

Фізіологічний журнал Академії наук Української РСР — виходить з друку відповідно до умов, встановлених згодом з Головним управлінням публікацій Уряду УРСР та з розпорядженням Міністерства освіти та науки УРСР про затвердження відповідної нормативної документа. Видавець — Наукова друкарня УРСР. Адресованою публікою є фахівці та наукові працівники, які займаються фізіологією та фармакологією. Видання є науково-практичним із засуванням фундаментальних досліджень та застосуванням їх до конкретної медичної практики.

Аналіз рефлекторної дуги умовного рефлексу на серце

К. П. Топчієва

Вплив кори півкуль головного мозку на діяльність серця був встановлений в гострих дослідах на тваринах ще в минулому столітті (Данилевський, Шіфф, Бехтерев і Міславський). Але точне уявлення про природні функціональні зв'язки між корою півкуль головного мозку і серцем в цілісному організмі склалося лише завдяки застосуванню методу умовних рефлексів.

Особливо глибоко і всебічно це питання висвітлено в дослідженнях К. М. Бикова та його учнів — В. Є. Делова, Є. Г. Петрової, Н. І. Левітіна, Г. А. Самаріна. В умовному рефлексі вони відтворили ті зміни в зубцях та інтервалах електрокардіограми, що характеризують безумовну дію на серце різних фармакологічних агентів (морфію, нітрогліцерину, ацетилхоліну, адреналіну).

Цей факт свідчить про те, що кора півкуль головного мозку регулює не лише ритм скорочень серця, а може вплинути також на функціональний стан серцевого м'яза.

Г. Г. Філіппова в лабораторії Г. В. Фольборта відзначила умовно-рефлекторні зміни в електрокардіограмі собак, що також підтверджує залежність процесів збудження в серцевому м'язі від впливу кори головного мозку.

Умовно-рефлекторні зміни в зубцях та інтервалах електрокардіограм спостерігали і ми при виробленні умовних захисних рухових рефлексів у собак.

В лабораторії К. М. Бикова були встановлені нервові шляхи, якими кора півкуль головного мозку здійснює свій вплив на серцевий м'яз в умовно-рефлекторних реакціях, вироблених на базі безумовної дії фармакологічних агентів. Є. Г. Петрова показала, що в цьому випадку вплив кори здійснюється переважно через парасимпатичну нервову систему. Згадані роботи поставили на чергу питання про шляхи, якими імпульси від кори головного мозку доходять до серця при інших умовно-рефлекторних реакціях, наприклад, при утворенні захисних умовних рефлексів.

В зв'язку з цим і було проведено дане дослідження. Його метою було вивчення шляхів, якими кора півкуль головного мозку здійснює свій вплив на серцевий м'яз при умовних захисних рухових реакціях.

Методика. Досліди провадилися на трьох собаках. Безумовним подразником було ритмічне застосування індукційного струму з частотою 44 удари в 1 сек. Сила подразнення дорівнювала 8—9 см (відстань між первинною і вторинною катушками). Електроди для подразнення прикріплювали до правої задньої лапи. Умовним подразником був звук електромагнітного переривача, що давав 44 коливання в 1 сек. Умовний і безумовний подразники на початку утворення умовного рефлексу діяли одночасно протягом 5—10 сек. Інтервал між повтореннями становив 5 хв.

З метою виявлення умовно-рефлекторних змін у серцевому м'язі користувалися методом електрокардіографії. Струми дії серця відводили до пересувного електрокардіографа ЕКП-4. З цією метою один електрод прикріплювали до правої передньої

лапи, а другий — до лівої половини грудної клітки в ділянці п'ятого міжреберного проміжку (де відчувається поштовх серця).

Коли умовні рефлекси були закріплені з метою усунення впливу симпатичного нерва на серце, у двох тварин перетинали з обох боків ansa Vieusseuxii. Після одужання від операції у цих тварин знову вивчали як безумовнорефлекторні, так і умовнорефлекторні зміни в електрокардіограмі.

Вплив блукаючих нервів у всіх собак виключали атропіном (1 мл 0,001%-ного розчину сірчанокислого атропіну під шкіру). Після цього вивчали безумовнорефлекторні й умовнорефлекторні зміни в їх електрокардіограмах.

Результати дослідження

В усіх трьох експериментальних собак подразнення лапи індукційним електричним струмом викликало локальну рухову реакцію, що виражалася в згинанні лапи, і значні однотипні зміни в електрокардіограмі. Ці зміни ілюструє рис. 1. Електрокардіограма А на цьому рисунку записана перед подразненням. З неї видно, що інтервал $R-R=0,85$ сек., відповідно до ритму скорочень серця — 70 в 1 хв. Інтервал $P-Q$ трохи більший за 0,1 сек. Висота зубця $P=0,1$ мілівольта (mv); висота зубця $R=0,6$ mv ; висота зубця $T=0,3$ mv .

Електрокардіограма Б записана негайно після подразнення електричним струмом. Внаслідок подразнення ритм скорочень серця різко прискорений — 170 в 1 хв. (відповідно до цього інтервал $R-R=0,25$ сек.). Інтервал $P-Q=0,08$ сек.; інтервал $S-T$ розташований вище ізопотенціальної лінії. Висота зубця R зменшилася до 0,25 mv , а висота зубця T збільшилася до 0,4 mv .

Зменшення інтервалу $R-R$ є ознакою прискорення ритму. Зменшення відрізу $P-Q$ є результат прискорення передачі збудження від передсердь на шлуночки (Л. В. Фогельсон). Збільшення зубця T (особливо щодо величини зубця R), як показали дослідження А. Ф. Самойлова і М. Г. Удельнова, є виразом підсилення обміну речовин в серцевому м'язі, підвищення його трофіки.

Всі ці зміни в електрокардіограмі, що свідчать про глибокі функціональні зрушенні в тканинах серця, за даними Г. Ф. Ланга, Л. В. Фогельсона і Г. Я. Дехтаря, спостерігаються при підсиленні симпатичних впливів на серце.

Подібні зміни в зубцях і інтервалах електрокардіограми ми відтворили в умовному рефлексі.

Електрокардіограма В на рис. 1 записана негайно після дії умовного подразнення, вперше застосованого без підкріплення безумовним. Зміни в зубцях і інтервалах цієї електрокардіограми мають такий же симпатикотропний характер, як і в електрокардіограмі Б цього самого рисунка.

Після закріплення умовних рефлексів у двох собак з обох боків була перерізана ansa Vieusseuxii з метою усунення впливу симпатичних нервів на серце. Коли собаки одужали від операції, у них перед застосуванням подразнення була записана електрокардіограма (рис. 2, електрокардіограма А).

Якщо порівняти цю електрокардіограму з електрокардіограмою А на рис. 1, записаною у цієї самої тварини до перерізання ansa Vieusseuxii, то привертає увагу сповільнення ритму серцевих скорочень (інтервал $R-R=1,1$ сек.) і зменшення зубця T (0,2 mv), що свідчить про зменшення впливу симпатичного нерва на серце (Г. Ф. Ланг, Л. В. Фогельсон).

Подразнення лапи індукційним струмом в обох оперованих собак приводить до однотипних змін в електрокардіограмі. Ці зміни ілюструє

електрокардіограма *Б* на рис. 2, записана негайно після подразнення електричним струмом. Як видно з цієї електрокардіограми, інтервал $R-R$ в порівнянні з електрокардіограмою *А* на рис. 2 скорочується до 0,65 сек., що відповідає 90 скороченням серця в 1 хв. Висота зубця *T* в порівнянні з електрокардіограмою *А* на рис. 2 збільшується вдвое і досягає 0,4 мв.

Тотожні зміни в зубцях і інтервалах електрокардіограми ми відтворили і в умовному рефлексі, про що свідчить електрокардіограма *В* на

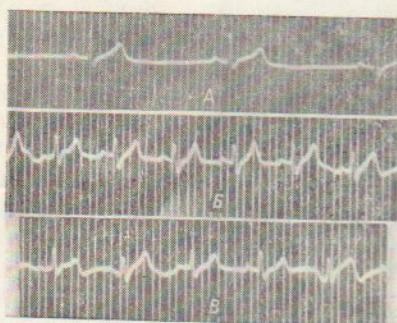


Рис. 1. Електрокардіограма *А*, записана у собаки до подразнення; *Б* — після подразнення лапи електричним струмом; *В* — після дії умовного подразнення, вперше застосованого без підкріплення безумовним подразником. Відстань між ординатами часу на всіх наведених електрокардіограмах — 0,05 сек.

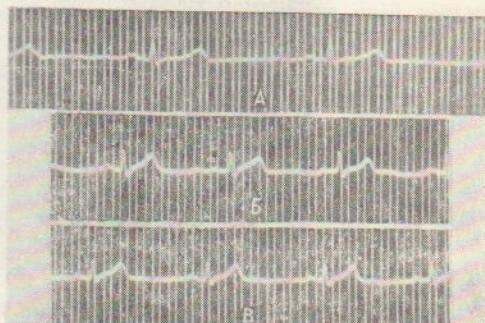


Рис. 2. Електрокардіограма *А*, записана після перерізання у собаки *ansa Vieusseni*; *Б* — після подразнення лапи електричним струмом; *В* — після умовного подразнення — звуку електромагнітного переривача, застосованого без підкріплення вперше після операції. Відмітка часу — 0,05 сек.

рис. 2, записана у тієї самої тварини після дії умовного подразнення — звуку електромагнітного переривача, застосованого без підкріплення вперше після операції.

Отже, у собак з перерізаною *ansa Vieusseni* ми також відзначили в електрокардіограмі симпатикотропні умовнорефлекторні зміни.

З метою виявлення ролі блукаючого нерва в утворенні кортико-кардіальних зв'язків при захисних умовних рефлексах його вплив на серце виключали атропіном. Як показали наші досліди, атропінізація в усіх трьох собак викликала однотипні симпатикотропні зміни в електрокардіограмі, але у неоперованого собаки вони були виявлені найбільш яскраво. Ці зміни ілюструє електрокардіограма *А* на рис. 3, записана через 15 хв. після введення атропіну (до подразнення). З електрокардіограми видно, що інтервал $R-R=0,6$ сек., відповідно до ритму 100 скорочень в 1 хв. Висота зубця *R* — 0,3 мв.; висота зубця *T* — 0,4 мв. Інтервал *S-T* розміщений над нульовою лінією.

Безумовне подразнення, як і умовне, викликало в електрокардіограмах усіх експериментальних собак тотожні зміни, що видно з рис. 3. Електрокардіограма *Б* на рис. 3 записана після подразнення лапи собаки індукційним струмом, а електрокардіограма *В* на рис. 3 записана після ізольованої дії умовного агента, раніше багато разів підкріплюваного безумовним. Як видно з цих електрокардіограм, інтервал $R-R$ в порівнянні з електрокардіограмою *А* на цьому самому рисунку скратився до 0,34 сек., відповідно до ритму 180 скорочень в 1 хв.; інтер-

вал $P-Q=0,075$ сек., інтервал $S-T$ різко піднятий над нульовою лінією. Висота зубця R зменшилася до 0,2 мв; абсолютна висота зубця T не збільшилася, але він став удвоє вищим за зубець R .

Всі ці зміни в зубцях і інтервалах електрокардіограмами свідчать про підсилення впливу симпатичного нерва на тканини серця (Л. В. Фогельсон).

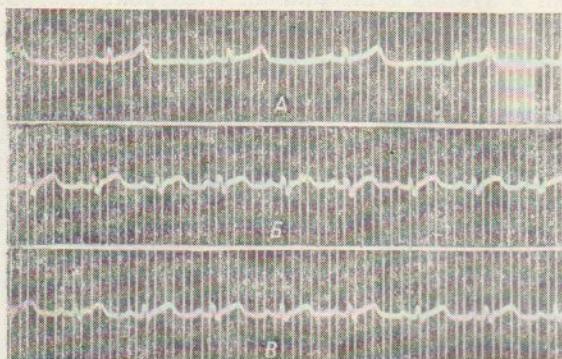


Рис. 3. Електрокардіограма A , записана через 15 хв. після введення атропіну; B — після подразнення електричним струмом лапи собаки, під шкіру якої був введений атропін; C — після застосування умовного подразнення без підкріплення безумовним. Відмітка часу — 0,05 сек.

Таким чином, виключення атропіном парасимпатичних впливів на серце підсилює симпатикотропний характер умовнорефлекторних змін в електрокардіограмі собак при захисних рухових умовних рефлексах.

Обговорення результатів досліджень

Відтворення в умовному рефлексі всіх тих змін в електрокардіограмі, які спостерігаються при безумовному подразненні електричним струмом, свідчить про те, що кора півкуль головного мозку регулює не лише ритм скорочень серця (зменшення інтервалу $R-R$), а може впливати і на фізіологічні властивості серцевого м'яза (зменшення відрізка $P-Q$ і збільшення зубця T).

Зареєстровані нами зміни в зубцях і інтервалах електрокардіограми, згідно з даними Г. Ф. Ланга, Л. В. Фогельсона і Г. Я. Дехтяра, спостерігаються при підсиленні симпатичних впливів на серце. Тому слід припустити, що умовнорефлекторні зміни в діяльності серця, відзначені в наших дослідах, здійснюються за допомогою симпатичного нерва.

Перерізання обох *ansa Vieusseni* зменшує, але не ліквідує симпатикотропні умовнорефлекторні зміни в електрокардіограмі. Цей факт знаходить пояснення у вказівках А. Ф. Клімова й А. І. Акаєвського про те, що симпатичні нерви підходять до серця собаки не тільки в складі *ansa Vieusseni*. Волокна симпатичних гангліїв, розташованих більш каудально, ніж зірчастий вузол, ідуть до серця безпосередньо, обминаючи *ansa Vieussemii*.

Тому наявність симпатикотропних умовнорефлекторних змін в електрокардіограмі собак з перерізаними *ansa Vieussemii* не суперечить при-

пущенню, що кортико-кардіальні зв'язки при утворенні захисних рухових умовних рефлексів здійснюються за допомогою симпатичних нервів.

Це припущення підтверджується також підсиленням симпатикотропного характеру умовнорефлекторних змін електрокардіограми при виключенні атропіном системи блукаючого нерва.

Класичними дослідженнями І. П. Павлова було встановлено, що імпульси, які йдуть по підсилюючих волокнах симпатичного нерва до серця, підвищують трофіку серцевого м'яза і тим самим збільшують його збудливість і поліпшують проведення імпульсів у ньому. Очевидно, ці зміни фізіологічних властивостей серцевого м'яза і знаходять свій вираз у змінах електрокардіограми при подразненні симпатичного нерва.

Симпатикотропні умовнорефлекторні зміни електрокардіограми в наших дослідах, а саме — зменшення інтервалу $P-Q$, що свідчить про прискорення передачі імпульсів від передсердь на шлуночки (Л. В. Фогельсон), і збільшення зубця T , що, за даними А. Ф. Самойлова і М. Г. Удельнова, є ознакою підсилення трофічних процесів у серцевому м'язі, також можуть бути результатом такого трофічного впливу симпатичного нерва.

Отже, слід припустити, що кора півкуль головного мозку бере участь не лише в регуляції ритму скорочень серця, а впливає також і на процеси обміну речовин в міокарді, на трофіку тканин серця, на фізіологічні властивості серцевого м'яза.

Висновки

- Перерізання *ansa Vieussensii* зменшує, але цілком не виключає впливів симпатичного нерва на серце. Умовнорефлекторні зміни в зубцях і інтервалах електрокардіограми мають такий самий симпатикотропний характер, як і до перерізання, тільки слабше виражений.

- Умовнорефлекторні зміни в електрокардіограмі при виключенні системи блукаючого нерва атропіном мають різко виражений симпатикотропний характер.

- В умовнорефлекторних захисних рухових реакціях вплив кори головного мозку на серце здійснюється переважно через симпатичну іннервацію.

ЛІТЕРАТУРА

- Бехтерев В. М. и Миславский Н. А., О влиянии мозговой коры и центральных областей мозга на давление крови и деятельность сердца, Архив психиатрии, нейрологии и судебной психопатологии, т. VIII, № 3, Харьков, 1886, стор. 1.
- Быков К. М., Кора головного мозга и внутренние органы, М.—Л., 1947.
- Данилевский В. Я., Исследования физиологии головного мозга, Харьков, 1876.
- Делов В. Е., Материалы к электрофизиологической характеристике кортико-висцеральных взаимодействий, Труды Военно-морской медицинской академии, т. XVII, 1949, стор. 117.
- Дехтярь Г. Я., Электрокардиография, Медиздат, М., 1951.
- Климов А. Ф., Акаевский А. И., Системная анатомия домашних животных с основами гистологии, вып. 7, Изд-во колхозн. и совхозн. литер.. М.—Л., 1934.
- Ланг Г. Ф., Вопросы патологии кровообращения и клиники сердечнососудистых болезней, вып. 1, 1936.
- Павлов И. П., Центробежные нервы сердца, дисс. на степень доктора медицины, СПБ, 1883.
- Павлов И. П., К иннервации сердца (четвертое сообщение), Полн. собр. трудов, Изд-во АН СССР, т. 1, 1940, стор. 232.
- Павлов И. П., Усиливающий нерв сердца, Там же, стор. 248.

Петрова Е. Г., Влияние коры головного мозга на функциональное состояние сердечной мышцы, Труды научной сессии, посвященной памяти И. П. Павлова, Л., 1942, стор. 48.

Самарин Г. А., Образование условных рефлексов на введение строфантина в связи с вопросом о действии его на сердце через Ц.Н.С., Там же, стор. 64.

Самойлов А. Ф., Электрокардиограммы, СПБ, 1908.

Удельнов М. Г. и Яковлев А. И., Генезис зубца *T* электрокардиограммы сердца, сообщение I. Влияние ионных соотношений в крови и перфузате на зубец *T*, Физiol. журн. СССР, т. XXX, в. 3, № 3, 1941, стор. 313.

Филиппова А. Г., Изменения электрокардиограммы под влиянием условно-рефлекторных раздражителей, Врачебное дело, № 5, 1953, стор. 392.

Фогельсон Л. В., Основы клинической электрокардиографии, Медиздат, М.—Л., 1929.

Вінницький медичний інститут,
кафедра нормальної фізіології

Анализ рефлекторной дуги условного рефлекса на сердце

Е. П. Топчиева

Резюме

Работами советских физиологов, применивших метод условных рефлексов для изучения функциональных связей между корой головного мозга и сердцем, установлено, что кора больших полушарий оказывает влияние как на ритм сердечных сокращений, так и на проведение возбуждения в сердечной мышце.

В лаборатории К. М. Быкова были изучены пути осуществления кортикальных влияний на сердечную мышцу в условно-рефлекторных реакциях, выработанных на основе безусловного действия некоторых фармакологических агентов (морфия, нитроглицерина и др.). Как показала Е. Г. Петрова, эти влияния проводятся преимущественно через парасимпатические нервы. Несомненный интерес должно было представить изучение кортико-кардиальных связей в условно-рефлекторных реакциях других типов, например, при защитных условных рефлексах.

В этой связи и было предпринято настоящее исследование. Его целью являлось изучение путей кортикальных влияний на сердце при образовании условных защитных двигательных рефлексов.

Исследования проведены на трех собаках.

Безусловным раздражителем являлся индукционный электрический ток, условным — звук электромагнитного прерывателя, дающего 44 колебания в 1 сек. Для определения функциональных изменений в сердце при образовании условных рефлексов пользовались методом электрокардиографии. С целью исключения влияния симпатического нерва на сердце у двух собак с обеих сторон была перерезана *ansa Vieusseni*. Влияние блуждающего нерва выключалось атропином (1 мл 0,001%-ного раствора сернокислого атропина под кожу).

Раздражение индукционным электрическим током у всех трех собак вызывало двигательную реакцию и однотипные изменения в электрокардиограмме. Эти изменения заключаются в укорочении интервалов *R—R* и *P—Q*, уменьшении величины зубца *R* и увеличении зубцов *P* и *T*. Подобные изменения в зубцах и интервалах электрокардиограммы были нами воспроизведены в условном рефлексе.

Укорочение интервала *R—R* свидетельствует об учащении ритма сердечных сокращений; укорочение интервала *P—Q* указывает на уско-

рение передачи возбуждения с предсердий на желудочки (Л. В. Фогельсон). Увеличение зубца T (особенно по отношению к величине зубца R), по данным А. Ф. Самойлова и М. Г. Удельнова, отражает усиление процессов обмена веществ в тканях сердца.

Все перечисленные изменения в зубцах и интервалах электрокардиограммы, как указывают Г. Ф. Ланг, Л. В. Фогельсон и Г. Я. Дехтярь, наступают при усилении симпатических влияний на сердце.

На основании этого следовало предположить, что при условных оборонительных двигательных рефлексах влияние коры на ткани сердца осуществляется через симпатическую иннервацию.

С целью исключения влияний симпатического нерва на сердце у двух собак была перерезана *ansa Vieusseuxii* с обеих сторон. После перерезки подключичной петли на электрокардиограмме обнаружилось уменьшение симпатических влияний на сердце: интервал $R-R$ удлинился, величина зубцов P и T уменьшилась.

Однако раздражение индукционным электрическим током, так же как и действие условного агента, вызывает симпатикотропные изменения в электрокардиограмме оперированных собак, выражавшиеся в укорочении интервала $R-R$ и увеличении зубца T . Таким образом, перерезка *ansa Vieusseuxii* уменьшает, но полностью не исключает симпатикотропных условнорефлекторных изменений в электрокардиограмме. Наличие этих изменений после перерезки подключичной петли объясняется тем, что у собаки ветви симпатических узлов, расположенных каудальнее звездчатого узла, идут непосредственно к сердцу, минуя *ansa Vieusseuxii* (А. Ф. Климов и А. И. Акаевский), и сохраняются при ее перерезке.

Влияния блуждающего нерва на сердце собак выключались атропином. Условнорефлекторные изменения в зубцах и интервалах электрокардиограммы после атропинизации тождественны с безусловнорефлекторными и свидетельствуют об усилении симпатических влияний на сердце: интервалы $R-R$ и $P-Q$ укорочены, интервал $S-T$ приподнят над изо-потенциальной линией, зубец T увеличен по сравнению с зубцом R .

Приведенные данные позволяют сделать заключение, что кортикальные влияния на сердце в условнорефлекторных реакциях рассматриваемого типа выражаются не только в изменении ритма сердечных сокращений (укорочение интервала $R-R$), но и в изменении функционального состояния сердечной мышцы (увеличение зубцов P и T и укорочение интервала $P-Q$) и осуществляются преимущественно через симпатическую иннервацию.