

До питання про аферентні шляхи шлунка

Н. В. Братусь

В раніше опублікованих дослідженнях, проведених за допомогою електрофізіологічного методу, ми вивчали закономірності інтероцептивних впливів з шлунка на кору головного мозку (1956, 1957). Метою цієї роботи є визначення нервових шляхів, якими імпульси з шлунка досягають вищих відділів центральної нервової системи.

В літературі є дуже суперечливі дані про те, в яких нервах проходять вісцеральні аферентні волокна і до якого відділу нервової системи їх слід віднести. Частина авторів вважає, що в складі блукаючих нервів є чутливі волокна внутрішніх органів (Н. П. Симановський, 1881; Бейн, Ірвінг, Суїнг, 1935; І. Н. Гончаров, 1945; С. Б. Фінкельбрандт, 1953; Ю. Н. Петровський, 1954, та ін.). Поряд з цим деякі автори надають великого значення симпатичним нервам у проведенні чутливих вісцеральних імпульсів (Л. Ф. Дмитренко, 1916; І. М. Джаксон, 1949; В. І. Лебедєва, 1955). В останній час на підставі даних, здобутих експериментально-морфологічним методом, дедалі більшого поширення набуває точка зору, що чутливі волокна внутрішніх органів є звичайними задньокорінцевими волокнами. Такого погляду додержуються гістоморфологи школи Б. І. Лаврентьєва (Є. К. Плєчкова, 1948; Т. А. Григор'єва, 1949), а також Б. А. Долго-Сабуров (1944), Д. М. Голуб, (1952, 1956). Водночас Н. Г. Колосов (1952) твердить про наявність особливих аферентних вегетативних волокон.

Слід відзначити, що електрофізіологічний метод ще недостатньо використовується для вивчення нервових механізмів інтероцептивних зв'язків. Вивчення аферентних шляхів електрофізіологічним методом здебільшого зводиться до відведення струмів дії від окремих нервових відгалужень, що іннервують той чи інший орган (Едріан, 1933; Тауер, 1933; В. Є. Делов, 1953; В. А. Алексеєв, 1952; О. Н. Зам'ятіна, 1957).

Для визначення електрофізіологічним методом шляхів, якими в кору головного мозку надходять аферентні імпульси від того чи іншого органу, доцільно контролювати вплив подразнення цього органу на електричну активність кори головного мозку в умовах послідовного виключення нервових провідників, в складі яких припускається наявність додцентрових волокон. Користуючись цим прийомом, ми й досліджували аферентні шляхи шлунка.

Методика досліджень

Досліди проведені на 66 кролях. Підготовча операція провадилась під глибоким ефірним наркозом за 1—1,5 год. до початку досліду і полягала в трепанациї черепа в потиличній, іноді лобній ділянці, а також у введенні в шлунок через черевну порожнину гумового балона, з'єднаного із системою для механічного подразнювання. Силу подразнення вимірювали в міліметрах рт. ст. Для реєстрації електричної активності кори головного мозку був застосований катодний осцилограф з реостатно-

ємкісним посилювачем. Посилення було таким, що напруга в 100 мкв реєструвалась у вигляді зубця заввишки в 1 см. Відведення було біполярним, за допомогою спеціально сконструйованих платинових електродів, вмонтованих в пробку з плексиглазу.

На початку кожного досліду встановлювали «фон» електричної реакції кори мозку на подразнення шлунка і визначали поріг подразнення. Потім під глибоким ефірним наркозом перерізали нервові провідники, в яких відшукували аферентні волокна, а через 30 хв.—1 год. знову досліджували електричну реакцію кори головного мозку при роздуванні шлунка. До і після перерізань застосовували подразнення однакової сили. Це давало можливість уловлювати тонкі зміни в електричній реакції кори після виключення окремих аферентних шляхів. Таким методом ми дослідили роль блукаючих, черевних і діафрагмальних нервів, а також задніх корінців спинного мозку в чутливій іннервації шлунка.

Результати дослідження

Визначаючи участь блукаючих нервів у чутливій іннервації шлунка, ми передусім вирішили встановити, чи є аферентні волокна шлунка в

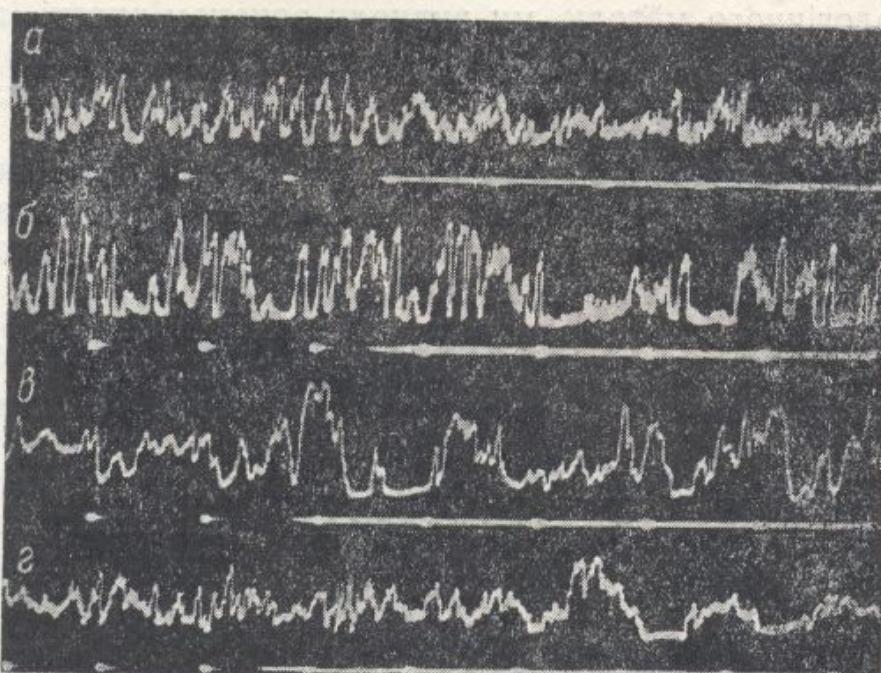


Рис. 1. Електрокортикоограма правої потиличної ділянки кролика.

a — при подразненні шлунка тиском у 12 мм рт. ст. (до ваготомії); *b* — при подразненні шлунка тиском у 12 мм рт. ст. після двобічного перерізання блукаючих нервів на шиї; *c* — при подразненні шлунка тиском у 15 мм рт. ст. (після ваготомії на шиї); *d* — при наступному подразненні шлунка тиском у 20 мм рт. ст.

Слабкий ефірний наркоз.

Відмітка часу на всіх рисунках 1 сек. (білі крапки).

Відмітка подразнення позначається безперервною білою смужкою

шийних відділах блукаючих нервів, тобто чи проходять аферентні волокна шлунка на всьому протязі блукаючих нервів. Тоді як одні автори (Гарпер, Суїнг, Софольк, 1935) твердять про наявність аферентних вісцеверталльних волокон у шийних відділах п. vagi, інші автори (В. М. Черніговський, 1943; А. І. Іванов, 1945) на підставі власних даних заперечують таку можливість. З метою уточнення цього питання ми поставили 10 дослідів з ваготомією на шиї.

Як ілюстрацію наводимо електрокортикоограми одного з дослідів цієї серії. Як видно з рис. 1, *a*, до ваготомії подразнення шлунка невеликої сили, тиском в 12 мм рт. ст., в першу секунду викликає значне пригнічення основного ритму електрокортикоограми потиличної ділянки. Після цього амплітуда і частота хвиль на деякий час стають нормальними, але на четвертій секунді подразнення знову розвивається виражене пригнічення електричної активності, що триває протягом усього подразнення.

На рис. 1, *b* наведена електрокортикоограма після перерізання блукаючих нервів. Роздування шлунка тієї ж особи не викликає змін в ритмів і амплітудах коливань, але на третьій секунді електрокортикоограма під час роздування шлунка в стані «спокійної» активності кори і більш вираженою (рис. 1, *c*). Реакція проявляється після ваготомії (рис. 1, *d*), це приводить до зменшення амплітуди коливань.

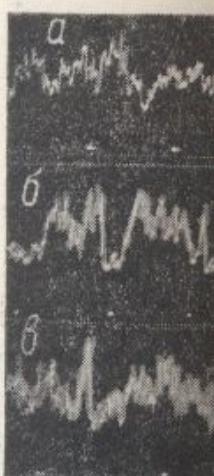


Рис. 2. Електрокортикоограма правої потиличної ділянки кролика.

a — при подразненні шлунка тиском в 20 мм рт. ст.; *b* — при подразненні шлунка тиском в 28 мм рт. ст.

чисто механічного походження. Важливим є те, що вираженість основного ритму не спостерігається в електрокортикоограмах, яка полягає в зменшенні амплітуди коливань, а не в зміні їх частоти.

Аналізуючи результати дослідів, ми виявили, що вираженістю ефекту від подразнень залежить від величини подразнень шлунка. Так, залежно від результату, який ми спостерігаємо, можна відрізняти чотири відділи блукаючих нервів.

Цікаво було з'ясувати, які зміни в електрокортикоограмах відбуваються після ваготомії. Якщо блукаючі нерви в складі блукаючих нервів, то після ваготомії зникає електрична активність кори. Після перерізання цих нервів зникає електрична активність кори, але відсутність аферентних імпульсів з блукаючих нервів, що відбувається після ваготомії, відсутній.

З рис. 2, *b* видно, що після ваготомії зникає електрична активність кори, але відсутність аферентних імпульсів з блукаючих нервів, що відбувається після ваготомії, відсутній.

рудалась
тою спе-
цифічною
кори моз-
ку, що від-
повідає ефір-
ним волокнам
шлунка, однак
одній кори
важко від-
межити роль
спинного

шлунка,
шлунка в

волокн
втори
пісце-
нігов-
вують
дос-
в цієї
микої
вічен-
Після
але
нігні-
ення.

На рис. 1, б наведена електрокортикограма, зареєстрована у того ж кролика після перерізання обох блукаючих нервів на шиї. В цих умовах роздування шлунка тієї ж сили, тиском на 12 мм рт. ст., викликало зовсім незначні зміни ритмів кори; на другій секунді від початку подразнення низькочастотні коливання потенціалу великої амплітуди були загальмовані, але на третій секунді виникають хвили основного ритму, і електрокортикограма під час подразнення нічим не відрізняється від зареєстрованої в стані «спокою». Не викликає істотних змін електричної активності кори і більш сильне подразнення — тиском в 15 мм рт. ст. (рис. 1, в). Реакція проявляється у поглибленні дихання. Як видно з рис. 1, в, це приводить до виникнення дихальних хвиль, на нашу думку,

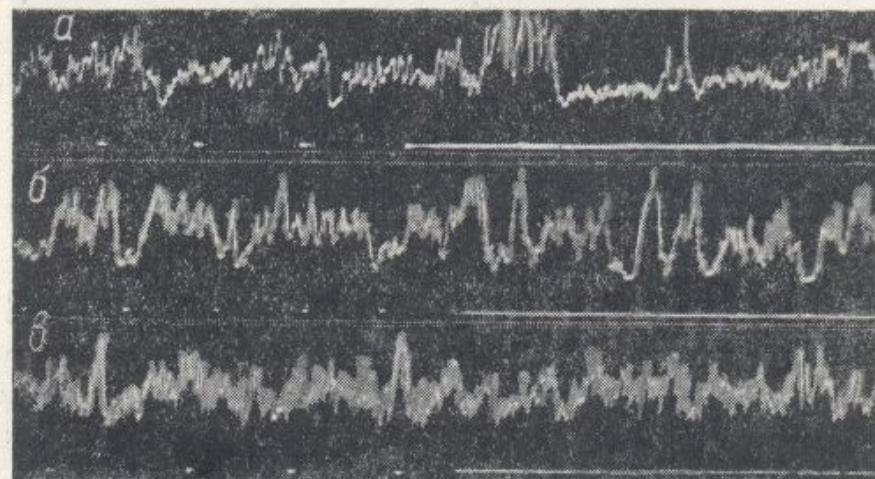


Рис. 2. Електрокортикограма правої потиличної ділянки кролика.

а — при подразненні шлунка тиском у 18 мм рт. ст. (до ваготомії);
б — при подразненні шлунка тиском у 28 мм рт. ст. після двобічної ваготомії під діафрагмою; в — при подразненні шлунка тиском у 35 мм рт. ст.

чисто механічного походження. Змін же в амплітуді чи характері основного ритму не спостерігається. Однак, коли було застосовано подразнення шлунка тиском в 20 мм рт. ст., спостерігалася чітка зміна електрокортикограми, яка полягала в різкому пригніченні основного ритму і подекуди в повному його зникненні (рис. 1, г).

Аналізуючи результати наведеного досліду, можна сказати, що найбільш вираженим ефектом ваготомії на шиї є зменшення впливів слабких подразнень шлунка на електричну активність кори мозку. Вплив подразнень великої сили після ваготомії на шиї не змінюється. Такий результат, який ми спостерігали у 8 дослідах з 10, свідчить про наявність в складі шийних відділів блукаючих нервів аферентних волокон шлунка.

Цікаво було з'ясувати, чи всі чутливі волокна, які виходять з шлунка в складі блукаючих нервів, проходять на всьому протязі цих нервів, чи частина їх є тимчасовим супутником п. vagi. З цією метою були поставлені досліди з перерізанням блукаючих нервів у черевній порожнині під діафрагмою. Якщо більшість аферентних волокон, що виходять з шлунка в складі блукаючих нервів, справді відгалужується по ходу цих нервів, то після ваготомії під діафрагмою інтероцептивний вплив на електричну активність кори зменшиться в значно більшій мірі, ніж після перетинання цих нервів на шиї. Якщо ж блукаючі нерви — єдиний шлях аферентних імпульсів з шлунка, то вплив на електрокортикограму буде повністю усунений.

З рис. 2, б видно, що після двобічної ваготомії під діафрагмою електрична реакція кори відсутня навіть при сильному подразненні шлунка тиском в 28 мм рт. ст. Незначна зміна (пригнічення) електричної ак-

тивності кори мозку відзначалася лише наприкінці дуже сильного подразнення шлунка, тиском в 35 мм рт. ст. (рис. 2, в). Між тим до перерізання блукаючих нервів подразнення шлунка вдвое меншої сили, тиском у 18 мм рт. ст., приводило до чіткого гальмування основного ритму. Отже, після vagotomії під діафрагмою біоелектрична реакція кори на подразнення шлунка стає значно слабшою, ніж після vagotomії на шиї. Це дає підставу для висновку, що в черевній частині п. vagi міститься більше аферентних волокон шлунка, ніж у шийному відділі цього нерва. Од-

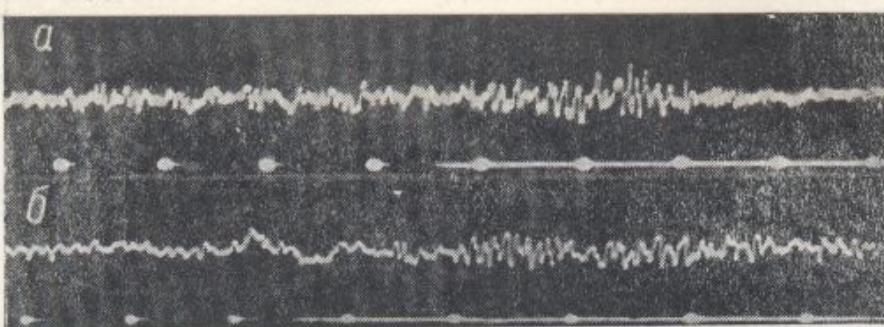


Рис. 3. Електрокортікограма правої лобної ділянки кро-
дика.

a — при подразненні шлунка тиском у 30 мм рт. ст. (до спланхнотомії); *b* — при подразненні шлунка тиском у 30 мм рт. ст. після двобічного перерізання черевних нервів під діафрагмою. Слабкий ефірний наркоз.

нак те, що після ваготомії під діафрагмою вплив з шлунка на електрокортиограму повністю не усувається, вказує на наявність аферентних волокон шлунка поза блукаючими нервами, в складі інших нервових провідників. Такими провідниками можуть бути черевні нерви.

Наступна серія наших дослідів була присвячена визначеню ролі черевних нервів у проведенні чутливих імпульсів з шлунка. Як ілюстрацію наводимо електрокортікограми одного з таких дослідів. Перша електрокортікограма (рис. 3, а) демонструє електричну реакцію кори лобної ділянки на подразнення шлунка тиском в 30 мм рт. ст. до спланхнотомії. Як видно, це подразнення після короткого латентного періоду викликає значне посилення ритмів кори; через 2 сек. воно змінюється пригніченням електричної активності. Наступна електрокортікограма (рис. 3, б) була зареєстрована через 30 хв. після перерізання обох черевних нервів під діафрагмою. В цьому випадку подразнення шлунка тієї ж сили (тиском у 30 мм рт. ст.) викликає зміни електрокортікограми після тривалого прихованого періоду—наприкінці другої секунди. Посилення біострумів менш виражене, а наступного пригнічення ритмів кори зовсім не буває. Таким чином, спланхнотомія безсумнівно впливає на ефект подразнення механорецепторів шлунка, зменшуючи його. На цій підставі ми приходимо до висновку, що черевні нерви, поряд з блукаючими, містять аферентні волокна шлунка. Але, як показали наші досліди, перерізання блукаючих і черевних нервів недостатньо для повного виключення впливів з механорецепторів шлунка на електрокортікограму.

Додатковим перерізанням діафрагмальних нервів ми також не домуглися припинення біоелектричних реакцій кори при подразнюванні шлунка (рис. 4). Отже, частина аферентних волокон шлунка досягає центральної нервової системи, минаючи магістральні стовбури, в складі нервів меншого калібру.

Враховуючи вказівки ряду авторів, що чутливі волокна внутрішніх органів є соматичними задньокорінцевими волокнами, ми вирішили дослідити електрофізіологічним методом значення задніх корінців у проведенні аферентних імпульсів з шлунка. З цією метою нами була проведе-

на спеціальна серія дослідять до різних сегментів різання задніх корінців гравірування електричних рельс, як виключення впливі



Рис. 4. Електрики кролика пррт. ст. Переріз під діафрагмою

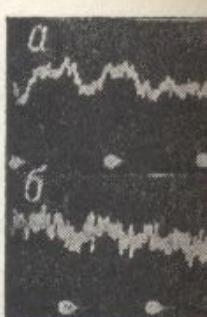


Рис. 5. Елек

кограму необхідно перерітати спинний мозок на каючих нерві на шї.

На рис. 5, а наведені від правої лобної ділянки цього грудного сегмента. ля тривалого латентного силення електричної активності були перерізані обидві більше не викликало зழчутливих волокон, які вихідчих, черевних, діафрагматичні, і лише невелика частина їх системи іншим шляхом довгастого мозку.

1. Сигналізація в корі здійснюється через великі
 2. Чутливі волокна це волокна проходить на всі

то по-
перері-
миском
у. От-
на по-
ї. Це
біль-
а. Од-

ктро-
рент-
вових

ролі
ілю-
єрша
кори
план-
поду
ться
сама
рев-
тієї
піс-
лен-
зов-
ект
таві
мі-
пере-
чен-
до-
нні
стає
заді

неїх
до-
ве-
де-

на спеціальна серія дослідів з виключенням задніх корінців, що належать до різних сегментів спинного мозку. Ці досліди показали, що перерізання задніх корінців грудних і поперекових сегментів приводить до ослаблення електричних реакцій кори на подразнення шлунка. Для повного ж виключення впливів з механорецепторів шлунка на електрокорти-

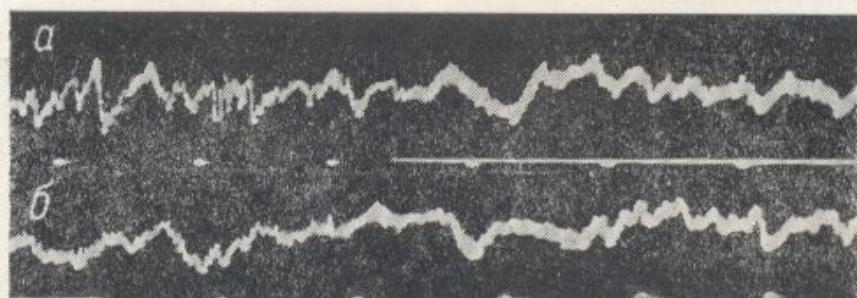


Рис. 4. Електрокортиограма правої потиличної ділянки кролика при подразненні шлунка тиском у 35 мм рт. ст. Перерізані з обох боків блукаючі і черевні нерви під діафрагмою та діафрагмальні нерви на шиї. Слабкий ефірний наркоз.

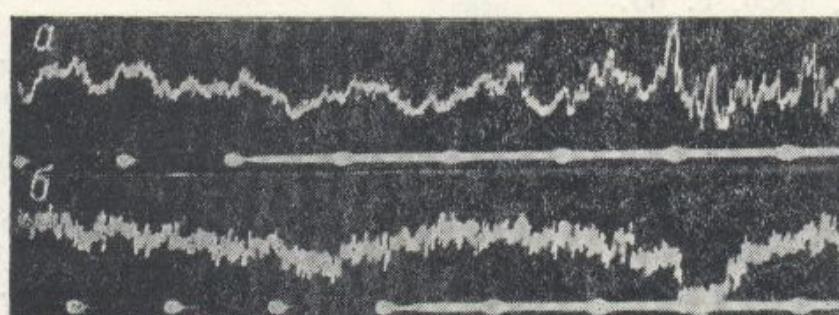


Рис. 5. Електрокортиограма правої лобної ділянки кролика.

а — при подразненні шлунка тиском у 38 мм рт. ст. (після перерізання спинного мозку між другим і третьим грудними сегментами); б — при подразненні шлунка тиском у 38 мм рт. ст. після додаткового перерізання блукаючих нервів на шиї з обох боків.

кограму необхідно перерізати задні корінці від T_3 до L_3 включно або перетягти спинний мозок на рівні T_3 і поряд з цим перерізати обидва блукаючі нерви на шиї.

На рис. 5, а наведена електрокортиограма кролика, зареєстрована від правої лобної ділянки після перерізання спинного мозку на рівні третього грудного сегмента. Подразнення шлунка тиском у 38 мм рт. ст. після тривалого латентного періоду приводить у цих умовах до деякого посилення електричної активності кори головного мозку. Коли ж додатково були перерізані обидва блукаючі нерви на шиї, подразнення шлунка більше не викликало змін в електрокортиограмі. Отже, головна маса чутливих волокон, які виходять з шлунка в складі різних нервів (блукаючих, черевних, діафрагмальних), досягає спинного мозку через задні корінці, і лише невелика частина цих волокон досягає центральної нервової системи іншим шляхом — проходить у складі блукаючих нервів до довгастого мозку.

Висновки

1. Сигналізація в кору головного мозку від інтерорецепторів шлунка здійснюється через велику кількість аферентних провідників.
2. Чутливі волокна шлунка є в складі блукаючих нервів: частина цих волокон проходить на всьому протязі блукаючих нервів, інша ж частина:

аферентних волокон шлунка міститься лише в черевному відділі блукаючих нервів, відгалужуючись від них у грудній порожнині.

3. В складі черевних нервів також виявлені аферентні волокна шлунка; однак ці волокна вступають у спинний мозок через задні корінці і тому їх слід розглядати як звичайні спінальні волокна, трофічними центрами яких є спинномозкові ганглії.

4. Головна маса чутливих провідників шлунка досягає центральної нервової системи — спинного мозку — через задні корінці, від третього грудного до третього поперекового включно; частина ж аферентних волокон шлунка в складі блукаючих нервів проходить у довгастий мозок.

ЛІТЕРАТУРА

- Алексеев В. А., Труды IV научной сессии ВММА, 1952, с. 290.

Братусь Н. В., Физиол. журнал СССР, т. XIII, 1956, с. 232.

Братусь Н. В., Фізіол. журн. АН УРСР, т. III, № 3, 1957, с. 3.

Гончаров И. И., О висцеральных рефлексах с кишечника, Изд-во ВММА, Л., 1945.

Голуб Д. М., сб. «Вопросы морфологии перифер. нервной системы», Изд-во АН БССР, 1953, с. 5.

Голуб Д. М., Научн. сессия, посвящ. 35-летию Минского мединститута, Тезисы докладов, 1956, с. 60.

Григорьев Т. А., Успехи соврем. биол., т. XXVIII, в. 1—4, 1949, с. 134.

Делов В. Е., Киселев П. А., Адамович Н. А., Замятин О. Н., Вопросы физиологии и морфологии центр. нервной системы, Изд-во АМН СССР, 1953, с. 31.

Джаксон И. М., сб. «Нервно-гумор. регуляция деятельности желудочно-кишечн. тракта», ВИЭМ, 1949, с. 278.

Дмитренко Л. Ф., О рефлексе со стороны желудка на кровообращение и дыхание, дисс., Одесса, 1916.

Долго-Сабуров Б. А., Труды ВММА, т. III, ч. 2, 1944, с. 114.

Замятин О. Н., Физиол. журн. СССР, XIII, № 5, 1957, с. 441.

Иванов А. И., Рефлексы с интерорецепторов пищевода и желудка, ВММА, 1945.

Лебедева В. И., Вопросы физиологии интероцепции, в. I, 1952, с. 273.

Плечкова Е. К., Сб. «Морфология чувствит. иннервации внутр. органов», Изд-во АМН СССР, 1948, стр. 163.

Петровский Ю. А., Максимович, Сердюк Е. Н., Бюлл. экспер. биол. и мед., XXXVIII, 7, 1954, с. 3.

Симановский Н. П., К вопросу о влиянии раздражения чувствительных нервов на отправление и питание сердца, дисс., СПб, 1881.

Финкельбрандт С. Б., Участие блуждающ. нерва в иннервации кишечника, авторефер. дисс., М., 1953.

Черниговский В. Н., Афферентные системы внутренних органов, ВММА, Киров, 1943.

Adrian E. D., J. Physiol., v. 79, № 1—4, 1933, p. 332.

Bain W., Irving I. a. McSwiney B., J. Physiol., v. 84, 1935, p. 323.

Nagreg A., McSwiney B. a. Suffolk S., J. Physiol., v. 85, 1935, p. 267.

Tower S. S., J. Physiol., v. 78, 1933, p. 225.

Надійшло до редакції
30. IX 1957 р.

К вопросу об афферентных путях желудка

Н. В. Братусь

Резюме

В наших предыдущих исследованиях при помощи электрофизиологического метода были изучены закономерности интероцептивных влияний с желудка на кору головного мозга (1956, 1957). Целью настоящей работы являлось выяснение нервных путей, по которым происходит передача

импульсов от желудка в кишечник, изменение электрических механорецепторов желудка и кишечника—блуждающих, чувствительных к давлению и тяжести, корешков, относящихся к

Результаты наших з афферентных проводников спинной мозг от III грудного. Центростремительные ве блуждающих нервов; ч аго нерва при прохождении задних корешков в спинноможении блуждающих нервов волокна желудка имеются, нако, вступают в спинной ет рассматривать как обычными которых являются сп

On the Affe

In the author's previous experiments it was to ascertain the nerve which pass to the cerebral trical responses of the rabbit. The mechanoreceptors was in the vagus, splanchnic roots, belonging to various

The results of our experiments
conducted on the stomach
roots from the third thoracic
nerve. The afferent fibres of the stomach
fibres branch off from the vagus
into the composition of the
pass throughout the length
of the stomach.
The efferent fibres of the stomach
fibres, however, enter the
should therefore be considered
of which are the spinal

импульсов от желудка в кору головного мозга. Для этого исследовалось изменение электрических реакций коры мозга кролика при раздражении mechanoreцепторов желудка после выключения различных нервных проводников—блуждающих, чревных, диафрагмальных нервов, а также задних корешков, относящихся к различным сегментам спинного мозга.

Результаты наших экспериментов показали, что основная масса афферентных проводников желудка вступает через задние корешки в спинной мозг от III грудного до III поясничного сегментов включительно. Центростремительные волокна желудка обнаружены также в составе блуждающих нервов; часть этих волокон отвечается от блуждающего нерва при прохождении его в грудной полости и вступает в составе задних корешков в спинной мозг. Другая часть проходит на всем протяжении блуждающих нервов до продолговатого мозга. Чувствительные волокна желудка имеются и в составе чревных нервов. Эти волокна, однако, вступают в спинной мозг через задние корешки и потому их следует рассматривать как обычные спинальные волокна, трофическими центрами которых являются спинномозговые ганглии.

On the Afferent Pathways of the Stomach

N. V. Bratus

Summary

In the author's previous investigations (1956, 1957), the laws of interoceptive influences from the stomach on the cerebral cortex were studied by means of the electrophysiological method. The aim of the present research was to ascertain the nerve pathways, along which impulses from the stomach pass to the cerebral cortex. For this purpose, the change in the electrical responses of the rabbit cerebral cortex on stimulation of the gastric mechanoreceptors was investigated after excluding various nerve conductors—the vagus, splanchnic, phrenic nerves as well as the posterior nerve roots, belonging to various segments of the spinal cord.

The results of our experiments showed that the basic mass of afferent conductors of the stomach enter the spinal cord through the posterior nerve roots from the third thoracic to the third lumbar segments inclusively. Afferent fibres of the stomach were also found in vagus nerves; some of these fibres branch off from the vagus nerve as it passes through the thorax and enter into the composition of the posterior roots in the spinal cord, and others pass throughout the length of the vagus nerve to the oblongata. The sensitive fibres of the stomach are also found within the splanchnic nerves. These fibres, however, enter the spinal cord through the posterior roots and they should therefore be considered ordinary spinal fibres, the trophic centres of which are the spinal ganglia.