

Н. А. МОИСЕЕВА

## ОБ ИНТЕРОЦЕПТИВНОМ РЕФЛЕКСЕ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ

(Представлено академиком К. М. Быковым 1 VIII 1952)

Разработка проблемы кортико-висцеральных отношений в деятельности целого организма, осуществляемая К. М. Быковым на основании принципов павловской физиологии, позволила выявить механизмы интероцептивных сигнализаций.

Исследованиями Э. Ш. Айрапетьянца (1) с сотрудниками установлены разнообразные формы взаимосвязи и взаимодействий между функциями внешних и внутренних анализаторов. Исследования эти, выполненные на взрослых животных, ставили задачу дальнейшего изучения указанных закономерностей в период эмбрионального и постнатального развития организма.

Двигательные реакции эмбриона, вызванные экстероцептивными раздражениями, подробно изучены отечественными авторами. Впервые И. Р. Тарханов (2) описал произвольные некоординированные движения конечностей у эмбриона морской свинки, сохранившей связь с материнским организмом. Разносторонние и тщательные исследования двигательных реакций эмбрионов различных животных в ответ на кожные раздражения были проведены А. А. Волоховым (3), Е. П. Стакалич (4), а также И. М. Вул (5), и др. Волохов, Стакалич и Вул показали, что 16—17-дневный эмбрион кролика уже способен реагировать на механическое раздражение мордочки поворотом головы. Волохов дал подробное описание последовательно возникающим фазам определенных рефлекторных реакций, выявив таким образом ход развития тех рефлексов, которые возникают при раздражении кожных рецепторов эмбриона.

Изучение интероцептивных рефлексов проводилось нами как в период эмбриогенеза, так и в разные периоды постнатального развития. В настоящей работе, завершенной выполнением в ноябре 1951 г., излагаются материалы, добытые при исследовании той фазы внутриутробного развития организма, когда интероцептивные рефлексы вступают в связь с кожными рефлексами, изменяя характер сокращения скелетной мускулатуры зародыша.

Опыты велись на эмбрионах кроликов в условиях острого опыта. Беременная крольчиха наркотизировалась внутримышечным введением 20% раствора уретана, из расчета 0,75—1 г на 1 кг веса животного. Через час после введения наркоза крольчиха помещалась в ванну, наполненную физиологическим раствором температурой 37,5—38°. Брюшная полость вскрывалась по белой линии, и извлекалась матка с эмбрионами. Затем маленькими ножницами вскрывалась матка, околоплодные оболочки и амниотический мешок. Препаровка и весь опыт с эмбрионами велся под слоем физиологического раствора. Эмбрион помещался на корковом столике, подведенном к брюху крольчихи. Все время опыта эмбрион сохранял

связь с матерью через пуповину, и опыт на нем велся до тех пор, пока не было нарушено кровоснабжение эмбриона от материнского организма.

Поверхность тела эмбриона раздражалась специальными волосками и маленьким анатомическим пинцетом. В качестве раздражения интероцепторов применялось раздувание прямой кишки через канюлю, введенную в заднепроходное отверстие, и раздувание желудка через ввязанную в него канюлю. Ответные реакции на механическое раздражение кожной поверхности и интероцепторов наблюдались визуально. Исследованию подвергались эмбрионы кроликов, начиная с 24 дня внутриутробной жизни и кончая моментом рождения крольченка.

Раздражение у 24-дневного эмбриона рецепторов кишечника и желудка не вызывает двигательной реакции и не отражается на течении реакций, вызванных раздражением кожи эмбриона.

Начиная с 25—26 дня раздражение рецепторов желудочно-кишечного тракта сопровождается двигательной реакцией эмбриона и изменяет ход экстероцептивных рефлексов. При раздувании прямой кишки эмбриона наблюдается, как правило, сгибание задних конечностей и подтягивание их к туловищу. При раздувании желудка наступает реакция разгибания всего туловища, тонического характера. Такого рода реакцию наблюдал Волохов при раздражении экстероцептивных зон эмбрионов в период от 21 до 26 дня эмбриональной жизни.

В наших опытах раздражение механорецепторов желудка вызывало общую тоническую реакцию и у эмбрионов более позднего периода, в то время, как у эмбрионов, начиная с 25 дня, раздражение экстероцепторов никогда не сопровождалось тоническим разгибанием туловища.

Раздувание прямой кишки оказывает тормозящее влияние на течение экстероцептивных рефлексов. Если до раздражения рецепторов прямой кишки раздражение рецепторов кожи эмбриона давало отчетливую двигательную реакцию с латентным периодом, равным долям секунды, то после раздувания прямой кишки ответные реакции на раздражение экстероцепторов оказываются заторможенными в течение нескольких минут (латентный период увеличен). По мере приближения к моменту рождения интероцептивная сигнализация у эмбриона оказывается все более ярко выраженной. У 25—26-дневного эмбриона раздражение интероцепторов удлиняет латентный период экстероцептивных рефлексов в 2—3 раза, а у 30—31-дневного в 7 раз и более, тормозя их проявление в течение до 6—7 минут. Влияние с интероцепторов на экстероцепторы у более зрелых эмбрионов более продолжительно.

При раздражении интероцепторов прямой кишки наиболее сильное тормозящее влияние испытывают экстероцепторы задних конечностей

Таблица 1

Торможение экстероцептивных рефлексов эмбриона после раздражения интероцепторов (в секундах)

Место раздражения	Латентный период экстероцептивного рефлекса			
	до раздражения интероцепторов		после раздражения рецепторов полости прямой кишки	
	слабое раздражение	сильное раздражение	слабое раздражение	сильное раздражение
Задние конечности . . . . .	1	$\frac{1}{2}$	нет реакции	4—5
Туловище (задняя половина)	1	$\frac{1}{2}$	нет реакции	4—5
Передние конечности . . . . .	1	$\frac{1}{2}$	2—3	1—2
Голова . . . . .	1	$\frac{1}{2}$	1	$\frac{1}{2}$

и задней половины тела, в меньшей степени передние конечности и совсем не изменяется рецепция головы. Когда чувствительность рецепторов кожи начинает приходить к исходному уровню, спад волны торможения идет в обратном направлении. Прежде всего от тормозящего влияния интероцепторов освобождаются передние конечности и передняя половина тела, а позже — задние конечности. В табл. 1 показано изменение чувствительности кожной поверхности 29—30-дневного эмбриона после раздражения интероцепторов (раздувание прямой кишки).

При раздражении рецепторов желудка наблюдается изменение течения экстероцептивных рефлексов в зависимости от силы раздражения интероцепторов. Слабое раздражение рецепторов желудка стимулирует экстероцептивные рефлексы, а сильные — тормозит (см. табл. 2).

Весьма интересно сопоставить эти данные, полученные у эмбриона, с подобными же отношениями у взрослых животных. И. А. Булыгин<sup>(6)</sup> и Д. С. Тендлер<sup>(7)</sup> показали, что слабыми раздражениями желудка лягушки можно стимулировать рефлекс Тюрка (уменьшается латентный период), а сильными — тормозить. Таким образом, здесь выявляется некая общая закономерность в оценке силы раздражающего агента и состоянии нервной системы при взаимодействии экстро- и интероцептивных рефлексов, укладывающаяся в правило Н. Е. Введенского об оптимуме и пессимуме силы раздражения.

Чтобы исключить сомнения о наличии специальных интероцепторов у эмбриона и в особенности предположения, что раздуванием желудка и прямой кишки вовлекаются в раздражающее поле и рецепторы кожи, мы производили временную анестезию интероцептивных участков орошением 2% новокаина. Действие новокаина стойко держится в течение 4—5 мин., пока физиологический раствор, в котором пребывает эмбрион, за этот срок постепенным отмыванием новокаина не будет ослаблять силу анестезии. В этих условиях полностью отсутствует всякое влияние интероцептивного раздражения на четко проявляющиеся рефлексы, вызванные раздражением поверхности тела эмбриона.

Лаборатория интероцептивных условных рефлексов при  
Институте физиологии им. И. П. Павлова.  
Академии наук СССР

Поступило  
28 VII 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Э. Ш. Айрапетьянц, Сб., посвящ. 100-летию со дня рождения И. П. Павлова, изд. ВММА (1949). <sup>2</sup> И. Р. Тарханов, О психомоторных центрах и развитии их у человека и животных, СПб., 1879. <sup>3</sup> А. А. Волохов, Закономерности онтогенеза нервной деятельности, изд. АН СССР, 1951. <sup>4</sup> А. А. Волохов, Е. П. Стакалич, 5-е совещ. по физиол. пробл. АН СССР, 1939. <sup>5</sup> И. М. Вул, Тр. 7-го Всес. съезда физиол., 1947. <sup>6</sup> И. А. Булыгин, Физиол. журн. СССР, 37, № 5 (1951). <sup>7</sup> Д. С. Тендлер, ДАН, 68, № 4 (1949).

Таблица 2

Характер изменения экстероцептивных рефлексов в зависимости от силы интероцептивных стимулов

Раздражение рецепторов желудка эмбрионов кролика	Раздражение рецепторов кожи *	
	слабое	сильное
Слабое	+	+
Сильное	-	-

\* Плюс — усиление экстероцептивных рефлексов, минус — торможение.