от 5 до 15, иногда до 30 минут. Деятельность желудка регистрировалась не только во все время действия раздражения кожи, но и после прекращения его еще в течение получаса. Такие опыты были проделаны на 18 лягушках, каждая из них подвергалась нескольким пробам.

В результате этой серии опытов мы во всех без исключения пробах наблюдали при слабом длительном раздражении кожи

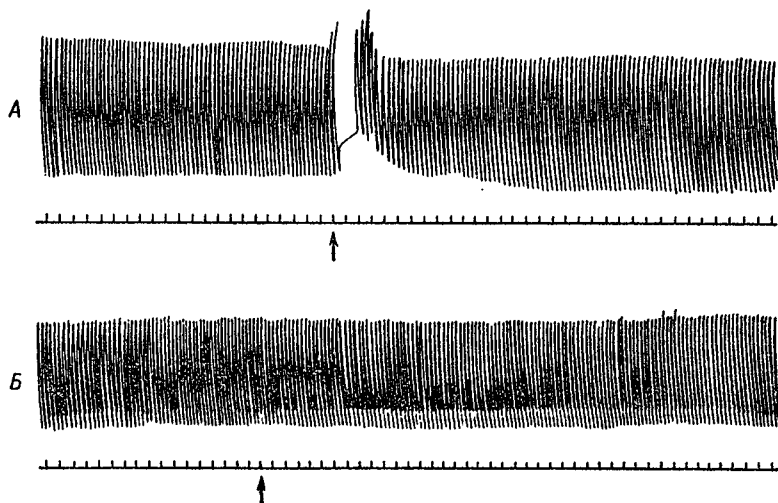


Рис. 65. Кардиограмма бульбо-спинальной лягушки.

А — контрольная запись; стрелкой обозначен момент легкого механического раздражения кожи задней лапки, не вызывающего оборонительных движений; *Б* — запись на той же лягушке через 1 час после разрушения продолговатого мозга; учащение ритма является результатом разрушения ядер блуждающего нерва; раздражение кожи при этом эффекта не дает.

стимулирующее влияние на деятельность желудка. Сравнивая число сокращений желудка за 10 минут контроля (без раздражения) и за такое же время при действии раздражения на кожу, мы получали увеличение с 9 до 13, с 7 до 11, с 9 до 12 и т. д. В среднем частота сокращений желудка возрастала на 45%. Никаких сокращений скелетной мускулатуры при этом, конечно, не было (рис. 66).

Следует заметить, что под влиянием раздражения кожи изменяется и в деталях характер моторики желудка. На гастрограмме можно видеть, что в контрольных записях сокращения следуют друг за другом с определенными интервалами, во время которых кривая опускается до исходной линии. При раздражении кожи картина иная: сокращения следуют одно за другим без интервалов, во многих случаях даже наслаиваются друг на друга, в результате чего кимограммa поднимается все выше (что означает

увеличение тонуса желудка); к первоначальному уровню она возвращается только через некоторое время после прекращения раздражения кожи.

Мы не останавливаемся на других вариантах опытов этого рода, сделанных В. И. Бельтюковым. Все они подтверждают основной результат: наличие кожно-висцеральных рефлексов, осуществляемых такими деликатными раздражениями, которые находятся ниже порога локомоторных (оборонительных) реакций животного. Следует думать, что изученные нами в отдельности в условиях эксперимента эти влияния с рецепторов кожи в естественных условиях проявляются одновременно на различных внутренних органах. При каждом таком раздражении возникает целый

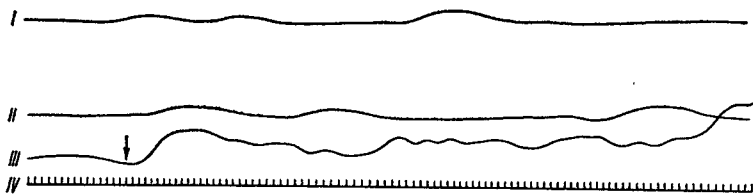


Рис. 66. Гастрограмма спинальной лягушки (III) при слабом длительном механическом раздражении кожи, не вызывающем оборонительных движений (стрелка обозначает начало раздражения). Верхняя гастрограмма (I) записана при аналогичном раздражении через 1 час после разрушения спинного мозга; II — контроль; IV — время в секундах.

ряд изменений в вегетативной сфере организма. Таково одно из влияний кожной рецепции на внутренние органы.

Антагонистично влияние раздражения кожных и мышечных рецепторов на количество сокращений желудка в час. Если исходный ритм сокращений равен 43 в час, то при раздражении кожи он доходит до 68, а при раздражении проприоцепторов до 31 сокращения в час (по В. И. Бельтюкову).

Исследованиями ряда авторов установлено, что характер тактильной рецепции и влияние возбуждения кожных рецепторов на различные функции организма зависят от физиологического состояния его (Н. И. Гращенков, 1938), от места и силы раздражения (Н. Н. Дзидзишвили, 1939; А. И. Ройтбак, 1947) и других факторов (П. Г. Снякин, 1963).

В последние годы наш сотрудник А. Г. Маркин экспериментально изучал влияние температурных воздействий на конечность у собак в отношении моторной деятельности желудочно-кишечного канала.

В многочисленных опытах на 4 фистульных собаках А. Г. Маркин установил, что так же как охлаждение, так и согревание задней конечности в большинстве опытов приводит к усилению моторной деятельности пищеварительного канала и к ускорению эвакуации. В качестве холододового воздействия применялась вода

температуры 10—12°. Пищевое вещество (300 г молочно-крахмального киселя) собака съедала перед опытом; периодически определялось количество пищи, оставшейся в желудке. Тепловое воздействие оказывалось на заднюю лапу от стопы до трети бедра посредством электрической грелки в виде резиновой трубки, которой спиралеобразно окружалась нога с приложенным к ней термометром. Температура грелки регулировалась с помощью реостата и поддерживалась на уровне 42—43°.

Поставлено 27 опытов с теплом и 27 контрольных к ним, в результате которых установлено, что в большинстве случаев имеется

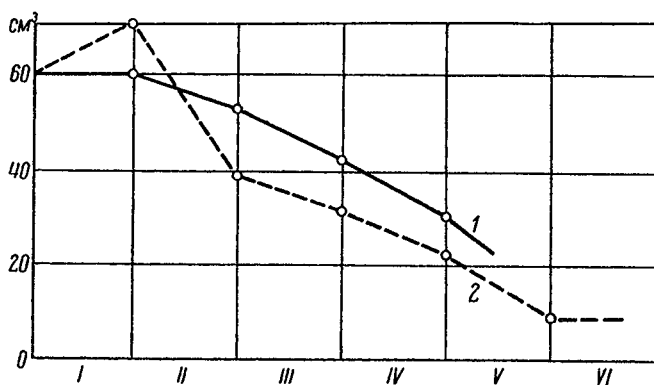


Рис. 67. Изменения эвакуаторной деятельности желудка собак под влиянием теплового (40—43°) воздействия на заднюю конечность. Средние данные из 54 опытов на 4 собаках.

I — VI — 10-минутные интервалы.
1 — контрольная запись; *2* — воздействие теплом.

замедление эвакуации в среднем на 25%. Интересна динамика этих изменений в течение опыта: замедление, ускорение и вторичное замедление хода эвакуации. Эти фазовые изменения напоминают аналогичные изменения при статической нагрузке, той же разницей, что здесь две первые фазы заканчивались через 10—12 минут после начала опыта, а фаза вторичного замедления оказывалась растянутой во времени (рас. 67). Вследствие этого мы имеем здесь в конечном счете замедление эвакуации.

По мере повторения опытов с термическим воздействием наблюдалась адаптация, — разница между ними и контрольными (фоновыми) опытами уменьшалась.

Вопрос о сравнительной возбудимости различных внешних и внутренних афферентных систем до сих пор изучался мало. Нам известно лишь несколько работ, частично его освещающих.

Имеются указания на более высокий порог висцеральной рецепции в сравнении с внешней (кожной). Э. С. Толмасская (1948)

при проколе стейки желудка у весенней лягушки" регистрировала в икроножной мышце серию электрических импульсов. Для раздражения кожных и висцеральных рецепторов Э. С. Толмаская пользовалась индукционным током и установила, что передача висцеральных импульсов на скелетную мускулатуру совершается с значительной задержкой (до 10 секунд) по сравнению со скрытым периодом мышечной реакции при раздражении кожных рецепторов. После раздражения рецепторов внутренних органов, в частности пищеварительных, появлялись спонтанные ритмические сокращения скелетной мускулатуры, отсутствовавшие при раздражениях кожи. А. К- Чуваев (1949) отметил более длительный латентный период локомоторных реакций лягушки, вызываемых раздражением желудка, по сравнению с реакциями, возникающими при раздражении кожи. В соответствии с этими данными И. А. Булыгин (1951) на лягушках показал, что при раздражении рецепторов слабым раствором кислоты скрытый период двигательного рефлекса с серозной оболочки желудка больше, чем с кожи. Далее он указывал, что эти рефлексы различаются также по порогу раздражения и характеру двигательной реакции. В исследованиях на человеке П. О. Макаров (1949) нашел, что скрытый период висцеральных (желудочных) ощущений в два раза больше соответствующего периода кожных ощущений. О. С. Сахарова (1950) установила, что сенсорная реобазы желудка выше аналогичной реобазы кожи. Затем П. О. Макаровым (1952) было обнаружено, что осознаваемые пороги терморепреции желудка выше порогов терморепреции кожи.

Сложным вопросом является малая осознаваемость большинства внутренних импульсов, которые редко доходят до порога ясного ощущения. Из множества непрестанно приходящих в головной мозг висцеральных и кинестетических возбуждений отчетливо осознаются лишь немногие. Поэтому эта область рецепций выпала из поля зрения психологов. Но ведь не всякое раздражение и внешних анализаторов обязательно ощущается, и следовательно это свойство восприниматься, но не ощущаться не является исключительной особенностью внутренних анализаторов, но в какой-то мере свойственно и внешним анализаторам.

Уже давно наблюдениями над людьми установлено, что очень слабое, не ощутимое ими раздражение кожи изменяет ряд физиологических функций: дыхание, деятельность сердца и сосудов и других органов. Эти рефлексы можно наблюдать у спящих, а также у находящихся под наркозом или загипнотизированных субъектов (И. Р. Тарханов, 1889; Уленбрук — Uhlenbruk, 1924; Д. И. Шатенштейн, 1939). Но это происходит лишь при том условии, что внимание обследуемого не направлено на раздражение. Если же внимание фиксировано на раздражении внешнего рецептора, то вначале возникает только ощущение и лишь после значительного увеличения интенсивности раздражения обнаруживаются, кроме ощущения, и вегетативные рефлексы. По данным

А. И. Бронштейна и А. В. Лебединского (1948) пороги, при которых возникают вегетативные рефлексы с внешних рецепторов, превышают пороги осзутимых (сенсорных) реакций в 100 и даже 1000 раз! Подобные же соотношения порогов получил Н. В. Зимкин (.1949).

Иначе обстоит дело с порогом ощущения висцеральных раздражений. А. И. Бронштейн и А. В. Лебединский (1948), изучая вопрос о взаимоотношениях между анимальными и вегетативными реакциями, имели возможность исследовать тонкую и слепую кишку у человека, вводя через свищ резиновый 'баллон. Повышая давление в кишке, авторы следили за возникновением ощущений и (вегетативных рефлексов. Оказалось, что пороги обоих типов реакций очень близки или даже порог вегетативных рефлексов оказывается более низким. В другой работе А. И. Бронштейн, А. В. Лебединский и В. М. Ситеико (1949) подтвердили в наблюдениях над четырьмя больными, у которых имелось разобщение двух отрезков тонкой кишки, что при ее растяжении тороги анимальных (болевых) и вегетативных реакций весьма сближены.

Однако имеется основание думать, что анализаторная способность афферентной системы различных отделов кишечника далеко не одинакова, и такие части его, как область пилорического сфинктера (который, по указанию И. П. Павлова, возбудим подобно зрачку) и илеоцекальный отдел, обладают другими функциональными свойствами. Это относится не только к сложности их моторной деятельности, но и к большей возбудимости их рецепторов, что, кстати сказать, и должно находиться в полном соответствии.

Как нами указывалось ранее (1941), не только в периферических процессах рецепции самих по себе заключается отличие висцеральных и других внутренних импульсов от импульсов, возникающих во внешних рецепторах. Периферия и центр едины, и потому дело здесь также и в интрацентральных процессах, и прежде всего в сложной мозаике нервного процесса коры больших полушарий. Деятельность различных внутренних органов, хотя и не подчиненных прямым волевым усилиям, несомненно регулируется высшим отделом центральной нервной системы. По представлениям Ч. Шеррингтона и И. П. Павлова, в нервных центрах происходит постоянно сменяющаяся функциональная мозаика из возбужденных и заторможенных пунктов. Это особенно относится к коре больших полушарий. В частности, длительное статическое мышечное напряжение вызывает сменность в работе корковых клеток, а также иннервируемых ими двигательных элементов.

Следует считать, что импульсы из внутренних органов вызывают в мозговом конце соответствующего анализатора возбуждение, не сопровождающееся субъективным проявлением, аналогичное тому, которое возникает при некоторых условиях раздражения кожи или других внешних рецепторов. Разрешение этого во-

проса, столь важного для психологии, с гениальной простотой дано И. П. Павловым. «Неблагоприятным условием психологического исследования, — писал он, — является тот факт, что исследование это не имеет дела со сплошным, непрерывным рядом явлений. Ведь в психологии речь идет о сознательных явлениях, а мы отлично знаем, до какой степени душевная, психическая жизнь пестро складывается из сознательного и бессознательного». ¹

Представляет большой интерес изучение этих переходов непрерывного ряда физиологических процессов мозга в прерывистость, фрагментарность явлений сознания. При непрерывности работы висцерального анализатора мы имеем в норме очень редкое возникновение отчетливых внутренностных ощущений. Так, в опытах П. О. Макарова (1947, 1949) ощущения, возникающие при электрическом раздражении рецепторов желудка у человека, могут быть разделены на три категории: 1) неясные, плохо локализуемые, инертные, тягостные и глубоко захватывающие психику испытуемого; 2) при некотором усилении раздражения возникают ощущения в виде своеобразных толчков и уколов; 3) при цельнейшем незначительном усилении раздражения возникают болевые ощущения. По данным О. С. Сахаровой (1950), исследовавшей возбудимость желудка у человека методом хронаксиметрии, пороги двигательной реакции желудка, кожно-гальванического рефлекса и ощущения различны. В первом случае хорошо видимое на рентгеновском экране усиление моторики желудка и кишечника, появляющееся в ответ на раздражение желудка электрическим током, не вызывало у испытуемых никаких ощущений. Величина порога кожно-гальванического рефлекса тоже ниже порога ощущения. Что касается порога ощутимого раздражения, то он колеблется в зависимости от условий эксперимента, общего самочувствия испытуемого и его сосредоточенности на раздражителе.

Следует заметить, что висцеральные импульсы, и оставаясь неосознанными, могут в некоторых случаях оказывать влияние на некоторые элементарные формы поведения. Для этого необходимо лишь сведение к минимуму внешних впечатлений или исключительная («истерическая») направленность на свои висцеральные функции. Почти как курьез укажем, что один врач, ушедший в свое время на покой и длительно ведший «растительный» образ жизни в одной из южных губерний, в результате самонаблюдения в условиях полной бездеятельности обнаружил, что «пока пища находится в желудке — нет охоты к движениям, раз же явилась потребность к движениям, то это указывает, что пища находится уже в тонких кишках, и ей нужно передвигаться дальше. Перистальтические движения кишок не всегда настолько энергичны, чтобы движения были не нужны. Передвижению пи-

¹ И. П. Павлов. Полное собрание трудов, т. 3, 1949, стр. 89.

щевых веществ по тонким кишкам способствуют движения нижних конечностей» (Н. Кондаков, 1900, стр. 6).

В поведении человека как социального существа висцеральная рецепция обычно играет весьма ограниченную и отнюдь не доминирующую роль. Только у животных состояние пищеварительного аппарата (и то лишь отчасти) непосредственно определяет локомоцию.

Разрешению проблемы рецепции внутренних органов в большой мере препятствовало, особенно в прошлом веке, отсутствие представления о качественно различных степенях (порогах) раздражения анализаторов. Поэтому вопрос ставился альтернативно: либо эта рецепция имеется, либо ее нет. Только с применением принципа градации, т. е. зависимости результата от силы раздражения и состояния нервных центров анализатора, получилось решение сложного вопроса, наиболее отвечающее фактическому положению вещей и уровню современных знаний.

Вопросом о соотношении кожной и висцеральной рецепции в опытах на животных занималась также лаборатория С. С. Полтырева (1955). Конкретно изучался вопрос, одинаково ли у одного и того же животного слюнные железы будут отвечать на раздражение рецепторов кожи и рецепторов ампулы прямой кишки. В качестве раздражителя применялся электрический ток. Автор указывал что, судя по количеству выделявшейся слюны, раздражение кожи оказалось менее сильным возбудителем слюноотделения, нежели раздражение кишечной стенки. В другой серии опытов изучалась моторная реакция желудка при растяжении ампулярной части прямой кишки и при растяжении анального сфинктера. Давление в баллоне при растяжении сфинктера в большинстве случаев не превышало 100 мм Hg, при растяжении же кишки оно было выше и равнялось 120—150 мм. Однако в первом случае беспокойство у животных было выражено сильнее, чем при растяжении прямой кишки. Кроме того, растяжение анального сфинктера вызвало относительно большее замедление эвакуации растворов из желудка, нежели растяжение ампулы прямой кишки.

Таковы материалы, которые отвечают на вопрос о соотношении порогов раздражения кожных и висцеральных рецепторов. Что касается соотношения возбудимости внешней рецепции и кинестезии, то по этому вопросу мы ничего в литературе обнаружить не могли, если не считать работ нашей лаборатории (В. И. Бельтюков, 1947, 1948), о которых мы говорили выше.

Продолжая изучение проблемы сравнительной возбудимости внешних и внутренних рецепторов, мы в работе, выполненной совместно с Г. Е. Скачедубом в течение 1948—1949 гг., исследовали рецепцию кожи, внутреннего органа (серозной оболочки желудка) и икроножной мышцы лягушки. Мы получили таким образом возможность в одинаковых и довольно простых экспериментальных условиях сравнить возбудимость внешних и внутренних ро

цепторов в отношении различных раздражителей (электрического, механического и химического). Индикатором всех этих рефлекторных влияний было сердце.

Исследование проводилось на бесполушарных и бульбарных лягушках. Деятельность сердца регистрировалась на барабане кимографа посредством записи кровяного давления и пульсаций аорты, передаваемых с помощью чувствительного воздушно-водяного манометра и миниатюрной воздушной капсулы.

Опыты с электрическим раздражителем ставились следующим образом. На желудок, обнаженную икроножную мышцу и кожу в области той же мышцы (но на другой лапке) накладывались серебряные булавочные электроды от индукционной катушки. Чтобы проверить, не оказало ли наложение электродов механически раздражающего действия, производилась контрольная запись кардиограммы. Когда последняя устанавливалась, включался ток. Одновременно специально сконструированным ключом автоматически включался отметчик, регистрировавший на кимограмме количество отдельных индукционных ударов, необходимых для рефлекторной реакции сердца. В 73 опытах применялись одиночные индукционные удары: на кожу — в 129 пробах, на желудок — в 129 пробах, на мышцу — в 99 пробах. В результате анализа полученных кардиограмм установлено следующее: при раздражении кожи кровяное давление снижалось во всех без исключения пробах. В среднем латентный период кожно-сердечного рефлекса равнялся 2,4 секунды. При действии того же по силе и частоте раздражителя на желудок снижение кровяного давления наблюдалось в 75% проб, в остальных реакция отсутствовала. В среднем латентный период желудочно-сердечного рефлекса равнялся 4,7 секунды, т. е. его величина была вдвое больше, чем кожно-сердечного.

Следует отметить, что снижение кровяного давления при раздражении внешних рецепторов почти всегда оказывалось большим, чем при раздражении внутренних висцеральных рецепторов. Более сильная реакция при раздражении кожных рецепторов подтверждается еще тем, что остановка сердца при раздражении кожи наблюдалась в 83 пробах из 129, а при раздражении желудка лишь в 46 из того же количества проб.

На раздражение икроножной мышцы одиночными ударами той же силы и частоты сердце почти не реагировало: лишь в 21 пробе (из 99) была слабая и незакономерная реакция: в 11 — депрессорная, в 10 — прессорная. Таким образом, проприоцепторы оказались почти не раздражимы одиночными электрическими ударами (частота 120 в минуту), хотя мышца при этом изотонически сокращалась. По-видимому, изотонический режим мышцы (отсутствие растяжения) не является адекватным и потому не способствует раздражению проприоцепторов. Тогда мы применили тетаническое раздражение той же силы (частота 40 гц); при этом условии раздражение скелетной мышцы

(54 пробы) почти во всех случаях вызвало отчетливую реакцию сердца депрессорного характера. По силе эта реакция аналогична той, которая вызывается с кожи отдельными индукционными ударами, латентный период их в среднем тоже равен (2,4 секунды).

Рассмотрим один из типичных опытов.

Опыт № 16. ^ Один и тот же раздражитель (отдельные индукционные удары одинаковой силы и частоты) при действии на рецепторы коней через 2 секунды вызвал депрессорный эффект с остановкой сердца и, кроме того, общую оборонительную реакцию. Через 3 минуты произведено аналогичное раздражение рецепторов икроножной мышцы — никакого эффекта. Еще через 3 минуты раздражение наносится на рецепторы серозной оболочки желудка; после латентного периода, равного 4,5 секунды, возникает депрессорный эффект без остановки сердца и менее выраженный, чем при раздражении кожи. Кроме того, появилась моторная реакция желудка, но оборонительных движений нет.

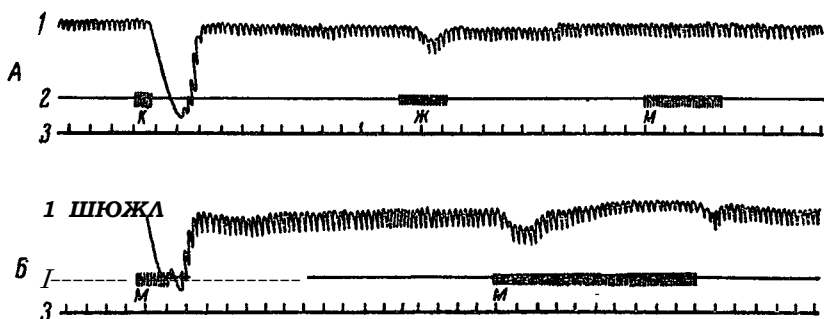


Рис. 68. Изменение кровяного давления лягушки при раздражении кожи желудка и икроножной мышцы.

А — раздражение отдельными индукционными ударами кожи (К), желудка (Ж), мышцы (М);
 Б — раздражение мышцы тетаническим током и растяжением грузом весом 400 г.
 1 — запись кровяного давления; 2 — отметка раздражения; 3 — отметка времени 5 секунд.

Приведенные опыты показывают, что даже при относительно простой методике исследования раздражимости рецепторов различных афферентных систем по реакции сердца можно обнаружить резкие различия между ними (рис. 68).

Для сравнения укажем еще, что на тех же животных было поставлено 62 пробы с растяжением икроножной мышцы грузом 200—400 г, давших определенный результат: в 57 пробах возник прессорный эффект с латентным периодом 7,6 секунды. Таким образом, при растяжении мышцы грузом в отличие от сокращения ее при тетаническом раздражении (вызывавшем, как мы видели выше, депрессорный эффект) наблюдалось значительное усиление деятельности сердца, приводившее к стойкому прессориому эффекту. Иногда ему предшествовало кратковременное и небольшое угнетение деятельности сердца, но затем обязательно воз-

никал устойчивый прессорный эффект. Реакций со стороны скелетной мускулатуры в этой серии опытов обычно не наблюдалось.

Аналогичная серия опытов с локальным раздражением той же мышцы спиртом (35 проб) показала в 34 пробах депрессорный эффект со средним латентным периодом 5,6 секунды. Эффект, следовательно, совпадал с результатом тетанического раздражения мышцы электрическим током, однако спирт не вызывал сокращения раздражаемой мышцы путем непосредственного действия. Очевидно, возбуждение мышечных рецепторов химическим агентом возможно и без сокращения мышечных волокон.

Параллельные опыты с раздражением спиртом кожи показали сильное падение кровяного давления с латентным периодом в 2,5 секунды, но общих движений лягушки не было. Отмечался одинаковый характер эффекта на сердце раздражения кожи электрическим током (одиночные индукционные удары) и спиртом, а именно депрессорный. Такой же эффект вызывал спирт при действии на скелетную мышцу. Прессорный эффект вызывался только растяжением мышцы грузом, т. е. кинестезией.

Для иллюстрации сравнительного действия электрического и химического раздражителей приводим выдержки из протокола опыта № 11.

Раздражаемый орган	Время (часы, минуты)	Раздражитель	Латентный период (в секундах)	Эффект на сердце	Двигательные реакции
Мышца	11.40	Электрический тетанический (9 см)	4	Депрессорный	Общих движений нет
»	11.45	Спирт	4,5	»	Нет ни общих движений, ни местного сокращения
Кожа	11.55	»	2,5	Депрессорный с остановкой сердца	Общих движений нет
Мышца	12.00	»	5,0	Депрессорный	Нет ни общих движений, ни местного сокращения
»	12.05	Электрический одиночный (9 см)	—	Эффекта нет	Одиночные сокращения раздражаемой мышцы

Обращало на себя внимание отсутствие рефлекторного влияния на сердечную деятельность при одиночных индукционных раздражениях мышцы, хотя сила его была одинакова с тетаническим током. Напомним, что частота индукционных одиночных

ударов равнялась 120 в минуту. В данной пробе таких ударов было 17 и каждый из них вызвал одиночное сокращение мышцы.

Последняя серия наших исследований, проделанных совместно с Г. Е. Скачедубом в 1948—1949 гг., имела целью дальнейшую ориентировку в вопросе о сравнительной раздражимости рецепторов кожи и рецепторов желудка лягушки различными химическими факторами. Индикатором в этих опытах также являлась реакция сердца. Исследовались разные концентрации растворов хлористых солей калия, кальция, магния и бария, а также растворы соляной кислоты и едкого натрия. Во всех опытах порог химического раздражения серозной оболочки желудка оказался значительно ниже порога раздражения кожи. Некоторые детали действия указанных раздражителей заслуживают специального исследования.

Итак, в большинстве случаев электрические и химические раздражители кожи, желудка и скелетной мышцы рефлекторно вызывают на сердце депрессорный эффект, тогда как адекватное раздражение мышцы растяжением вызывает, наоборот, прессорный эффект. Вместе с тем обнаруживается различная возбудимость рецепторов указанных органов, а также качественное различие по отношению к новокаину и другим анестетикам, впервые установленное нашей лабораторией: резко возбуждающее действие на некоторые висцеральные рецепторы (первая фаза), отсутствующее при действии на рецепторы кожи, которые сразу переходят в состояние угнетения (анестезии). Разрешение вопроса о природе этого коренного различия нужно искать, очевидно, в особенностях лабильности соответствующих афферентных систем. Относительно высокую лабильность кожного анализатора следует, по нашему мнению, объяснить тем, что в процессе эволюционного развития животного мира внешние афферентные системы специально приспособлялись к меняющимся условиям жизни во внешнем мире, тогда как внутренняя среда организма является значительно более постоянной.

В соответствии с этим исходным, филогенетически детерминированным различием лабильности анализаторов, обусловленным колебаниями внешней среды, существуют динамические изменения в центральной нервной системе. Как писал А. А. Ухтомский (1933), отзывчивость действующего эффектора — то диффузно-безразличная, то более специализированная и суженная — зависит от лабильности этого эффектора в данный момент.

Далее А. А. Ухтомский указывает на необходимость уточнить пределы пластичности каждой отдельной системы тела в отношении влияний со стороны больших полушарий головного мозга. Решение этой задачи поможет раскрытию интимных механизмов взаимодействия локомоторного аппарата и внутренних органов.

Вследствие различия лабильности каждый «ансамбль» афферентных импульсов может вызвать одновременно не идентичные по характеру и длительности действия сдвиги в функционально

различных центрах. Поэтому раздражение определенной рецептивной зоны любого анализатора может вызвать изменения и в дыхании, и в кровообращении, и в пищеварении и т. д. по типу функциональной мозаики, т. е. в одном центре возбуждение, а в другом торможение, и все это может иметь различную длительность последствий.

В своих клинических наблюдениях И. П. Павлов встретился с тем, что у больной (истерички) в состоянии гипноза сразу (т. е. без специального внушения) исчезала аналгезия. И. П. Павлов объяснил это тем, что в гипнозе возникает торможение кинестетического анализатора, а оно по механизму положительной индукции повысило возбудимость кожного анализатора.

По А. И. Смирнову (1951) динамика процессов возбуждения и торможения в подкорковые центрах весьма сложна; она определяется возбуждающими и тормозными импульсами из коры больших полушарий, индукционными отношениями между самими подкорковыми центрами и импульсами из внешних и висцеральных рецепторов. Для полноты картины следует добавить сюда и кинестезию, имеющую столь важное значение в осуществлении взаимодействия органов, особенно во время активной деятельности скелетной мускулатуры.

По вопросу о роли коры больших полушарий в отношении пластичности различных физиологических функций после известных работ В. М. Бехтерева (1905) много исследований проводил Э. А. Асратян (1936) с сотрудниками. «Общеизвестными, — писал он, — являются многочисленные факты многообразных приспособлений в двигательной, пищеварительной, выделительной, дыхательной, сердечно-сосудистой, покровной и других системах... Однако можно утверждать, что многое в физиологическом механизме этих явлений до сих пор остается невыясненным. Мне думается, в частности, что до сих пор остается недостаточно выясненным несомненно важное значение нервной системы в целом, а также отдельных ее частей для различных проявлений приспособления во всех названных выше органах и системах сложного организма» (стр. 804).

Взаимодействие внешних и внутренних афферентных систем является одним из выражений высокой пластичности и приспособляемости высших организмов. Импульс с внешних рецепторов вызывает какое-либо движение. Одновременно с этим движением и в результате его возникают кинестетические импульсы: таким образом, влияние этих импульсов всегда присоединяется к действию внешнего раздражителя, вызвавшего данный рефлекс. Получается цепной рефлекс, так как сама деятельность эффекторов возбуждает заложенные в них рецепторы (рецепторы мышечно-суставного аппарата и рецепторы висцеральных органов). В результате внешние и внутренние рефлексы объединяются в единый рефлекторный акт — динамический стереотип. Так возникает сложная рефлекторная деятельность цепного типа, в которой

кинестезия является условно-безусловным раздражителем, регулирующим все вегетативные функции. Это взаимодействие следует понимать достаточно широко.

В учебнике физиологии под редакцией К. М. Быкова (1955) кожно-висцеральные и мышечно-висцеральные рефлексy рассматриваются лишь на примере изучения спинномозговых рефлексов (стр. 655), тогда как эти рефлексy в большей степени связаны с головным мозгом. Другой ошибкой данного учебника является совершенно неправомерная тенденция сделать интероценцию всеобъемлющим понятием, включив в нее и кинестезию. Эти ошибки свойственны и новому изданию Большой Советской энциклопедии, где мы находим следующее: «Специальные рецепторы, которые находятся в мышцах и сухожилиях, а также рецепторы лабиринта, ...выделяющиеся прежде в особую группу проприоцепторов, тоже (?) должны быть отнесены к категории интероцепторов» (БСЭ, 2-е изд., т. 36, стр. 442, автор — В. Н. Черниговский).

Совершенно очевидно, что эта тенденция не имеет никаких объективных и исторических оснований, она противоречит материалу и направлению развития физиологии. Поэтому эта тенденция должна быть решительно отброшена.

Можно говорить не только о влияниях с кожи на мускулатуру тела и внутренние органы, но и о рефлекторных влияниях с мышц на кожу, хотя фактических материалов в этом отношении еще мало. Имеются экспериментальные данные, что при раздражении двигательной зоны коры больших полушарий увеличивается потоотделение на одной стороне; при разрушении этой зоны потоотделение уменьшается (Дэрроу — Darrow, 1936; Шварц — Schwarz, 1937; Кислов, Вальшонок, 1947). Это следует также связать с тем, что потоотделение на ладонях не является средством терморегуляции, а служит приспособлением для лучшего схватывания предметов и осязательной рецепции.

В соответствии с этим А. А. Отелин (1953) утверждает полиаксонность рецепторов кожи кисти и пальцев руки, а также особое богатство васкуляризации этих рецепторов, и объясняет это результатом упражнения, т. е. явлением онтогенетического происхождения. Этому же автору принадлежит интересное наблюдение, что в маниакальной фазе маниакально-депрессивного психоза кровоснабжение кожи вообще и инкапсулированных телец в частности увеличено, тогда как при депрессивной фазе этого же психоза оно уменьшено. Это наблюдение является свидетельством того, что различные состояния высшего отдела центральной нервной системы определяют и различное кровоснабжение кожных рецепторов. Определенный интерес в этом отношении представляет исследование Г. А. Трубициной (1956) динамики потоотделения при мышечной деятельности человека с помощью специально разработанного электрометрического метода.

По-видимому, не только кожный, но и кинестетический анализатор регулирует кровоснабжение кожи и ее рецепторов, а также

потоотделение на ладонях и других участках кожи, т. е. следует предполагать наличие специальных мышечно-кожных рефлексов..

Подобного рода рефлекс мы обнаружили посредством кожно-гальванического эффекта при мышечном напряжении.

Установленный И. Р. Тархановым (1889) и подробно изученный в дальнейшем Верагутом (Veraguth, 1909), Гильдемейстером (Gildemeister, 1918), В. Н. Мясищевым (1926) и др. кожно-гальванический рефлекс наблюдается при разнообразных воздействиях не только на внешние афферентные системы, но и на висцеральные. Так, Шильф (Schilf, 1925) на лягушках обнаружил кожно-гальванические эффекты при раздражении различных частей пищеварительного канала. В. И. Филистович (1949) показала, что кожно-гальванический рефлекс является весьма чутким реагентом на висцеральные раздражения. В качестве последних применялись электрические и механические раздражения желудка, кишечника и мочевого пузыря, а также электрическое раздражение висцеральных нервов. По данным этого автора, кожно-гальванические рефлексы, наблюдаемые при висцеральных раздражениях, отличаются от экстероцептивных меньшей величиной, затяжным протеканием и большим латентным периодом, который может достигать десятков секунд. В последнее время Л. А. Коротков (1955) применил метод кожной гальванометрии для объективной регистрации болей.

Ф. И. Урьева (1936) изучала характер кожно-гальванического рефлекса при работе на производстве и после нее. Е. Н. Соколов (1956) разработал методику, сочетающую исследование, у человека кожно-гальванической реакции с измерением скрытого периода условного двигательного рефлекса. Но специально в отношении кинестетических влияний кожно-гальванический рефлекс, насколько нам известно, никем не применялся.

С 1954 г. по нашему предложению Н. Б. Анисимова исследовала влияние мышечного напряжения на кожную гальванограмму, получаемую посредством автоматической фотозаписи показаний зеркального гальванометра.

Наблюдения велись на людях в возрасте 18—24 лет. Регистрация кожно-гальванического рефлекса проводилась с помощью зеркального гальванометра чувствительностью 470 мВ/мА с внутренним сопротивлением 250 Ом. Для отведения кожных потенциалов применялись цинковые электроды площадью 16 см²; между электродами и кожей прокладывалось два слоя фильтровальной бумаги, смоченной 50% раствором сернокислого цинка. Электроды фиксировались бинтом на ладонной (+) и тыльной (—) поверхностях левой кисти. Исходная разность потенциалов, между ладонью и тылом кисти компенсировалась посредством потенциометрической схемы. Всего поставлено 50 опытов. Стандартным звуковым раздражителем был внезапный сильный звук (90 дБ), являющийся безусловным раздражителем кожно-гальванической реакции.

У каждого испытуемого снимались три гальванограммы, характеризующие: 1) влияние звукового раздражителя, 2) влияние мышечного напряжения и 3) влияние звукового раздражителя на фоне мышечного напряжения.

Мышечное напряжение вызывалось гирей весом 2 кг, которую испытуемый держал в вытянутой на уровне плеча правой руке. Анализ гальванограмм производился по величине отклонения — амплитуде (выраженной в миллиметрах), по скрытому периоду (выраженному в секундах) и по направлению отклонения (вверх -J-, вниз —).

Почти у всех испытуемых под влиянием звукового раздражителя возникал кожно-гальванический рефлекс, имевший определенную амплитуду и скрытый период. Мышечная нагрузка также вызывала волнообразную кривую, смещающуюся в течение всего времени наблюдения (60 секунд) в ту или иную сторону. Звуковой раздражитель на фоне мышечного напряжения проявлялся менее отчетливо, но характер колебания в основном сохранялся.

Всех лиц, подвергнутых данному исследованию, можно по характеру гальванограммы разделить на два типа: 1) лица со слабой кожно-гальванической реактивностью (21 человек), у которых гальванограмма покоя представляла почти прямую линию, т. е. при отсутствии внешних раздражений кожные потенциалы значительно не изменялись; в ответ на различные раздражения сдвиги гальванограммы были небольшими; 2) лица с высокой реактивностью (29 человек), у которых гальванограмма покоя имела волнообразно нарастающий характер, т. е. шло непрерывное скачкообразное изменение кожных потенциалов; под действием раздражителей сдвиги гальванограммы были более велики. Из этой группы можно выделить лиц с очень большим кожно-гальваническим рефлексом (5 человек), у которых при раздражении возникали очень большие и резкие колебания потенциалов с амплитудой до 30—60 мм. Гальванограмма имела вид пиков.

Среднее значение амплитуды, скрытого периода и направление отклонения гальванограммы приводятся в табл. 5.

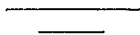
Таблица

Число испытуемых	Звуковой раздражитель				Мышечное напряжение				Звук на фоне мышечного напряжения			
	амплитуда	скрытый период	+	-	амплитуда	скрытый период	+	-	амплитуда	скрытый период	+	-
21	2,0	1,0	9	15	5,5	0	6	16	3,3	3,4	7	14
29	11,6	1,6	18	8	12,6	0	16	12	7,3	2,1	16	13
50	6,8	1,3	27	23	9,0	0	22	28	5,3	2,8	23	27

Следует отметить большую индивидуальную изменчивость кожно-гальванического рефлекса. Действие мышечного напряжения как возбудителя этого рефлекса выражается в возникновении длительной волнообразной кривой, смещающейся вверх или вниз.

Кроме того, мы произвели серию опытов по изучению влияния охлаждения или согревания руки на гальванограмму. Были получены следующие результаты: до температурного воздействия скрытый период реакции на звуковой раздражитель в среднем был 1,6 секунды, средняя амплитуда была 10,4 мм. При изменении кожной температуры в любую сторону скрытый период увеличивался: при охлаждении — до 4 секунд, при согревании — до 6 секунд. Средняя амплитуда при охлаждении несколько уменьшалась (8 мм), а при согревании увеличивалась до 15 мм. Наше внимание обратил на себя следующий закономерный факт: при охлаждении кривая сдвигалась всегда в одну сторону (+), а при согревании в другую (—). Это говорит о резкой смене потенциала в связи с изменением температуры кожи. Возможно, что это явление — изменение кожных потенциалов под влиянием сдвигов температуры кожи — происходит и при действии различных других раздражителей, и тогда характером этих сдвигов будет объясняться направление отклонения кривой гальванограммы в ту или другую сторону.

Мы можем вместе с И. П. Павловым сказать, что «кожа теснейшим образом связана с двигательным проприоцептором... В наше ощущение тела непременно входят как кожное раздражение, так и двигательное раздражение... Они непременно входят в комплекс».¹



¹ Ппплоискис клинические среды, 2, 1965, стр. 181.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная физиология признает существование в организме трех групп различных афферентных систем: а) внешних, которые, состоят из ряда дистантных и контактных анализаторов, играющих ведущую роль во взаимоотношениях организма с окружающей средой; б) кинестетических и в) висцеральных. Обе последние группы являются внутренними анализаторами. Все эти системы находятся между собою в сложных отношениях в форме рефлекторного взаимодействия. Благодаря координации высшей и низшей нервной деятельности (т. е. поведения организма и взаимоотношения органов) осуществляется единство организма. И. П. Павлов указывал, что «организм есть ассоциация органов. Последние служат друг для друга, так что каждый орган находится в известном соотношении с другими».¹ К числу основных физиологических аппаратов организма относятся локомоторный и висцеральные. Установление и разработка теории и фактов рефлекторного взаимодействия этих аппаратов является одним из важнейших достижений современной, преимущественно советской, физиологии.

Исторически сложилось так, что первоначально афферентные системы изучались отдельно и независимо друг от друга. Каждая из них рассматривалась изолированно и только в своей сфере: кинестетический анализатор — в отношении локомоторной сферы, а висцеральные — в отношении деятельности внутренних органов. В результате стало казаться, что все эти системы независимы и никакой связи между ними не существует.

Это ошибочное представление полностью преодолено современной физиологией. В особенности применением метода условных «рефлексов» школе И. П. Павлова удалось доказать, что такого рода деления и независимости функций в организме нет, — например, с кинестетических рецепторов могут быть выработаны условные рефлексы на вегетативные органы в виде секре-

¹ И. П. Павлов. Полное собрание трудов, 1, 1940, стр. 362—ЯКЯ.

ции пищеварительных желез, а с висцеральных рецепторов — на локомоторную сферу.

В дальнейшем предстояло изучение конкретных проявлений взаимодействия локомоторного и висцерального аппаратов и, главное, механизмов его осуществления разными уровнями нервной системы. Львиная доля этой громадной работы была выполнена советскими физиологами, с разных сторон и при помощи различных методик систематически изучавших данный вопрос. При этом производились дальнейшее углубление и детализация закономерностей функционирования различных внутренних и внешних анализаторов. Чем больше выяснялась их роль в жизнедеятельности животных и человека, тем понятнее становились механизмы, осуществляющие единство и целостность организма в норме и патологии.

В настоящее время физиология располагает значительным фактическим материалом, указывающим пути рефлекторной перестройки функционального состояния вегетативных аппаратов организма (дыхательного, сердечно-сосудистого, пищеварительного, экскреторного) посредством воздействия на кинестетический анализатор и возможности изменения состояния локомоторного аппарата через воздействие на висцеральные анализаторы. Но если висцеральные афферентные влияния (так называемая интероцепция) уже стала достоянием широких кругов теоретиков и практиков (особенно в отношении висцеро-висцеральных рефлексов), то значение кинестезии для деятельности внутренних органов остается пока еще мало известным. Этот пробел мы и пытаемся восполнить, показывая, как осуществляется взаимодействие между локомоторной и висцеральной сферами организма.

Насколько мало был разработан этот вопрос, видно из того, что термина «моторно-висцеральный рефлекс» (или аналогичного ему) не существовало, насколько нам известно, до 1947 г., а соответствующих понятий нельзя найти в трудах и учебниках таких авторов, как Бейнбридж (1927), Хилл (A. Hill, 1929), Ч. Шеррингтон (1935), Баркрофт (1937), Уинтон и Бэйлис (Winton a. Bayliss, 1948). Несмотря на все значение этого понятия для патологии, его нет и в клинических руководствах Бергмана (1935), Поттенгера (Pottenger, 1944), Виггерса (Wiggers, 1944), Г. Ф. Ланга (1950) и др. Иногда применяется термин сомато-висцеральный рефлекс (Гелльгорн, 1948), но при этом имеются в виду только влияния с рецепторов кожи на внутренние органы.

Около 20 лет тому назад нами было начато систематическое изучение нервных механизмов регуляции скелетной мускулатуры раздражениями висцеральных рецепторов и регуляции внутренних органов кинестетическими раздражениями. В частности, по последнему вопросу собранные нами с коллективом сотрудников экспериментальные материалы устанавливают, что как при адекватных раздражениях мышечных рецепторов движением, так и при различных других физических и химических раздражениях

их наблюдаются закономерные изменения в деятельности важнейших внутренних систем. Эти изменения имеют характер не только условных, но и безусловных рефлексов, которые и были обозначены как моторно-висцеральные рефлексы (В. И. Бельтюков и М. Р. Могендович, 1947). Все больше становится ясным, что мышцы — это обширнейшая рефлексогенная зона, обладающая мощным действием на самые разнообразные вегетативные функции организма.

Как указывал Ч. Шеррингтон (1906), в отличие от внешних рецепторов, рецепторы кинестетического поля обычно раздражаются влияниями, идущими из внешней среды не непосредственно, а лишь вторично, т. е. теми движениями, которые возникают в ответ на внешнее воздействие. Следовательно, изменение деятельности висцеральных органов при мышечной работе достигается не только импульсами с внешних рецепторов, но вслед за ними по типу цепного рефлекса сразу включаются и импульсы с двигательного аппарата; поэтому эти рефлексы (с кожи и с мышц) часто бывают синергичными.

Ведущую роль в стимуляции локомоции играет внешняя рецепция, в тесной связи с ней действует кинестезия, и таким образом осуществляется приспособление вегетативных функций к текущим потребностям организма, приспособление внутреннего, к внешнему.

В процессе взаимодействия организма с внешней средой и в результате его жизнедеятельности (жизненного ритмического стереотипа) возникают различные потребности и доминанты, сменяющие друг друга. В зависимости от внешних и внутренних условий организма доминирует одна из них. В состоянии активности организма внешние анализаторы вместе с кинестетическим в норме функционально доминируют в нервной системе. «Деятельность других органов и тканей, кроме скелетно-двигательного аппарата, саморегулируется главнейшим образом в низших отделах центральной нервной системы, а с другой — замаскировывается основной деятельностью больших полушарий, направленной на сложнейшие отношения с окружающей внешней средой».¹

Интересны отношения между высшей и низшей нервной деятельностью. В связи с этим следует указать на один из клинически значимых висцеро-висцеральных рефлексов — дыхательную аритмию сердца. Известно, что она возникает, когда сердце работает без нагрузки и активного контроля со стороны больших полушарий, т. е. когда регулирующие этот орган рефлекторные дуги ограничиваются продолговатым мозгом и не вовлекают в реакцию большие полушария. Поэтому данная форма аритмии особенно отчетлива в норме у взрослых людей во время сна, а также у детей; в патологии же она возникает при некоторых ступорозных состояниях в результате нервно-психических заболеваний. Дыха-

¹ И. И. Павлов. Полное собрание трудов, 3, 1946, стр. 467.

тельная аритмия сердца обнаруживается также в более сильной степени при отвлечении внимания от процесса дыхания. Следовательно, афферентные импульсы, возникающие в аппарате дыхания, беспрепятственно отражаются >на сердце лишь при условии, когда в процесс регуляции не вмешиваются большие полушария с их высшими, внешними анализаторами. Особый интерес представляют те формы реакций человека, в которых двигательный эффект должен быть заторможен (волевая задержка). Вегетативные проявления при этом могут усиливаться (В. Н. Мясищев, 1926; В. С. Мерлин, 1953), вероятно, вследствие положительной индукции. Но в основном висцеральная рецепция может в полной мере проявляться в той или иной деятельности организма лишь в отсутствие влияния со стороны высших центров больших полушарий.

Изменение ритма сердца обычно не может быть получено чисто психическим усилием, т. е. без мышечного напряжения. Но оно легко возникает, если человек произвольно или непроизвольно напрягает свою мускулатуру. Этот давно известный факт, по нашему мнению, подтверждает роль кинестетической регуляции внутренних органов, т. е. моторно-висцеральных рефлексов. Возможно, что эмоциональные сдвиги сердечно-сосудистой и другой вегетативной деятельности тоже осуществляются при посредстве этих рефлексов.

Взаимодействие кинестетического анализатора с висцеральными не однозначно. Еще А. А. Ухтомский (1911) отметил, что действие раздражения коркового центра конечности на глотательный акт является более постоянным, чем действие глотания на движения конечностей того же животного. То же происходит и на низших уровнях центральной нервной системы. Например, известно, что раздражение рецепторов каротидного синуса уменьшает кровоток через мышцы задних конечностей, находящихся в покое; если же происходят ритмические движения ног, то импульсы с сосудистых рецепторов не уменьшают кровоснабжения мышц (Рейн — Rein, 1931), т. е. висцеральные импульсы подавляются кинестетическими. Также должен, по-видимому, рассматриваться тот факт, что полная симпатэктомия, почти не влияя на уровень кровяного давления в покое животного, при минимуме кинестетических импульсов, приводит при интенсивной мышечной работе к резкому падению кровяного давления, т. е. к извращенной реакции (Бакк, Броуга и Гейманс, 1933). Установлено значительное уменьшение депрессорного рефлекса с каротидного синуса при одновременном раздражении центрального конца седлищного нерва (Е. Н. Антипенко, 1950).

Число подобных фактов может быть умножено и наблюдениями нашей лаборатории, приведенными в данной книге. Все они говорят о том, что благодаря рефлексорным связям локомоторный аппарат функционально преобладает над вегетатикой. Этому положению сс-ответствуют и недавние наблюдения Г. М. За-

<блоком (1955), изучавшей способность некоторых участков коры больших полушарий мозга к дыханию и гликолизу. Ею показано, что корковое ядро двигательного анализатора характеризуется большей интенсивностью процессов гликолиза, чем, например, ядро зрительного анализатора. С нашей точки зрения, эти данные являются биохимическим подтверждением более высокой лабильности двигательного анализатора. Гистологически установлено (Лассек, 1954), что даже пирамидный тракт состоит не только из волокон, берущих начало от пирамидных клеток, а на 80% состоит из вегетативных волокон. Вместе с подкорковыми и другими этажами нервной системы кора больших полушарий осуществляет приспособление деятельности различных внутренних органов к текущим потребностям двигательного аппарата. Ведущая роль последнего является результатом различной лабильности локомоторных и вегетативных регулирующих аппаратов, а также зависит от особенностей динамики «усвоения ритма» (А. А. Ухтомский). Электрофизиологическая картина «усвоения ритма» в лобной области коры мозга экспериментально показана М. Я. Рабиновичем (1955).

В этой связи встает вопрос, как понимать двигательный компонент пищевого рефлекса. Является ли этот компонент обязательным и случайным? Когда у животного вырабатывается пищевой условный рефлекс в естественных условиях (не в станке и лямках), т. е. «методом побегок», то возникает последовательная цепь рефлексов следующего порядка: на экстероцептивный сигнал сперва возникает двигательная реакция (побежка), сопровождающаяся кинестетическими импульсами, и лишь затем животное получает пищу. Таким образом, раздражение двигательного анализатора вклинивается между внешним условным раздражителем и получением пищи. Следовательно, в норме не существует никаких пищевых условных рефлексов, в которых бы не участвовала кинестезия, причем она, как правило, предвяряет пищевую (секреторную) реакцию. В этом причина тесной закономерной связи, существующей между локо-мощией и вегетатикой.

В. А. Винокуров (1946) в лаборатории П. А. Орбели установил, что после перерезки дистальных сухожилий скелетных мышц последние начинают сокращаться в ритме дыхательных движений. Это — висцеро-моторный рефлекс. В. А. Винокуровым показано также, что проприоцептивные импульсы тормозят этот рефлекс, т. е. что мышца с перерезанным сухожилием начинает сокращаться в ритме дыхания вследствие выпадения афферентных импульсов от нее. Таким образом эффект взаимодействия дыхания со скелетной мускулатурой конечностей является результатом взаимодействия соответствующих афферентных систем в нервных центрах. Это относится ко всем уровням центральной нервной системы.

Изучая, соотношение пищевых и оборонительных секреторных и двигательных безусловных рефлексов у собак, Р. Б. Гарибьян (1939) пришел к выводу, что секреторный и двигательный ком-

поненты, будучи связаны в одно целое типом пищевой или оборонительной биологической реакции, способны в известной степени к самостоятельной изменчивости. При условии столкновения двух реакций (пищевой и оборонительной или ориентировочной) часто наблюдается расхождение между секреторными и двигательными проявлениями. В соотношении этих реакций проявляется значение силы раздражения и состояния центральной нервной системы животного.

Уровень условнорефлекторной деятельности изучал А. И. Емченко (1949). В опытах на собаках он выключал при побежке зрительный и обонятельный анализаторы, и тем не менее рефлекс осуществлялся благодаря двигательному и вестибулярному анализаторам. Только в результате точного функционирования локомоторного аппарата осуществляется нахождение и поедание пищи, сопровождающееся в свою очередь раздражением висцеральных рецепторов.

Регулирующим влиянием на внутренние органы обладают не только внешние раздражения и не только висцеральная афферентная система, но и кинестезия, причем роль последней во взаимоотношениях внутренних афферентных систем оказывается ведущей. По нашей просьбе В. А. Александровский изучал влияние проприоцептивных импульсов на желудочно-сердечный рефлекс у лягушки. В многочисленных опытах установлено, что этот рефлекс, вызываемый дозированным электрическим раздражением серозной оболочки желудка, под влиянием одновременного растяжения задней лапки ослабляется, т. е. сила и длительность вагусной реакции сердца уменьшается. Этот факт является хорошим примером того, что некоторые висцеро-висцеральные рефлексы угнетаются при возбуждении проприоцептивного аппарата.

Теперь можно утверждать, что как двигательная реакция является в той или иной степени необходимой составной частью вегетативного акта, так и вегетативные сдвиги не являются случайным «аккомпанементом» двигательной деятельности. Как писал А. А. Ухтомский (1933), «наверное не «слюнная рефлекторная дуга» в отдельности и не слюнный центр в коре является тем стержневым фокусом, около которого образуется новая рефлекторная установка и начинает организовываться новая дифференцирующаяся осведомленность в среде. Таким стержнем должен быть комплекс двигательных центров, который вызывается к действию по поводу слюнной рецепции. Если бы животное было на свободе, в естественных условиях, фактическим стержнем и организатором для новых осведомлений служило бы движение в том или ином направлении, стимулированное раздражением» (стр. 80; разрядка моя. — М. М.).

Одним из центральных положений концепции Введенского-Ухтомского является то, что импульсы возбуждения, приходящие из любого анализатора, изменяют функциональное состояние и уровень лабильности всей работающей системы. «При этом в

различных центрах (двигательных и вегетативных) возникают йеидентичные по характеру и длительности сдвиги лабильности, вследствие чего раздражение определенной кинестетической зоны на периферии вызывает, например, усиление дыхания и кровообращения при одновременном угнетении деятельности пищеварительного канала и почек.

Мышечная тренировка (упражнение) по своему физиологическому механизму есть прежде всего проявление координирующей функции нервной системы и может рассматриваться как процесс усвоения ритма, т. е. сдвигов лабильности с установлением ее на новом уровне, общем для всех вовлеченных в реакцию рефлекторных систем, и с включением адаптационно-трофической регуляции

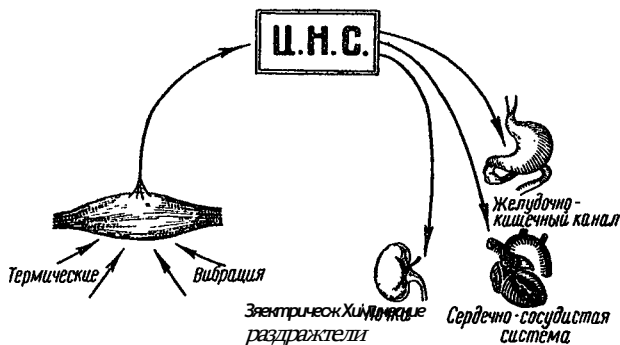


Рис. 69. Влияние афферентной системы двигательного аппарата на различные функции организма.

обменных процессов. Образуется настоящая констелляция возбужденных и заторможенных центров, в которой кинестетическим импульсам принадлежит ведущая роль.

Таким образом, давно разрабатываемый нашей лабораторией и изложенный в данной книге вопрос о моторно-висцеральных рефлексах (как и висцеро-моторных) детализирует представление о координационных механизмах, вскрывая наряду с другими еще один важнейший источник единства анимальных и вегетативных функций организма (рис. 69).

Зарубежная физиология также приближается к представлению о моторно-висцеральных рефлексах, но так как в ней еще господствует концепция гуморализма, то делает она это чрезвычайно робко и неуверенно. Можно привести следующие факты.

Као и Рэй (Као а. Ray, 1954) опубликовали статью по вопросу о регуляции минутного объема сердца у наркотизированных собак с перекрестным кровообращением при вызываемой искусственным раздражением мышечной работе. Авторы пришли к выводу, что один гуморальный механизм недостаточен для повышения сердечной деятельности при физической нагрузке.

Дежур, Мумузиас и Тейлак (1954) в предварительном сообщении о ранних изменениях дыхания и кровообращения при мышечной работе указывают, что они исследовали влияние активных и пассивных движений ног в положении на спине. Увеличение вентиляции легких, потребления кислорода, частоты пульса и сужение сосудов возникали уже после нескольких пассивных движений, хотя и в меньшей степени, чем после стольких же активных движений. Быстрое возникновение этих явлений, их несоизмеримость с произведенной работой, наличие их при пассивных движениях указывают, что все они имеют рефлекторное происхождение. Лав (Love, 1955) изучал скорость кровотока и кислородное насыщение оттекающей крови после динамической и статической работы мышц предплечья у человека. Автор высказывает сомнения, чтобы в возрастании скорости кровотока могла играть определяющую роль местная аноксия сосудистых стенок, как это предполагалось ранее.

В нервно-психической сфере осознаваемое функционирование внешних анализаторов обычно доминирует над нормально неощутимыми или мало ощутимыми висцеральными и кинестетическими импульсами. Тем не менее и они влияют на психику. По И. М. Сеченову в каждое ощущение, чем бы оно ни было вызвано, входят как составная часть элементы внутренней рецепции. «Наряду с восприятиями из 'внешнего мира человек непрерывно получает впечатления от собственного тела. Одни из них воспринимаются обычными путями (собственный голос — слухом, формы тела — глазом и осязанием), а другие идут, так сказать, изнутри тела и являются в сознании в виде очень неопределенных темных чувствований. Ощущения последнего рода суть спутники процессов, совершающихся во всех главных анатомических системах тела (голод, жажда, чувство благосостояния, усталость и пр.), и справедливо называются системными чувствами. Сопутствуя актам, непрерывно происходящим в теле, они должны постоянно наполнять сознание человека, и если мы не всегда чувствуем их присутствие здесь, то только благодаря их крайней бледности сравнительно с продуктами деятельности высших органов чувств»¹ (разрядка моя. — М. М.).

Мы привели точку зрения И. М. Сеченова, в которой с полной ясностью выражена роль многообразных внутренних рецепций (мускулатуры, висцеральных и всех остальных органов и тканей) как фона, на котором разворачиваются процессы высшей нервной деятельности человека. Аналогичная мысль имеется и у А. А. Герцена (1901).

Висцеральные и кинестетические импульсы и вызываемые ими ощущения имеют значение и в формировании эмоциональных состояний у больных. Существуют эмоции, генетически связанные с деятельностью внешних анализаторов, в которых первич-

¹ И. М. Сеченов. Избранные произведения, 1947, стр. 502.

ным фактором являются осознанные (главным образом социальные) причины, и другие эмоции, являющиеся результатом органических и висцеральных нарушений и связанные с внутренними анализаторами. Если авторитетный врач сообщает больному, что у него «плохое сердце», то это вызывает чувство тревоги и страха за свою жизнь, но такая эмоция возникает на основе внушения (иатрогении) (Р. А. Лурия, 1944). Если же больной, страдающий заболеванием сердца и не знающий об этом, испытывает по временам припадки «безотчетного» страха или «неизвестно почему возникающей» боязни смерти, то в этом случае эмоция появляется как непосредственный результат соматического заболевания; патологические внутренние импульсы при этом нарушают сложившуюся в течение всей жизни человека безусловнорефлекторную часть динамического стереотипа, и это вызывает перемену в состоянии психики. Вегетативный стереотип составляется из импульсов от различных внутренних органов и в особенности жизненно важных (дыхание, кровообращение) и из сочетавшихся с ними условных рефлексов. Значительным фоновым влиянием на высшую нервную деятельность обладает и тонус скелетной мускулатуры посредством кинестетических импульсов.

Необходимо, конечно, признать, что в настоящее время экспериментальный материал еще не таков, чтобы дать возможность физиологу и врачу уяснить в полной мере сложнейшие рефлекторные и нейрогуморальные механизмы соотношения различных частей организма, особенно относящихся к высшим уровням нервной системы. Не всегда открытие новых фактов и закономерностей, особенно патологических, шло в этом отношении планомерно или последовательно. Но и то, что уже добыто, представляет несомненно большую научную и практическую ценность и, самое главное, открывает далекую и богатую перспективу. А перспективы необходимы для плодотворного развития науки. «Если, — указывал Н. Е. Введенский, — изучая физиологию необходимо знать путь, уже пройденный ею, то не менее необходимо представлять себе и тот путь, который ей предстоит, и равно те ближайшие задачи, которые стоят на этом пути» (1899, стр. 22).

Один из важнейших выводов общего порядка, следующих из учения о внутренних анализаторах, заключается в том, что всякое воздействие на висцеральный орган или скелетную мышцу нельзя рассматривать лишь как местное. Фактически обнаруживается, что возникающие при этом в органе нервные импульсы сказываются рефлекторным путем не только на самом же органе, изменяя его функциональное состояние и деятельность, но и на других органах через низшие уровни нервной системы и, наконец, в той или иной степени и на высших нервных центрах. Физиология в своем познании развития животного мира открыла и успешно разрабатывает проблему внутренних анализаторов в их взаимозависимостях с внешними анализаторами как ведущими. Несомненно, что в «архитектуре физиологических функ-

ций», очерченных Баркрофтом (1937), как и в богатой фактическими данными книге Бейнбриджа (1927) не хватает двух важнейших принципов: принципа условных рефлексов и принципа внутренней рецепции. Можно сказать, что в почти бесконечном разнообразии явлений, возникающих в процессе взаимодействия между скелетной мускулатурой и вегетативными органами, дальнейшие систематические исследования будут выявлять все новые и новые стороны нервных связей. Рефлекторные процессы в организме протекают строго закономерно, и эти закономерности необходимо знать, чтобы разобраться в сложных функциональных взаимоотношениях, существующих между отдельными органами и частями тела.

Как известно, сложное познается наукой только по частям и обрывкам, но постепенно захватывается ею все более. Уже есть возможность, опираясь на данные физиологии и клиники, представить себе главнейшие механизмы, лежащие в основе рефлекторного взаимодействия всех важнейших органов и их систем.

Как указывал А. А. Ухтомский (1933), физиология труда главнейшей своей задачей считает разработку основных механизмов и закономерностей, в которых выражается физиологическая реакции человеческого организма на работу. Дело физиологии и медицины не только в изучении функций в норме и патологии, но и в овладении ими с целью переделки и исправления, а также совершенствования. «Не натурально ли, — пишет И. П. Павлов, — видя отклонения от нормы и глубоко вникнув в их механизм, желать повернуть их к норме? Только это и есть последняя проба полноты вашего физиологического знания и размеров вашей власти над предметом».¹

Один из рациональных путей к этому овладению лежит через детальное изучение внутренних афферентных систем во всем разнообразии их регуляторных функций.

¹И. П. Павлов. Полное собрание трудов, 2, 1946, стр. 354,

ЛИТЕРАТУРА

- Абражанов А. А. Вести, хир., №26—27, 1927.
 Абражанов А. А. Arch. klin. Chir., ш. 146, 1927.
 Абрамов К-Т. Сб. тр. Иркутск, мед. ин-та, 1955.
 Абрамович Ц. А. и Пнчугища Е. Н. Сб.: Новое в рефлексол. и физиол. нервн. сист., т. 2, JL, 1926.
 Абрин С. Г. Арх. биол. наук, 60, №1, 1940.
 Абуладзе К. С. Русск. физиол. журн., 10, №1—2, 1927.
 А'вакян В. М. и Чилингарян Р. А. Сов. мед., №11, 1948.
 Авербах М. С. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, т. 16, 1949.
 Авербух Е. С. и Морозова Н. Л. Сб.: Вопр. психоневрош., Л., 1954.
 Адо А. Д. и Ишимова Л. М. Бюл. эксп. биол. и мед., 23, № 5, 1947.
 Адо А. Д. Сб.: Учение Павлова в теор. и практ. мед., М., 1951.
 Адо А. Д. ЖМЭИ, №12, 1955.
 Адонки-н Ф. С. Тр. Харьшвск. мед. «н-та, т. 35, 1955.
 Адрианов О. С. и Меринг Т. А. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
 Айралетьянц Э. Ш. и Балакшина В. Л. Тр. Лан. о-ва естествоисп., 62, №1—2, 1933.
 Айрапетьянц Э. Ш. Сб.: Пробл. сов. физиол., биохим. и фармакоя., т. 1, М., 1949.
 Аколенко А. Ф. Врач, №36, 1899.
 Аксянцов М. А. Сб. научн. раб., посвящ. 70-летию Е. К. Сеппа, М., 1948.
 Александров И. С. Арх. биол. наук, 32, №4, 1932.
 Александров И. С. Бюл. эксп. биол. и мед., 9, № 2—3, 1940.
 Александян А. М. и Михалева О. А. Физиол. журн. СССР, 18, №6, 1935.
 Алексеева А. Н. Уч. зап. Чкаловск. пед. ин-та, т. 7, 1955.
 Алексеева В. Г. и Левина Ф. К. Тр. Центр, психоневрол. ин-та, т. 9, Харьков, 1937.
 Алексеева Т. Т. и Крючкова А. П., Островская И. М., Соколова Т. С. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
 Алексеенко Н. Ю. Тр. Ин-та выгш. нервн. деят., т. 1, 1955,
 Алексеенцева Э. С. Сб. Тр. Витебск, мед. ин-та, т. 5, 1954.
 Алфеевский Н. А. К учению о чувствительных и двигательных ядрах блуждающих нервов. Дисс., 1907.
 Альварец-Буйя Р. Физиол. журн. СССР, 34, №5, 1948.
 Альтшуль А. С. Сб.: Морфол. чувствит. иннервации внутр. орг., М., 1948.
 Алымов А. Я. и Плечитый Д. Ф. Докл. АН СССР, 68, №1, 1949.
 Алымов А. Я. и Острый О. Я. Сб.: Совр. вопр. общ. патол. имед., посвящ. А. Д. Сперанскому, М., 1950.
 Ананьев Б. Г. Сб.: Пробл. психол., изд. ЛГУ, Л., 1948.
 Андреева З. А. Изменения болевой чувствительности кожи и роль симпатической нервной системы в процессе беременности. 1949,

- Андреева - Галанина Е. Ц. Вибрации, их гигиеническое значение и меры борьбы с «ими». Л., 1940.
- Андреева - Галанина Е. Ц. и Буслова Л. Я. Тр. Лен. ин-та гиг. тр. и профзабол., 10, III 2, 1947.
- Андрейчиков С. Н. Со®. психоневрол., № 5, 1937.
- Аничков С. В. Неврол. вест, 21, № 3, 1914.
- Аничков С. В. Физиол. журн. СССР, 8, № 1—2, 1925; 21, № 1, 1936.
- Аничков С. В. и Беленький М. Л. Бюл. эксп. биол. и мед., 25, № 2, 1948.
- Анохин П. К. Сб.: Каузалягия, под ред. В. С. Галкина, Л., 1946.
- Анохин П. К. Сб.: Нервя. регул, кровообращ. и дыхан., М., 1952.
- Анохин П. К. Вопр. психол., № 6, 1955.
- Анохин П. К. Докл. на XX Международн. конгр. физиол. в Брюсселе, АН СССР, М., 1956.
- Анреп В. К. Врач, № 46, 1884.
- Антипенко Е. Н. Сосудистые рефлекссы при изменении возбудимости центров головного мозга. Дисс., JL, 1950.
- Антонова И. Г. Физиол. журн. СССР, 40, № 6, 1954.
- Аполлонов А. и Прикладовицкий С. Arbeitsphysiologie, 3, 1930.
- Аринчин Н. И. Сб.: Условные рефлекссы, Воронеж, 1948.
- Аринчин Н. И., Аношина А. А., Зенкевич Е. С., Ковалева Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Арнаутов Г. Д. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Артамонова В. Г. Вибрационная болезнь у пневматико® и опыт ее лечения. Дисс., Л., 1956.
- Артутян Р. А. и Дуринян Р. А. Сб. студ. работ 2-й Всесоюзн. конф., М., 1954.
- Архангельская М. Бюл. экюп. биол. и мед., 11, № 5, 1941.
- Архангельский В. М. Арх. биол. наук, т. 22, 1922.
- Аршавская Э. И. Физиол. журн. СССР, 32, № 2, 1946.
- Аршавский И. А. Тр. физиол. отд. Тимирязевск. ин-та, М., 1930.
- Аршавский И. А. Бюл. эксп. биол. и мед., 26, № 3, 1948.
- Аскеров В. Ф. Изменение функции почек в результате гемисекции спинного мозга у собак. Дисс., М., 1956.
- Асратян Э. А. Физиол. журн., 17, № 6, 1934.
- Асратян Э. А. Усп. совр. биол., 5, № 5, 1936.
- Асратян Э. А. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, 41, 1939.
- Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 1953.
- Асратян Э. А. Докл. на XX Международн. коипр. физиол. в Брюсселе, АН СССР, М., 1956.
- Асратян Э. А. и Гзгзян Д. Физиол. журн. СССР, 16, № 1—2, 1932.
- Аствацатуров М. И. Клиническое и экспериментально-психологическое исследование речевой функции. Дисс., СПб., 1908.
- Аствацатуров М. И. Тр. ВМА им. Кирова, т. 20, Л., 1939.
- Афанасьев И. Н. Принципы организации и методика лечебной физкультуры в психиатрической больнице. Дисс., Свердловск, 1952.
- Ашерова М. Е. Тр. Сталинабадск. мед. ин-та им. Авиценны, т. II, 1954.
- Бабкин Б. П. и Ишикава. Русск. врач, № 11, 1912.
- Бабко И. М. Моторная функция желудка у новорожденных детей. Дисс., Киев, 1956.
- Бабский Е. Б. Журн. эксп. биол. и мед., № 13, 1927.
- Бабский Е. Б. Сб. тр. ин-та им. В. А. Обуха, т. 1, М., 1934.
- Бабский Е. Б. Арх. биол. наук, т. 2, 1937.
- Бабский Е. Б., Винодаро© В. Е., Ламперт Ф. М. Бюл. эксп. биол. и мед., 2, Кя 6, 193@f

- Бабский Е. Б. и Лейте с. Русок. физиол. журн., т. 14, 1931.
- Бабаджанян М. Г. Тр. 1-й научн. конф. по возрасти, морфол. и физиол., М., 1954.
- Бадилькес С. О. Тр. X съезда тер. СССР, Л., 1929.
- Бажанов Б. Г. Вопр. курортог., физиотер. и леч. физкульт., № 2, 1956.
- Байченко И. П., Аскиназий А. А., Еременко И. П., Май з е
лие М. Р., Сарычев С. П., Тавастшерна Н. И. Тез. докл. VIII
Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Бакурадзе А. Н. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и
фармакол., Киев, 1955.
- Бакурадзе А. Н., Бебуришвили Н. А., Гелашвили И. П. Докл.
VII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., М., 1947.
- Бакурадзе А. Н. и Месхринадзе Р. М. Бюл. эксп. биол. и мед.,
№ 10, 1954.
- Баландина О. А. Физиол. журн. СССР, 25, № 1—2, 1938.
- Баландина О. А. Бюл. эксп. биол. и мед., № 11, 1946.
- Балицкий К. П. Вторая Всесоюзн. конф. патофизиол., Тез. докл., Киев,
1956.
- Бань Н. С. Сб. научн. раб. Минск, мед. ин-та, т. 15, 1955.
- Бари А. Неврол. вестн., 7, № 4, 1899.
- Баркагаи З. С. Тр. АН Таджикск. ССР, т. 32, 1955.
- Барсегян Р. Бюл. эксп. биол. и мед., 8, № 6, 1939.
- Барышников И. И. XI совещ. по физиол. пробл., Л., 1946.
- Бассин Ф. Б., Малкиель В. П., Юсевич Ю. С. Вопр. нейрохир.,
№ 6, 1951.
- Башмаков В. И. и Ильин-Какуев Б. И. Тр. III Всесоюзн. съезда
физиол., Л., 1928.
- Башмаков В. И. и Ильин-Какуев Б. И. Гиг. безоп. и патол. пр.,
№ 8—9, 1930.
- Баюин В. Н. Бюл. эксп. биол. и мед., 3, № 6, 1937.
- Бешешина З. В. и Конради Г. П. Арх. биол. наук, 34, № 5—6, 1934.
- Безбородко А. Л. и Воронова В. В. Сб.: Иссл. по физиол. и пато-
физиол. пищеварит. аппарата, т. 4, 1938.
- Бейнар К. А. Об изменениях мозгового кровообращения при остром алко-
гольном отравлении. Дисс., СПб., 1898.
- Бекренев В. В. Цит. по Ищенко И. Н. Вестн. хир., 13, № 37—38, 1928.
- Беленький М. Л. Бюл. экп. биол. и мед., 25, № 2, 1948; 27, № 4, 1949.
- Беленький М. Л. и Томилина Т. Н. Докл. АН СССР, 81, № 5, 1951.
- Белицкий Ю. К. Обзор, психиатр., неврол. и эксп. психол., № 1, 1901.
- Белкин А. И. Тез. научн.-практ. конф. по вопр. психиатр., М., 1956.
- Белова Т. И. и Кекчеев К. Х. Физиол. журн. СССР, 21, № 1, 1936.
- Вельская И. П. Сб.: Опыт изучения регуляций физиологических функ-
ций, Л., 1949.
- Бельтюков В. И. Бюл. эксп. биол. и мед., № 7, 1947; № 1, 1948.
- Бельтюков В. И. О влиянии раздражения скелетных мышц на внутрен-
ние органы. Дисс., Молотов, 1949.
- Бельтюков В. И. Первая Уральск, конф. физиол., биохим. и фармакол.,
Тез. докл., Свердловск, 1956.
- Бельтюков В. И. и Дружинина И. Н. Первая Уральск, конф.
физиол., биохим. и фармакол., Тез. докл., Свердловск, 1956.
- Бельтюков В. И. и Могелядович М. Р. Докл. VII Всесоюзн. съезда
физиол., биохим. и фармакол., М., 1947.
- Белявский Е. А. и Хвнли, вицкий Т. Я. Вопр. изуч. и воспит. лич-
ности, № 1—2, 1930.
- Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной систем. Т. 1,
1947; т. 2, 1948.
- Беритов И. С. и Бакурадзе А. Н. Тр. Ин-та физиол., т. 5, Тбилиси,
1943.
- Березин И. Г. Рефлексы от термических влияний на кожу. Дисс, СПб.,
1866,

- Березина М. П. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, т. 12, 1944.
- Березкин Н. Ф. Тр. Сталинабадск. мед. ин-та им. Авиценны, т. 11, 1964.
- Бернштейн А. Н. Мед. обозр., № 44, 1895.
- Берхин Е. Б. Бюл. эксп. биол. и мед., № 10, 1956.
- Бехтерев В. М. Обзор псих., неврол. и эксп. психол., № 11, 1898; № 1, 1899.
- Бехтерев В. М. Основы учения о функциях мозга-. СПб., 1903—1906.
- Бехтерев В. М. Русск. врач, № 33, 35, 36, 1909.
- Бехтерев В. М. Общая диагностика болезней нервной системы. СПб., 1911.
- Бехтерев В. М., Васильев Л. Л., Вербов А. Ф. Рефлексология труда., Л., 1926.
- Бехтерев В. М. и Шумков Г. Е. Сб.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, т. 1, Л., 1925.
- Бирбраир Л. Б. Тр. Центр, психоневрол. ин-та, т. 9, Харьков, 1937.
- Бируков Б. Тр. СПб. о-ва естествоиспыт., 29, № 1, 1898.
- Бирюков Д. А. Материалы к вопросу о регуляции сердечно-сосудистой системы. Воронеж, 1946.
- Бирюков Д. А. Сб.: Уел. рефл., Воронеж, 1948.
- Бирюков Д. А. Пробл. сов. физиол., биохим. и фармакол., т. 1, 1949.
- Бирюкович А. А. Изв. АПН, т. 60, М., 1954.
- Блинова А. М. и Серебряник К* Е. Сб.: К регул. дых., кровообращ. и гавообм., М., 1948.
- Богатырева В. Т. и Журавлев И. Н. Тез. докл. на VIII Межкраев. конф. физиол. в Воронеже, 1948.
- Богач П. Г. Тр. Научн.-иссл. ин-та физиол. животн. Кневск. гос. ун-та, 11, № 6, 1952.
- Богданов Ф. Р. Хирургия, № 8, 1953.
- Богданова Н. И. Сб. тр. Иркутск, мед. ин-та, 1955.
- Боенко И. Д. Врач, дело, № 6, 1952.
- Бокша В. Г. Бюл. эксп. биол. и мед., № 5, 1952.
- Болдырев В. Н. Периодическая работа пищеварительного аппарата при пустом желудке. Дисс., СПб., 1904.
- Болдырев В. Н. Казанск. мед. журн., 13, № 5, 1913.
- Бондина В. А. Тр. Лен. ин-та гиг. тр. и профзабол., 10, № 2, 1947.
- Боровская Б. Д. Тр. Ижевск, мед. ин-та, т. 15, 1954.
- Борисенко Ф. Ф. Русск. клин., 10, № 53—54, 1928.
- Боришпольский Е. С. Об изменениях черепномозгового кровообращения в течение падучих приступов. Дисс., СПб., 1896.
- Боришпольский Е. С. Обзор психиатр., неврол. и эксп. психол., № 3, 1899.
- Боришпольский Е. С. и Осипов В. П. Обзор, психиатр., неврол. и эксп. психол., № 8—10, 1899.
- Боровиков И. В. Значение задних столбов спинного мозга впрведении мышечного чувства. Дисс., СПб., 1900.
- Бородулин В. М. Ежемед. клин, газ., № 37, 1882.
- Боткин С. П. Курс клиники внутренних болезней, СПб., т. 1, 1867; т. 2, 1868.
- Боткин С. П. Клинические лекции. Т. 2, 1899.
- Братусь Н. В. Физиол. журн. СССР, 46, № 2, 1956.
- Брайцев В. Р. Научн. мед., № 3, 1919.
- Бресткин М. П. и Молчанов Н. С. Физиол. журн. СССР, 17, № 2, 1934.
- Брейтман М. Я. Вибрационный массаж (сейсмолотерапия). СПб., 1908.
- Брейтман М. Я. Нов. хир. арх., 5, № 1, 1924.
- Бронштейн А. И. и Лебединский А. В. Изв. АН СССР, сер. биол., т. 2, 1947.
- Бронштейн А. И. и Лебединский А. В. Сб.: Пробл. совр. психиатр., М., 1948.

- Бронштейн А. И., Лебединский А. В. и Ситенко В. М. Физиол. журн. СССР, 35, №1, 1949.
- Брюсова С. С. и Кснрейша Л. А. Сб.: Вторая сессия Нейрохир. сов., М., 1938.
- Брюсова С. С. и Лебедеико В. В. Журн. совр. хир., 5, №2, 1930.
- Бубнов М. А. Комплекс боли и нервно-сосудистый фактор в происхождении первичного травматического шока. Дисс., М., 1940.
- Бугославский В. О. Кривая мышечной усталости у человека под влиянием -разных условий. Дисс., СПб., 1891.
- Буков В. А. Бюл. эксп. биол. и мед., 11, № 6, 1941.
- Булгак И. Об участии селезенки в образовании крови. М., 1872.
- Булгакова А. В. и Тол чеков Б. Н. Воен.-мед. журн., № 11, 1951.
- Булыгин И. А. Физиол. журн. СССР, 27, №3, 1939.
- Булыгин И. А. Бюл. эксп. биол. и мед., 9, № 2—3, 1940; 11, № 2, 1941.
- Булыгин И. А., Тр. ВММА, т. 17, 1949.
- Булыгин И. А. Семнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят. Тез., докл., Л., 1956.
- Бумейстер В. К. Сб. научн. раб. Рижск. мед. ин-та, т. 3, 1954.
- Бунак В. В. Изв. Научн. ин-та им. Леогафта, т. 26, 1954.
- Бурденко Н. Н. Клин, мед., 16, № 2, 1938.
- Бурденко Н. Н. Сб. тр. 1-го Московск. коммунистическ. воен. госп., 1939.
- Буржинский П. В. Врач, №47, 1887.
- Бурмистрова Т. Д. Бюл. эксп. биол. и мед., № 7 и 9, 1950.
- Бусалов А. А. Хирургия, №11, 1949.
- Бутковская З. М. Экспериментальное исследование влияния локальной вибрации на характер сосудодвигательной реакции. Дисс. Л., 1951.
- Бухтияров А. Г. О внущриартериальном и внутривенном введении некоторых химических раздражителей. Л., 1949.
- Буховец Г. И. Уч. зап. Лен. пед. ин-та им. Герцена, т. 60, 1947; т. 83, 1949.
- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы, М., 1947.
- Быков К. М. Сб.: Пробл. кортико-висцеральн. патол., М., 1949.
- Быков К. М. и Алексеев - Беркман И. А. Тр. II Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Л., 1926.
- Быков К. М., Выржиковский С. И., Александров И. С., Тр. II Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Л., 1926.
- Быховская Г. Х. и Эйдинова М. Б. Невропатол., психиатр, и психогиг., 4, №9—10, 1935.
- Вагнер К. Э. Материалы к клиническому изучению колебаний в свойствах желудочного сока. Дисс., СПб., 1888.
- Вайль С. С. Сб.: Ошибки клин. диагн. некоторых важн. бол., т. 1, Л., 1939.
- Вайн-Риб М. А. Бюл. эксп. биол. и мед., 27, №2, 1949.
- Вайнберг И. С. Сб.: Вопр. общ. и клин. невропатол., т. 1, 1946.
- Вайнберг И. С. и Шарапов Б. И. Юбил. сб. научн. раб. ГИДУВ, Л., 1935.
- Вакслейгер Г. А. Тр. Куйбышевск. мед. ин-та, т. 4, 1951.
- Валицкая М. К. Вестн. клин. и судебн. псих. и неврол., №1, 1888.
- Вальшонок О. С. Тр. XIV сессии Уир. психоневрол. ин-та, Харьков, 1947.
- Вальшонок О. С. и Светник. Юбил. сб., повящ. А. М. Гринштейну, Харьков, 1935.
- Вардшвили И. А. Теор. и практ. физкульт., 16, №1, 1953.
- Вартапетов Б. А. и Калмыкова К. М. Тез. докл. на X научн. сессии ин-та пит. АМН СССР, 1956.
- Василевская Ф. М. Клин, мед., № 7, 1949.
- Василевский В. М., Бурмистрова Т. Д., Кацнельсон Б. А., Мартьянова Е. П. Докл. VII Всесоюзн. съезда физиол., бирхим. и фармакол., М., 1947.

- Василевский В. М., Каган Э. М. Физиол. журн., 19, № 1, 1935.
- Василенко Ф. Д. Тез. докл. на VIII межкраев. конф. физиол., биохим. и фармакол., Воронеж, 1948.
- Василенко Ф. Д. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиоот., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Василеюко Ф. Д. и Коштоянц Х. С. Физиол. журн. СССР, 20, № 2, 1936.
- Васильев И. Г. Тр. Краснознам. Воен. ин-та физ. культ, и спорта им. Ленина, т. 6, 1953.
- Васильев Л. Л., Делов В. Е., Могендович М. Р. Сб.: Иссл. в области физ.-хим. динам. нервн. проц., Л., 1932.
- Васильев Л. Л. и Князева А. А. Сб.: Нов. в рефлексой. и физиол. нервн. сист., т. 2, Л., 1926.
- Васильев Л. Л., Куневич В. Г., Вул И. М. Сб.: Уч. зап. Лен. пед. ин-та им. Крупской, т. 1, 1941.
- Васильев Л. Л. и Могендович М. Р. Pflug. Arch., 225, 2, 1930.
- Васильев Л. Л. и Подерни В. А. Вопр. изуч. и восп. личности, № 1—2, 1930.
- Васильев Н. П. К вопросу о трофическом влиянии блуждающего нерва на сердце. Дисс., СПб., 1879.
- Васильева В. В. Теор. и практ. физкульт., 16, № 8, 1953.
- Вассерцуг Д. О влиянии кокаина на кровообращение. Дисс., Варшава, 1890.
- Вацурио Э. Г. Исследование высшей нервной деятельности антропоида. М., 1948.
- Введенский В. И., Рысс С. М., Усиевич М. А. Физиол. журн. СССР, 19, № 6, 1935.
- Введенский Н. Е. Прилож. к Зап. АН, т. 61, 1889.
- Введенский Н. Е. Общие свойства нервных центров. Учебник физиологии Фредерика и Ньюэля, т. 2, СПб., 1899.
- Введенский Н. Е. Полн. собр. трудов, т. 5, 1954.
- Великанов А. Н. и Синельников Е. И. Тр. II Всесоюзн. съезда физиол., Л., 1926.
- Великанов И. И. Лечение больных гипертонической болезнью внутривенным введением новокаина. Дисс., Алма-Ата, 1956.
- Вельямин О. В. Н. А. Учение о болезнях суставов с клинической точки зрения. Л., 1924.
- Вербицкий А. В. О действии термических раздражений на слизистую оболочку желудка и кишечника. Дисс., 1907.
- Верещагин Н. К. Геогр. и практ. физкульт., № 8, 1952.
- Верещагин Н. К. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Верещагин Н. К. Семнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., Л., 1956.
- Верещагина Е. Н. Сб.: Вопр. физиотер. и курортол., Свердловск, 1956.
- Везилов Н. М. Больничн. газ. Боткина, № 38, 1897.
- Верзилова О. В. и Юрман М. Н. Бюл. энсп. биол. и мед., 1, № 1, 1936.
- Вериго Б. Ф. Изв. Петроградск. научн. ин-та, им. Лесгафта, т. 3, 1921.
- Вершинин Н. В. Фармакология. 1946.
- Веселкин П. Н. Арх. биол. наук, 33, № 1—2, 1933.
- Веселкин П. Н. Физиол. журн. СССР, 22, № 5, 1937.
- Ветохин И. А. Мед. журн. УССР, 4, № 3—4, 1935.
- Ветохин И. А. VI Всесоюзн. съезд физиол., биохим. и фармакол., Сб. докл., Тбилиси, 1937.
- Ветохин И. А. и Первушин Г. В. Изв. АН БССР, отд. ест. наук, № 4, Минск, 1940.
- Вигдорчик Н. А. Тр. Лен. ин-та профзабол., т. 4, 1927.
- Вигдорчик Н. А. Библиотека Лен. ин-та профзабол., Ns 20, 1934.

- Викторов К. Р. и Трутнев В. К. Тез. XV Междунар. конгресса физиол. М. Л., 1935.
- Вилъч уір О. М. Сов. клин., 20, № 1, 1934.
- Вилямовский Б. И. О состоянии болевой чувствительности кожи при заболеваниях внутренних органов. Дисс., СПб., 1909.
- Винидка Я Р. С. Бюл. экзп. биол. и мед., № 2, 1955.
- Виноградов М. Д. Клинически[^] наблюдения о теплообмене у хронических ревматиков. Дисс., СПб., 1912.
- Виноградов М. И. Очерки по энергетике мышечной деятельности человека. ЛГУ, Л., 1941.
- Виноградов М. И. Уч. зап. Лен. ун-та, сер. биол. наук, № 12, 1944.
- Виноградов М. И. и Делов В. Е. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, т. 23, в. 6, 1938.
- Винокуров Б. А. Материалы к вопросу о взаимоотношении дыхания и кровообращения при действии неблагоприятных факторов внешней среды. Дисс., Л., 1952.
- Винокуров В. А. Физиол. журн. СССР, 31, № 5—6, 32, № 3, 1946; 34, Мб 2, 1948.
- Вирсаладзе. Обзор психиатр., неврол. и экзп. психол., № И, 1901.
- Витте Н. К- Врач, дело, № И, 1953.
- Вогралик В. Г. Тр. Томск, мед. ин-та, т. 1 (4), 1937.
- Вогралик В. Г. Сб.: Вопр. гипертонич. бол. и недостат. кровообращ., Горький, 1951.
- Волкович Н. М. Клинические монографии. Киев, 1926.
- Волохов А. А. Докл. на XX Международрн. конгр. физиол. в Брюсселе, АН СССР, М., 1956.
- Волохов А. А. и Гершуни Г. В. Физиол. журн. СССР, 19, № 5, 1941.
- Вольфе о и А. С. и Упоров Д. В. Клин. мед., № 5, 1941.
- Воробьев А. М., Заг о (р о д н е в а А. Г., Зайцева Т. И., гун Е. Г., Станец М. П., Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Воронин Л. Г. Матер. к V Всесоюзн. съезду физиол., биохим. и фармакол., М.—Л., 1934.
- Вул И. М., Власова В. Н., Ника Г. А. Тез. док. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Гаврилов Р. И. Тр. Молотовск. мед. ин-та, т. 21, 1942.
- Гагаева Г. М. Сб.: Психомоторика и физкультура, М., 1935.
- Галицкая Н. А. Тр. Ин-та физиол. им. Павлова, т. 3, Л., 1954.
- Галкин В. С. Сб.: Механизмы патологических реакций, т. 9—10, 1947; т. 11—15, 1949.
- Галкин В. С. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Гальперин С. И. Значение интероцепции в регуляторной роливыхших отделов нервной системы. Изд. 1-го Лен. мед. л*н-та, Дисс., Л., 1936.
- Гальперин С. И. Арх. биол. наук, 50, № 1—2, 1936.
- Гальперин С. И. Сов. врач, журн., № 15, 1936.
- Гальперин С. И. Предисловие к кн. Могендович М. Р. Чувствительность внутренних органов (интероцепция) и хронаксия скелетной мускулатуры. Изд. Лен. стомат. ин-та, 1941.
- Гальперин С. И. Уч. зап. Лен. пед. ин-та им. Герцена, т. 60, 1947; т. 83, 1949.
- Гальперин С. И. Журн. высш. нервн. деят., 2, № 2, 1952.
- Гальперин С. И. и Голышева К. П. Уч. зап. Леи. пед. ин-та им. Герцена, т. 83, 1949.
- Гальперин С. И. и Могендович М. Р. Бюл. экзп. биол. и мед., 13, № 3—4, 1942.
- Гальперин С. И. и Мюльберг В. М. Бюл. экзп. биол. и мед., 26, № 2, 1948.

- Гальперин С. И. и Ирибыткова Г. Н. Сб.: Опыт иссл. нервно-гуморальн. связей, т. 3, ВИЭМ, 1937.
- Гальперин С. И. и Черниговский В. Н. Бюл. эксп. биол. и мед., 1, №4, 1936.
- Гальперин С. И. и Черниговский В. Н. Сб.: Опыт иссл. нервно-гуморальн. связей, т. 3, ВИЭМ, 1937.
- Гамбарян И. С. Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга. Ереван, 1953.
- Гандельсман А. Б. Двигательная функция и иммобилизация. Дисс., Л., 1952.
- Гарибьян Р. Б. О пищевых и оборонительных секреторных и двигательных безусловных реакциях у собаки. Ростов н/Д, 1939.
- Гаске О. Д. Сб.: Вегет. нерв, сист., т. 3, Одесса, 1938.
- Гедеванишвили Д. М. Сб. тр., посвящ. В. В. Воронину, Тбилиси, 1941.
- Гейманович З. И. Сб.: Пробл. трофич. иннерв., т. 3, Харьков, 1935.
- Гейманович А. И. и Чпбукмахер Н. Б. Сб.: Вторая сессия Нейрохир. сов., 1938.
- Гельдыева А. Г. Тр. Туркмеиск. мед. ин-та, № 5—6, Ашхабад, 1955.
- Гельман и Швелюхин, Arbeitsphysiologie, 4, 1931.
- Генес С. Г., Чарлая П. М., Якушева Т. С. Врач, дело, №6, 1936; №2, 1937.
- Герасимович П. П. Фнзиол. журн. СССР, 19, №6, 1935.
- Гербет В. В. Тер. арх., №1, 1923.
- Гервер А. В. Тр. о-ва русск. враи., т. 67, СПб., 1900.
- Гершуни Г. В. Физиол. журн. СССР, 33, №4, 1947.
- Гершуни Г. В. и Нарикашвили С. П. Докл. АН СССР, 36, №3, 1942.
- Герцен А. А. Общая физиология души. СПб., 1890.
- Герцен А. А. Физиологические беседы. СПб., 1901.
- Гизе Э. А. и Протас Л. Р. Вестн. рентгенол. и радиол., №17, 1933.
- Гинецинский А. Г. и Лейбсон Л. Г. Русск. физиол. журн., 12, №2, 1929.
- Гинецинский А. Г. и Лебединский А. В. Курс нормальной физиологии. М., 1956.
- Гинзбург С. Е. Физиол. журн. СССР, №8, 1956.
- Гирголав С. С. Вестн. хир., 3, №7, 1923.
- Глагошук Г. В. Сб.: Опыт изуч. регул. физиол. функц., т. 3, Л., 1954.
- Глебовский В. Д. Бюл. эксп. биол. и мед., № 12, 1949.
- Глезер И. И. Тр. Сторой «научн. конф. по возрасти, морфол. и физиол.», М., 1955.
- Голиков Н. В. Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Л., 1950.
- Головкина М. Ф. Первая Уральск, конф. физиол., биохим. и фармакол., Тез. докл., Свердловск, 1956.
- Гольд Л. Л. и Каплунова Д. Э. Тр. X съезда тер. СССР, 1929.
- Гольдберг А. и Лепская М. Организ. труда, №2 (20), 1928.
- Гольдберг А., Лепская М., Михлин М. Организ. труда, №4 (22), 1928.
- Гольдельман М. Г. Вегетативные расстройства при опухолях и сосудистых заболеваниях головного мозга. Дисс., Свердловск, 1952.
- Гольман С. В. Тр. ВМА им. Кирова, т. 2, 1935.
- Гольман С. В. Природа* двигательных нарушений при ранениях конечностей без повреждения нервных стволов. Л., 1951.
- Голышева К. П. и Вишневский А. А. Арх. биол. наук, 33, вып. 5—6, 1933.
- Голышева К. П. и Гальперин С. И. Физиология человека и животных. Изд. «Советская наука», М., 1956.
- Гольцман Е. М. и Сахарова О. С. Бюлл. эксп. биол. и мед., JSIb 3, 1947.
- Гончаров П. П. О тампонаде сердца. Л., 1936.

- Гончаров П. П. О висцеральных рефлексах с кишечника. Л., 1945.
- Гончарова А. Ф. Сб.: Уел. рефл., Воронеж, 1948.
- Гориневская В. В. и Древинг Е. Ф. Лечебная физкультура. М., 1944.
- Горбачев П. К. Врач, № 39, 1890.
- Горская А. А., Грачева Л. С., Усиевич М. А. Физиол. журн. СССР, 35, № 6, 1949.
- Гордон О. Л. Клиническое значение «нарушений нервно-гуморальной регуляции при некоторых патологических состояниях желудка. 1948.
- Горев В. П. Тез. докл. сессии, повящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова. Киев, 1949.
- Горев Н. Н. Вторая Всесоюзн. конф. патофизиол., Тез. докл., Киев, 1956.
- Горев Н. Н., Гуревич М. И., Кондратович М. А., Черкасский Л. П. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Горик М. А. Сб.: Вегет. нерв, сист., т. 3, Одесса*, 1938.
- Горюнова Т. И. Бюл. эксп. биол. и мед., № 4, 1949.
- Гоциридзе А. Мед.-биол. журн., № 6, 1930.
- Граменицкий П. М. О нормальных температурных соотношениях в организме и их регуляции. Дисс., Л., 1952.
- Гращенков Н. И. Сб.: Пройл. биол. и мед., М., 1935.
- Гращенков Н. И. Вopr. нейрохир., № 5, 1946.
- Гращенков Н. И. и Злотник Е. И. Невропатол. и психиатр., № 6, 1951.
- Грацианская Л. Н. Тр. Лен. на'учн.-иссл. ин-та гиг. тр. и профзабол., 10, № 2, 1947.
- Греков П. Д. Клинические наблюдения над действием дыхания сгущенным и разреженным воздухом на кровообращение. Дисс., 1912.
- Греков И. И. Вестн. хир., 24, № 8, 1926.
- Гречей и Н. В. А. Тр. Московск. обл. ин-та физиотер. и ф и з и о п; р о ф и л акт., т. 1, 1934.
- Григорьева Т. А. Иннервация кровеносных сосудов. М., 1954.
- Гринберг Г. 10. Журн. эксп. мед., 1, № 3, 1928.
- Гринкевич О. В. Сб.: Вopr. физиотер. и курортол., Свердловск, 1956.
- Гринштейн А. М. Пути центры нервной системы. 1946.
- Груздев С. С. Врач, № 50 и 51, 1889.
- Губергриц А. Я. Врач, дело, Мб 9, 1954.
- Губергриц М. М. Клин. мед., № 13—16, 1932; № 4—5, 1945.
- Гублер Е. В. Сб.: Вopr. эксп. биол. и мед., т. 1, 1951.
- Губман Л. Б. О физиологических особенностях двигательного аппарата и некоторых вегетативных функций в процессе систематической мышечной тренировки. Дисс., Молотов, 1956.
- Губман Л. Б. Первая Уральск, конф. физиол., биохим. и фармакол., Тез. докл., Свердловск, 1956.
- Губман Л. Б. Тр. Молотовск. пед. ин-та, 1956.
- Гугель-Морозова Т. П., Душко Д. Н., Синельников Е. И. Физиол. журн. СССР, 19, Мб 2, 1935.
- Гукасян А. Г. Тр. фак. тер. клин. I Московского медицин. института, М., 1940.
- Гулятьева П. А., Еремина А. В., Никитина Б. А., Чернякова И. Н., Чорголашвили К. Е. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Гунбина М. Н. Электrokардиографические наблюдения в период занятий физическими упражнениями. Дисс., Л., 1950.
- Гурвич А. М. Журн. невропатол. и психиатр., 52, № 7, 1952.
- Гурвич К. М., Розанова Т. В. Вopr. психол., № 2, 1955.
- Гуревич В. С. Еженед. клин. газ., Мб 34, 1885.
- Гуревич Г. Я., Лопачук Ф. П. Труды X съезда терапевтов СССР, 1929.

- Гуревич М. И. Врач, дело, №6, 1952.
- Гуреев Т. Т. Тр. III Всесоюзн. съезда физиол., Л., 1928.
- Гуреев Т. Т. Тр. Крымск. мед. ин-та, т. 1, Симферополь, 1935.
- Гуреев Т. Т. и Голубдин Е. М. Тр. Крымск. мед. ин-та, т. 3, Симферополь, 1936.
- Гурфинкель В. С. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Гусев Н. К. Тр. Лен. ин-та мозга им. Бехтерева, т. 13, 1940.
- Гущин А. П. Сб. научн. раб. санат. (Упр. санат. и дом. отд. МВС СССР в Крыму), т. 1, 1948.
- Давиденко-в С. Н. Сб., посвящ. В. М. Бехтереву, Л., 1926.
- Данилевский А. Я. Воен-мед. журн., №9—12, 1866.
- Далелевек и й В. Я. Исследования по физиологии головного мозга. 1875.
- Данилевский В. Я. Врач, №48, 1886.
- Данилов А. А. и Крестовников А. Н. Физиол. журн. СССР, 15, №3, 1932.
- Данилов Н. В. Сб. научн. раб. Рижс-к. мед. ин-та, т. 1, 1952.
- Данилов Н. В. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Данько Ю. И. Семнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., Л., 1956.
- Дамье М. Г. Клин, мед., 14, №6, 1936.
- Дауэ Н. С. и Удельнов М. Г. Сб.: Вопр. патол. и физиол. сердца, М., 1955.
- Дахин А. Д. и Ковалев Е. И. Врач, дело, №2, 1954.
- Дедабришвили Ц. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез., М., 1953.
- Джавидян Н. С. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез., М., 1953.
- Дедловская В. И. Влияние статических напряжений на секреторную и моторную функцию желудка. Дисс., Свердловск, 1953.
- Делов В. Е. Труды ВММА, т. 17, Л., 1949.
- Дело © В. Е., Адамович Н. А., Замятина О. Н., Киселев П. П., Петрова Е. Г. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Демьянова Е. Г. Изменение субординационных процессов при сосудистых заболеваниях головного мозга. Дисс., Л., 1953.
- Дернова-Ярмоленко А. А. Сб.: Новое в рефлексол. и физиол. нервн. сист., т. 2, Л., 1926.
- Джаксон И. М. Бюл. эксп. биол. и мед., №2, 1949; №11, 1949.
- Джалагония Ш. Л. Бюл. эксп. биол. и мед., №3, 1956.
- Десницкая М. М., Малов Г. А. и Шишкина Г. М. Тр. Астраханск. мед. ин-та, 1938.
- Дзидишвили Н. Н. Физиол. журн. СССР, 26, №4, 1939.
- Дзиковский В. А. Тр. Туркменск. меш. ин-та, т. 3, 1947.
- Дионесов С. М., Загорюлько Л. Г., Лебединский А. В., Турцаев Я. П. Физиол. журн. СССР, 16, №5, 1933.
- Дмитренко Л. Ф. О рефлексе со стороны желудка на кровообращение и дыхание. Одесса, 1916.
- Дмитриев В. Д. Бюл. эксп. биол. и мед., 8, №6, 1939; 11, №3, 1941.
- Дмитриев И. А. Рефлекторные изменения кожной температуры при некоторых заболеваниях головного мозга. Дисс., Молотов, 1955.
- Дмитриева М. С. и Расторгуева-Михнова С. А. Клин, мед., №11, 1929.
- Дмитриева Т. П. и Могендович М. Р. Докл. АН СССР, 111, №4, 1956.
- Добронравов С. Н. Электрокардиографические исследования при статической работе. Дисс., Свердловск, 1955.

- Добровольский В. К. Лечебная физкультура при травмах военного времени. 1941.
- Добровольский В. К. Сб.: Врач, контр, и леч. физкульт., М., 1955.
- Долгов А. И. и Сианюк М. Ш. Тр. ВМА им. Кирова, т. 34, 1941.
- Долгин А. О. Клинический журнал, № 10—11, 1945.
- Долганов А. О., Минкер-Богданова Е. Т., Поворинский Ю. А. Арх. биол. наук, 36, № 1, 1934.
- Дроздов В. И. и Бочечкаров А. С. Мед. вестн., № 51, 1874.
- Дружите юна И. Н. Тез. докл. 16-й итоговой научн. конф. СНО Молотовск. мед. ин-та, 1956.
- Дудорова А. А. Бюл. экп. биол. и мед., 26, № 1, 1948.
- Дульцин М. С. и Шушина-Левицкая Л. А. Сб.: Совр. пробл. гематол. и перелив. крови, в. 31, 1955.
- Дурмишьян М. Г. Учение И. П. Павлова — основа развития медицинской науки. М., 1952.
- Дурмишьян М. Г. Тр. АМН СССР, т. 19, 1952.
- Дурмишьян М. Г. О механизмах эффектов афферентных раздражений. М., 1955.
- Дурмишьян М. Г. и Эголинский Я. А. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, 21, № 1—2, Л., 1938.
- Дыбковский В. И. Воен.-мед. журн., № 87, 1863.
- Дядькин К. П. Сб.: Тромбозы и эмболии, М., 1951.
- Евзерова Э. К. Сов. врач, сб., № 9, 1949.
- Егоров А. П. и Пошерстник С. Сб.: Физиол. основы спорта, М., 1935.
- Еловских А. С. и Крлницин Д. А. Физиол. журн. СССР, 19, № 2, 1935.
- Емчако А. И. Сессия, посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, Тез., Киев, 1949.
- Еникеева С. И. Тр. конф. по возрасти, измен. обмена веществ и реактивн., Киев, 1951.
- Еремеева Н. М. Сб. тр. Курск, мед. ин-та, т. 2 (10), 1955.
- Еремин В. В. Изменение пищевых условных рефлексов у собак после мышечной работы в условиях разреженного воздуха. Дисс., 1955.
- Еренков В. А. Рефлекторные изменения функции диафрагмы при интрацеллюлярных влияниях с органов брюшной полости и при открытом пневмотораксе. Дисс., Днепропетровск, 1953.
- Ерзин М. А. Бюл. экп. биол. и мед., 23, № 6, 1947.
- Ерусалимчик Х. И. Вопр. нейрохир., № 2, 1946.
- Есипенко Б. Е. Тез. докл. X научн. сессии Ин-та пит. АМН СССР, М., 1956.
- Ефимов А. С. Гипнотерапия при сердечно-сосудистых неврозах и ранних стадиях гипертонической и коронарной болезней. Дисс., Горький, 1955.
- Ефимов В. В. Гиг. труда, № 8—9, 1923.
- Ефимов В. В. Бюл. экп. биол. и мед., 2, № 5, 1936.
- Ефимов В. В. и Жучкова А. Д. Бюл. экп. биол. и мед., 4, № 2, 1937.
- Жарова Е. И. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., М., 1953.
- Жекулин С. А. Сб.: Психомоторика и физкульт., М., 1935.
- Жербин Е. А. Влияние одиночного эпилептического приступа на секреторный и экскреторный процессы. Дисс., Л., 1949.
- Жирновская Е. А. Физиол. журн. СССР, 28, № 5, 1940.
- Жирнова Г. Е. Сб.: Вопр. физиол. труда, Киев, 1955.
- Житников Б. А. Клинический журнал, 13, № 5, 1935.
- Жоров И. С. Развитие хирургического обезболивания в России и СССР М., 1951.

- Жуков А. П. и Харитонов С. А. Арх. биол. наук, 38, № 3, 1935.
- Жуков Е. К. и Донцова З. Н. Уч. заи. Лен. гое. ун-та, т. 16, 1949.
- Жуков Н. А. О влиянии удаления двигательных центров мозговой коры на возбудимость соседних с ними корковых областей. Дисс., СПб., 1895.
- Жуковский М. Н. Обзор. психиатр., неврол. и эксп. психол., № 11, 1898; № 5, 1899.
- Журавлев И. Н. Юбилейный сборник научных трудов Омск. мед. ин-та, 1935.
- Журавлев К. Я. Сб.: Вопр. дермато-венерол., Л., 1938.
- Заблоцкая Г. М. Республ. конф. физиол. и морфол. Бел. ССР, Тез., Минск, 1955.
- Забудовский А. М. и Сосняков Н. Г. Сб.: Ошибки клин. диагност. некотор. важн. забол., Л., 1941.
- Завадский И. В. Сб., посвящ. 75-летию И. П. Павлова, Л., 1924.
- Загорулько Л. Т., Артемьев В. В., Глезер В. Д., Гуревич Б. Х., Кратин К. Г., Леушина Л. И., Мушкина Н. А. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Зайратьянц В. Б. Арх. патол., № 6, 1953.
- Зайчик В. Неврол. вестн., 19, № 2, 1912.
- Закс А. С. Итоговая научная конференция Молотовского мед. ин-та, Тез., 1954.
- Закусов В. В. Фармакол. и токсикол., 2, № 2, 1939.
- Залманзон А. Н. Сб.: Высш. нервн. деят., М., 1929.
- Залькиндсон Е. Т. Юбил. сб. ГИДУВ, Л., 1935.
- Замков С. Журн. невропатол. и психиатр., № 1, 1911.
- Замятина О. Н. Сб.: Вопр. физиол. нервн. и мышечн. систем, Л., 1950.
- Замятина О. Н. Тр. Ин-та физиол. им. Павлова, т. 3, Л., 1954.
- Занчевский Д. И., Гаске О. Д., Горник М. А. Тр. Центр, психоневрол. ин-та, т. 9, 1937.
- Защепский Н. Воен-мед. журн., март, 1879.
- Захарьин Г. А. Клинические лекции и избранные статьи, М., 1909.
- Зеленин В. Ф. Клин. мед., 17, № 11, 1939.
- Зеленский А. Ф. Педиатрия, № 6, 1951.
- Зеленский М. О признаках и распознавании нервных болезней в области узловатой системы. СПб., 1856.
- Зенин Б. А. Бюл. эксп. биол. и мед., 11, № 2, 1941.
- Зиле М. Б. Русск. арх. патол., 14, № 6, 1902.
- Зильбер Д. А. и Трумпайц Я. И. Глава в кн.: Конради Г. П., Слоним А. Д. и Фарфель В. С., Физиология труда, 1935.
- Зимкин Н. В. Физиол. журн. СССР, 32, № 2 и 6, 1946.
- Зимкин Н. В., Коробков А. В., Лехтман Я. Б., Эголинский Я. А., Яроцкий А. И. Физиологические основы физической культуры и спорта. Изд. 2-е, М., 1955.
- Зимкин Н. В., Васильев И. Г., Воронин Б. С., Демьяненко Ю. К., Коробков А. В., Эголинский Я. А. Тез. докл. VIII Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов, Киев, 1955.
- Зимкина А. М. и Михельсон А. А. Физиол. журн. СССР, 15, 1932.
- Зимкина А. М. и Михельсон А. А. 'Материалы к V Всесоюзн. съезду физиол., биохим. и фармакол., М.—Л., 1934.
- Златоверов А. И. Невропатол. и психиатр., 14, № 3, 1945.
- Злотник Е. И. Сб.: Экспер. и клин. неврол., Минск, 1953.
- Зубов И. О. Об изменениях нервных клеток брюшных симпатических узлов при голодании. Дисс., Юрьев, 1903.

- 3 ю з и н Й. К. Вопр. изуч. и воспит. личности, № 1—2, 1930.
 3 ю з и н И. К. Вести, АМН СССР, т. 6, 1950.
 И в а н и ц к и й - В а с и л е н к о Е. С. Тр. Саратовск. мед. ин-та, 1, № 5, 1936.
 И в а н и ц к и й М. Ф. Сб.: Совр. методы и техн. морфол. исслед., Л., 1955.
 И в а н о в А. А. Вестн. хир., 13, № 37—38, 1928.
 И в а н о в А. И. Рефлексы с интероцепторов пищевода и желудка. 1945.
 И в а н о в В. А. Бюл. эксп. биол. и мед., № 12, 1943.
 И в а н о в В. А. и М а л ь ц е в а Т. А. Бюл. эмсп. биол. и мед., № 12, 1949.
 И в а н о в В. и Б а з и л е в и ч Б. Клин, мед., № 8, 1926.
 И в а н о в В. Н. Сессия, посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, Киев, 1949.
 И в а н о в Г. Ф. Сб.: Тромбозы и эмболии, М., 1951.
 И в а н о в Д. И. Бюл. эксп. биол. и мед., 17, № 6, 1944.
 И в а н о в - С м о л е н с к и й А. Г. Очерки патофизиологии высшей нервной деятельности. М., 1949.
 И в а н о в а Д. А. Клин, мед., № 7, 1953.
 И в а н о в с к а я Т. В. Тр. Молотовск. мед. ин-та, т. 24—25, 1950.
 И з р а э л ь с о н Ж. И. О топической дифференцировке сочетательно-двигательного рефлекса на кожные и мышечные раздражения. Дисс., СПб., 1913.
 И л ь и н а О. С. и Л ы х и я Е. Т. Сб.: Нов. в рефлексо- и физиол. нервн. сист., т. 2, Л., 1926.
 И л ь и н с к и й И. П. и М а д у н ц е в а О. Г. Сб. научн. тр. Ташкентск.-ГИДУВ, т. 1, Ташкент, 1952.
 И н о е в с Х. Руководство к распознаванию, лечению и предохранению себя от болезней, происходящих от умственной занятости и сидячей жизни. СПб., 1853.
 И н о з е м ц е в Ф. И. Терапевтический опыт. 1851; цит. по Ф. Р. Бородулину, Боткин и неврогенная теория медицины, М., 1949.
 И о з е ф о в и ч А. Б. Врач, дело, № 7, 1948.
 И о н к и н Г. А. Арх. патол. анат. и патол. физиол., 3, № 1, 1937.
 И с а а к я Л. А. Шестнадцатое совещание по пробл. высш. нервн. деят., Тез., 1953.
 И с т а м а н о в а Т. С. Уч. зап. I Лен. мед. ин-та, т. 2, 1955.
 И ц е н к о Н. М. Вопр. нейрохир., № 4, 1945.
 И ц и к с о н И. А. Клин, мед., № 7—8, 1941.
 И щ е н к о И. Н. Вестн. хир., 13, № 37—38, 1928.
 И щ е н к о И. Н. Сб., посвящ. 50-летию деят. А. П. Крымова, Киев, 1950.
 К а б а н о в А. Н. Уч. зал. Московск. гор. пед. ин-та, 24, № 2, 1953.
 К а б а н о в А. Н. и Ш и р о к о в а Е. А. Тр. I научн. конф. по возрасти. морфол. и физиол., АПН, 1954.
 К а г р а м а н о в К. М. Сб. тр. Азербайджанск. мед. ин-та, т. 1, Баку, 1955.
 К а д ы г р о в о в И. С. Влияние мускульной работы на деятельность пепсиновых желез. Дисс., СПб., 1905.
 К а е м И. Ю. и М о г е н д о в и ч М. Р. Физиол. журн. СССР, 19, № 2, 1935.
 К а з а к о в П. М. Тр. Куйбышевск. мед. ин-та, т. 5, 1954.
 К а з а к о в П. Т. и Ф р и д л я н д И. Б. Тер. арх., 15, № 4, 1937.
 К а л л и с т о в И. П. Сб.: Возрасти, измен. обм. вещ. и реактивн., Киев, 1951.
 К а л м ы к о в М. П. Русск. физиол. журн., 8, № 5—6, 1925.
 К а м и н с к и й Я. И. и Т у р к е л ь т а у б М. С. Тр. Одесск. фил. ин-та физкульт., т. 2, 1932.

- Каминский С. Д. Сб.: Пробл. совр. психиатр., М., 1948.
- Кандель А. П. и Кнеллер С. Н. Сов. здравоохран. Киргизии, № 4, 1954.
- Кантарович Н. В. и Лукина А. М. Сб.: Нов. в рефлексол. и физиол. нервн. сист., т. 2, Л., 1926.
- Каплан П. М. Бюл. эксп. биол. и мед., 15, № 3, 1943.
- Каплан П. М. Сб.: Вопр. физиол., т. 1, Киев, 1951.
- Каялан П. М. и Левина Р. И. Врач. дело, № 3, 1952.
- Каялан Я. Д. Сб.: Вопр. изуч. и оздооувл. дет. и юнош., Ростов н/Д, 1935.
- Караев А. И. и Мамедов А. М. Докл. АН Азербайджанок. ССР, 10, № 4, Баку, 1954.
- Карауловский Н. Н. Тр. Всесоюзн. о-ва физиол., биохим. и фармакол., т. 2, М., 1954.
- Карлов В. Н. Сб. Нов. в биол. размяож. с.-х. животн., М., 1951.
- Кармилов В. И. Сб.: Биол. действ. магнит, поля и вибрации, Молотов, 1948.
- Карпенко К. Н. Тр. ВМА им. Кирова, т. 42, Л., 1947.
- Карпинский А. И. Обзор, психиатр., неврол. и эксп. психол., № 12, 1901.
- Карчикян С. И. Клин, мед., № 24, 1928.
- Кассиль Г. Н., Плотицына Т. Г., Ромель Э. Л. Матер. к V Все-союзн. съезду физиол., биохим. и фармакол., М.—Л., 1934.
- Касьянов В. М. Докл. VII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фар-макол., М., 1947.
- Касьянов В. М. и Фруктов А. Л. Физиол. журн. СССР, 38, № 6, 1952.
- Качоровская О. В. Теор. и практ. физкульт., № 12, 1948.
- Кашкарова Т. К. Сб.: Психиатр, клин, и пробл. патол. высш. нервн. деят., т. 1, <*. Л., 1956.
- Квасов Д. Г. Докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Квасов Д. Г. и Науменков И. И. Бюл. эксп. биол. и мед., 31, № 1, 1951.
- Квасова Е. А. и Некрасов П. А. Тр. III научн. сессии ВАША, Л., 1950.
- Квятковский В. К. Наблюдения над изменением отношения между мышечной силой и высотой кровяного давления под влиянием заболе-ваний итерапевтических процедур. Дисс., СПб., 1904.
- Кевдия Н. А. Врач. дело, № 12, 1951.
- Кедров А. А. Сб.: Вопр. кардиол. и гематол., Л., 1940.
- Кедров А. А. и Науменко А. И. Вопросы физиологии внутрече-ного кровообращения. Л., 1954.
- Кекчеев К. Х. Интероцепция и проприоцепция и их значение для кли-ники. М., 1946.
- Кекчеев К. Х. и Брайцева Л. Н. Гиг., безоп. и патол. труда, Ns 3, 1930.
- Кекчеев К. Х., Немееровек и й Б. Н. и Самсонова Л. И. Тр. Всесоюзн. съезда физиол., Л., 1926.
- Кимарская И. В. VIII научн. сессия Хабаровск, мед. ин-та, Тез. докл., 1949.
- Киселев М. Сб. докл. VI Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фарма-кол., Тбилиси, 1937.
- Киселев П. А. и Майоров Ф. П. Физиол. журн. СССР, № 9, 1939.
- Киселев П. А. и Меркулов В. Л. Тр. Лен. о-ва естествоиспыт., 62, No 1—2, 1933.
- Кирзон М. В. Тр. Физиол. ин-та Лен. гос. ун-та, т. 14, 1934.
- Кириллов Б. П. Клин, мед., 19, № 9, 1941.
- Кириллов М. К. вопросу об изменении формы грудной клетки и позво-ночника под влиянием сжатия и тяжести. Дисс., СПб., 1881.
- Киричиский А. Р. Вегетатившю-сегментарная физиотерапия. М., 1949.

- Кисин С. В. «Острый живот» в акушерстве и гинекологии. М., 1937.
- Климова М. С. Тр. Саратовск. мед. ин-та, 1, № 4, 1936.
- Клюсовский Б. Н. Вopr. нейрохир., № 6, 1942.
- Кнох В. А. К вопросу о влиянии покоя и работы «а кислотность и количество желудочного сока и двигательную способность желудка. Дисс., СПб., 1901.
- Кобакова Е. М. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., М., 1953.
- Ковалева Г. А. Бюл. эксп. биол. и мед., 26, № 4, 1928.
- Ковалевский Н. О. Мед. вестн., № 3 и 4, 1884.
- Ковалевский П. И. Общая психопатология. 1886.
- Кованов В. В. Хирургия, № 1, 1941.
- Кованов В. В. Новые пути введения лекарственных веществ. М., 1948.
- Ковриков А. Н. П. Тр. Крымск. мед. ин-та, т. 16, Симферополь, 1954..
- Ковтунович Г. П. Юбил. сб. научн. раб., ГИДУВ, Л., 1935.
- Коган М. Б. Клин, мед., № 6, 1936.
- Коган С. И. Сб.: 5-я годичн. научн. сессия I Лен. мед. ин-та, 1951.
- Коган-Ясный В. М. Предисловие к кн.: Гесса, Вегетативная нервная система и заболевания желудка, 1927.
- Коган-Ясный В. М. Клин, мед., № 7, 1936.
- Коган-Ясный В. М. Вopr. нейрохир., 2, № 3, 1938.
- Козин Н. И. Арх. биол. наук, 39, № 2, 1935.
- Козин Н. И. Сб.: Опыт систематич. экопер. иссл». онтогенетич: разв. корковой динам, чел., М., 1940.
- Козловская И. Б. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., М., 1953.
- Кондаков Н. О телодвижениях, способствующих передвижению пищи. М., 1900.
- Конькотина С. А. и Покровская И. П. Бюл. экоп. биол. и мед., 27, № 1, 1949.
- Конопасевич П. А. Дальнейшие материалы к физиологии мышечной усталости у человека. Дисс., СПб., 1892.
- Конорский Ю. М. и Миллер С. М. Тр. физиол. лаборат. И. П. Павлова; т. 6, 1936.
- Конради Г. П., Слоним А. Д., Фарфель В. С. Физиология труда. 1935.
- Копылов Г. Е. Физиол. журн. СССР, 28, № 5, 1940.
- Корейша Л., А. Сб.: XVII съезд рос. хир., М., 1925.
- Корейша Л. А. Сов. клин., 20, № 1, 1934.
- Корейша Л. А. Научн. сессия, посвящ. уч. И. П. Павлова, Стенографич. отчет., М., 1950.
- Корнилов А. Мышечные похудания при страданиях суставов, костей и прилежащих частей. Т. 1 и 2, М., 1895.
- Корнилов К. Н. Учение о реакциях человека. М., 1927.
- Королев А. М. Сб.: Вopr. гипертонич. бол. и недостат. кровообращ., Горький, 1951.
- Королева Н. А., Салова Т. А. и Гаврилюк Н. П. Бюл. эксп. биол. и мед., № 1, 1949.
- Короткин И. И. и Крышова Н. А. Физиол. журн. СССР, 29, № 3, 1940.
- Короткин И. И. п Сулова М. М. Тр. ин-та физиол. им. И. П. Павлова, т. 5, 1956.
- Коротков Л. А. Воен.-мед. журн., № 12, 1955.
- Корсаков С. С. Курс психиатрии. 1901.
- Костюков И. И. и Рейзельман С. Д. Сб. докл. VI Всесоюзн. съезд физиол., биохим. и фармакол., Тбилиси, 1937.
- Котикова Е. А. (ред.) Сб.: Биомеханика физическ. упражн., М., 1939.
- Котличкова М. Тез. докл. XV научн. конф. СНО Молотовск. мед. ин-та, 1955.
- Котляревский Л. И. V совещание по физиол. пробл., -Тез., 1939.

- Котляревский Л. И. Сб.: Опыт систематич. экспер. исслед. онтогенетич. разв. корковой динам, чел., М., 1940.
- Коханина М. И. Бюл. эксп. биол. и мед., 11, № 4, 1941.
- Кохано © и Ч Н. П. Физиотерапия, № 3—4, 1941.
- Кочерга Д. А. Сессия, посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, Тез., Киев, 1949.
- Кочерга Д. А. Сб.: Пробл. межнейрон. и нейроткан. отнош., Киев, 1953.
- Кошелева Г. Г. Сб.: Физиол. и биохим. иссл. гипертонич. бол., Д., 1954.
- Коштойаңц Х. С. Арх. биол. наук, 40, № 2, 1935.
- Коштойаңц Х. С. Физиол. журн. СССР, 21, № 5—6, 1936.
- Коштойаңц Х. С. Белковые тела, обмен веществ и нервная регуляция. М., 1951.
- Кравков Н. П. Основы фармакологии. 8-е изд., ч. 1, 1918.
- Кравчинский В. Д. Усп. совр: биол., 19, № 3, 1945.
- Кравчинский В. Д. и Шулутокко И. Б. Гиг., безоп. и патол. труда, № 4, 1930.
- Крайцеров Б. В. Тез. докл. 16-й итогов, научн. конф. СНО Молотовск. мед. ин-та, 1956.
- Крамаренко И. Б. Сб.: Вопр. физиол. труда, Киев, 1955.
- Красильникова А. И. Рефлекторное нарушение слюноотделения и некоторые приемы его устранения. Дисс., Иваново, 1956.
- Красногорский Н. И. О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализатора в коре больших полушарий у собаки. Дисс., СПб., 1911.
- Красногорский Н. И. Развитие учения о физиологической деятельности мозга у детей. Л., 1935.
- Краснушкин Е. К. Сб.: Вопр. социальн. и клин, психоневрол., т. 8, 1946; т. 10, 1950.
- Кратинцев А. Г. и Кратинцев П. Н. Журн. экспер. биол. и мед., № 8, 1928.
- Крестовников А. Н. Теор. и практ. физкульт., № 9, 1949.
- Крестовников А. Н. Очерки по физиологии физических упражнений. 1951.
- Крестовников А. Н. и Коссовская Э. Б. Физиол. журн. СССР, 38, № 4, 1952.
- Кржеминский В. И. О влиянии положений тела на двигательную способность желудка. Дисс., СПб., 1914.
- Кроль М. Б. Сб.: Пробл. неврол. и психиатр., М., 1939.
- Кроль М., Марков Д., Кантор Н. Сов. невропатол., № 8, 1931.
- Кроль Н. Г. Тр. Свердловск. мед. ин-та, т. 15, 1941.
- Кроль Н. Г. и Абрамова З. А. Бюл. эксп. биол. и мед., № 1—2 и 6—7, 1952.
- Кроль-Лифшиц Д. Е. Матер. к V Всесоюзн. съезду физиол., биохим. и фармакол., М.—Л., 1934.
- Кроткова А. П. и Курилов Н. В. Физиол. журн. СССР, № 8, 1956.
- Круглый А. Н. Арх. биол. наук, 50, № 3, 1938.
- Крылов В. А. Сб., посвящ. 75-летию И. П. Павлова. Л., 1924.
- Крюков А. Н. Клин, мед., № 10, 1936.
- Кряже © В. Я. Бюл. эксп. биол. и мед., № 10, 1940.
- Кряжев В. Я. Высшая нервная деятельность животных в условиях общения. М., 1955.
- Кудряшев О. Н. Воен.-мед. журн., № 7, 1955.
- Кузнецов В. П. Тр. клин, нервн. бол. Одесск. мед. ин-та, т. 1, 1929.
- Кузнецова Г. Д. Тр. Ин-та высш. нервн. деят., т. 1, 1955.
- Кузьменко Г. Н. Уч. зап. Лен. пед. ин-та им. Герцена, т. 60, 1947; т. 83, 1949.
- Кукуеров Н. А. О спинномозговой анестезии. Дисс., СПб., 1909.
- Кукуев Л. А. Тр. II научн. конф. по возрасти, морфол. и физиол., М., 1955.
- Куликовский Г. Г. Жури, уши., горл, и нос. бол., № 11—12, 1927.

- Кундиев Ю. И. Сб.: Вопр: физиол. труда, Киев, 1955.
- Куневич В. Г. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, т. 23, 1938.
- Ку унет мая К. И. и Орбели Л. А. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, т. 9, 1924.
- Кургановский П. И., Балонов Л. Я. Изв. АПН РСФСР, т. 75, 1955.
- Курдина Э. М. Висцеральные нарушения при очаговых поражениях коры головного мозга, Дисс., М., 1949.
- Курдиновский Е. М. Женские болезни как патологические жизненные проявления. 1923.
- Курепина М. М. Уч. зап. Московск. гор. пед. ин-та им. Потемкина, 24, № 2, 1953.
- Курцин И. Т. Механорецепторы желудка и работа пищеварительного аппарата. АН СССР, 1952.
- Купершляк М. Г. Воен.-мед. журн., № 9, 1955..
- Куприянов П. А. Вести, хир., **II**, № 32, 1927.
- Кучинский Е. П. Тр. Кишиневск. мед. ин-та, т. 2, 1950.
- Кучинский Е. П. О рефлекторной регуляции диуреза. Дисс., Кишияев, 1955.
- Кушко В. М. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Куэ-Вигандт Е. Еженед. клин. газ., № 32, 1887.
- Кытманов К. А. Об окончании нервов в лимфатических сосудах у млекопитающих. Дисс., 1901.
- Лаврентьев Б. И. Журн. общ. биол., 4, № 4, 1943.
- Лазурский А. Ф. О влиянии мышечных движений на черепномозговое кровообращение. Дисс., СПб., 1900.
- Ланг Г. Ф. Гипертоническая болезнь. М., 1950.
- Ланге Н. Н. Психологические исследования. Одесса, 1893.
- Лапьяский М. Н. Совр. психоневрол., № 3, 1926.
- Лам и цкий Д. А. Опыт функционального анализа некоторых патологических процессов. Л., 1948.
- Ларионов В. Е. Сб., посвящ. В. М. Бехтереву, Л., 1925.
- Латманисова Л. В. Гиг., безап. и патол. труда, № 3, 1930.
- Латманисова Л. В. Физиол. журн. СССР, 17, № 5, 1934.
- Латманисова Л. В., Уфляйд Ю. М., Шамарина Н. М. Русск. физиол. журн., 15, № 4, 1932.
- Лаунберг В. Я. Тер. арх., 13, № 1, 1935.
- Лашкевич В. Г. Русск. мед., № 12, 1886.
- Лебедев Н. Н. Тр. АМН СССР, т. 19, 1952.
- Лебедева В. А. Бюл. эксп. биол. и мед., № 4, 1949.
- Лебедева В. С. Применение лечебной физкультуры при заболеваниях сердечно-сосудистой системы в условиях стационара. Дисс., Л., 1951.
- Лебедева В. С. Сб.: Врачебн. контр. и леч. физкульт., Л., 1955.
- Лебедеико В. В. Журн. совр. хир., № 3—4, и 5—6, 1926.
- Лебедеико В. В. Урология, 5, № 2, 1928.
- Лебедяский А. В. Тр. ВМА им. Кирова, т. 1, 1946.
- Лебединский А. В. Вопр. нейрохир. № 5, 1947.
- Левашов С. В. Ежеяд. клин. газ., № 28—31, 1882.
- Левинсон Е. В. Клин. мед., № 9, 1948.
- Левит В. С. Тр. XVII съезда хир., 1925.
- Левит В. Г. и Азеркович Н. Н. Тез. Всесоюзн. научн. конф. посвящ. 100-летию со дня рожд. Корсакова, 1954.
- Лейбсон Л. Г. Тр. II Всесоюзн. съезда физиол., Л., 1926.
- Лейбсон Л. Г. Русск. физиол. журн., 10, № 3—4, 1927.
- Лейяк М. В., Витте Н. К., Максимова О. Ф., Кундиев Ю. Кириенко А. Е., Савяко Н. П. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев., 1955.
- Лейте с Н. С. Сб.: Типологич. особ. высш. нервн. деят. чел., под ред. Б. М. Теплова, М., 1956.
- Лейтес С. М. и Павлов Г. Т. Бюл. эксп. биол. и мед., № 11, 1951.

- Лепорский А. А. Динамика изменений а сердечно-сосудистой системе под влиянием тренировки физическими упражнениями при некоторых нарушениях кровообращения. Дисс., М., 1950.
- Лепорский Н. И. Русск. врач, № 41 и 42, 1913.
- Летунов С. П. Сб.: Пробл. врач, контр-, М., 1939; 3, 1955.
- Лехтман Я. Б. Тр. ВМА им. Кирова, т. 23, 1940.
- Лещенко Г. Д. Врач, дело, № 3, 1934; № 1—2, 1946.
- Лещенко Г. Д. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Либерман В. Б. и Трубицына Г. А. Сб.: Опыт изуч. регул, физиол. функц., т. 3, 1954.
- Либеров Н. Д. Влияние активных и пассивных мышечных движений на состав белых кровяных шариков. Дисс., Томск, 1914.
- Лившиц Р. И. Сб. тр. студ. Челябинск, мед. ин-та, 1950.
- Линберг Б. Э. Вопр. нейрохир., № 3, 1947.
- Липец И. М. Роль желудка в регуляции печени. Минск, 1939.
- Лиринна Н. Б. Сб. научн. тр. Ивановск. с.-х. ин-та, 10, № 2, 1948.
- Лисица Ф. М. Бюл. эксп. биол. и мед., 12, № 5—6, 1941.
- Литвак Л. Б. Статика и статическая адаптация в норме и патологии. Харьков, 1941.
- Литвак Л. Б. Врач, дело, № 3, 1949.
- Лифшиц Р. И. Труды I Всесоюзн. съезда физиотер., Л., 1925.
- Лобач Я. М. и Розе «гард Р. А. Матер, в V Всесоюзн. съезду физиол., биохим. и фармакол., М.—Л., 1934.
- Лобач Я. М. и Шаширо Д. Х. Журн. невропатол. и психиатр., № 1, 1929.
- Лоацкий Я. А., Шварц Н. И., Гехтман Г. Я. Функциональная диагностика заболеваний внутренних органов, Л., 1927.
- Лозанов Н. Н. Физиологические компоненты вестибулярной реакции. 1938.
- Локтионова Н. Н. Тер. арх., № 1, 1923.
- Ломакин П. Ф., Сулимовская Н. А., Лукьянова Н. И. Врач, дело, № 11, 1951.
- Ломоносов М. В. Избранные философские сочинения. М., 1940.
- Лоренц О. Г. Тр. Сталинабадск. мед. ин-та им. Авиценны, т. 11, 1954.
- Лотис В. М. Бюл. эксп. биол. и мед., № 6, 1949.
- Лубенский Ю. М. Сб. научн. тр. Красноярск, мед. ин-та, 4, 1955.
- Лукина А. М. и Шнирман А. Л. Сб.: Нов. в рефлексол. и физиол., нервн. сист., т. 2, Л., 1926.
- Лупандина Е. В. Бюл. эксп. биол. и мед., 27, № 2, 1949.
- Лурия Р. А. Заболевания пищеварительного аппарата. М., 1934.
- Лурия Р. А. Внутренняя картина болезней. М., 1944.
- Лурье С. И. и Штерн Б. М. Тер. арх., № 1, 1932.
- Лян Чжи-ань. Семнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., Л., 1956.
- Лясс М. А. и Левин А. А. Мед.-биол. журн., № 4—5, 1926.
- Макаров А. А. Клин, мед., № 18, 1929.
- Макаров Л. Г. Тр. Саратовск. мед. ин-та, 1, № 5, 1936.
- Макаров П. О. Журн. эксп. биол. и мед., № 6, 1926.
- Макаров П. О. Проблемы микрофизиологии нервной системы. Л., 1947.
- Макаров П. О. Вестн. Лен. гос. ун-та, № 10, 1949.
- Макаров П. О. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, т. 22, 1950.
- Макаров П. О. Нейродинамика человека. Л., 1956.
- Макарова Т. Ф. и Филяшина Г. А. Вторая Всесоюзн. конф. патофизиол., Тез. докл., Киев, 1956.
- Макаровский П. Я. Врач, дело, № 13—14, 1928.
- Макарченко А. Ф. Врач, дело, № 7—8, 1940.
- Макарычев А. И. Тез. докл. на X научн. сессии Ин-та пит. АМН СССР, М., 1956.
- Макевни и Г. Я. Тр. Кубанск. мед. ин-та, т. 13 (26), 1941.

- Мансуров Х. Х. *Здравоохранение Таджикистана*, № 3 (11), 1956.
- Марков Д. А. *Классическая хроноаксиметрия*. Минск, 1935.
- Маркова Е. А. *Физиол. журн. СССР*, 16, № 3, 1933.
- Маркосян А. А. *Бюл. эксп. биол. и мед.*, 4, № 2, 1937.
- Маркосян А. А. *Физиол. журн. СССР*, 25, № 1—2, 1938.
- Маркосян А. А. *Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят.*, М., 1953.
- Маркосян А. А. *Тр. 1-й научн. конф. по возрасти, морфол. и физиол.*, АПН, М., 1954.
- Маркосян А. А. *Тр. 2-й научн. конф. по возрасти, морфол. и физиол.*, АПН, М., 1955.
- Марсова В. С. *Заболевания мышц*. М., 1935.
- Мартынова Н. И. *Изв. АПН*, т. 60, 1954.
- Марусева А. М. *Докл. АН СССР*, 37, № 7—8, 1942.
- Марусева А. М. *Физиол. журн. СССР*, 33, № 5, 1947.
- Маршак М. Е. *Арх. биол. наук*, 38, № 1, 1935.
- Маршак М. Е. *Сб.: К регуляции дыхания, кровообращения и газообмена*, М., 1948.
- Матюшкина Н. А., Смирнов К. М., Трубицына Г. А. *Сб.: Опыт изуч. регул. физиол. функц.*, т. 3, Л., 1954.
- Махатадзе И. К. *Некоторые изменения кардиоваскулярной системы и периферической крови при механическом раздражении желчного пузыря*. Дисс., Тбилиси, 1954.
- Махатадзе И. К. и Гзиришвили Г. А. *Сообщ. АН Груз. ССР*, 15, № 2, 1954.
- Мдинарадзе В. Д. *Некоторые вопросы нервной регуляции моторной деятельности желудка*. Дисс., Тбилиси, 1954.
- Мевзос-Урицкая Е. Г. *Сб. научн. раб. Молотовск. мед. ин-та*, 1955.
- Медведев В. И. *Физиол. журн. СССР*, 37, № 1, 1951.
- Ментова В. Н. и Самойлова З. Т. *Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол.*, Киев, 1955.
- Меньшикова М. А. *Физиол. журн. СССР*, 24, № 5, 1938.
- Меркулова О. С. *Изв. АН СССР, сер. биол.*, т. 4, 1948.
- Мерлин В. С. *Уч. зап. Казанск. ун-та*, 113, № 3, 1953.
- Месхриадзе Р. М. *Тез. докл. Павловск. сессии СНО II Московск. мед. ин-та*, 1951.
- Мещеряков А. Н. *Первая Уральск. конф. физиол., биохим. и фармакол.*, Тез., Свердловск, 1956.
- Микеладзе Ш. Я. *Клин. мед.*, № 6, 1938.
- Минор JI. С. *Жури, невропатол. и психиатр.*, № 1—2 и 3, 1904.
- Мияут-Сорохтина О. П. *Физиол. журн. СССР*, 39, № 2, 1953.
- Минут-Сорохтина О. П. *Участие терморептопов в регуляции теплового обмена*. Дисс., Хабаровск, 1953.
- Минут-Сорохтия О. П., Сорохтин Г. Н., Тургель К. Я. *Физиол. журн. СССР*, 17, № 4, 1934.
- Минут-Сорохтия О. П., Темпер Ю. Б., Турбина Л. В. *Тр. Хабаровск. мед. ин-та*, т. 14, 1955.
- Мирончик К. В. *Вопр. пит.*, 12, № 3, 1953.
- Михайлов С. Е. *Врач. газ.*, № 44 и 45, 1909.
- Михайлова В. Д. *Бюл. эксп. биол. и мед.*, 6, № 4, 1938.
- Михайловский И. П. *Русск. врач.*, № 7, 1916.
- Михеева Л. *Тез. докл. XV научн. конф. СНО Молотовск. мед. ин-та*, 1955.
- Михельсон Н. И. *Изв. научн. ин-та им. Лесгафта*, 21, № 1—2, 1938.
- Михельсон О. В. *Цит по Ю. М. Уфляндю, Теория и практика хроноаксии*, Л., 1938.
- Могендович М. Р. *Сб.: Нов. в рефлексол. и физиол. нервн. сист.*, т. 3, Л., 1929.
- Могендович М. Р., *Врач. газ.*, № 20, 1929; № 21, 1931.
- Могендович М. Р. *Мед.-биол. журн.*, № 6, 1930.
- Могендович М. Р. *Сов. психоневрол.*, № 4 и 5, 1933; № 2 и 3, 1934

- Могендович М. Р. Чувствительность внутренних органов (интероцепция) и хронаксия скелетной мускулатуры. Л., 1941.
- Могендович М. Р. Невропатол. и психиатр., Мб 2, 1943.
- Могендович М. Р. Клин, мед., № 3—4, 1942; № 10, 1947.
- Могендович М. Р. Сов. врач, вестн., № 10, 1947.
- Могендович М. Р. Докл. VII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., М., 1947.
- Могендович М. Р. Хирургия, № 2, *1948.
- Могендович М. Р. Тр. Молотовск. стоматол. ин-та, т. 8, 1949.
- Могендович М. Р. Тез. докл. на X научн. сессии ин-та пит. АМН СССР, М., 1956.
- Могендович М. Р. Сб.: Вопр. физиотер. и курорта., Свердловск, 1956.
- Могендович М. Р., Бельтюков В. И., Романова Т. П., Скачуб Г. Е. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Могендович М. Р. и Ван-Гаут Т. Н. Сб. раб. по трудоустр. слепых, Л., 1935.
- Могендович М. Р. и Сосняков Н. Г. Клин, мед., № 9, 1953.
- Могендович М. Р. и Сосняков Н. Г. Вестн. хир., № 4, 1954.
- Могендович М. Р. и Чуваев А. К. Физиол. журн. СССР, 42, № 3, 1956.
- Моисеев Е. Zeitschr. ges. exp. Med., 53, 1926.
- Моисеева Н. А. Сб.: Вопр. физиол., интероцепц., т. 1, 1952.
- Моисеева Н. А. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., М., 1953.
- Молоков Б. В. Сб.: Вопр. физиол. нервн. и мышечн. сист., Л., 1950.
- Молчанов Н. С. Тр. ВМА им. Кирова, т. 23, Л., 1940.
- Молчанов Н. С. Воен.-мед. журн., № 7, 1955.
- Мордовцев А. И. Бюл. эксп. биол. и мед., № 6, 1952.
- Мостун В. Ф. Бюл. эксп. биол. и мед., № 1, 1954.
- Мотылянская Р. Е. Сб.: Врач, контр, в процессе спортивн. совершенств. М., 1952.
- Мугдусиев И. П. и Якубовская Е. Я. Сб.: Сердечн.-сосудист. недостаточн. и леч. ее физич. методами, Одесса, 1936.
- Музыкантов В. А. Бюл. эксп. биол. и мед., № 4, 1938.
- Музыкантов В. А. и Резниченко П. Н. Бюл. эксп. биол. и мед., № 4, 1938.
- Муратова А. С. Сб.: Психомоторика и физкульт., М., 1935.
- Мюльберг В. М. Уч. зап. Лен. пед. ин-та им. Герцена, т. 60, 1947.
- Мясищев В. Н. Сб.: Нов. в рефлексол. и физиол. нервн. сист., т. 2, 1926, т. 3, Л., 1929.
- Мясищев В. Н. Сб.: Совр. невропсихиатр., т. 2, 1939.
- Мясищев В. Н. и Зюзин И. К. Врач, газ., № 15, 1930.
- Мясоедов Е. С. Бюл. эксп. биол. и мед., № 1, 1948.
- Надеждин В. А. Врач, газ., № 22, 1925.
- Назарова Т. А. 8-я научн. сессия Хабаровск, мед. ин-та, 1949.
- Напалков А. В. Вестн. Московск. гос. ун-та, т. 12, 1955.
- Нарикашвили С. П. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Нарычев А. А. Арх. патол., № 6, 1953.
- Наумова О. А. Сб.: Опыт изуч. регул. физиол. функций, т. 3, 1954.
- Невский И. М. и Зрячих К. З. Сб.: Нов. в рефлексол. и физиол. нервн. сист., т. 3, Л., 1929.
- Нейгауз Е. Л. Влияние раздражения рецепторов и возбуждения центральной нервной системы на функцию почек. Дисс., Львов, 1954.
- Некрасов П. А. Тр. Курск, мед. ин-та, т. 2, 1955.
- Некрасов П. А. и Хранилова Н. А. Арх. биол. наук, № 1, 1934.
- Немлихер Л. Я. Нарколепсия. В сб. дисс. Центр, психоневрол. ин-та, Харьков, 1940.
- Немцова О. Л. Бюл. эксп. биол. и мед., № 5, 1952.
- Несветаева Н. М. Уч. зап. Лен. гос. уч-та, т. 22, 1950.

- Нестеренко Л. С., *Вопр. физиол.*, № 2, 1952.
- Нехорошев Н. П. *Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта*, 11, № 1, 1925.
- Никитин А. А. *Тр. ВМА им. Кирова*, т. 42, Л., 1948.
- Никитина А. М. 9-е совещ. по физиол. пробл., Л., 1941.
- Никитина А. М. *Уч. зап. Лен. пед. ин-та им. Герцена*, т. 60, 1947.
- Никитина И. П. *Вестн. Лен. гос. ун-та*, № 4, 1948.
- Никитина И. П. *Бюл. эксп. биол. и мед.*, № 4 и 5, 1949.
- Никифоровский П. М. *Изв. Им-п. Воен.-мед. акад.*, 21, № 3, 1910.
- Никулин А. А. *Сб.: Материалы 17-й* научн. конф. Рязанск. мед. ин-та им. Павлова, Рязань*, 1956.
- Никулин К. Г. *Клин. мед.*, 32, № 9, 1954.
- Нови В. А. *Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол.*, Киев, 1955.
- Новикова А. А. *Сб.: Опыт систематич. иссл. условиорефл. деят. реб.*, 1930.
- Новинский Г. Д. *Клин. мед.*, 27, № 3, 1949.
- Оджахверди заде С. Р. *Сб. тр. Азербайджанок. мед. ин-та*, т. 1, Баку, 1955.
- Одинец Н. И. *Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят.*, М., 1953.
- Олефиренко П. Д. *Мед.-биол. журн.*, № 1—2, 1930.
- Ольпянская Р. П. *Физиол. журн. СССР*, 15, № 4, 1932.
- Ольнянская Р. П., Исаакян Л. А., Архангельская Н. А., Калыхман А. А. *Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол.*, Киев, 1955.
- Омор око* Л. И. *Сб. тр. клин. нервн. бол. Казанск. мед. ин-та*, 1948.
- Опарин И. А. *Сб.: Опыт изуч. регул. физиол. функц.*, т. 3, 1954.
- Оперхowski Ф. М. *Тр. I съезда рос. тер.*, М., 1910.
- Орбели Л. А. *Лекции по физиологии нервной системы*. Изд. 2-е, 1935; изд. 3-е, 1938.
- Орбели Л. А. *Воен.-мед. сб.*, № 1, Л., 1944.
- Орбели Л. А. *Вопросы высшей нервной деятельности*. Изд. АН СССР, 1949.
- Оренштейн И. А. *Научн. зап. клин. нервн. бол. Кишиневск. мед. ин-та*, 1947.
- Оршанский И. Г. *Врач*, № 31, 1884.
- Осипов В. П. *Обозр. психиатр., неврол. и эксп. психол.*, № 2 и 3, 1898.
- Осипов В. П. и Боришпольский Е. С. *Обозр. психиатр., неврол. и эксп. психол.*, № 4 и 5, 1901.
- Остроумов А. А. *Московск. врач. вестн.*, № 18 и 19, 1876.
- Остроумов А. А. *Клинические лекции*. М., 1895.
- Остроумова М. В. *Сб.: Неврол. и физиотер.*, т. 6, Киев, 1936.
- Отелин А. А. *Сб.: Пробл. межнейрон. и лейроткан. отлош.*, Киев, 1953.
- Павлов Б. В. *Изв. АН СССР, сер. биол. наук*, т. 2, 1947.
- Павлов И. П. *Полное собрание трудов*. М., 1940—1949.
- Павлов И. П. *Лекции по физиологии 1912—1913 гг.*, М., 1949.
- Павлов Т. П. *Больничн. газ. Боткина*, № 34 и 35, 1894.
- Павловская Л. С. *Экспериментально-психологическое исследование над больными с нарастающим паралитическим слабоумием*. Дисс., СПб., 1907.
- Павловский Е. Н. *Докл. VII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол.*, М., 1947.
- Павлоцкая Е. В. *Сб. научн. раб.; посвящ. 70-летию Е. К. Селла*, М., 1948.
- Павуле А. П. *Сердечно-сосудистые условные рефлексы на болевые раздражения*. Дисс., Рига, 1950.
- Пальгова Л. Е. *Сб.: К патоген. экспериментальн. шока, Алма-Ата*, 1941.
- Панащенко А. Д. *Сб. ВМА им. Кирова, Реф. научн. раб. за 1944 г.*, Л., 1947.
- Парин В. В. *Тр. Свердловск. мед. ин-та* т. 15, 1941.
- Парин В. В. *Бюл. эксп. биол. и мед.*, 15, 3, 1943.
- Парин В. Н. *О патологоанатомических изменениях в органах животных, отравленных кокаином, по оживлению их хлороформом*. Казань, 1907.

- Пахомов А. Н. IX совещ. по физиол. пробл., Тез. докл., 1941.
- Пахомов Е. Г. К вопросу о механизме смерти при остром отравлении кокаином. Дисс., СПб., 1896.
- Пашаев Т. Г. и Касимов Г. И. Сб. тр. Азербайджанск. мед. ин-та, т. 1, Баку, 1955.
- Пашутин В. В. Лекции общей патологии. М., 1878.
- Пеймер И. А. Тр. Всесоюзн. о-ва физиол., биохим. и фармакол., т. 3, 1956.
- Пекэн Матвей. Физиология, или наука о естестве человеческим, СПб., 1787.
- Пемякова А. М. К вопросу о механизме действия глухой гипсовой повязки. Дисс., 1952.
- Пенчик А. С. Сб. научн. раб. мед. комиссии. Тр. АН Таджикск. ССР, т. 32, 1955.
- Петелина В. В. К вопросу о методиках исследования высшей нервной деятельности человека. Дисс., Л., 1952.
- Петров В. В. Сесс., посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, Тез. докл., Киев, 1949.
- Петров В. В. Журн. высш. нервн. деят., 5, № 2, 1955.
- Петров И. Р. Арх. биол. наук, 30, № 4, 1930.
- Петрова Е. В. и Прусс Г. М. Сб. научн. тр. Витебск. мед. ин-та, т. 3, 1950.
- Петрова М. К. и Воскресенская А. К. Сб.: Вопр. общ. и клин. невропатол., 1, № 1—3, 1946.
- Петровский Г. А., Максимович Я. Б., Рудаковский К. В. Бюл. эксп. биол. и мед., 23, № 3, 1947.
- Петропавловский В. П. Мед.-биол. журн., № 2, 1927.
- Пинес Л. Я. Краткий курс лекций по вегетативным центрам. Л., 1940.
- Пинкус И. М. Сб.: Вопр. изуч. и оздоровл. детства и юнош., т. 2, Ростов/Д., 1931.
- Пионтовский И. А. и Орлова Б. Г. Тр. Московск. обл. ин-та физиотер. и физиопротил., т. 1, 1934.
- Пирогов Н. И. Сочинения, т. 2, 1910.
- Писмаре М. М. Врач. газ., № 6, 1931.
- Письменный Р. Я. Сб.: Трудоспособн. при забол. сердечн.-сосудист. сист. и почек. ЦИЭТ, т. 11, М., 1938.
- Платонов К. И. Сб.: Пробл. кортиконвисцеральн. патол., 1949.
- Плещицер А. Я. Тр. Казанск. мед. ин-та, т. 1, 1942.
- Плисан О. Г. Вестн. хир., 57, № 6, 1939.
- Подерни В. А. Бюл. эксп. биол. и мед., № 4, 5—6, 1938.
- Подкопаев Н. А. и Саатчиан Р. А. Тр. III Всесоюзн. съезда физиол., М., 1928.
- Подсосов Л. А. и Чазова К. А. Тр. Всесоюзн. о-ва физиол., биохим. и фармакол., т. 3, 1956.
- Познанская И. Б. и Ефимов В. В. Гиг., безоп. и патол. труда, Мб 11, 1930.
- Познанская И. Б. и Ефимов В. В. Arbeitsphysiol., 3, 1930.
- Покалев Г. М. Сб.: Вопр. ревмат. в Горьковск. обл., 1954.
- Полежаев Е. Ф. Соотношение процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга при переделке двигательных условных рефлексов. Дисс., Рязань, 1953.
- Поликарпова Т. Н. Тр. Сталинабадск. мед. ин-та, им. Авиценны, т. 11, 1954.
- Полосухин А. П. Физиол. журн. СССР, 20, III 2, 1936.
- Полумордвинов Д. О чувствительных нервных окончаниях в мышцах произвольного движения. Казань, 1902.
- Полтырев С. С. Клин. мед., 19, № 6, 1941.
- Полтырев С. С. О рефлекторных нарушениях функций внутренних органов. М., 1955.
- Полякова Н. Н. Бюл. эксп. биол. и мед., № 5, 1949.

- Помельцов А. Н. Конф. мол. уч. Ин-та норм, и патол. физиол. АМН СССР. Тез., М., 1955.
- Пономарев М. Ф. Воен.-мед. журн., № 2, 1955.
- Понугаева А. Г. и Марголина О. И. Сб.: Опыт изуч. регул. физиол. функц. в естеств. условиях-существ, орган., Л., 1949.
- Поройкова Г. Д. Физическая нагрузка как метод определения функционального состояния сердечно-сосудистой системы при недостаточности кровообращения. Дисс., М., 1953.
- Попов А. Е. О действии новокаина на глаз. Дисс., СПб., 1907.
- Попов А. Ф. К механизму возникновения контрактуры мышц передней брошюрной стенки. Дисс., Казань, 1955.
- Попов В. И. Тр. Свердловск, мед. ин-та, т. 15, 1941.
- Попов И. Н. и Саруханов Г. Г. Физиол. журн. СССР, 23, № 2, 1937.
- Попов Н. А. К учению об анализаторе пространства. Новочеркасск, 1920.
- Попов Н. Ф. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 62, № 1—2, 1933.
- Попов Н. Ф. Физиол. журн. СССР, 17, № 3, 1934.
- Попов И. Ф. Исследования по физиологии коры головного мозга животных., М., 1953.
- Попов Н. Ф. и Ющенко А. А. Физиол. журн. СССР, 16, № 4, 1933.
- Попова Т. В. Бюл. эксп. биол. и <мед., № 5, 1949.
- Постелова-Демкина А. И. . Врач, газ., № 40—42, 1909.
- Постолов М. П. Врач, дело, № 10, 1954.
- Пратусевич Ю. М. Действие словесных раздражителей при встречной деятельности сигнальных систем у детей. Дисс., М., 1955.
- Пробытковая Г. Н. и Гальперин С. И. Сб.: Опыт исслед. нервно-гуморальн. связей, ВИЭМ, т. 3, 1937.
- Прикладовицкий С. И. и Аполлонов А. Арх. мед. наук, 2, № 1, 1929.
- Прикладовицкий С. И. и Рапопорт С. Я. Воен.-мед. журн., 2, № 5-6, 1931.
- Прикладовицкий С. И. и Бресткин М. П. Zeitschr. exp. Med., 64, 1929.
- Приходькова Е. К., Бондаренко Е. Е., Борщевский А. С. и др. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Пришвина В. Е. Тр. Хабаровск, мед ин-та, т. 14, 1955.
- Простяков В. И. Тр. Саратовск. мед. ин-та, 1, № 5, 1936.
- Протопопов В. П. О сочетательно-двигательной реакции на звуковые раздражения. Дисс., СПб., 1909.
- Протопопов С. П. Сб. тр. хир. клин., посвящ. 70-летию А. В. Вишневского, М., 1946.
- Пузик В. И. Труды I научн. конф. по возрасти, морфол. и физиол., АПН М., 1954.
- Пучков Н. В. и Голодец Г. Г. Бюл. эксп. биол. и мед., 19, № 6, 1945.
- Пчелина А. Н. Московск. мед. журн., № 11, 1926.
- Пшоник А. Т. Кора головного мозга и рецепторная функция организма. М., 1952.
- Пытель А. Я. Урология, № 1, 1955.
- Рабинович М. Я. Бюл. эксп. биол. и мед., № 9, 1955.
- Раева Н. В. и Тонких А. В. Русок. физиол. журн., 11, №5, 1928; 12, № 6, 1929.
- Раева Н. В. и Пупко Л. К. Арх. биол. наук, 38, № 3, 1935.
- Раевский В. С. Физиол. журн. СССР, 24, № 4, 1938.
- Раевский В. С. Бюл. эксп. биол. и мел., № 4, 1949.
- Раевский В. С. и Рабинович Р. Л. Бюл. эксп. биол. и мед., №5, 1949.
- Раздольский И. Я. Совр. психоневрол., 5, № 9, 1927.
- Раздольский И. Я. Zeitschr. ges. exp. Med., 43, 1924.
- Разенков И. П. Московск. мед. журн., № 2, 1925.
- Разенков И. П. Журн. эксп. биол. и мед., № 3, 1926.
- Рапопорт М. Воен.-мед. журн., 3, № 5—6, 1932.

- Рапопорт С. Я. Сб. тр. Ин-та физиол. Наркомпроса, т. 1, 1934.
- Раскин М. В. и Фарфель В. С. Теор. и практ. физкульт., № 5, 1947.
- Ратнер К. С. Тр. Всесоюзн. о-ва физиол. биохим. и фармакол., т. 2, 1964.
- Рафики М. И. Сб. докл. VI Всесоюзн. съезда физиол., биохим., и фармакол., Тбилиси, 1937.
- Рафики М. И. Вестн. Лен. гос. ун-та, № 7, 1953.
- Рахлин Л. М. и Плещицер А. Я. Казанок, мед. журн., № 5, 1936.
- Рахманов А. В. Курортол. и физиоггер., № 7, 1933.
- Рахмилевич Л. С. Тр. Смоленск, мед. ин-та, т. 5, 1955.
- Рачков А. А. Воен.-мед. журн., № 8, 1954.
- Рейнберг Г. А. Сб. клин. б-цы I Московск. гос. ун-та, 1926.
- Решин И. Г. Тр. Московск. обл. ин-та физиотер. и физиолрофил., т. 1, М., 1934.
- Риккль А. В. Русск. физиол. журн., 13, № 2, 1930.
- Рогов А. А. Русск. физиол. журн., 12, № 6, 1929.
- Родов И. С. Клин, мед., № 8, 1926.
- Рожанский В. М. Кучению об отношении спинного мозга и симпатических узлов к сосудистой системе. 1889.
- Рожанский Н. А. Совещ. по вопр. эволюц. физиол. нервн. сист., Тез. и реф., Л., 1956.
- Розанов М. Н. Журн. совр. хир., 9, № 6, 1928.
- Розен А. П. О влиянии общих свето-тепловых ванн на морфологический состав крови. Дисс., СПб., 1904.
- Розенбах П. Я. О влиянии голодания на нервные центры. Дисс., СПб., 1883.
- Розенберг А. З. Невропатол. и психиатр., 15, № 4, 1946.
- Розенблат В. В. Материалы к изучению механизма утомления иотдыха при статических напряжениях. Дисс., Свердловск, 1953.
- Розенблат В. В. Врач. дело, № 9, 1955.
- Ройтбак А. И. Физиол. журн. СССР, 33, № 2, 1947.
- Романова Т. П. О влиянии мышечной рецепции на некоторые анимальные и -вегетативные функции. Дисс., Молотов, 1954.
- Рончевский А. Д. Газообмен после перерезок спинного мозга и варолиева моста у голодающих собак. Дисс., СПб., 1888.
- Рончевский С. П. Арх. мед. наук, 2, № 2—3, 1929.
- Росин Я. А. Сб.: 2-я сессия нейрохир. сов., М., 1938.
- Росин Я. А. и Багнров А. Н. Тр. Физиол. ин-та Наркомпроса, т. 1, М., 1934.
- Росси Ш. А. и Шафрай Л. С. Сов. психоневрол., № 3, 1937.
- Россолимо Г. И. Эксп^жментальное исследование о путях проведения чувствительности и движения в спинном мозгу. М., 1887.
- Рубашев С. М., Нов. хир., № 6, 1925.
- Рубинов И. С. Бюл. эксп. биол. и мед., 10, № 5, 1940.
- Рубинов И. С. Тез. докл. VII научн. сессии Лен. стоматол. ин-та, 1941.
- Рубинов И. С. Докл. VII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., М., 1947.
- Рудашевский С. Е. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, т. 12, 1944.
- Рудашевский С. Е. и Пригонников И. Е. Клинико-физиологическое исследование и лечение параличей. Л., 1953.
- Рудницкий Н. М. Тер. арх., 11, № 7—8, 1933.
- Рудой М. С. Клин, мед., 15, № 8, 1937.
- Русецкий И. И. Клиническая нейровегетология. М., 1950.
- Русинов В. С. и Чугунов С. А. Бюл. экоп. биол. и мед., 9, № 2—3, 1940.
- Рощина Н. А. Физиол. журн. СССР, 37, № 5, 1951.
- Рыжов П. В. Клин, мед., № 8, 1951.
- Рыклин М. Г. Первая Уральск, конф. физиол., биохим. и фармакол., Тез. докл., Свердловск, 1956.
- Рюмин В. П. Бюл. эксп. биол. и мед., № 8, 1918.

- Рюмин В. П. Прямое и рефлекторное влияние вибрации на сердце и желудок. Дисс., Молотов, 1950.
- Рюмин В. П. Сб. научн. раб. Молотовск. мед. ин-та, 1955.
- Рюмин В. П. Первая Уральск, конф. физиол., биохим. и фармакол., Тез. докл., Свердловск, 1956.
- Сабинский З. Архив судебн. мед., март, 1865.
- Савин Н. Г. Тр. ВМА им. Кирова; 42, Л., 1947.
- Савенко Н. П. Вопр. физиол. труда, Киев, 1955.
- Садыков А. С., Варшавский С. Т., Каримов В. А., Коротко Г. Ф. За соц. здравоохран. Узбекист., № 1, 1956.
- Самойлов А. Ф. Избранные статьи и речи. М., 1946.
- Сангайло А. К. Тр. Молотовск. мед. ин-та, т. 21, 1942.
- Сандомирский М. И. Бюл. эксп. биол. и мед., № 7 и И, 1949.
- Сапрохин М. И. Физиол. журн. СССР, 18, № 6, 1935.
- Сарычев С. П. Сб.: Врач, контр. и леч. физкульт., М., 1955.
- Светник З. Ю. Сов. психоневрол., № 3, 1939.
- Седина Н. С. Сб.: Механизмы патол. реакц., т. И—15, 1949; т. 16—20, Л., 1950.
- Седина Н. С. и Тылевич И. М., Ульрих Е. С. Сб.: Механизмы патол. реакц., т. 11—15, 1949.
- Селезнев А. В. и Боброва Г. В. Сб.: Биол. действ. магнитн. поля и вибрации, Молотов, 1948.
- Семенов Н. В. и Горбач Н. Л. Тр. конф. по возрасти, измен. обм. вещ. и реактивн., Киев, 1951.
- Семенов С. Ф. Журн. невропатол. и психиатр., № 4, 1954.
- Семенова Л. К. Изв. АПН, т. 60, 1954.
- Семенова О. Д. Изменение мышечного тонуса и кровенаполнения конечностей в начальные фазы пищеварительного процесса. Дисс., Л., 1956.
- Сербенюк Ц. В. Докл. АН СССР, 75, № 1, 1950.
- Сергиевский М. В. Бюл. экон. биш. и мед., Jsfе 3, 1947; № 11, 1948.
- Сергиевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих. М., 1950.
- Сеченов И. М. Физиология нервной системы. СПб., 1866.
- Сеченов И. М. Физиологические очерки. Ч. 2, 1923.
- Сеченов И. М. Избранные сочинения, М., 1935.
- Сеченов И. М. Автобиографические записки. М., 1945.
- Сеченов И. М. Избранные философские и психологические произведения. М. 1947.
- Сигал А. М. Сб.: Сердечно-сосудистая недостаточность и лечение ее физическими методами. Одесса, 1936.
- Силаева Е. М. и Колот «лова Р. А. Сб.: Вопр. психоневрол., Л., 1954.
- Симановский Н. П. О влиянии раздражения чувствительных нервов на отправление и питание сердца. Дисс., СПб., 1881.
- Симановский Н. П. Еженед. клин. газ., III/21 и 29—33, 1882.
- Симонгулов В. А. Роль слепой кишки и червеобразного отростка в работе пищеварительного тракта у собаки. Дисс., Л., 1940.
- Синельников Е. И. Тр. II Всесоюзн. съезда физиол., Л., 1926.
- Синельников Е. И. Врач, дело, № 3, 1927.
- Синельников Е. И., Гугель-Морозова Т. П., Воля З. М. Сб. ламяты А. В. Леонтовича, Киев, 1948.
- Сиротин Б. З. Тр. Хабаровск, мед. ин-та, т. 13, 1954.
- Ситникова А. Т. Тр. Астраханск. мед. ин-та, т. 9, 1948.
- Скачедуб Г. Е. Материалы к физиологии внутренних анализаторов. Дисс., Молотов, 1953.
- Скачедуб Г. Е. Тр. Молотовск. с.-х. ин-та им. Прянишникова, т. 14, 1954.
- Скипин Г. В. Семнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., Л., 1956.
- Скипин Г. В., Антонова А. А., Асланова И. Ф., Винник Р. Л. Тр. Ин-та высш. нервн. деят. АН СССР, т. 1, 1955.
- Скорород И. В. Тр. научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пщцсплр., М.—Л., 1954.

- Скрябин Е. В. Минутный объем кровообращения п*ри некоторых Статй*ческих усилиях. Дисс., Свердловск, 1950.
- Славуцкий Я. Л. Сб.: Вопр. эксп. биол. и мед., т. 2, М., 1952.
- Сливко Э. И. и Радудкий М. Н. Сб.: Вопр. физиол., № 10, Киев, 1954.
- Сло«вцов Б. И. и Рубель В. М. Русск. физиол. журн., 8, № 1—2, 1925.
- Смирнов А. А. Каротидная рефлексогенная зоиа. Л., 1945.
- Смирнов А. И. Тр. II Всесоюзн. съезда физиол., Л., 1926.
- Смирнов А. И. Бюл. эксп. биол. и мед., № Ю, 1948.
- Смирнов А. И. Сов. мед., № 5, 1951.
- Смирнов К. М. Сб. тр. Лен. научн.-иссл. ин-та физкульт., т. 5, 1950.
- Смирнов К. М. Сб.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. 3, Л., 1954.
- Смотров В. Н. Хронические колиты. М., 1934.
- Смышляев Э. Б. Клин, мед., № 6, 1951.
- Смышляев Э. Б. Первая Уральск, конф. физиол., биохим. и фармакол., Тез., Свердловск, 1956.
- Советов А. Н., Уголев А. М., Черниговский В. Н. Семнадцатый совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез., Л., 1956.
- Сокальский Н. А. Исследование пульса и давления крови при острых психозах. Дисс., СПб., 1897.
- Сокановский П. М. О влиянии покоя и движения на скорость всасывания некоторых лекарственных веществ из желудка здоровых людей. Дисс., 1895.
- Соколов Б. М. Общая ганглиология. Молотов, 1943.
- Соколов Е. Н. Журн. высш. нервн. деят., 6, № 4, 1956.
- Соколов Ю. Н. Арх. биол. наук, 57, № 2—3, 1940.
- Соколова Э. К. Московск. мед. журн., № 11, 1926.
- Соловьев А. И. Врач. газ., № 20, 1902.
- Соловьев А. Н. Русск. врач, № 24, 1902.
- Сонин В. Р. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, 21, № 1—2, Л., 1938.
- Сорохтин Г. Н. Сб.: Типы сочетательно-рефлекторн. деят. у детей. ВИЭМ, М., 1936.
- Сперанская Е. Н. и Степанов Г. И. Русск. физиол. журн., 3, № 1—5, 1921.
- Сперанская-Степанова Е. Н. Русск. физиол. журн., т. 7, 1924; т. 9, 1926.
- Сперанский А. Д. Вестн. хир., № 45—46, 1929.
- Сперанский А. Д. Избранные труды. М., 1955.
- Сперанский Н. И. Тер. арх., 18, № 4, 1940.
- Спивак Л. И. Врач. дело, № 3, 1955.
- Спиринг И. Н. К вопросу о влиянии мышечной работы на отправления желудка у здоровых людей. Дисс., СПб., 1891.
- Спиро П. А. Воен.-мед. журн., 110, № 3, 1871.
- Станишевская Н. Н. Тр. Всесоюзн. научно-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. С. С. Корсакова, М., 1955.
- Старицын С. Е. Сб., посвящ. В. М. Бехтереву, Л., 1926.
- Старцев В. Г. Рефлексы с каротидных клубочков на пищеварительный тракт. Дисс., Л., 1956.
- Стеженская Е. И. Сб.: Вопр. физиол. труда, Киев, 1955.
- Степанов П. Н., Хвейсеня Д. В., Целуйко Е. Я. Сб.: Врач, контр. и леч. физкульт., М., 1955.
- Степанова А. Д. и Серова В. И. Труды Горьковского с. х. ин-та, 7, Ks 1, 1955.
- Сто-вбун А. Т. Врач. дело, № 12, 1951.
- Стома М. Ф. Влияние сухожильно-мышечного натяжения разной степени на состояние двигательного аппарата. Дисс., Л., 1955.
- Страшул Г. А. Бюл. эксп. биол. и мед., № 3, 1947.
- Стрелкова И. И. Сб.: Вопр. бальисотер. пифекц. п траиматич. забол. нерв. сист., М., 1956.
- Строганов В. В. Арх. биол. мзук, НО, Мь НЦ.**

- Суворова Л. И. Сб.: Биол. действ, магнит, поля и вибрации, Молотов, 1948.
- Сумарока А. Н. Бюл. эксп. биол. и мед., 25, № 2, 1948.
- Сумбаев В. С. Врач, мысль, № 3—4, 1931.
- Суровцева С. Ф. Тр. Хабаровск, мед. ин-та, т. 9, 1948.
- Суханов А. А. Первая Уральск, конф. физиол., биохим. и фармакол., Тез., Свердловск, 1956.
- Талантов В. И. Казанск. мед. журн., № 10 и 11, 1937.
- Тальянцев А. И. Собр. стат. к 25-летию научн. деят. А. Б. Фохта, М., 1896.
- Танин С. А. Влияние раздражения интероцепторов на течение в опинном мозгу процессов утомления и восстановления. Дисс., Киев, 1955.
- Гаитлевская А. А. Тез. докл. на 8-й межкраев. конф. физиол., биохим. и фармакол., Воронеж, 1948.
- Тараевич А. А., Булыгин И. А., Коробко Т. П., Николаева Е. И., Шебек о Н. И., Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Тарханов И. Р. Мед. сб. Кавказск. мед. о-ва, т. 14, 1877—1878.
- Тарханов И. Р. Врач., № 44 и 46, 1880.
- Татарinov Е. А. Мед. журн., 19, № 3, 1949.
- Те-н-Кате Я. Я. Русск. физиол. журн., 3, № 1—5, 1921.
- Тендлер Д. Б. Докл. АН ССРСР, 68, № 4, 1949.
- Терегулов А. Г. Тр. Казанск. мед. ин-та, т. 2—3, 1940.
- Тетельбаум А. Г. и Зенькевич-Ивашнева К. Ф. Врач, дело, № 1, 1927.
- Тетьева М. Б. Физиол. журн. СССР, 33, № 5, 1947.
- Тимашев И. К. О центробежных волокнах задних корешков. 1911.
- Тимирязев К. А. Основные черты истории развития биологии., СПб., 1908.
- Тимофеев В. Н. Тезисы докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Тимофеев Н. В. Матер, к V Всесоюзн. съезду физиол. М.—Л., 1934.
- Тимофеев Н. Н. Совец. по эволюц. физиол. нервн. сист., Тез и реф., Л., 1956.
- Ткачева Г. Р. Журн. высш. нервн. деят., 6, № 4, 1956.
- Толмасская Э. С. Бюл. эксп. биол. и мед., № 1 и 12, 1948.
- Толмасская Э. С. К механизму координации соматических и висцеральных функций. Дисс., М., 1949.
- Толубеева Н. А. Клин, мед., № 7, 1949.
- Тонких А. В. Тр. о-ва русск. врачей в СПб., сент.-окт., 1912, янв.,-май, 1913.
- Тонких А. В. Русск. физиол. журн., 8, № 5—6, 1925.
- Тонких А. В. Физиол. журн. СССР, 17, № 2, 1934.
- Топорков Н. Н. и Синакевич Н. А. Вестн. хир., № 47, 1929.
- Топоркова Л. А. Бюл. эксп. биол. и мед., 24, № 6, 1947.
- Точил о в К. С. Уч. загы Лен. гос. ун-та, т. 22, 1950.
- Трегубов А. И. Клин, мед., 14, № 1, 1936.
- Трегубо в С. М. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Тржецеский А. А. Кучению о сухожильных рефлексах. Киев, 1905.
- Триумфов А. В. Сб.: Вопр. общ и клин, невропатол., т. 1, Л., 1946.
- Тришина А. А. Тр. Саратовск. мед. ин-та, 1, № 5, 1936.
- Трофимов Л. Г. и Раевский В. С. Физиол. журн. СССР, 24, № 3, 1938.
- Трубицина Г. А. Семнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., Л., 1956.
- Тумановский М. Н., Шейнкман Л. С., Чакина Л. А. Тр. Ижевск, мед. ин-та, т. 9, 1949.
- Туревский И. И. Мышечные атрофии при заболеваниях головного мозга. Дисс., Свердловск, 1953.

- Тыкочинская Э. Д. Клин, мед., № 9, 1934.
- Тылевич И. М. Сб.: Механизмы патол. реакц., т. 16—20, Л., 1950.
- Урлова-Якобсон С. И. Клин, мед., № 7, 1929.
- Уголев А. М. Сб.: Научн. раб. курсант. III фак. ВММА, т. 4, Л., 1948.
- Удельнов М. Г. Сб.: Воетр. патол. и физиол. сердца, М., 1955.
- Уден Ф. Академические чтения о хронических болезнях. 4, в. 4, М., 1817.
- Урицкая Е. Г. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., 1953.
- Урицкая Е. Г. Влияние с механорецепторов желудка на высшую нервную деятельность собак. Дисс., Молотов, 1953.
- Урицкая Е. Г. Семнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., 1956.
- Урьева Ф. И. Физиол. журн. СССР, 20, № 5, 1936.
- Уршов Ю. С. Бюл. эксп. биол. и мед., № 6, 1945.
- Усатова Т. Б. Тез. докл. 8-ой межкраев. конф. физиол., биохим. и фармакол., Воронеж, 1948.
- Усиевич М. А. Физиол. журн. СССР, 17, № 6, 1934.
- Уфлянд Ю. М. Сб. Во*пр. физиол. нервн. и мышечн. сист., Л., 1950.
- Уфлянд Ю. М. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, 176, № 37, 1954.
- Уфлянд Ю. М. и Куневич В. Г. Сб. трудов VI Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., 1937.
- Ухтомский А. А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. Дисс., СПб., 1911.
- Ухтомский А. А. Физиол. журн. СССР, т. 16, № 1, 1933.
- Ухтомский А. А. Предисловие к кн. М. Р. Могендовича, Чувствительность внутренних органов и хронаксия скелетной мускулатуры. Л., 1941.
- Ухтомский А. А. Собрание сочинений, т. 4, 1945; т. 5, 1954.
- Ушаков В. Г. Тр. V съезда русск. врачей в СПб., 1894.
- Файтельберг Р. О. Влияние мышечной работы на деятельность почек. Л., 1941.
- Файтельберг Р. О. Сб.: Пробл. межнейрон. и нейроткан. отнош., Киев, 1953.
- Фальк М. А. Вестн. клин. и судебн. психиатр. и неврол., № 13, 1899.
- Фарфель В. С. Тр. 2-й научн. конф. по возрасти, морфол. и физиол., М., 1955.
- Фарфель В. С. и Хранилова Н. В. Физиол. журн. СССР, 20, № 1, 1936.
- Феддер В. А. и Чернов В. М. 1-я сессия Московск. о-ва физиол., биохим. и фармакол., Сб. докл., М., 1941.
- Федоров В. К. Физиологические особенности двигательного анализатора собаки. Л., 1955.
- Федоров И. И. Сессия, посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, Тез., Киев, 1949.
- Федоров И. И. Арх. патол., № 1, 1950.
- Федоров И. И. Физиологическое обоснование лечебных мероприятий, воздействующих через нервную систему. Киев, 1953.
- Федоров С. П. Сб.: Основы и достиж. соврем. мед., т. 1, 1926.
- Федорова В. А. К вопросу о влиянии камфоры на вены. Дисс., Астрахань, 1948.
- Фейгин М. И. Сб.: Научн. раб. курсант. III фак. ВММА, т. 4, Л., 1948.
- Фельбербаум Р. А. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., М., 1953.
- Фенелонов А. Л. Тр. Молотовск. мед. ин-та, т. 22, 1947.
- Филатова Л. Г. Сб.: Опыт изуч. периодическ. измен. физиол. функц. в организме, 1949.
- Филиппов А. Н. Физиотерапия, № 2—3, 1940.
- Филиппова А. Г. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Филиппова А. Г. и Канавец Л. Н. Бюл. эксп. биол. и мед., 22, № 3 и 6, 1946.
- Филистович В. И. Бюл. эксп. биол. и мед., 27, № 3, 1949.

- Фирзон А. Я. Изв. ин-та физич. метод, леч. им. Сеченова, т. 1, Севастополь, 1927.
- Фогельсон Л. И. Болезни сердца и сосудов. М., 1951.
- Фольборт Г. В. Сб.: Физиол. процес. утомл. и восстаиовл., Киев, 1951.
- Фохт А. Б. Патология сердца, М., 1920.
- Франк Д. Б. Клин, мед., № 12, 1930.
- Франкштейн С. И. Рефлексы патологически измененных органов: М., 1951.
- Френкель Г. Л., Френкель Е. В., Иванов Б. П. Сб.: Матер, по спец. физиол., Л., 1945.
- Фролькис В. В. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Фролькис В. В. Сб.: Патол. серд.-сосуд. сист. в клин, и эксп., Киев, 1956.
- Фудель-Осипова С. И. Физиол. журн. СССР, 30, № 5, 1941.
- Хайдукова Н. И. Тез. докл. XIII научн. конф. СНО Молотовск* мед. ин-та, 1953.
- Хашимов А. Х. Об изменениях кровообращения при пищеварении. Дисс., Ташкент, 1955.
- Хволес Г. Я. Тр. Ин-та физиол. Наркомпроса, т. 2, М., 1936.
- Хил о.в. К. Л. Кора головного мозга в функции вестибулярного анализатора. М.—Л., 1952.
- Хренов И. И. Тр. Ин-та биол. Уральск, фил. АН СССР, в. 1, Свердловск, 1946.
- Худорожева А. Т. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев, 1955.
- Худорожева А. Т. Совещ. по вопр. эволюц. физиол. нервн. сист., Тез. и ре<£г, Л., 1956.
- Цебенко Н. С. Врач, дело, № 11, 1956.
- Цеина В. С. Тез. докл. на VIII межкраев. конф. физиол., биохим. и фармакол., Воронеж, 1948.
- Цитович И. С. Русск. физиол. журн., 1, № 3—4, 1918.
- Цитович И. С. Юбил. сб., посвящ. И. П. Павлову, Л., 1924.
- Цыбульский Н. и Вартанов В. Еженед. клин. газ. Боткина, № 4, 1883.
- Дымковский В. М. Врач, № 16, 1889.
- Цынкин А. М. Сб.: Психотер., Харьков, 1930.
- Чарнецкий Ф. Ф. Мед. обзор., 61, JSfe 6* 1904.
- Чарно В. Г. Динамика функций сердечно-сосудистой системы в процессе тренировки под влиянием производственного труда. Минск, 1936.
- Черевков А. М. Врач, № 26, 1889.
- Черевков А. М. О влияния больших полушариймозга на сердце и сосудистую систему. Дисс., Харьков, 1892.
- Чередова В. С. Сборник научных работ Минского мед. ин-та, т. 15, 1955.
- Черкасова Л. С., Кукушкина В. А., Миронова Т. М., Рембергер В. Г., Фомиченко К. В. Тез. докл. на X научн. сессии Ин-та пит. АМН СССР, М., 1956.
- Черкасский Л. П. Вторая Всесоюзн. конф. патофизиол., Тез. докл., Киев, 1956.
- Черникова О. А. В сборнике: Психомоторика и физическая культура, М., 1935.
- Черняков И. Н. Влияние мышечной работы различной интенсивности на высшую нервную деятельность собак. Дисс., Л., 1955.
- Чернова И. Д. Журн* невропатол. и психиатр., № 8, 1953.
- Черниговский В. Н. Физиол. журн. СССР, 20, № 2, 1936; 33, № 5, 1947.
- Черниговский В. Н. и Ярошевский А. Я. Вопросы иерпийой рс'гуляции системы крови. М., 1953.

- Черноруцкий М. В. Сб.: Вopr. реактивн. орг. при внутр. забол., Й., 1956.
- Ч е с н о к о в а С. А. Шестнадцатое совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез., М., 1953.
- Чечулин С. И. Сб.: К нейро-гумор. регул, секр. жел., М., 1936.
- Чешков А. М. Год семь месяцев жизни собаки после одновременного иссечения обоих блуждающих нервов на шее. Дисс., СПб., 1902.
- Чигаев Н. Ф. Неврол. вестн., 2, № 3, 1894.
- Чигаев Н. Ф. Врач, № 13—15, 1895.
- Чиж В. Ф. Вестн. клин. и судебн. психиатр, и неврол., № 1, 1885.
- Чирьев С. И. О координации движений животных. СПб., 1880.
- Чирьев С. И. Мед. вестн., № 1, 3, 18, 1882.
- Чистович А. С. Обьед. сб. раб. каф. ГИДУВ, т. 23, Новосибирск, 1945.
- Чуваев А. К. Докл. АН СССР, 63, № 5, 1948.
- Чуваев А. К. Некоторые особенности возбудимости висцерорецепторов. Чуваев А. К. Сб. научн. раб. Молотовск. мед. ин-та, 1955. Дисс., Молотов, 1949.
- Чуваев А. К. Первая Уральск, конф. физиол., биохим. и фармакол., Тез. докл., Свердловск, 1956.
- Чуваева Г. З. Бюл. эксп. биол. и мед., № 8, 1948.
- Чуваева Г. З. Тр. Молотовск. мед. ин-та, т. 23, 1948.
- Чуваева Г. З. О влиянии выключения афферентных импульсов вагосимпатического нерва на деятельность сердца и скелетную мускулатуру. Дисс., Молотов, 1950.
- Чуваева Г. З. Сб. научн. раб. Молотовск. мед. ин-та, 1955.
- Чудновский Я. Б. Об изм. чувствительности при спин, сухоткесобр. щемием особенного внимания на волоск. и мыш. чувствительность. Дисс., СПб., 1907.
- Чукичев Е. М. Тез. докл. XIII научн. конф. СНО Молотовск. мед. ин-та, 1953.
- Чукичев Е. М. Тез. докл. XV научн. конф. СНО Молотовск. мед. ин-та, 1955.
- Чукичева М. Pflug. Arch., 223, 1930.
- Шабунин Р. А. Влияние статических усилий на безусловные и условные сосудистые рефлексy у человека. Дисс., Свердловск, 1955.
- Шалков Н. А. Вopr. педиатр, 14, № 1, 1946.
- Шапиро Г. О влиянии колебаний кровяного давления на деятельность сердца у здоровых людей. Дисс., СПб., 1881.
- Шапиро И. Н. Урология, № 1, 1955.
- Шапиро И. Н. и Мильман Л. Я. Сб.: Ошибки клин. диагн., 1941.
- Шарикова А. Ф. и Рапопорт С. Я. Мед.-биол. журн., № 6, 1928.
- Шарыгин А. А. Бюл. эксп. биол. и мед., № 3, 1953.
- Шастин Н. Р. Русск. физиол. журн., 12, № 5, 1929.
- Шатенштейн Д. И. Регуляция физиологических процессов при работе. М., 1939.
- Шатенштейн Д. И., Грубина А. Ю., Рудой М. С. Клин, мед., 8, № 1—3, 1930.
- Шванг Л. Й. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, 145, № 31, 1952.
- Шварсалон Н. С. Фармакол. и токсикол., 5, № 1—2, 1942.
- Шварц С. А. Сб.: Вегет. нервн. сист., т. 3, Одесса, 1938.
- Шварцман Я. С. Врач, газ., № 22, 1927.
- Шевалев Е. А. Сб., посвящ. В. М. Бехтереву, Л., 1926.
- Шейдин Я. А. и Ильина О. С. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, 23, № 6, 1938.
- Шейдин Я. А. и Куневич В. Г. Тр. Лен. о-ва естествоиспыт., 64, № 3, 1935.
- Шелест Е. Н. Тр. Всесоюзн. иаучн. кошф., носпящ. 100-лстню со дня рожд. С. С. Корсакова, М., 1955.
- Шепетьюха Н. И. и Дюпинн М. В. Сб. стул., рлб. Хлрьковск. мод. ли-та, 1955.

- Ше рстнева О. С. Об изменении фагоцитоза под влиянием магнитного поля, электронаркоза и химического наркоза. Дисс., Молотов, 1961.
- Шерстнева О. С. Арх. патол., № 2, 1952.
- Шестерикова Т. П. и Петрович Ю. А. Докл. АН СССР, 96, № 4, 1954.
- Шефер Д. Г., Белугин А. А., Хилевский К. В. Сб.: Вопр. физиотер. и курортол., Свердловск, 1956.
- Шипо © А. К. Материалы по клинике и патологии ранений сердца. Молотов, 1947.
- Широкая В. М. Физиол. журн. СССР, 37, № 5, 1951.
- Шистовский, Аполлонов, Акциде некий. Сб.: Психофизиол. труда и психотехн., Медгиз, 1929.
- Шкляр Б. С., Микунис Р. И., Рыбачук И. А. Врач, дело, № 9, 1955.
- Шохрин В. А. Тр. Лен. ин-та профзабол., т. 5, 1931.
- Шпильберг П. И. Арх. биол. наук, 58, Nb 3, 1940.
- Шпирт Я. Ю., Кармазин И. Я., Немковская Х. О., Шапкина А. А., Вахулина В. М. Тр. АМН СССР, т. 19, М., 1952.
- Штанге В. А. Русск. врач, № 3, 1914.
- Шумко в Г. Е. Воспроизведение двигательного раздражения активного характера в зависимости от истекшего времени. Дисс., СПб., 1909.
- Шустин Н. А. XI совещ. по физиол. пробл., Тез. докл., Л., 1946.
- Щербак А. Е. Основные труды по физиотерапии. 1936.
- Щербаков С. А., Пучков Н. В., Дмитриев В. Р. Казанск. мед. журн., № 10, 1928.
- Шукарев К. А. Тр. X съезда тер. СССР, Л., 1929.
- Эдельман И. У. Движения желудка и переход содержимого из желудка в кишки. Дисс., СПб., 1906.
- Эйдинова М. Л. Арх. биол. наук, 58, № 3, 1940.
- Экелова-Багалея Е. М. Тр. Всесоюзн. научно-лракт. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. С. С. Корсакова, М., 1955.
- Эмдин П. И. Журн. совр. хир., № 25—26 (7—8), 1929.
- Эпштейн А. Л. Рефлексы вегетативной нервной системы. 1925.
- Эрдманис Я. В. Влияние раздражения инteroцепторов желудка на деятельность слюнных желез. Дисс., Рига, 1955.
- Эриксон Э. В. О влиянии мозговой коры и подкорковых узлов на сокращение селезенки. Дисс., СПб., 1900.
- Юдасина С. И. Тр. Ижевск, мед. ин-та, т. 9, 1949.
- Юньев Г. С. и Селянинова А. М. Бюл. эксп. биол. имед., 10, № 4, 1940.
- Юсевич Ю. С. Тр. АМН СССР, т. 23, № 3, 1953.
- Юсевич Ю. С. Журн. невропатол. и психиатр., 53, № 12, 1953.
- Ющенко А. И. Арх. биол. наук, № 6, 1898.
- Ющенко А. И. Русск. врач, № 24, 26, 34 и 45, 1902.
- Ющенко А. А. и Махтингер Сб. по исихоневрол., посвящ. А. И. Ющенко, 1928.
- Ягунов С. А. и Старцева Л. Н. Сб.: Врач, контр, и леч. физкульт., М., 1955.
- Яковлев Н. Н. Теор. и практ. физкульт., 15, № 9, 1952.
- Яковлева Е. А. Тр. Всесоюзн. о-ва физиол., биохим. и фармакол., т. 1, М., 1952.
- Янковская Ц. Л. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, 21, N2 1—2, 1938.
- Янковский Д. Н. К учению о действии вливаний горячей воды вкисечный канал. Дисс., СПб., 1889.
- Ярмоленко А. В. Сб.: Пробл. психол., ЛГУ, Л., 1948.
- Ярославцева О. П., Абуладзе К. С., Воеводина О. Н. и др. Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Киев 1955.
- Ясницкий П. А. Пермск. мед., журн., 3, № 3—4, 1925.

- Ястребцова Н. П. и Удельнов М. Г. Сб.: *Вопр. патол. и физиол. сердца*. М., 1965.
- Яхнич И. М. *Клин. мед.*, №1—2, 1945.
- Aburet et Chauchard. *Compt.-rend. Soc. biol.*, 107, 1931.
- Adamkiewicz. *Neurol. Centralbl.*, I, 1900; цит. по журн. *Вопросы нервнo-псих. медицины*, 6, 1901.
- Adrian E. D. *J. Physiol.*, 61, 1926.
- Adrian E. D. *The Mechanics of Nervous Action*, 1932; русск. пер.: *Эдриан. Механизм нервной деят.*, М., 1935.
- Albertazzi F. *Ormonologia*, 15, 3, 1955; цит. по Реф. журн. *Биология*, 23, 1956.
- Alvarez W. *The Mechanics of the Digest. Tract. N. Y.*, 1928.
- Ambarjl. *Physiologie norm, et pathol. des reins*. 1931.
- Anand B. a. S. *Dua. Indian J. Med. Res.*, 44, I, 1956; цит. по Реф. журн. *Биология*, 19, 1956.
- Angyal A. *Arch. of Neurol.*, 35, 1936; цит. по журн. *Советская психоневрология*, 7, 1937.
- Arrul'ani. *Gaz. med. di Torino*, 51, 1901.
- Asher L. u. Bruck. *Zt. Biol.*, 47, I, 1906.
- Ask-Upmark E. *Svensk. lakařtidn.*, 50, 1953; цит. по Реф. журн. *Биология*, 18, 1955.
- Asmussen E., Christensen, Nielsen. *Arch. Physiol. Skand.*, 6, 1943.
- Asmussen E. a. M. Nielsen. *Physiol. Revs.*, 35, 4, 1955; цит. по Реф. журн. *Биология*, 24, 1956.
- Asp. *Ber. d. Sachs. Ges. Wiss., mathem-naturwiss. kl.*, 19, 1867.
- Athanasu et Carvallo. *Arch. physiol.*, 2, 1898.
- Atlas L. *Arch. Surg.*, 70, 1, 1955.
- Aulö. *Skand. Arch. Physiol.*, 25, 1911.
- Back Z., Brouha L. et Heymans C. *Arch. intern, de pharmacodyn. et therap.*, 48, 1934.
- Bain. *Mind and Body*. London, 1873.
- Bain W., J. Irving a. B. McSwiney. *J. Physiol.*, 84, 1935.
- Bainbridge F. A. Русск. пер.: *Бейнбридж. Физиология мышечной деятельности*. 1927.
- Bardy. *Skand. Arch. Physiol.*, 32, 1918; цит. по кн.. *А. Крога*, 1927.
- Barcroft J a. Florei. *J. Physiol.*, 68, 2, 1929.
- Barcroft J. *Features in the Architecture of Physiol. Funktion*. 1934; русск. пер. *Баркрофт. Основные черты архит. физиол. функций*. 1937.
- Barman, Moreira a. Consolacio. *J. Clin. Invest.*, 22, 1943.
- Barone. *Fisiol. e med.*, 2, 1931.
- Barron a. Matthews. *J. Physiol.*, 87, 1936.
- Barraquer-Bordas. *Rev. clin. espan.*, 54, 1954; цит. по Реф. журн. *Биология*, № 18, 1955.
- Bash K. J. *Comp. Psychol.*, 28, 1939.
- Beintker u. Schultzik, 1931; цит. по кн. *Ю. М. Уфлянда*, 1938.
- Bell Ch. *Philosophical Transactions*. London, 1830.
- Bender H. a. E. Weinstein. *Amer. J. Physiol.*, 130, 1940.
- Bergmann G. u. Katsch. *Deut. med. Wochsch.*, 27, 1913.
- Bergmann G. *Funktionelle Pathologie*. Berlin, 1932; русск. пер. *Бергман. Функциональная патология*. 1936.
- Cf. Bernard e. *Legons de patholog. experim.* 1871; русск. пер. *Кл. Бернар. Лекция по exper. патологии*. 1937.
- Vinet A. Русск. пер. *Бинэ. Введение в exper. психологию*. СПб., 1895.
- Bier A. *Virchow's Archiv*, 147, 3, 1897.
- Bourdon, 1907; цит. по кн. *Г. Е. Шумкова*, 1909.
- Bourdon-Sanderson u. Buchanan. *Centralbl. f. Physiol.*, 1902.
- Boirguignon. *La chronaxie chez l'homme*. Paris, 1923.
- Bourguignon ol II-a I (I a n i) *Compl.-roml. Soc. biol.*, 107, III.

- Boman a. Jalavisto. Acta physiol. Scand., 30, 4, 1954; цит. по Реф. журн. Биология, 16, 1955.
- Boyd a. o Roberts. J. Physiol., 122, 1, 1953; цит. по Реф. журналу. Биология, 15, 1955.
- Braun L. Herz u. Angst. Wien, 1932.
- Bremer. Journ. neurol. et psychol., 29, 1929.
- Bretschneider. Berl. klin. Wchschr., 19, 1911.
- Brown-Sequard. Course of Lectures on the Physiology and Pathology of the Central Nervous System, 1860; русск. пер.: Броуи-Секар. Лекции о физиол. и патол. центр. нервной системы. 1867.
- Brondgeest. Du Bois Archiv. 1860.
- Bronk D. W. a. Kaltreider. Amer. J. Physiol., 97, 1931.
- Bronk D. W., Ferguson a. Solandt. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med., 31, 1934.
- Briicke E. Th. u. Krannich. Pflugër's Archiv, 224, 1930.
- Bubnoff u. Heidenhain. Ibid. 26, 3—4, 1881.
- Buchanan F. Trans. Oxford Univ. Sci. Club, 34, 1909.
- Cannon W. Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear and Rage. 1923; русск. пер. Кэннон. Физиология эмоций. 1927.
- Cannon W., Raule a. Schaefer. Cardiologia, 24, 2, 1954.
- Carlson H. The Control of Hunger in Health and Disease. 1916.
- Carlson H. Под знаменем марксизма, 5—6, 1925.
- Chambers a. Gillia H. J. Physiol., 123, 1954.
- Chauchard A. et P. Chauchard. Сб. Проблемы биологии и медицины, пов. 30-л. деят. Л. С. Штерн. 1935.
- Chauchard A. et B. Chauchard. Compt.-rend. Sc. biol., 120, 1936.
- Chauchard A., B. Chauchard et Drabovitch. Физиолог, журнал СССР, 21, 5—6, 1936.
- Chevallier. These de Paris. 175, 1867.
- Chaveau. Le travail musculaire. Paris, 1891.
- Christensen E. Arbeitsphysiologie, 4, 1931.
- Cassinis e Bracofani. Arch. di fisiol., 25, 1927.
- Comhaire. Sur l'extirpation des reins. Paris, 1803.
- Comroe J. Amer. J. Physiol., 127, 1939.
- Craigle. Ibid. 59, 1922.
- Cromer a. Joung. Ibid. 101, 1932.
- Creed, Denny-Brown, Eccles, Liddel a. Sherrington. Reflex Activity of the Spinal Cord. 1932; русск. пер. Рефлекторная деятельность спинного мозга. 1935.
- Crittenden P. a. A. Ivy. Amer. Heart J., 8, 1933.
- Cordier et Heymans. Le centre respiratoire. Paris, 1935; русск. пер. Гейманс и Кордье. Дыхательный центр. 1940.
- Danielopolu D. Русск. пер. Даниелополу. Грудная жаба. 1927.
- Danielopolu D. Die viscerographische Methode u. ihre Anwendung am gesunden u. kranken Menschen. Berlin, 1930.
- Danielopolu D. Le tonus cardio-vasculaire et l'epreuve amphotrope sinocarotidienne. Paris, 1933.
- Dautrebande L. Физиолог, журнал СССР, 21, 5—6, 1936.
- Daigrow. Psychol. Bull., 33, 1936; цит. по Geilhorn, 1943.
- Delhougne F. Deut. Arch. klin. Med., 150, 1926.
- Detweiler D. J. Amer. Veter. Med. Assoc., 126, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 22, 1956.
- Dejours, Moumouzas et Teillac. J. physiol., Paris, 46, 1954; цит. по Реф. журн. Биология, 9, 1956.
- Dittmar. Acta neuroveget., 8, 1953; цит. по Реф. журн. Биология, 19, 1955.
- Dobreff M. Pflüger's Archiv, 213, 1926.
- Dobreff M. u. B. Marinoff. Ztschr. ges. exper. Med., 83, 1932.
- Donaldson. J. Amer. Med. Assoc., 128, 1922.
- Donders. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1868,

- Djenab K. et M. Teviti. Физиолог. журнал СССР, 21, 5—6, 1936.
 Drabovitch et Veger. Compt.-rend. Soc. biol., 124, 1937.
 Dresel K. Русск. пер. Дрезель. Заболев. вегет. нервн. системы. 1926.
 Downs T. Ann. Surg., 99, 1934.
 Downman. The spinal Cord; цит. по Реф. жури. Биология, 21, 1955.
 Duchenne. Physiologie des mouvements. Paris, 1867.
 Dujardin-Beaumetz, 1887; цит. по Мед. обозрению Опримона, - 28, 1887.
 Dunlop, Paton, Stokmann a. Massadam. J. Physiol., 22, 1897—1898; цит. по кн. Р. О. Файтельберга, 1941.
 Dusser de Barenne J. G., 1926; цит. по ст. П. И. Шпильберг, 1940.
 Eckhardt C. Neurol. Centralbl., 1883.
 Ecksner. Pflüger's Archiv, 7, 1873.
 Edwards. J. Physiol., 127, 1955; цит. по Реф. жури. Биология, 15, 1956.
 Emery F. Amer. J. Physiol., 78, 2, 1925; 88, 3, 1929.
 Engelbertz P., A. Lutcke, H. Zip p. Z. Kreislaufforsch., 44, 5—6, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 23, 1956.
 Eppinger H. u. L. Hess. Die Vagotonie. Berlin, 1910.
 Erb. Arch. f. Psych., 5, 1875.
 Euler U. u. Liljestränd. Физиолог. журнал СССР, 21, 5—6, 1936.
 Evans J. Русск. пер. Эванс. Современ. успехи физиологии. 1931.
 Fatherree a. Allen. Arch. Intern. Med., 62, 1938; цит. по дисс. О. П. Минут-Сорохотиной, 1953.
 Fegler. Compt.-rend. Soc. biol., 113, 1933; 116, 1934.
 Fére. Travail et plaisir. Paris, 1904.
 Filehne W. u. H. Kionka, Pflüger's Arch., 62, 1893.
 Fleisch, A. Ibid. 221, 223, 1929; 226, 1931.
 Fleischer. Berlin, klin. Wchschr., 7, 1882.
 Fories, Nason a. Wortman. Arch. Neurol. a. Psych., 37, 2, 1937.
 Freusberg. Pflüger's Arch., 10, 1875.
 Fowler. J. Appl. Physiol., 6, 9, 1954.
 Frederick. Compt.-rend. Soc. biol. 112, 1933.
 Frumerie, 1913; цит. по книге Bainbridge, 1927.
 Full. Berlin, klin. Wchschr., 48, 1920.
 Fulton J. F. Physiology of the Nervous System. N.-Y., 1947.
 Gammon G. a. Вролк. Amer. J. Physiol., 114, 1905.
 Garcia. Rev. neurol., 68, 1930.
 Gellhorn. Automatic Regulations, 1943; русск. пер. Гелльгорн. Регуляторные функции автон. нервн. системы. 1948.
 Gellhorn a. Thompson. Amer. J. Physiol., 144, 2, 1945.
 Gheorghiu, Radulescu, Teodorescu, Exargu, Iagnov si Mutculescu. Buletin Stiint. Acad. Rep. Popul. Romane, 2, 1—2, 1950.
 Gildemeister M. Pflüger's Arch, 197, 1922.
 Giaunotti e Goldberger. Arch. di fisiol., 30, 1981.
 Gley et Gomez. Presse med., 16, 1931.
 Geppert u. Zuntz. Pflüger's Arch., 42, 1888.
 Goetz. Amer. Heart J., 31, 1946.
 Goltz F. Virchow's Archiv, 26, 1863.
 Goltz F. u. Ewald. Pflüger's Arch., 63, 1896.
 Goldscheider A. Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abl, 1887.
 Gönczy. Zt. ges. exp. Med., 43, 1924.
 Gdto. Arch. intern. Physiol., 62, 1954; цит. по Реф. эжурн. Биология, 6, 1956.
 Granit. Pflüger's Arch., 260, 1955; Цит. по Реф. журн. Биология 15, 1956.
 Grossmann. Zeitschr. klin. Med., 32, 1897.
 Guillaume. Vagotonies, Sympathicot., Neurotonies, 1924; Русск. пер. Гильом. Ваготонии, симпатикотонии, неврот. 1926.
 Haas E. Pflüger's Arch., 218, 19(27).
 Haldane J. S. a. Priestley. Respiration. 1935; русск. пор. Холдэнн Пристли. Дыхание. 1937.
 Harrison F., Calhoun a. Mar s li. Arch. 11(14)*. Med., 50, 5, НКМ.

- Hariri son. F. Amer. J. Med. Sci., 209, 6, 1945.
- Hartstok. Med. Clin. North Amer., 4, 1934; цит. по реферату в журнале
Клин, медицина, 14, 1, 1936.
- Harrop a. Waterfield. J. Physiol., 70, 1930.
- Ha'teener a. Weiss. J. Amer. Med. Assoc., 89, 1927.
- Head H. Sensibilitätsstörungen d. Haut bei Visceralerkr., 1898.
- Heger. Beiträge z. Physiologie, K. Ludwig gewidmet. Leipzig, 1887.
- Henle K. Ztbl. Chir., 55, 1928.
- Henderson Y. a. Haggard. Amer. J. Physiol., 73, 1925.
- Henderson Y. Физиолог, журнал СССР, 21, 5—6, 1936.
- Henderson Y. Сб. Проблемы биологии и медицины, поев. 30-л. деят.
Л. С. Штерн. 1935.
- Henry. Amer. J. Physiol., 3, 1924; цит. по кн. В. Н. Смотровая, 1934.
- Hering H. Pflüger's Arch., 60, 1895.
- Hertz A. F. The Sensibilitate of Aliment. Canal. London, 1911.
- Herxheimer. Grundr. d. Sportmedizin. 1967.
- Hess W. Nervöse Erkrankungen des Magens. 1926; русск. пер. Гесс. Вегет.
нервная система и заболеваний, желудка, 1927.
- Hess W. Die Regulierung d. Blutkreislaufes. Leipzig, 1930.
- Hess W. u. Wyss. Pflüger's Arch., 194, 1922.
- Heymans a. Bouckaert. Физиолог, журнал СССР 21, 5—6, 1936.
- Hellebrandt a. Brogdon. Amer. J. Physiol., 101, 1932.
- HeHebrandt a. Miles. Ibid. 102, 1932.
- Higier. Klin. Wchschr., 24, 1922.
- Hil den. Psychol. Monogr., 49, 1937.
- Hill A. Muscular Activity; 19(25); русск. пер. Гилл. Работа мышц. 1929.
- Hill R. a. Flack. J. Physiol., 37, 1908.
- Hinsey J., S. Ranson a. R. Me Nattin. Arch. Neurol, a. Psych., 23,
1930.
- Hisada K. Pflüger's Archiv, 224, 1930.
- Hoffman P. Untersuchungen über d. Eigenreflexe menschl. Muskeln. Berlin,
1922
- Hoff E. a. H. Green. Amer. J. Physiol., 117, 1966.
- Hoff F. u. Seitelberger. Deut. med. Wchschr., 2, 1952.
- Hortolomei. Bull. staint. Acad. RPR, Sec. med., 50, 5, 1954.
- Hooker. Amer. J. Physiol., 28, 1911.
- Hunsicker W. u. Spiegel. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 31, 1984.
- Hunt R. Amer. J. Physiol., 2, 1899.
- Hunt W. a. Kuffler. J. Physiol., 113, 1951.
- Iagnov, Fischer. Comun. Acad. RPR, 5, 2, 1955.
- Johannes. Deut. Arch. klin. Med., 172, 1932.
- Irving J., B. Me Swiney a. S. Suffolk. J. Physiol., 89, 1967.
- Isaacs a. Gordon. Amer. J. Physiol., 71, 1924.
- Italo et Delleonardi, 1932; цит. по ст. А. И. Трегубова, 1936.
- Jacob. Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1893.
- Jamasaki, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 22, 1956.
- Jaroschi W. Pflüger's Archiv, 208, 1925.
- Jendrassik. Neurol. Ofelbl., 1, 1885.
- Johansson J. Skand. Arch. Physiol., 5, 1895.
- Johnson C. a. Luckhardt. Amer. J. Physiol., 83, 1928.
- Jordan H., Z. A 11 erforsch., 9, 1955; цит. по Реф. журн. Биология,
17, 1956.
- Joteyko J. La fatigue. Paris, 1920.
- Kao a. Ray. Amer. J. Physiol., 179, 1964; цит. по Реф. журн. Биология,
7, 1956.
- Karasek. Arch. intern, de physiol., 37, 1933.
- Katzenstein M. Deut. Z. Chirur., 77, 1905.
- Kehrer E. Arch. Gynaecol., 90, 1910.
- Ken Kure. Klin. Wchschr., 18, 1984; русск. пер. в журн. Невропатология
и психиат., 4, 2, 1935.

- Kelling G. Zeitschr. Biol., 44, 1903.
 Kennard M. Arch. Neurol. a. Psychiat., 33, 1935.
 Kisch Br. Med. Welt, 33, 1933.
 Klee Ph. Handb. norm. u. pathol. Physiol., 3, 1927.
 Kleen E. Skand. Arch. Physiol., 1, 1889.
 Knoll Ph. Sitzber. Wiener Akad. d. Wissensch., 66 (3), 1872.
 Knorre. Deut. Arch. klin. Med., 168, 1—2, 1930.
 Kreindler A. Studii si cercet. de fiziol. si neurol., 3, 1952.
 Kries u. Auerbach. Arch. Anat. u. Physiol., 1877.
 Krogh A. a. Lindhard. J. Physiol., 47, 1913.
 Krogh A. Anatomy and Physiology of the Capillaries, 1922; русск. пер. А. Крoг. Анатомия и физиология капилляров. 1927.
 Koch E. Zt. f. Kreislaufforsch., 24, 1932.
 Kre-tschmer E. Медико-биолог. журн., 3—4, 1928.
 Kuffler a. Vaughan Williams. J. Physiol., 121, 1953.
 Kuntz A. The Autonomic Nervous System. Philadelphia, 1947.
 Kuttner u. Isaak-Kriger. Русск. пер. Куттнер и Изаак-Кригер. Болевые припадки при забол. органов брюшн. полости. 1928.
 Langley J. N. The Autonomic Nervous System, 1921; Русск. пер. Ланглей. Автономная нервн. система. 1, 1925.
 Lericque L. Физиолог. журнал СССР, 21, 5—6, 1936..
 Lassek A. The Pyramidal Tract. Springfield, 1994.
 Latner A. J. Physiol., 98, 1938.
 Latschenberger u. Deahna. Pflugër's Archiv, 12, 1876.
 Legouix, Bouverot et Chi pan. J. physiol., Paris, 47, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 13, 1956.
 Leksell. Acta physiol. Skand. 10, 1945.
 Lennander K. Ztbl. f. Chir., 8, 1901.
 Lepine et Bochefontaine. Gasette med. de Paris, 2, 1875.
 Lewy. Die Lehre vom Tonus u. Bewegung. Berlin, 1923.
 Loeper. Arch. d. malad. du coeur, d. vaiiss. et du sang, 5, 1912.
 Linton J., Hamelink a. Hoskins. Arch. Neurol. a. Psych., 32, 1934.
 Love. Clin. Sci., 14, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 11, 1956.
 Lowson a. Holt. Amer. J. Physiol., 118, 1987.
 Luciano. Das Kleinhirn. Leipzig, 1898.
 Luger u. Spiegel. Ober. Wesen u. klin. Bedeutung d. Bauchschmerzes; русск. пер. Люгер и Шпигель. Боли в брюшной полости. 1929.
 Lundlum. Arch. Neurol. a. Psych., 2, 1924.
 Magnus R. Körperstellung. Berlin, 1924.
 Mackenzie J. 1910; русск. пер. Мэкензи. Болезни сердца. СПб, 1911.
 Mansfeld G. Pflugër's Archiv, 134, 1910.
 Mangold E. 1932; цит. по ст. X. С. Коштыянца, 1935.
 Mantelli C. Wiener klin. Wchschr., 24, 1911.
 Marcet, 1869; цит. по кн. К. А. Бейнара, 1899.
 Marinese o, Sager u. Kreindler. Pflugër's Arch., 225, 1930.
 Marinesco et Kreindler. Compt.-rend. Soc. biol., 104, 1980.
 Martin a. Mendenhall. Amer. J. Physiol., 38, 1915.
 Markowic u. Perussia. Med. Kiinik, 1910; цит. по кн. В. И. Кржеминского, 1914.
 Matthews. J. Physiol., 71, 1931.
 Mazutrkiewich. Bull. intern. Acad. pol. sci. clin. Med., 4, 1983.
 Mayer S. u. A. Pribram. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, 66 (3), 1872.
 Maylard, Abdom. Pain, Its Causes a. Clin. Significance. 1905.
 McKeith, Pembrey, Spurell, Warnar, Westlake. Proc. Roy. Soc., ser, B, 95, 1924.
 Meltzer S. Arch. Anatom, u Physiol., Physiol. Abt., 1883.
 Me-nninger E. v. Lerchenthal. Ztschr. Krcislnufforscli., :>(), 1928.
 Мое, Са»по а. Peralta. Amer. J. Physiol., 153, 4, «M8.

- Mogendowitsch M. Pflugers Archiv, 226, 1, 1930.
- Mogundovitch M. et J. Kaem. (М. Могендович и И. Каем) Le travail humain (Paris), 3, 1935.
- Metalnikov S. et V. Schorin (С. Метальников и В. Шорин). Ann. de l'Inst. Pasteur 40. Paris, 1926.
- Miller, Rad wan. Acta physiol, polon., 6, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 11, 1956
- Miller, F. a. W a u d. Amer. J. Physiol., 73, 2, 1925.
- Misasi, De S a p i a. Riforma med., 68, 1954; цит. по Реф. журн. Биология, 3, 1956.
- Moritz. Ztschr. Biol., 32, 1896.
- Mosso. Die Ermüdung, 1889; русск. пер. Мосс о. Усталость. СПб., 1893.
- Müller E. u. Hölscher. Deut. med. Wchschr., 24, 1929.
- Nakamura. Japan. J. Med. Progr., 42, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 15, 1956.
- Ne l l o. Rassegna Fisiopat. Clin, e Terap., 26, 1954; цит. по Реф. журн. Биология, 4, 1956.
- Neumann A. Ztbl. Physiol, 24, 1910.
- Nothnagel H. Arch. Verdauungskr., II, 1905.
- Ochs. Amer. J. Physiol., 182, 2, 1955.
- Ohly. Arch. Verdauungskr., 52, 5—6, 1932.
- O'Shaughnessy. Lancet, 228, March 2, 1935.
- P a g a n o G. Arch. itaf. bioL, 33, 1900; цит. по кн. М. Г. Дурмишьяна, 1955.
- P a f f J. Die Tonuskrankh. d. Herzens und d. Gefasse; русск. пер. П а л ь. Заболевания серд.-сосуд. тонуса.. 1937.
- Paraуannopoulos, Athanasopoulos, Biliaras. Amer. J. Digest. Dis., 21, 1954; цит. по Реф. журн. Биология, 1, 1956.
- Pea r c y I., E. van-Liere. Amer. J. Physiol., 83, 1928.
- Pearcy I., Newman, Birmingham. J. clin. Invest., 33, 1954.
- Petranyi G., A, Leovèy. Acta med. Acad. sci. hung., 8, 3—4, 1955.
- Pe*tz. Arch. hig. rada, 5, 1965; цит по Реф. журн. Биология, 15, 1956.
- Penfield a. Erickson. Epilepsy and Cerebral Localization, 1942; русск. пер. Пенфилд и Эриксон- Эпилепсия и мозг- локализация. 1949.
- Pfister H. Schweiz. Arch. Neurol. u. Psychiat., 39, 1937.
- Pickering. Heart, 16, 1932.
- Pinotti O., Granata L. Boll', soc. ital. biol. sperim., 30, 1954; цит. по Реф. журн. Биология, 1, 1956.
- Poliak W. Bruns Beitr. klin. chir., 162, 1905.
- Pollock a. Davis. Arch. Neurol, a. Psychiat., 34, 1935.
- Poll. J. Neurosurg., II, I, 1954.
- Porter E. a. Newburgh. Amer. J. Physiol., 43, 1917.
- Pot a in. Arch, de physiol., 5. 1890.
- Pottenger. Symptoms of Viscer. Disease, St. Louis, 1944.
- Rascanu V., Cărare N., Dorogan D. Fiziol. norm, si patol., 3, I, 1956.
- Radványi u. A. Gellert. Arch. exp. Path. u. Pharm., 181, 1936.
- Ramsay. J. Physiol., 127, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 12, 1956.
- R, awdon-Smith. Brit. J. Psychol., 26, 1965.
- Rein H. Ergebn. Physiol., 32, 1961.
- Rehfish. Virchow's Archiv, 161, 1900.
- Richards A. a. C. Smith. Amer. J. Physiol., 71, 1924.
- Richter C. Quart. Rev. Biol., 2, 1927.
- Ritter. Arch. klin. Chir., 90, 1909.
- Rizzolo. Compt. rend. Soc. de biol., 96, 1927.
- Rij G a n t. Arch, intern, de physiol., 35, 1932.
- Romberg. Verhandl. ges. inn. Med., 1929.
- Rosenblueth A. a. Cannon. Amer. J. Physiol., 108, 1964.
- Rosenblum a. Kummins. Gastroenterology, 27, 1954; цит. по Реф. журналу. Биология, 10, 1956.

- Rozkowski. *Polska gaz. Lekarska*, 18, 1925.
 Ruzewski. *Acta physiol. polon.*, 4, 1953; цит. по Реф. журналу. Биология, 15, 1955.
 Sallé E. Pflüger's Archiv, 231, 1933.
 Sano T. Ibid. 129, 1909.
 Schwiegk. Ibid. 236, 1935.
 Schwartz. *Arch. Neurol. u. Psychiat.*, 38, 1987.
 Schmidt C. *Amer. J. Physiol.*, 114, 1936.
 Schriddle. *Klin. Wchschr.*, 45, 1925.
 Schweätzer A. *Die Irradiation autonom. Reflexe*. Basel, 1937.
 Sherrington Ch. S. *The Integr. Action of the Nervous System*. 1906.
 Sherwin. *Me Gill Med. J.*, 24, 1955; цит. по Реф. журналу. Биология, 7, 1956.
 Sielaff. *Z. ges. exp. Med.*, 120, 1953; цит. по Реф. журналу. Биология, 23, 1955.
 Selye a. Hall. *Arch. Pathol.*, 36, 1948.
 Sfoan a. Allardyce. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 40, 1955; цит. по Реф. журн. Биология, 4, 1956.
 Speck. *Physiologie d. menschl. Athmens*. Leipzig, 1892.
 Spiegel E. A. *Der Tonus d. Skelettmuskulatur*. Berlin, 1927.
 Spiegel E. A. u. Yasnik. : цит. по кн. Schweitzer, 1987.
 Springer. *Deut. med. Wchschr.*, 25, 1929.
 Starr. *Amer. J. Psychol.* 33, 3, 1922.
 Stella. *J. Physiol.*, 82, 1984.
 Steinhaus a. Young. *Amer. J. Physiol.*, 97, 1982.
 Stokwis. *Hypnose, Psyche a. Bloeddruk*. Lochem, 1937.
 Stopford. *Sensation and the Sensory Pathway*. 1980.
 Streng. *Deut. med. Wchschr.*, 2, 1891.
 Sussner H. u. A. Heinrich. *Pflüger's Archiv*, 234, 4, 1934.
 Szeky. *Zschr. ges. Neurol. u. Psychiat.*, 159, 5, 1937.
 Talaat. *J. Physiol.*, 89, 1, 1987.
 Tengwall E. *Skand. Arch. Physiol.*, 6, 1895.
 Ten Doesschate a. Lansberg. *Ophthal'mologica*, 128, 1954; цит. по Реф. журн. Биология, 22, 1955.
 Thomas A. *Les phearomens de repércussivite*. Paris, 1928.
 Thompson L. a. E. Gellhorn. *Rroc. Soc. Exp. Biol. a. Med.*, 58, 2, 1945.
 Thompson a. E. Gellhorn. Ibid. 58, 2, 1945.
 Tigerstedt R. *Die Physiologie d. Kredslaufes*. Bd. 1—4, 1921—23.
 Tower. *J. Physiol.*, 78, 1983.
 Tournade A. et J. Malmajak. *Compt. rend. Soc. Biol.*, 100, 1929.
 Travis a. Tuttle. *J. Exp. Psychol.*, II, 1928.
 Tucker. *Science*, 57, 1923.
 Uhlenbruck P. *Ztschr. Biol.*, 80, 1924.
 Van Liere E, Hess a. Edwards. *J. Appl. Physiol.*, 7, 1954; цит. по Реф. журн. Биология, 10, 1956.
 Vodnescu. *Studii si cerc. de fiziol. si neurol.*, 3, 1952.
 Volhard. *Handb. inn. Med. v. Bergmann-Staehelin*, 6, 1—2, 1931.
 Wachholder K. *Willkufl. Haltung u. Bewegung*. Muncfen, 1928.
 Wada T. *Arch. psychol.*, 57, 1922.
 H. de Waele et J. van de Vebde. *Ann. de physiol.*, 9, 1933.
 Weber E. *Der Einfluss psych. Vorgänge a. d. Korpear.* Berlin, 1910.
 Weichardt. *Ermüdungsstoffe*. Stuttg., 1912.
 Weinberg. *Neurol. u. Psychiat.*, 93, 1924.
 Weiss P. *Amer. J. Physiol.*, 115, 2, 1936.
 Wernoe Th. *Pflüger's Archiv*, 210, 1, 1925.
 Wilms. *Munch. med. Welischr.*, 31, 1904.
 Whtona. *Bayliss. Iltimnu Physiology*. 1948.
 Wiggers C. *Physiology on Health and Disease*. 1944.

- White, Rosen, Fischer a. Wood. Amer. J. Physiol., 78, 1926.
Whd'te, Verloi a. Ehrentheil. Ann. Surg., 112, 6, 1940.
Wolf S. a. H. Wolff. Human Gastric Function. Exp. Study of Man and His
Stomach. 1944; цит по Бюлл. эксп. биол. и мед., II, 1946.
Wollheim. Zt. klin. Med., I, 1933.
Woodworth R. Le mouvement. Paris, 1903.
Wundt W. Grundzüge der physiol. Psychologic. Leipzig, 1887.
Youmans, Karstens a. Aumann. Amer. J. Physiol., 135, 1942.
Zuntz N. u. Geppert. Pflüger's Archiv, 62, 1896.
Zuntz N. u. Schumburg. Beiträge z. Physiologie d. Marsches. Berlin,
1901.
-
-

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение.....	5
<i>Глава первая.</i> Развитие представлений о внутренних анализаторах ...	19
Висцеральная рецепция.....	20
Кинестетический анализатор.....	56
<i>Глава вторая.</i> Висцеро-моторные рефлексы в норме и патологии ...	72
Физиология висцеро-моторных рефлексов.....	—
Патология висцеро-моторных рефлексов.....	99
<i>Глава третья.</i> Вибрация как раздражитель рецепторов внутренних органов.....	108
<i>Глава четвертая.</i> Новокаин как раздражитель висцеральных рецепторов	120
<i>Глава пятая.</i> Ступенчатость порогов внутренних раздражений	134
<i>Глава шестая.</i> О влиянии выключения внутренних рецепций на вегетативные функции.....	154
<i>Глава седьмая.</i> Влияние афферентной системы двигательного аппарата на центральную нервную систему.....	184
<i>Глава восьмая.</i> Проблема моторно-висцеральных рефлексов	223
<i>Глава девятая.</i> Влияние мышечной рецепции на сердечно-сосудистую систему.....	243
<i>Глава десятая.</i> Влияние мышечной рецепции на пищеварительный аппарат.....	289
<i>Глава одиннадцатая.</i> Влияние мышечной рецепции на почки.....	316
<i>Глава двенадцатая.</i> Внутренние анализаторы и некоторые вопросы патологии.....	324
<i>Глава тринадцатая.</i> О соотношении внешних и внутренних анализаторов	358
Заключение.....	380
Литература.....	390

Могендович Михаил Романович
Рефлекторное взаимодействие локомоторной
и висцеральной систем

Редактор *С. И. ГАЛЬПЕРИН*

Техн. редактор *Г. А. Хараш*

Корректоры *Г. С. Воробьев* и *И. В. Бугакова*

Сдано в типографию 9/V 1957 г. Подписано к печати
31/VIII 1967 г. Формат бумаги 60x92¹/₃₂ Бум. л. 13,6
Печ. л. 27. Учетно-изд. л. 30. Тираж 4000. Цена 16 руб.
+ переплет 2 руб. Заказ № 2085. М09618.

Министерство культуры СССР. Главное управление
полиграфической промышленности.
4-я тип. им. Евг. Соколовой.
Ленинград, Измайловский пр., 29.

