

Вплив подразнення mechanoreceptorів дванадцятитипової кишки на електричну активність кори головного мозку

Н. В. Братусь

В з'ясуванні механізмів зв'язку внутрішніх органів з вищими відділами центральної нервової системи істотне значення може мати електрофізіологічний метод. За висловом К. М. Бикова, це — «випробуваний шлях вивчення природи імпульсів від рецепторних апаратів». Проте про характер впливу інтероцептивних подразнень на біоелектричні процеси головного мозку в літературі можна знайти лише нечисленні уривчасті відомості.

Так, В. Є. Дєлов (1949) відзначає, що при подразненні шлунка і його нервів у кроликів в різних відділах кори головного мозку розвивається однотипна реакція, яка полягає в депресії повільних ритмів. Аналогічний ефект описали П. О. Макаров при роздуванні шлунка людини, Е. С. Толмаєська при подразнюванні шлунка й окремих відрізків кишечника кролика, Л. І. Шванг під час витягання плодів з матки вагітних крольчат. Разом з тим Ф. М. Лисиця спостерігала різноманітні ефекти в електричній активності кори мозку у кроликів і собак при подразнюванні шлунка і прямої кишки. Поряд з гальмуванням повільних ритмів електрокортікограмами Ф. М. Лисиця описала посилення біоелектричних процесів, а також виникнення ритмів з частотою 3—4 на секунду. В зарубіжній літературі ми знайшли кілька праць, присвячених з'ясуванню змін біоелектричних процесів кори мозку при електричному подразненні вісцеральних нервів (Bailey a. F. Bremer; P. Dell et R. Olson; A. Lanchetti, S. Wang). Цим коротким переліком і обмежується кількість праць, присвячених вивченю інтероцептивних впливів на електричні процеси кори головного мозку. Вплив багатьох внутрішніх органів на електричну активність головного мозку ще зовсім не вивчений. Зокрема, не досліджено електричні реакції кори головного мозку при подразнюванні дванадцятитипової кишки. Між тим висвітлення взаємозв'язку цієї ділянки шлунково-кишкового тракту з вищими відділами центральної нервової системи без сумніву має велике значення. Адже в дванадцятитиповій кишці здійснюються надзвичайно складні фази травлення; для їх регуляції, очевидно, потрібна тонка сигналізація в центральну нервову систему. Крім того, в дванадцятитиповій кишці часто локалізується патологічне вогнище при виразковій хворобі. Тому вивчення «зворотного» зв'язку дванадцятитипової кишки з вищими відділами центральної нервової системи може становити інтерес як для фізіологів, так і для клініцистів. Тому ми й поставили перед собою завдання простижити вплив подразнення дванадцятитипової кишки на електричну активність кори головного мозку.

Методика

Дослідження проведено в умовах гострого експерименту на 66 кроликах. Підготовка тварин до дослідів провадилась під глибоким ефірним наркозом і полягала, з одного боку, в трепанації черепа в потиличній та лобній ділянках, а з другого

боку, у введені через черевну порожнину в дванадцятипалу кишку балончика з тонкої гуми. За допомогою гумових трубок балон сполучався з системою для механічного подразнювання — нагнітальною грушою і ртутним манометром. Для реєстрації електричної активності кори був застосований катодний осцилограф з реостатно-емкісним посилювачем. В усіх дослідах посилювання було таким, що напруга в 50 мкв викликала відхилення променя на екрані осцилографа на 1 см. При фотографуванні зображення змінювалось наполовину, тому на електрокортікограмі величина відхилення в 1 см відповідає 100 мкв .

Досліди, як правило, починались через годину після підготовчої операції. Звичайно до цього часу наркоз уже минав, отже, дослідження проводились в стані неспання або легкого ефірного наркозу. Кролика прив'язували лямками до станка, голову не фіксували. Спеціально сконструйовані електроди для біополярного відвedenня нерухомо фіксувались — вгинчувались у трепанаційний отвір черепа.

В частині дослідів, коли температура приміщення була низька від 17°C , тварину зігрівали водяними грілками.

Результати дослідження

Наші дослідження показали, що подразнення дванадцятипалої кишки спричиняє чіткі зміни електричної активності кори головного мозку.

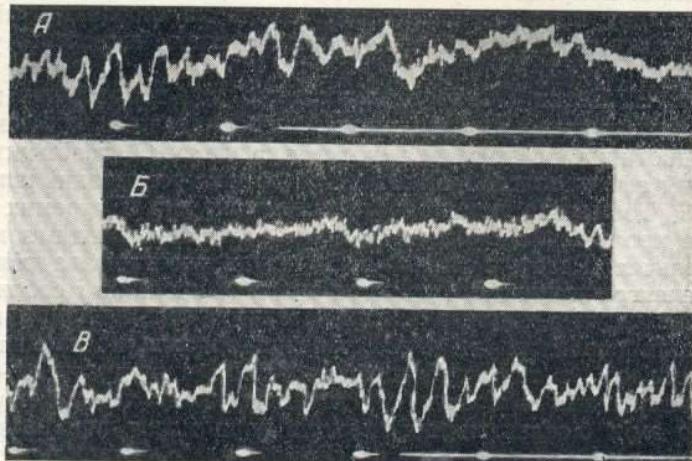


Рис. 1. Електрокортікограма правої потиличної ділянки: А — в стані спокою і під час подразнення дванадцятипалої кишки тиском в 65 мм рт. ст.; Б — після припинення подразнення дванадцятипалої кишки; В — при подразненні дванадцятипалої кишки тиском в 45 мм рт. ст.

На цій і на всіх інших електрокортікограмах відмітка часу в секундах (білі крапки), відмітка подразнення — біла лінія.

Але за своїм характером зміни електрокортікограми при подразненні дванадцятипалої кишки неоднакові в потиличній і лобній ділянках кори. Як приклад наводимо електрокортікограми, одержані в кількох дослідах.

На рис. 1A наведена електрокортікограма кролика, зареєстрована від кори правої потиличної ділянки. До подразнення спостерігався чітко-виражений ритм з частотою 5—7 в секунду і амплітудою 40—90 мкв. Цей ритм утворює основний фон електрокортікограми, і тому ми, як і деякі інші автори (В. С. Русінов, А. Б. Коган), називаємо його основним ритмом. На фоні хвиль основного ритму відзначалися біоструми з частотою 25—40 в секунду і амплітудою 10—20 мкв, ідентичні бета-хвильам.

Подразнення дванадцятипалої кишки тиском в 65 мм рт. ст. в першу ж секунду призводить до змін електричної активності кори головного

мозку. Основний ритм починаючи з четвертої рапторизується виключно подразнення помітно по-

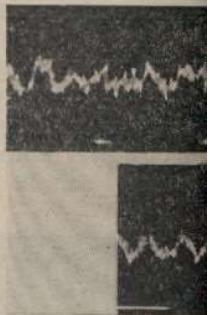


Рис. 2. Електрокортікограма відображення змін електричної активності кори головного мозку. Показано спокою і під час подразнення.

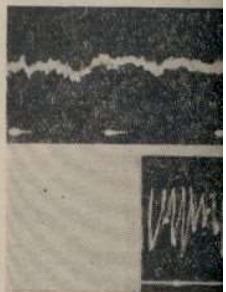


Рис. 3. Електрокортікограма відображення змін електричної активності кори головного мозку під час подразнення.

трокортікограма дуже (рис. 1Б).

Результати наведено зміни електричної реакції дразнення механорецепторів.

В частині дослідів дванадцятипалої кишки лярний ритм з частотою 5—7 в секунду і амплітудою 40—90 мкв. Цей ритм утворює основний фон електрокортікограми, і тому ми, як і деякі інші автори (В. С. Русінов, А. Б. Коган), називаємо його основним ритмом. На фоні хвиль основного ритму відзначалися біоструми з частотою 25—40 в секунду і амплітудою 10—20 мкв, ідентичні бета-хвильам.

Таким чином, характер основного ритму кролика залежить від змін електричної активності кори головного мозку.

Рис. 3 демонструє типову механорецепторів дванадцятипалої кишки. Електрокортікограма представлена сокої частоти, що характеризує діїв кори головного мозку.

мозку. Основний ритм стає нерегулярним, амплітуда його зменшується; починаючи з четвертої секунди подразнення, електрична активність характеризується виключно біострумами типу бета-хвиль, які під впливом подразнення помітно посилюються. Після припинення подразнення елек-

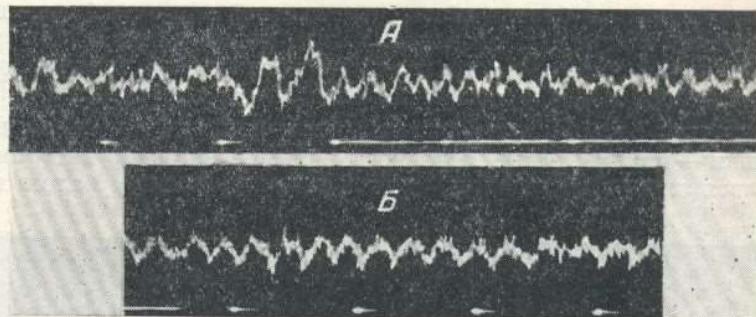


Рис. 2. Електрокортікограма правої потиличної ділянки: А — в стані спокою і під час подразнення дванадцятапалої кишки тиском в 70 мм рт. ст.; Б — після припинення подразнення.

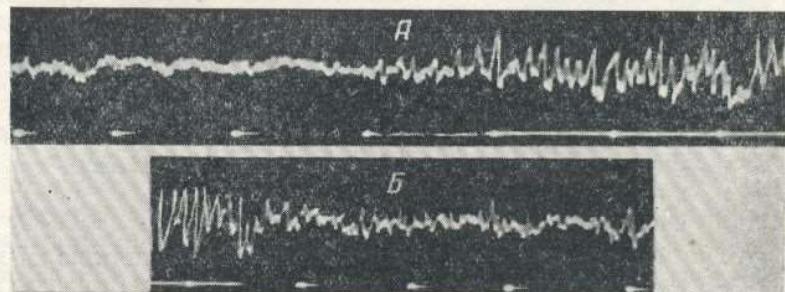


Рис. 3. Електрокортікограма лівої лобної ділянки: А — в стані спокою і під час подразнення дванадцятапалої кишки тиском в 70 мм рт. ст.; Б — після припинення подразнення.

трокортікограма дуже повільно повертається до вихідного стану (рис. 1Б).

Результати наведеного досліду (рис. 1А, 1Б) є типовим прикладом зміни електричної реакції кори потиличної ділянки у відповідь на подразнення механорецепторів дванадцятапалої кишки.

В частині дослідів (15,4 %) при подразнюванні механорецепторів дванадцятапалої кишки в потиличній ділянці кори встановлювався регулярний ритм з частотою 3—4 в секунду — синхронізація ритму (рис. 2). Посилення електричної активності кори в потиличній ділянці при подразнюванні дванадцятапалої кишки спостерігалось лише в трьох випадках.

Таким чином, характерною реакцією потиличної ділянки кори головного мозку кролика на подразнення дванадцятапалої кишки є гальмування основного ритму і поряд з цим збільшення амплітуди та регулярності бета-ритму.

Рис. 3 демонструє типову реакцію кори лобної ділянки на подразнення механорецепторів дванадцятапалої кишки. До подразнення електрокортікограма представлена біострумами низької амплітуди і порівняно високої частоти, що характерно для електричної активності передніх відділів кори головного мозку (С. А. Саркісов, Н. Berger). Подразнювання

дванадцятіпалої кишки після короткого латентного періоду викликає появу біопотенціалів з частотою 8—10 в секунду порівняно високої амплітуди (до 130 мкв). Таке посилення електричної активності продовжуvalось протягом усього періоду подразнювання. Разом з тим, і після видалення повітря з балона рівень електричної активності залишається трохи вищим, ніж до подразнення. Отже, характерною рисою реакції лобної ділянки кори головного мозку на подразнення mechanoreceptorів дванадцятіпалої кишки є посилення електричної активності.

Привертає до себе увагу високий поріг подразнення дванадцятіпалої кишки — помітні зміни основного ритму електрокортікограми спостерігалися лише в дослідах, коли тиск в дуоденальному балоні переви-

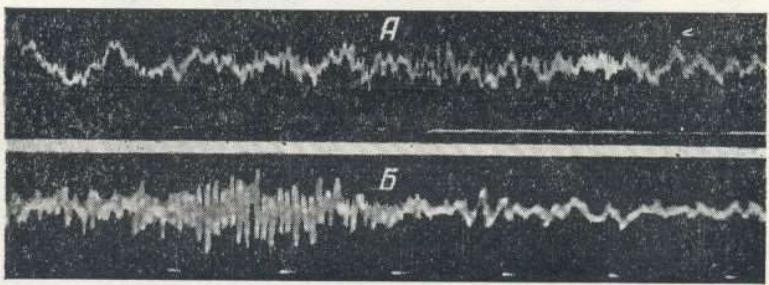


Рис. 4. Електрокортікограма правої лобної ділянки: А — в стані спокою і під час подразнення дванадцятіпалої кишки тиском в 60 мм рт. ст.; Б — через 8 сек. після припинення подразнення.

щував 50—60 мм рт. ст. Якщо ж подразнення дванадцятіпалої кишки провадилося тиском меншим від 50 мм рт. ст., змін електричної активності кори, як правило, не спостерігалось (рис. 1В).

Окремо треба розглянути зміни електрокортікограми після припинення подразнення дванадцятіпалої кишки. На рис. 1Б, 2Б, 3Б видно, що після видалення повітря з дуоденального балона електрична активність кори головного мозку ще деякий час залишається зміненою. Як показали наші досліди, особливо тривалою буває слідова реакція після інтероцептивного подразнення в лобних ділянках кори головного мозку. В таких випадках посилення електричної активності в післядії нерідко буває більш виразним і тривалим, ніж в момент самого подразнення. Більш того, в ряді дослідів, коли під час самого подразнення зміни електричної активності були мало виразними або зовсім не спостерігались, через кілька секунд після припинення подразнення в електрокортікограмі з'являлися групи коркових потенціалів з амплітудою 100—200 мкв і частотою 10—15 в секунду. Тривалість цих груп потенціалів становила 3—4 сек., іноді вони періодично повторювались протягом кількох хвилин.

На рис. 4А наведена електрокортікограма правої лобної ділянки, зареєстрована при подразнюванні дванадцятіпалої кишки тиском в 60 мм рт. ст. Як видно, це спричиняє на початку подразнення дуже незначне посилення електричної активності кори мозку. Але через 9,5 сек. після припинення подразнення з'явився трисекундний спалах біострумів частотою 11—14 в секунду і амплітудою до 100 мкв.

Цікаво, що зазначенна слідова реакція спостерігається тільки в стані неспання або легкого ефірного наркозу і зникає в стані глибокого ефірного наркозу.

Обговорювання

Як видно з наших досліджень, подразнення дванадцятіпалої кишки приводить до виразних змін електричної активності кори головного мозку. Це є переконливою ілюстрацією внутрішнього середовища нервової системи.

Результати наших досліджень дають підстави для зроблення висновку про вплив подразнення дванадцятіпалої кишки на електричну активність кори головного мозку. В потилічній ділянці кори головного мозку спостерігалася значна зміна електричної активності. Це може бути зумовлено змінами в мозку, які викликаються подразненням душі. К. М. Биков, С. Н. Борщевський, Ф. М. Шевченко та інші вченні вивчали вплив подразнення душі на електричну активність кори головного мозку. Вони встановили, що подразнення душі викликає зміни в електричній активності кори головного мозку, які відрізняються від змін, що виникають під час подразнення душі.

В наших дослідах зміни електричної активності кори головного мозку під час подразнення душі виявлені. Це є доказом того, що подразнення душі викликає зміни в електричній активності кори головного мозку. Вони встановили, що подразнення душі викликає зміни в електричній активності кори головного мозку, які відрізняються від змін, що виникають під час подразнення душі. Вони встановили, що подразнення душі викликає зміни в електричній активності кори головного мозку, які відрізняються від змін, що виникають під час подразнення душі.

Слід відзначити, що в дослідів з подразненням душі зміни в електричній активності кори головного мозку виникають лише при досить інтенсивному подразненні душі.

Обговорення результатів досліджень

Як видно з наших досліджень, подразнення дванадцятипалої кишки приводить до виразних змін електрокортікограми, що свідчить про надходження в кору головного мозку імпульсів від дванадцятипалої кишки. Це є переконливою ілюстрацією положення І. П. Павлова про зв'язок внутрішнього середовища організму з вищими відділами центральної нервової системи.

Результати наших дослідів дають можливість судити і про характер цього зв'язку. При подразнюванні дванадцятипалої кишки зміни електричної активності різних ділянок кори головного мозку були неоднакові. В потиличний ділянці, як правило, спостерігалось гальмування основного ритму, рідше синхронізація його. Реакція лобних ділянок кори характеризувалася значним посиленням біоелектричної активності. Це дозволяє думати про особливе відношення передніх ділянок кори головного мозку до сприймання інтероцептивних імпульсів. Вірогідність такого припущення стверджується даними ряду авторів (І. А. Булагін, К. М. Биков, С. Н. Борщевський, Н. А. Советов та ін.). Електрофізіологічні дослідження Ф. М. Лисиці, В. Є. Делова, наші дослідження про вплив подразнень цілунка на біоелектричну діяльність кори мозку також підтверджують цю думку. Проте той факт, що подразнення дванадцятипалої кишки впливає на електричну активність не тільки лобних, а й інших ділянок кори головного мозку, зокрема потиличної, свідчить про наявність рецепторних елементів «внутрішнього аналізатора» в різних ділянках кори головного мозку.

В наших дослідах зміна електрокортікограми була викликана механічним подразненням дванадцятипалої кишки при роздуванні її балоном. Це безсумнівно вказує на адекватність такого виду подразнення для дванадцятипалої кишки, тобто на наявність у цій кишці механорецепторів. Дослідження лабораторії В. М. Черніговського показали, що дванадцятипала кишка є найбільш чутливим до хімічних подразнень ділянкою травного тракту. В питанні про сприйнятливість дванадцятипалої кишки до механічних подразнень повної ясності ще немає. В. А. Лебедевій не вдалося зареєструвати змін кров'яного тиску і дихання «навіть при дуже інтенсивному роздуванні» дванадцятипалої кишки. Лише в кількох дослідах при механічному подразнюванні дванадцятипалої кишки була виявлена реакція судинорукового центра, але не звичайна, пресорна, а депресорна. Лебедева вважає невірними дані Мак Суїні, Ірвінджа, Соффолка, які спостерігали певні зміни кров'яного тиску навіть при невеликому роздуванні дванадцятипалої кишки. Проте про наявність в duodenum чутливих нервових закінчень, які сприймають механічні подразнення, свідчать також дані Лапшина, Гальперіна і Прибиткової. Ще в 1899 р. А. С. Сердюков показав, що закриття пілоруса здійснюється рефлексорно, при механічному подразнюванні дванадцятипалої кишки. Результати наших досліджень, здобуті об'єктивним електрофізіологічним методом, підтверджують припущення про наявність механорецепторів у дванадцятипалій кищці. Відсутність чіткого ефекту в роботі Лебедевої, на нашу думку, є результатом недоліків методики досліджень, які провадились на ізольованій перерізанням дванадцятипалій кищці. В такому разі перетинаються чутливі нервові волокна. На наявність таких волокон звертає увагу ще І. П. Павлов.

Слід відзначити, що в наших дослідах подразнення дванадцятипалої кишки спричиняло зміни електричної активності кори головного мозку лише при досить інтенсивному роздуванні, коли тиск в duodenальному балоні перевищував 50—60 мм рт. ст. При подразненні меншої сили

електричної реакції, як правило, не було. Між тим нашими раніше проведеними дослідженнями було встановлено, що для одержання біоелектричної реакції кори головного мозку при подразненні шлунка досить тиску в 10—20 мм рт. ст. Ці дані про різну чутливість шлунка і кишечника до механічного подразнення узгоджуються з експериментальними даними інших авторів (Мак Суїні, Соффолк, Ірвіндж, Лебедєва).

Вважаємо необхідним звернути увагу на те, що в наших дослідах спостерігалася тривала післядія в електричній реакції кори головного мозку після припинення подразнення дванадцятиталої кишki. Особливо тривалою слідова реакція була в передніх ділянках кори. Це дає підставу для висновку, що імпульси, які надходять в кору головного мозку від внутрішніх органів, спричиняють тривалі і стійкі зміни в стані клітин кори головного мозку.

Висновки

1. Механічне подразнення дванадцятиталої кишki спричиняє зміни в електричній активності кори головного мозку. Це свідчить про певне значення механорецепції дванадцятиталої кишki для зв'язку з вищими відділами центральної нервової системи.

2. Для виникнення змін в електричній діяльності кори головного мозку при подразненні дванадцятиталої кишki необхідно діяти досить високим тиском — 50—60 мм рт. ст. Отже, сила порогового подразнення дванадцятиталої кишki значно вища, ніж для інших ділянок травного тракту.

3. Зміни електрокортіограми, викликані подразненням механорецепторів дванадцятиталої кишki, неоднакові в потиличній і лобній ділянках кори головного мозку. Характерною реакцією потиличної ділянки є гальмування або синхронізація основного ритму. Біоелектричний ефект лобних ділянок кори головного мозку полягає в значному посиленні електричної активності.

4. Подразнення дванадцятиталої кишki викликає тривалі зміни електричної активності кори головного мозку, які зберігаються і після припинення подразнення. Це свідчить про те, що інтероцептивні імпульси приводять до стійких змін в стані клітин кори головного мозку.

ЛІТЕРАТУРА

- Быков К. М., Кора головного мозга и внутренние органы, Изд. 2-е, Медгиз, М.—Л., 1947.
 Борщевский С. Н., Влияние хронического раздражения коры головного мозга на кровяное давление, Врачебное дело, № 4, 1950.
 Булыгин И. А., Корковая регуляция движений желудка и корковая рецепция импульсов с него после удаления премоторной зоны, Бюлл. экспер. биол. и мед., т. XI, 1941.
 Гальперин С. И., Прибыткова Г. Н., Влияние возбуждения интерорецепторов на работу слюнных желез и высшую нервную деятельность, Физиолог. журн. СССР, т. XXI, в. 5—6, 1936.
 Делов В. Е., Материалы к электрофизиологической характеристике кортикокорковых взаимоотношений, Труды ВММА, т. XVII, 1949.
 Коган А. Б., Материалы к определению топографии пищевого центра, Бюлл. экспер. биол. и мед., т. XXVII, в. 9, 1949.
 Лапшин Н. А., Материалы к проблемам взаимоотношений интероцептивных безусловных рефлексов, Труды ВММА, т. 29, 1951.
 Лебедева В. А., Градиенты интерорецепции желудочно-кишечного тракта, Вопросы физиол. интерорецепции, в. I, Изд-во АН СССР, 1952.
 Лисица Ф. М., Влияние раздражения внутренних органов на потенциалы коры мозга, гипоталамуса и зрительного бугра, Бюлл. экспер. биол. и мед., т. XII, 1941.
 Русинов В. С., Электрические явления в организме, Наука и жизнь, № 5, 1950.

Саркисов С. А., Стимулом полям и их границам, Сердюков А. С., О. Дисс., СПБ, 1899.

Советов Н. А., Высшей нервн. деят., т. I, Павлов И. П., Инвариантные статьи, лекции, докторские диссертации, Толмасская Э. С., цепторных функций, Бюлл.

Шванг Л. И., Изменение раздражения их взаимосвязи XXXIV, в. 10, 1952.

Bergger, «Über die Wirkung der Nervenkr., 87, 1929, S. Dell P. et Olson P. afferences viscérales vagales 1951, p. 1084.

Irvine I., Mc. S. and small intestine, J. of Lanchetti A., V. stimulation on the EEG pattern, v. 14, p. 357, 1952.

Вінницький медичний
кафедра нормальної ф

Влияние раздражения кишки на электрическую

Электрофизиологическое для выяснения механизма раздражения коры головного мозга. Имеются лишь отрывочные данные о механизмах раздражения коры головного мозга, полученные в результате исследований различных внутренних органов, в том числе и мозга. Толмасская, Макарова, Борщевский и др. показали, что раздражение кишки вызывает изменения в коре головного мозга, которые выражаются в увеличении амплитуды и частоты колебаний мозговой деятельности. Однако эти данные не являются достаточными для полного понимания механизма раздражения коры головного мозга.

Исследования проводятся на животных, в частности на крысах. Исследование проводится путем раздражения кишки, а также путем раздражения других внутренних органов, таких как желудок, кишечник, почки и т. д. Изменение мозговой деятельности при раздражении кишки может быть измерено в миллиметрах.

Для регистрации изменения мозговой деятельности используется катодный метод. Усиление было таково, что фотопленка в виде биополярно специального с

- Саркисов С. А., Об отношении биоэлектрических токов к архитектоническим полям и их границам, Невропатол. и психиатр., т. VI, в. 2, 1937.
- Сердюков А. С., Одно из существенных условий перехода пищи из желудка, Дисс., СПБ, 1899.
- Советов Н. А., Влияние выключения лобных долей на функцию почек, Журн. высшей нервн. деят., т. I, в. IV, 1951.
- Павлов И. П., Иннервация желудочных желез у собаки. Физиология пищеварения: статьи, лекции, доклады, М., 1952, стр. 88.
- Толмасская Э. С., К вопросу о корковой локализации висцеральных рецепторных функций, Бюлл. экспер. биол. и мед., т. XXVI, в. 6, 1949.
- Шванг Л. И., Изменения электроэнцефалограммы беременных крольчих при игрушении их взаимосвязи с внутриутробными плодами, Бюлл. экспер. биол. и мед., XXXIV, в. 10, 1952.
- Berger, «Ueber das elektroenzephalogramm des Menschen», Archiv. Physiol. und Nervenkr., 87, 1929, S. 527.
- Deill P. et Olson R., «Projections tralamiques, corticales et cerebelleuses des afferences viscérales vagales». Compt. rend. Société de Biologie, t. 145, № 13—14, 1951, p. 1084.
- Irving I., Mc Swiney B., Suffolk S., «Afferent fibres the stomach and small intestine», J. of Physiol., v. 89, p. 407, 1937.
- Lanchetti A., Wang S., Moriguzzi G., «The effect of vagal afferent stimulation on the EEG pattern the cat», Electroencephalogr. a. Clinical Neurophysiol. v. 14, p. 357, 1952.

Вінницький медичний інститут,
кафедра нормальної фізіології.

Влияние раздражения mechanoreцепторов двенадцатиперстной кишки на электрическую активность коры головного мозга

Н. В. Братусь

Резюме

Электрофизиологический метод может иметь существенное значение для выяснения механизмов связи между внутренними органами и высшими отделами центральной нервной системы. Между тем в литературе имеются лишь отрывочные сведения о характере электрических реакций коры головного мозга при интeroцептивном раздражении (Лисица, Делов, Толмасская, Макаров). Влияние интeroцептивных импульсов со многих внутренних органов на биоэлектрические процессы в головном мозгу вовсе не исследовано. Нам неизвестны опыты по изучению электрических реакций коры головного мозга на раздражения двенадцатиперстной кишки. Вместе с тем выяснение взаимосвязей этого участка желудочно-кишечного тракта и высших отделов центральной нервной системы должно представлять определенный интерес как для физиологов, так и для клиницистов. Нами была поставлена задача проследить влияние механического раздражения двенадцатиперстной кишки на электрическую активность коры головного мозга.

Исследования проведены в острых опытах на 66 кроликах. Подготовка животных к опытам заключалась, с одной стороны, в трепачании черепа, а с другой,— во введении в двенадцатиперстную кишку через брюшную полость тонкостенного резинового баллончика. Баллон соединялся с системой для механического раздражения. Сила раздражения измерялась в миллиметрах ртутного столба.

Для регистрации электрической активности коры головного мозга использован катодный осциллограф с реостатно-емкостным усилителем. Усиление было таково, что напряжение в 100 мкв регистрировалось на фотопленке в виде биотока высотой в 1 см. Отведение производилось bipolarно специально сконструированными платиновыми электродами.

Во время опыта животное находилось в состоянии бодрствования или легкого эфирного наркоза.

Как показали наши исследования, раздражение двенадцатиперстной кишки вызывает отчетливые изменения электрической активности коры головного мозга кроликов. Однако обращает на себя внимание высокий порог раздражения двенадцатиперстной кишки. Ответная реакция коры мозга в наших опытах наблюдалась лишь в том случае, если раздувание двенадцатиперстной кишки производилось под давлением в 50—60 мм рт. ст. и выше. В то же время данные ряда авторов и наши собственные исследования показывают, что для желудка порог раздражения значительно ниже (10—20 мм рт. ст.). Повидимому, для двенадцатиперстной кишки механорецепция имеет меньшее значение, чем для желудка.

Изменения электроэнцефалограммы, вызванные раздражением двенадцатиперстной кишки, неодинаковы по своему характеру в затылочной и лобной областях коры головного мозга кролика. Характерной реакцией для затылочной области коры головного мозга является угнетение основного ритма (ритма с частотой 4—7 в секунду) и наряду с этим увеличение амплитуды и регулярности бета-волн. В части опытов (15,4 %) под влиянием раздражения двенадцатиперстной кишки в затылочной области коры устанавливался регулярный ритм с частотой 3—4 в секунду — синхронизация ритма. Только в трех случаях при раздражении двенадцатиперстной кишки наблюдалось усиление электрической активности коры в затылочной области. Типичной реакцией лобной области коры головного мозга на раздражение двенадцатиперстной кишки является значительное усиление электрической активности — появление биотоков с частотой 8—10 в секунду и амплитудой в 100 мкв и выше. На этом основании и в соответствии с представлениями ряда авторов (Булыгин, Прокопенко, Советов, Борщевский) можно предположить, что лобные области коры головного мозга имеют какое-то особое отношение к восприятию интероцептивных импульсов. Но тот факт, что раздражение двенадцатиперстной кишки вызывает изменения электроэнцефалограммы в затылочной области, указывает на наличие рецепторных элементов «внутреннего анализатора» в различных областях коры головного мозга.

Раздражение механорецепторов двенадцатиперстной кишки вызывает стойкие, продолжительные изменения электрической активности коры головного мозга, которые удерживаются и после прекращения раздражения. Особенно выраженным оказывается последействие в лобных областях коры головного мозга. Иногда раздражения двенадцатиперстной кишки в течение нескольких секунд достаточно, чтобы следовая реакция проявлялась в течение ряда минут. Это свидетельствует о том, что интероцептивные импульсы вызывают глубокие изменения в функциональном состоянии клеток коры головного мозга.

До питання про

Вища нервова діяльні праці з цього пізнього періоду залишили закономірності новити інтерес при виведенні відбуваються в корі головного мозку (Ліванов, 1952), а також інших процесів, які зумовлені зручнішими для вивчення.

Можливість утворення нового подразника, а також інших процесів, які зумовлені зручнішими для вивчення.

Рухомість нервових подразників (Образцова, 1953).

Здійснюючи переродження тварини (Понурова), Понурова пророблення у кроликів багаторазових переборів рухомості нервових процесів.

Образцова відзначається і особливо добре.

Досліди з перестановою сигналного значення синтезу (Бару, 1953).

Вивчаючи реакції кроликів на гадзе і Таругов (1937) показують, що диференціювання звуку, утворення позитивної реакції на комплекс постійних стимулів.

Особливої уваги заслуговує комплекс подразників у собаках в порівнянні з кроликами. Дослідження Брегадзе (1937) показують, що вони, на нашу думку, можуть бути подразниками.

У порівняльному аспекті (Берітова, 1937). Він пояснює, що подразники, міцніші, ніж у кроликів, можуть бути використані для дослідження функцій мозку.

Дослідженнями ряду авторів (Синельников, Долін і Кривицький, 1953) показано, що відповідь кроликів на звуки залежить від