

## Перебіг відновних процесів у тварин різних типів вищої нервової діяльності

О. М. Фуголь

Кафедра нормальної фізіології Харківського медичного стоматологічного інституту

І. П. Павлов надавав великого значення інтенсивності відновних процесів в організмі як фактору, що забезпечує після напруженої діяльності нормальний рівень працездатності органів і всього організму. Він неодноразово повертався до цієї проблеми і підкреслював важливість таких досліджень. На першому етапі павловські дослідження завершилися відкриттям посилюючого нерва серця — цієї «потужної піддойми», що відновлює серцеву діяльність.

Видатні нові ідеї були висловлені й обгрунтовані Павловим в період проведення досліджень травних залоз — це роботи по вивченню відновних процесів у слинних залозах. Експериментальне обгрунтування висунутих ним наукових висновків і положень І. П. Павлов дав у класичній праці «Баланс азоту в слинній підщелепній залозі під час роботи (матеріали до вчення про відновлення функціонуючої залозистої тканини)». Основна ідея цієї праці і досі не тільки не втратила свого значення, але висуває багато нових питань, які потребують дальшої глибокої розробки.

У своїй праці І. П. Павлов висуває нові завдання перед фізіологією як наукою, покликаною вивчати не тільки зміни органу або цілого організму при напруженій діяльності, спричиненій подразненням, — це є тільки однією стороною життєвих процесів, — він водночас різко й одверто ставить питання про необхідність вивчати відновні процеси, які він назвав «зворотною стороною життєвих процесів». При цьому І. П. Павлов вказує на те, що залозиста тканина є хорошим об'єктом для таких досліджень.

В працях з проблеми вищої нервової діяльності питання про відновлення функціонального стану нервової системи після напруженої діяльності дістає дуже широке висвітлення як у вченні про патологію вищої нервової діяльності після перенапруження основних нервових процесів, так і в ученні про типи.

Вчення про типи вищої нервової діяльності будується на визначенні балансу основних процесів і на різній працездатності, а звідси і різному характері відновлення коркових нервових процесів.

Ряд співробітників І. П. Павлова — М. К. Петрова, П. С. Купалов, Г. В. Фольборт, Н. А. Подкопаєв, Ф. Б. Майоров та ін. — дали експериментальне обгрунтування для розуміння розвитку відновних процесів кори великих півкуль.

Проблема відновлення дістала детального розвитку на прикладі залозистої тканини в дослідженнях Г. В. Фольборта та його співробітників. У цих дослідженнях були встановлені основні закономірності роз-

витку процесів стомлення і відновлення. Були встановлені й окремі положення взаємодії між процесами виснаження і відновлення.

В наших роботах ми керувались неодноразовими висловлюваннями І. П. Павлова про взаємовідношення між основними нервовими процесами та процесами виснаження і відновлення під час діяльності органів.

Ми поставили перед собою завдання з'ясувати вплив типу нервової системи на перебіг відновних процесів після різних втручань у дослідах при вивченні вищої нервової діяльності (методом умовних рефлексів), зокрема вивчити вплив типологічних особливостей вищої нервової діяльності на перебіг процесів відновлення в слинних залозах при безумовних харчових подразненнях за методом Г. В. Фольборта.

Для вивчення перебігу процесів відновлення у різних собак у них насамперед визначали тип вищої нервової діяльності за секреторною харчовою методикою, коли, як відомо, критерієм функціонального стану вищих нервових елементів є кількість виділюваної слини. Випробування працездатності нервових елементів і вивчення процесу відновлення умовнорефлекторної діяльності провадилися різними прийомами. Найбільш вдалою формою дослідження цього процесу виявилось дворазове застосування як окремих подразників, так і повне повторення всього стереотипу експерименту при строго визначеній тривалості досліду, а також подовження часу ізольованої дії умовного подразника.

Ми обрали ці форми дослідження відновних процесів тому, що вони особливо близько стосуються, головним чином, подразнювального процесу. При цьому ми завжди мали на увазі, що будь-який дослід із застосуванням умовних і безумовних подразників, повторений кілька разів, укладається у певну систему, і тому будь-які впливи, що стосуються подразнювального або гальмівного процесу, можуть спричинитись до порушення визначеного характеру працездатності, до порушення виробленого стереотипу. Дальше застосування цього стереотипу дає можливість судити не тільки про напруження подразнювального процесу, а й про його рухомість.

Одержані дані дозволяють зробити висновок про різний характер і швидкість відновних процесів у тварин різних типів нервової системи. Ці відмінності виявляються як щодо аналізатора, який був підданий посиленому напруженню, так і щодо сусідніх пунктів.

У тварин слабого типу нервової системи відновлення нормальної умовнорефлекторної діяльності як у коркових елементах, що зазнавали перенапруження, так і в інших пунктах кори відбувається повільно. Відновлення умовнорефлекторної діяльності у цих тварин звичайно спостерігається не раніше, ніж на восьмий день, а у деяких тварин слабого типу процес відновлення умовних рефлексів затягується і триває до 15 днів і навіть більше.

У собак сильного типу (урівноважених і збудливих) випробування такого характеру не викликають перенапруження подразнювального процесу. Зміни умовнорефлекторної діяльності проявляються тільки в одному аналізаторі і до того ж дуже короткочасно. Відновлення нормальної умовнорефлекторної діяльності відзначається вже на другий або третій день, а зміцнення стану відновленості настає дуже швидко, досягаючи і навіть перевищуючи звичайні величини умовних рефлексів.

Методом умовних рефлексів нам вдалося встановити різну виснажливість і різну відновлюваність коркових елементів у собак різного типу при зміні звичного навантаження, тобто при пред'явленні підвищених вимог до працездатності коркових елементів.

Маючи тварин з добре встановленою працездатністю коркових елементів, ми досліджували на цих тваринах процеси виснаження і віднов-

лення  
нення  
мість  
ня, а  
вміст  
І. П.  
діяль  
ного  
неясн  
систе  
Г  
про т  
ракте  
новив  
вових  
ного  
В  
вої ді  
корко  
залоз  
гулюю  
чення  
ності.  
В  
них х  
10—20  
що ха  
одном  
У  
подраз  
сліду  
с л а б  
ня скл  
До  
них за  
ні за з  
виділь  
ностей.  
функці  
буваєт  
у перес  
У  
дільно  
відзнач  
мально  
трації  
Ве  
Пе  
трації  
виснаж  
Др  
рівнян  
Трет  
джуван

лення функції слинних залоз, застосовуючи безумовні харчові подразнення. Показником функціонального стану слинних залоз служила кількість слини, що виділилась на певне строго дозоване харчове подразнення, а також якісні зміни слини, тобто трофічні зміни, визначувані за вмістом азоту або твердого залишку.

На різних етапах розвитку вчення про вищу нервову діяльність І. П. Павлов неодноразово висловлював думку, що закономірності діяльності кори, зокрема закономірність замикання умовнорефлекторного зв'язку, можуть служити ключем до пізнання багатьох ще неясних сторін діяльності нижчих відділів центральної нервової системи.

Г. В. Фольборт, спираючись на павловське вчення про патологію і про типи вищої нервової діяльності, а також на підставі даних, які характеризують розвиток процесів виснаження у тварин різних типів, встановив наявність схожості між закономірностями перебігу основних нервових процесів збудження і гальмування та окремими фазами трофічного процесу.

В наших дослідженнях при розробці вчення про типи вищої нервової діяльності, побудованого на різній функціональній виснажливості коркових елементів з одночасним зіставленням виснажливості слинних залоз у тварин різних типів, одержано чітке уявлення не тільки про регулюючу роль кори великих півкуль у трофічних процесах, а й про значення для їх перебігу типологічних особливостей вищої нервової діяльності.

Вивчення концентрації слини у тварин різних типів при короткочасних харчових подразненнях, повторно застосовуваних з проміжками в 10—20 хв., прийнятих за норму, дає цілком виразне уявлення про те, що характер перебігу трофічних процесів і здатність зберігати їх на одному рівні у тварин різних типів неоднакова.

У собак сильного типу при застосуванні тих самих харчових подразників з однаковими проміжками між ними на протязі одного досліду в складі слини спостерігаються незначні коливання. У собак слабого типу точно при такій самій постановці досліду коливання складу слини від однієї порції до другої дуже великі.

Досліджуючи розвиток процесів функціонального виснаження слинних залоз при безперервному безумовному харчовому їх подразнюванні за зміною концентрації слини, отже, вивчаючи трофічну фазу слиновидільного процесу, ми встановили, що крім ряду основних закономірностей, властивих тваринам обох типів (сильного і слабого), процес функціонального виснаження у собак різного типу нервової системи відбувається по-різному, але особливо виразно проявляється відмінність у перебігу відновних процесів.

У собак сильного типу відновлення трофічної фази слиновидільного процесу відбувається рівномірно і на третій день можна вже відзначити помітні стійкі ознаки відновленості. Повернення до нормальної працездатності здійснюється через стадію підвищеної концентрації слини, коли вміст азоту в слині перевищував норму.

Весь період відновлення можна поділити на три стадії.

Перша стадія характеризується появою великих коливань концентрації слини і може бути названа стадією несталого балансу процесів виснаження і відновлення.

Друга стадія відзначається підвищеною концентрацією слини в порівнянні з нормою і підвищеною працездатністю.

Третя стадія характеризується тим, що концентрація слини, досліджувана за вмістом азоту або твердого залишку, повертається до нор-

мальних для даної тварини при даному подразнику показників; це — стадія повної відновленості.

Процес відновлення трофічної фази слиновиділення у собак слабого типу значно відрізняється від описаного перебігу відновного процесу у собак сильного типу.

У тварин слабого типу в перші дні після досліду з тривалим харчовим безумовним подразненням, тобто в перші дні відновлення, можна в окремих порціях слини відзначити відсутність азоту або різке зниження його вмісту, а також твердого залишку. Процес відновлення у цих собак затягується на більш значний час, ніж у собак сильного типу. Перша стадія нестійкого балансу процесів виснаження і відновлення значно довша і триває п'ять-шість днів. Отже, для тварин слабого типу характерною є затяжна стадія нестійкого балансу між процесами виснаження і відновлення діяльності слинних залоз. Друга стадія наднормальної працездатності відсутня або проявляється в дуже слабкій формі та із запізненням. Нарешті, третя стадія відновлення настає через дев'ять-десять днів, а у деяких тварин затягується на значно триваліший час.

Всі наші дослідження з питання виснаження і відновлення свідчать про те, що функціональний стан слинної залози — периферичного органу — в основному визначається співвідношенням між збудженням і гальмуванням у вищих коркових елементах. На прикладі діяльності слинних залоз ми можемо відзначити, що підтримання динамічної рівноваги між процесами виснаження і відновлення у тварин різних типів проходить по-різному. У одних тварин — сильного типу — це є справжня динамічна рівновага; у інших — слабого типу — про справжню динамічну рівновагу, власне, і говорити не можна, оскільки характерною для них ознакою є постійно невірноважений стан у діяльності органу, який проявляється великими коливаннями його працездатності.

В дальших дослідженнях ми стали на шлях ускладнення експериментів при вивченні синтетичної діяльності кори великих півкуль головного мозку в регуляції відновних процесів, приєднавши до дослідження цих процесів на травній системі ще й вивчення при цьому стану судинних рефлексів.

Тому при проведенні дослідів над собаками із заздалегідь визначеними типами вищої нервової діяльності при застосуванні короткочасних і тривалих харчових подразнень, тобто дослідів по виснаженню і відновленню слинних залоз, ми одночасно вивчали і судинні реакції за рівнем кров'яного тиску.

При цьому було встановлено, що реакції судинної системи при харчових подразненнях як короткочасних, так і тривалих мають різний характер у тварин різних типів нервової системи. У собак сильних типів із сильним подразнювальним процесом тривале харчове подразнення незмінно викликає значне підвищення кров'яного тиску, яке прогресує під час досліду і змінюється його падінням в кінці досліду. А у тварин слабких типів спостерігається лише незначне підвищення кров'яного тиску на початку і зниження його при досить сильному харчовому подразненні.

При вивченні перебігу відновних процесів у дослідях на судинній системі виявився також певний паралелізм між функціональним станом слинних залоз і відновленням кров'яного тиску.

У собак сильного врівноваженого типу кров'яний тиск скоріше приходить до норми, ніж у сильних тварин з переважанням подразнювального процесу. У собак слабого типу протягом дуже тривалого часу спостерігається тенденція до зниження кров'яного тиску під час досліду, а

відновлення судинних реакцій звичайного типу настає через значно триваліший час.

На підставі великої кількості дослідів, проведених на різних тваринах, ми можемо твердити, що падіння кров'яного тиску в дослідах із застосуванням безумовних харчових подразнень завжди пов'язане з ослабленням подразнювального процесу в корі великих півкуль головного мозку. Проте ми помітили, що поряд з певною подібністю в перебігу відновних процесів у травній і судинних системах є і свої особливості, що стосуються кожної системи. В наших дослідах ми бачили, що діяльність слинних залоз раніше повертається до норми, ніж нормалізується підвищений кров'яний тиск.

Досліди з безумовними харчовими подразненнями (за методом Г. В. Фольборта) розглядаються нами як тривалий і складний комплексний подразник, до якого входять не тільки безумовні харчові подразнення, а й ряд умовних. До їх числа належать: обстановка досліду, маніпуляції, пов'язані з проведенням досліду, тривалість досліду, інтервали між застосовуваними подразниками та інші моменти. Наші уявлення з цього питання збігаються з положеннями, висловленими К. М. Биковим, про те, що у нормальних тварин «чистих» безумовних рефлексів, здійснюваних нижніми відділами центральної нервової системи, можна сказати, не існує.

Наш спосіб дослідження, виділяючи нібито на перший план безумовне подразнення, разом з тим показує неможливість відмежування його від маси умовних подразників, які включаються в дослід.

Нашими дослідями встановлено, що відновлення порушеного рівня кров'яного тиску, а також діяльності слинних залоз настає тільки після того, як відновлюється баланс процесів збудження і гальмування в корі великих півкуль головного мозку; при цьому строки відновлення залежать від типологічних особливостей вищої нервової діяльності. Короткочасні сильні подразнення різними харчовими речовинами можуть викликати підвищення кров'яного тиску, але при нормальному балансі основних процесів у корі великих півкуль вирівнювання кров'яного тиску настає дуже швидко.

Тривале харчове подразнення, особливо повторюване кілька днів підряд, може викликати серйозні порушення балансу основних нервових процесів у корі великих півкуль, внаслідок чого і затримується розвиток відновних процесів. При цьому виявляється, що нормальна концентрація слини на триразове п'ятихвилинне харчове подразнення відновлюється раніше і тільки після цього повертається до норми рівень кров'яного тиску.

Отже, при порушенні балансу основних нервових процесів змінюється інтегративна діяльність кори великих півкуль, відбувається порушення супідрядної діяльності різних центрів, а звідси можливе виникнення застійних осередків збудження, які дають гіпертонічні або гіпотонічні реакції.

Надійшла до редакції  
9. V 1960 р.