

Вплив подразнення механорецепторів шлунково-кишкового тракту на умовно- і безумовнорефлекторне слиновиділення у собак

Повідомлення II. Вплив подразнення механорецепторів прямої кишки на умовнорефлекторне слиновиділення

А. П. Костроміна

У раніше опублікованому повідомленні (А. П. Костроміна, 1958) були наведені дані, які показують, що під впливом механічних подразнень ілеоцекальної ділянки тонкого кишечника перебіг умовних слиновидільних харчових рефлексів значно порушується. Ступінь цього порушення залежав від сили механічного подразнення.

Не менший інтерес становило з'ясування значення механічних подразнень ампулярної частини прямої кишки, яка, за даними багатьох авторів, відзначається наявністю значної кількості чутливих елементів.

Спостереження за перебігом умовнорефлекторної діяльності тварин в умовах застосування різної сили й особливо різної тривалості механічних подразнень прямої кишки в літературі майже не наведені (крім окремих даних І. Т. Курцина, Н. А. Мойсеевої).

Це повідомлення ґрунтується на експериментальних даних, одержаних при вивченні впливів подразнень ампули прямої кишки на умовнорефлекторну діяльність і дихання тварин.

Методика досліджень

Дослідження провадилися на трьох собаках з фістулами привушних слинних залоз, за Павловим—Глінським. У собак була вироблена система позитивних і негативних екстероцептивних умовних рефлексів, відставлених на 30 сек.: позитивних — на дзвоник, світло — Д-25 (25-свічкова лампа), шкірно-механічне подразнення стегна — Д-15 (15 дотиків за 30 сек.) і негативних — на шкірно-механічне подразнення плеча — Д-15 (Лорд, Бельчик). У Барса були вироблені позитивні умовні рефлекси на дзвоник, світло і метроном (М-120). Диференцировка у Барса не вироблялась. Як інтероцептивне подразнення прямої кишки було застосоване роздування тонкостінного гумового балончика під контролем ртутного манометра.

Спостереження за періодом запізнювання і величиною умовних рефлексів при подразнюванні ампули прямої кишки провадилось при підвищенні тиску в балончику: в одній групі дослідів до 20—30, в другій — до 60 і в третій — до 100 мм рт. ст. при тривалості подразнення в 30, 60, 90 сек.

При цій тривалості подразнення була можливість перекривати інтероцептивним подразненням вплив лише одного з компонентів стереотипу.

Поряд з реєстрацією умовнорефлекторного слиновиділення в більшості дослідів провадилися записи дихальних рухів тварин. Типи вищої нервової діяльності визначали за малим стандартом (М. С. Колесников і В. А. Трошихін), при цьому Лорд виявився твариною сильного типу з переважанням і більшою рухомістю гальмівного процесу. Барс характеризувався слабкістю гальмівного процесу із значним переважанням процесу збудження. У Бельчика тип нервової діяльності не визначали.

Результати досліджень

Досліди, проведені із застосуванням подразнень ампули прямої кишки відносно слабкої сили, показали, що умовнорефлекторне слиновиділення під час інтероцептивних подразнень у всіх піддослідних собак змінювалося. Характер цих змін у різних тварин був неоднаковий. Подразнення інтерорецепторів ампули прямої кишки протягом 30 сек. тиском в 20—30 мм рт. ст. у Бельчика викликало збільшення всіх умовних рефлексів. Ступінь зміни умовнорефлекторного слиновиділення на застосовані умовні подразники був неоднаковий. Більш значне підвищення умовнорефлекторного слиновиділення при інтероцептивному подразненні спостерігалось на звуковий подразник (дзвоник — 162%), ніж на шкірно-механічний («касалка» — 107%) і світловий (Л-25 — 108,3%).

У Барса при слабкому подразненні прямої кишки спостерігалось збільшення звукових умовних рефлексів (дзвоник, метроном) (128 і 120%), світловий змін не зазнав.

У Лорда поряд із збільшенням світлового (129,5%) і шкірно-механічного (134%) рефлексів звуковий виявився дещо зниженим (84%).

Подовження тривалості дії слабого подразнення ампули прямої кишки до 60 сек. (перші 30 сек. до початку дії умовного подразника і другі 30 сек. одночасно з умовним подразником) також сприяло зміні позитивних і негативних екстероцептивних умовних рефлексів. У Барса при 60-секундному подразненні прямої кишки умовний світловий рефлекс виявився збільшеним у порівнянні з нормою до 132,5% (за норму було взято середню величину слиновиділення з 3—4 дослідів на даний умовний подразник, розміщений в тому самому місці в стереотипі).

Звукові умовні рефлекс у Барса були дещо нижчими, ніж звичайно (на дзвоник — 84%, на метроном — 91%). У решти тварин при інтероцептивних подразненнях протягом 60 сек. відзначено пригнічення умовнорефлекторного слиновиділення на всі умовні подразники.

Дальше збільшення тривалості подразнення прямої кишки до 90 сек. викликало у всіх тварин гальмування умовних рефлексів. Умовний світловий рефлекс у Барса виявився загальмованим до 90,3%, у Лорда до 80% норми.

Отже, у різних тварин відзначається неоднаково виражена залежність переходу інтероцептивних впливів, що стимулюють умовнорефлекторне слиновиділення, в гальмуючі від тривалості дії інтероцептивних подразнень. У одних тварин (Лорд, Бельчик) такий перехід відбувався з подовженням тривалості інтероподразнення раніше, ніж у інших (Барс).

Як зазначено вище, ми провадили спостереження за зміною дихання тварин. Аналіз одержаних пневмограм показав, що застосування тиску в 20—30 мм рт. ст. для подразнення прямої кишки протягом 30, 60 і 90 сек. не викликало помітних змін у диханні; амплітуда дихальних рухів і середній рівень дихальної кривої змін не зазнали.

Посилення подразнення прямої кишки тиском до 60 мм рт. ст. приводило у всіх собак до зменшення умовнорефлекторного слиновиділення. Як і в попередніх дослідах, необхідно відзначити неоднаковий ступінь змін умовних рефлексів, що мають своїм джерелом різні аналізатори.

Відмінність полягала в тому, що умовні світлові рефлекс виявилися загальмованими менше, ніж звукові і шкірно-механічні (табл. 1)

Таблиця 1

Умовнорефлекторне слиновиділення при інтероцептивних подразненнях ампули прямої кишки (60 мм рт. ст. протягом 30 сек.)

Кличка собаки і умовний подразник	Умовнорефлекторне слиновиділення (в краплях)		
	норма	під час інтероподразнень	в % до норми
Барс			
Дзвоник	15,5	12,0	77,4
Світло (Л-25)	10,0	8,0	80,0
М-120*	12,2	8,5	68,6
Лорд			
Дзвоник	13,6	9,0	55,1
Світло (Л-25)	8,4	6,0	71,4
К-15+**	10,7	7,0	65,4

* М-120—120 ударів метронома за хвилину.

** К-15+—позитивна „касалка“—15 торкань за 30 сек.

Як видно з таблиці, подразнення прямої кишки (60 мм рт. ст. протягом 30 сек.) спричиняли більш значне зменшення звукових умовних рефлексів, ніж світлових.

Подовження тривалості дії цього механічного подразнення до 60 сек. поряд із зменшенням загальної кількості умовнорефлекторного слиновиділення викликало збільшення періоду запізнювання умовних рефлексів. Як виняток у Лорда в цих дослідах спостерігалася сталість періоду запізнювання умовного світлового рефлексу.

Слід відзначити, що при зазначеній тривалості подразнення інтерорецепторів світлові умовні рефлекси виявилися загальмованими дещо сильніше, ніж звукові. Така закономірність у ступені пригнічення умовних рефлексів спостерігалася у всіх тварин.

В табл. 2 показані зміни умовних рефлексів під впливом інтероцептивних подразнень на протязі 60 сек.

В результаті подовження тривалості подразника прямої кишки до 90 сек. при тій самій силі тиску (60 мм рт. ст.) гальмування умовних рефлексів посилювалося, що особливо виразно проявилася в дослідах з Лордом.

Поряд із зменшенням умовних рефлексів значно збільшилися періоди їх запізнювання. І в даній серії дослідів найбільш загальмованим виявився умовний світловий рефлекс.

В табл. 3 наведені дані про зміни умовних рефлексів у Лорда під впливом інтероцептивних подразнень (60 мм рт. ст. протягом 90 сек.).

Як видно з таблиці, поряд із зменшенням умовних рефлексів значно збільшилися періоди їх запізнення.

Аналогічні дані були одержані і в дослідах на інших собаках. Після механічних подразнень (60 мм рт. ст. протягом 90 сек.) інтерорецепторів прямої кишки іноді спостерігалася післядія, про що свідчило зменшення наступного в стереотипі умовного рефлексу (Барс, дослід № 253 від 10. V 1956 р.).

В результаті подразнення прямої кишки тиском в 60 мм рт. ст. спостерігалися зміни дихання тварин, які полягали в почастишанні

Таблиця 2

Умовнорефлекторне слиновиділення при інтероцептивних подразненнях прямої кишки (60 мм рт. ст. протягом 60 сек.)

Кличка собаки і умовний подразник	Період запізнювання умовних рефлексів (в сек.)		Умовнорефлекторне слиновиділення (в краплях)		
	норма	під час інтероподроздрень	норма	під час інтероподроздрень	в % до норми
Барс					
Дзвоник	2	4	14,6	11,0	75,3
Л-25	3	5	11,0	8,0	72,0
М-120	2	6	12,0	9,0	75,0
Лорд					
Дзвоник	2	6	13,5	7,5	55,5
Л-25	5	5	8,0	4,0	50,0
К-15+	4	9	10,3	5,5	53,3

Таблиця 3

Умовнорефлекторне слиновиділення у Лорда при інтероцептивних подразненнях (60 мм рт. ст. протягом 90 сек.)

Умовний подразник	Період запізнювання умовних рефлексів (в сек.)		Умовнорефлекторне слиновиділення (в краплях)		
	норма	під час інтероподроздрень	норма	під час інтероподроздрень	в % до норми
Дзвоник	3	7	14	6	42,0
Л-25	3	11	9	3	33,3
К-15+	3	7	12	6	50,0

дихання, підвищенні середнього рівня дихальної кривої і зменшенні амплітуди дихальних рухів (рис. 1).

Застосування в наступних дослідах сильніших подразнень ампули прямої кишки (100 мм рт. ст.) привело у всіх тварин до ще більшого гальмування умовнорефлекторного слиновиділення. Гальмівний ефект виявився як у зменшенні загальної кількості виділеної слини, так і в збільшенні періоду запізнювання умовних рефлексів.

Умовнорефлекторний ефект у цих дослідах знизився майже вдвоє і в порівнянні з нормою становив у Барса на світло тільки 45,4%, на метроном — 57,1% і на дзвоник — 42,2%.

Періоди запізнювання умовних рефлексів у цього ж собаки збільшилися так: на світло — з 2,2 до 9 сек., на метроном — з 2,5 до 4 сек. і на дзвоник — з 2,5 до 9 сек.

Аналогічні дані були одержані і в дослідах з іншими собаками. В результаті подовження дії інтероподрозника (100 мм рт. ст.) до 60 сек. його вплив на умовнорефлекторне слиновиділення піддослідних собак ще більше посилювався.

Подовження тривалості подразнення прямої кишки до 90 сек. викликало посилення гальмування умовнорефлекторного слиновиділення,

іноді аж до цілковитого його пригнічення (Бельчик, дослід № 210 від 18. VI 1955 р.).

При такій тривалості подразнення прямої кишки виразно проявився взаємозв'язок між силою подразнення інтерорецепторів і величиною умовних рефлексів, утворених на умовні подразники різної фізіологічної сили.

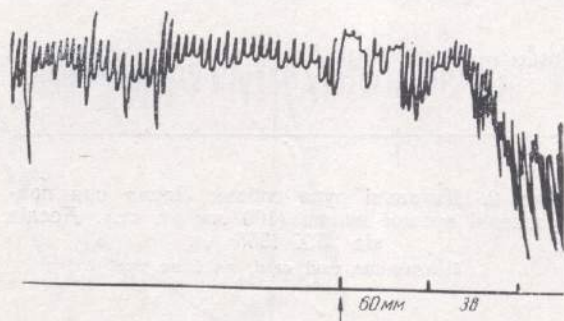


Рис. 1. Дихальні рухи собаки Барса при подразненні прямої кишки (60 мм рт. ст.). Дослід від 18. VI 1955 р.

На верхній кривій — дихальні рухи; на нижній лінії — відмітка моменту подразнення рецепторів.

Так, у дослідах над усіма собаками найбільш пригніченим виявився умовний світловий рефлекс. Майже в усіх випадках поряд із зменшенням кількості умовнорефлекторного слиновиділення відзначалося збільшення періодів запізнювання умовних рефлексів (табл. 4).

Таблиця 4

Залежність умовнорефлекторного слиновиділення від інтерорецептивних подразнень (100 мм рт. ст. протягом 90 сек.)

Кличка собаки і умовний подразник	Період запізнювання умовних рефлексів (в сек.)		Умовнорефлекторне слиновиділення (в краплях)		
	норма	під час інтеропродразнень	норма	під час інтеропродразнень	в % до норми
Барс					
Дзвоник	2	3	14,7	5	34,0
Л-25	4	3	8,0	2	25,0
М-120	2	5	11,0	4	36,3
Лорд					
Дзвоник	4	6	13,0	3	23,0
Л-25	4	10	16,0	1	6,2
К-15 +	2	4	15,0	3	20,0

При застосуванні для подразнення прямої кишки тиску в 100 мм рт. ст. (протягом 90 сек.) в деяких випадках спостерігалася післядія, що виражалася у зменшенні інших у стереотипі умовних рефлексів, проте наступного дня післядії не помічалася. У Бельчика в зміні умовних рефлексів проявилися ті ж закономірності, що і в інших тварин.

При застосуванні даної сили інтероподразнень спостерігались і значні зміни дихання. У Лорда сильне подразнення інтероцепторів викликало почастищення дихання (рис. 2). У Барса зміни в диханні виражалися в підвищенні середнього рівня дихальної кривої і зменшенні дихальних рухів (рис. 3).

Посилення подразнення прямої кишки у Бельчика викликало па-

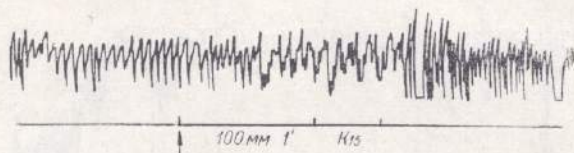


Рис. 2. Дихальні рухи собаки Лорда при подразненні прямої кишки (100 мм рт. ст.). Дослід від 25.X 1955 р.

Позначення такі самі, як і на рис. 1.

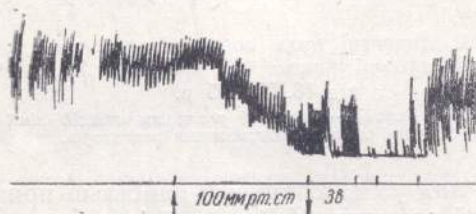


Рис. 3. Дихальні рухи собаки Барса при подразненні прямої кишки (100 мм рт. ст.) Дослід від 27.XII 1955 р.

Позначення такі самі, як і на рис. 1.

діння середньої лінії дихальної кривої із зупиненням дихання на 10—15 сек., після чого відзначалося почастищення дихання.

Як відзначено вище, в системі умовних рефлексів у Лорда і Бельчика поряд з позитивними умовними рефlekсами були і негативні. Досліди із застосуванням інтероцептивних подразників різної сили і тривалості показали, що як диференційовані, так і згашені на протязі досліду умовні рефлекси в незначній мірі розгальмовувались — до 2—3 крапель (дослід № 358).

З літературних даних відомо, що при механічних подразненнях шлунка різної сили можна відзначити як стимулюючий, так і гальмуючий вплив на вищу нервову діяльність (І. А. Булигін, Н. А. Мойсєєва, І. Т. Курцин та ін.). Однак деякі автори вказують тільки на гальмуючий вплив на умовні рефлекси з шлунка і стимулюючий вплив з дванадцятипалої кишки (С. І. Гальперін та Г. Н. Прибиткова).

Щодо впливів з інтероцепторів прямої кишки відомо (І. Т. Курцин, 1938), що подразнення прямої кишки гумовим балончиком, наповненим повітрям (300 см^3), не викликало зміни умовних рефлексів. Більш сильні подразнення (500 см^3 повітря) викликали гальмування умовних рефлексів.

В наших дослідах була можливість у більш широкому плані простежити перебіг умовних рефлексів під впливом механічних подразнень не тільки різної сили, а й різної тривалості.

Так були одержані дані, які свідчать, що характер і ступінь інтероцептивних впливів залежить від ряду факторів. Зокрема, в наших

дослі
лення
сили
води
І
ни у
цепт

носно
нення
ли пі
довж
них р
Б
тягом
впли
крив
І
тивни
від ф
роцеп
С
викли
подра
серед
вало
спост
рефл
сильн
Л

2—Фізіо

дослідах чітко проявилася залежність умовнорефлекторного слиновиділення від застосованої сили інтероцептивних подразнень. Збільшення сили подразнення ампули прямої кишки з 20—30 до 100 мм рт. ст. приводило до перетворення стимулюючих впливів у гальмуючі.

Проте, як показали наведені в статті дані, ступінь і характер зміни умовних рефлексів залежали також від тривалості подразнення рецепторів прямої кишки. Ця залежність проявилася і в дослідах з від-

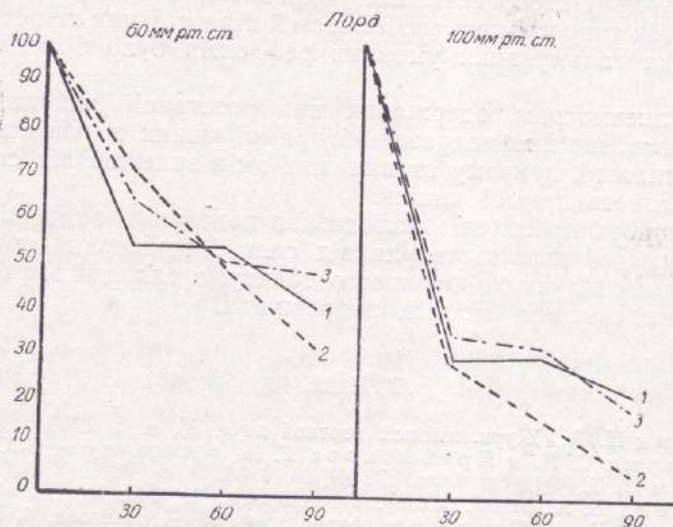


Рис. 4. Умовнорефлекторне слиновиділення при інтероцептивних подразненнях різної тривалості у собаки Лорда. По горизонталі — тривалість подразнення в секундах; по вертикалі — процент умовного слиновиділення в порівнянні з нормою:

1 — ефект дзвоника; 2 — ефект світла; 3 — ефект «касалки».

носно слабкими подразненнями інтерорецепторів. Так, слабкі подразнення (20—30 мм рт. ст.) при застосуванні протягом 30 сек. викликали підвищення умовних рефлексів. Подразнення тієї ж сили, але подовжені до 60 і 90 сек., супроводжувались уже загальмуванням умовних рефлексів.

Більш сильні подразнення прямої кишки (60 і 100 мм рт. ст.) протягом 30, 60 і 90 сек. поступово викликали посилення гальмуючих впливів на умовнорефлекторне слиновиділення. Останнє ілюструється кривими, наведеними на рис. 4.

При тій самій силі подразнення прямої кишки напрям інтероцептивних впливів на вищу нервову діяльність може бути різний залежно від фізіологічної сили умовних рефлексів, застосованих на фоні інтероцептивних подразнень.

Слабкі подразнення (20—30 мм рт. ст. протягом 30 сек.) частіше викликали підвищення умовних рефлексів на сильні (звукові) умовні подразники, ніж на слабкі (світлові). Застосування інтероподразнень середньої сили (60 мм рт. ст. протягом 30 сек.) в більшій мірі гальмувало сильніші умовні рефлекси, а при тривалості подразнення в 90 сек. спостерігалось зворотне, тобто в більшій мірі пригнічувались умовні рефлекси на світло, ніж на дзвоник. Досліди із застосуванням більш сильних подразнень (100 мм рт. ст.) дали аналогічні результати.

Ми вважаємо, що посилення умовних рефлексів під впливом слаб-

ких інтероцептивних подразнень є наслідком сумачії в корі головного мозку екстероцептивних і інтероцептивних імпульсів.

Гальмування умовних рефлексів при середніх (60 мм рт. ст.) і сильних (100 мм рт. ст.) механічних подразненнях прямої кишки — результат позамежного гальмування та індуктивних відношень у корі головного мозку.

Наведені дані свідчать про те, що ступінь впливу на вищу нервову діяльність при інтероцептивних подразненнях прямої кишки залежить також від типологічних особливостей піддослідних тварин (у Лорда і Бельчика гальмування умовних рефлексів було більшим, ніж у Барса).

Аналіз пневмограм, одержаних при реєстрації дихальних рухів тварин, показав, що при подразненні прямої кишки розвивались помітні зміни в диханні, причому ступінь цих змін залежав від сили механічних подразнень прямої кишки.

Таким чином, проведені дослідження показують залежність умовнорефлекторної діяльності тварин від сили і тривалості подразнення однієї з ділянок шлунково-кишкового тракту, а також і від фізіологічної сили застосованих умовних подразників.

ЛІТЕРАТУРА

- Булыгин И. А., Журн. высшей нервной деят., V, в. 5, 1955.
 Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н., Физиол. журн. СССР, 21, 1936.
 Куцин И. Т., Физиол. журн. СССР, 25, 1938.
 Лебедева В. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 4, 1949.
 Моисеева Н. А., Труды Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, I, 1952, с. 406.
 Костромина А. П., Физиол. журн. АН УРСР, IV, 4, 1958.

Київський держ. університет ім. Т. Г. Шевченка, Надійшла до редакції
 кафедра фізіології тварин і людини 18. VIII 1958 р.

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця
 Академії наук УРСР,
 лабораторія вищої нервової діяльності
 і нервової трофіки

Влияние раздражения механорецепторов желудочно-кишечного тракта на условно- и безусловнорефлекторное слюноотделение у собак

Сообщение II. Влияние раздражения механорецепторов прямой кишки на условнорефлекторное слюноотделение

А. П. Костромина

Резюме

В настоящем сообщении изложен экспериментальный материал, посвященный изучению зависимости условнорефлекторной деятельности собак от силы и длительности механического раздражения ампулы прямой кишки.

Интероцептивные раздражения прямой кишки осуществляли раздражением тонкостенного резинового баллончика под контролем ртутного манометра. Давление воздуха в баллончике в одних случаях повышалось до 20—30, в других — до 60 и в третьих — до 100 мм рт. ст. Продолжительность действия раздражения в опытах была различна (30, 60 и 90 сек.).

Проведенные исследования показали, что степень и характер изменения условных рефлексов, отставленных на 30 сек., зависели от силы и длительности применяемых интероцептивных раздражений, а также от физиологической силы условных раздражителей. С увеличением силы и длительности механических раздражений наблюдался переход от стимулирующих влияний к тормозящим.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что степень влияния на условные рефлексы при интероцептивных раздражениях прямой кишки зависит также от типологических особенностей подопытных животных (у Лорда и Бельчика торможение условных рефлексов было большим, чем у Барса).

Отмечено, что при раздражениях прямой кишки наступали заметные изменения дыхания, зависящие от силы механических раздражений прямой кишки.

Effect of Stimulation of the Gastroenteric Mechanoreceptors on Conditioned and Unconditioned Reflex Salivation in Dogs

Communication II. Effect of Stimulation of the Rectal Mechanoreceptors on Conditioned Reflex Salivation

A. P. Kostromina

Summary

The present communication presents experimental data dealing with the question of the dependence of conditioned reflex activity in dogs on the strength and duration of mechanical stimulation of the ampulla recti.

The interoreceptive stimulation of the rectum was effected by inflating a thin rubber bulb regulated by a mercury manometer. The air pressure in the bulb rises in some cases up to 20—30, in other cases up to 60 and in some cases up to 100 mm of mercury. The duration of the stimulation in the experiments varied (30 sec., 60 sec., 1 min. 30 sec.).

The experiments conducted showed that the degree and nature of the changes in conditioned reflexes delayed by 30 sec. depended on the strength and duration of the applied interoreceptive stimulations, on the physiological force of the conditioned stimulators and the typological features of the animals. With an increase in the strength and duration of the mechanical stimuli, a transition was noted from a stimulating effect to an inhibitory one. The change in respiration depended on the strength of the mechanical stimuli of the rectum.