

До питання про механізм впливу кори головного мозку на дихальні рухи

Д. О. Кочерга

*Відділ фізіології дихання Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
Академії наук УРСР, Київ*

Питання про роль кори головного мозку в координації дихальних рухів є предметом численних досліджень, починаючи з праці В. Я. Данилевського, який у 1874 р. вперше показав, що подразнення електричним струмом кори головного мозку в зоні *gyrus suprasylvius* викликає у кішок і собак гальмування або повне припинення дихання. Це питання тісно пов'язане з проблемою про центральні механізми нервової координації фізіологічних функцій взагалі.

При експериментальному дослідженні характеру впливу кори головного мозку на дихання фізіологи застосовували різні методи, зокрема метод подразнення кори різними фізичними та хімічними агентами [3, 5, 11, 12, 13, 14, 17, 18, 20, 21, 22, 23] та екстирпації окремих ділянок або усієї кори [4, 10, 12, 27]. Було встановлено, що з кори головного мозку можуть бути викликані різноманітні зміни дихання: стимуляція і часткове або повне гальмування, зміни частоти, глибини і ритму дихання, виникнення періодичних форм дихання та ін. Зведені результати цих досліджень наведені в монографії В. М. Черніговського «Интероцепторы», 1960, стр. 273—282.

Важливі дані про значення кори головного мозку в пристосуванні дихання до умов функціонування організму були одержані за допомогою методу умовних рефлексів [2, 3, 10, 12]. Але дані, одержані різними дослідниками, характеризуються різноманітністю та неоднозначністю і, до цього часу дискусійним залишається питання про те, чи екіпотенціальна кора головного мозку в своїй здатності викликати зміни дихання, чи в ній існують спеціалізовані ділянки, що мають специфічне відношення до бульбарного дихального центра. В. М. Черніговський [15], М. В. Сергієвський [12, 13], Е. Ш. Айрапетьянц [1, 10] сформулювали положення про існування коркового аналізатора дихання, який функціонально становить частину інтероцептивного аналізатора.

В останнє десятиріччя, в зв'язку з впровадженням нових методів дослідження (реєстрація поза- та внутріклітинних біоелектричних потенціалів дихальних нейронів, електрографія дихальних м'язів, метод викликаних потенціалів, застосування нових фармакологічних речовин та ін.), досягнуті значні успіхи у вивченні функціональної організації дихального центра довгастого мозку та його аферентних та еферентних зв'язків з різними відділами центральної нервової системи, і зокрема, з корою головного мозку [7, 8, 9, 11, 13, 25, 26]. Оригінальні дані одержані про роль пропріоцепторів дихальних м'язів в саморегуляції дихальних рухів.

Уже давно відомо, що нормальне функціонування організму як єдиного цілого можливе лише при нерозривному зв'язку дихальної функції з іншими, особливо з кровообігом, локомоторною функцією, обміном речовин, який здійснюється на рефлекторній основі з участю вищих відділів центральної нервової системи. Однак питання про роль і значення різних відділів центральної нервової системи в регуляції дихання, про причинність такої регуляції і про механізми кореляції дихання з іншими функціями організму залишаються актуальними і недостатньо експериментально дослідженими.

При вивченні впливу кори головного мозку на дихальні рухи ми намагались доступними нам методами дослідити не лише сам характер впливу, але й питання, як він здійснюється — через бульбарні або через спінальні структури дихального центра, або через обидва ці ланцюги. Ми враховували специфічні особливості функціональної організації дихальної системи, а саме те, що її еферентний апарат (дихальні м'язи) належить до соматичної системи, генетично пов'язаний з локомоторною мускулатурою і має аферентне представництво в різних відділах центральної нервової системи, а аферентні впливи до дихального центра надходять переважно від інтероцепторів (каротидний синус, рецептори кардіоаортальної зони, рецептори розтягнення в легенях та ін.) та безпосередньо через кров. Дихальні м'язи, як відомо, крім забезпечення газообміну, беруть участь у здійсненні ряду інших функцій організму, як наприклад, у захисних дихальних рефlekсах, постуральних рефlekсах, утворенні мовної ритміки у людини та ін. Зокрема нас цікавило питання про взаємозв'язки між дихальними та локомоторними рухами. В зв'язку з цим ми шукали такі методичні прийоми дослідження, які давали б можливість одночасово реєструвати реакції, що відбуваються в дихальних та локомоторних м'язах і дозволили б судити, на яких рівнях центральної нервової системи здійснюється координація цих реакцій. Найбільш раціональним для розв'язання поставлених задач виявився метод багатоканальної електроміографії. За допомогою цього методу ми могли в певній мірі диференціювати процеси, які відбуваються на периферії — в дихальних м'язах і мотонейронах спинного мозку, що іннервують дихальні або локомоторні м'язи і процеси, що здійснюються в сегментарних та надсегментарних відділах центральної нервової системи.

Методика досліджень

Робота проведена в умовах гострого експерименту на 27 кішках. Тварин анестезували внутрічеревинним введенням розчину нембуталу (30—40 мг/кг) та укладали на живіт у підвісній люльці так, що передні кінцівки симетрично звисали, вільно торкаючись стола. Голову фіксували нерухомо за допомогою головотримача від стереотаксичного апарату. Розкривали череп в зоні лобної, скроневої та тім'яної долі лівої або правої півкулі. В деяких дослідках робили енуклеацію. Знімали тверду мозкову оболонку. При оголюванні мозку вживали заходів до запобігання крововтрати.

Подразнення кори мозку здійснювалось за допомогою біполярних срібних гудзикуватих електродів з амортизуючою спіралеподібною пружиною. Діаметр кінчика електрода 1 мм, міжелектродна відстань — 1—2 мм. Електроди закріплювались в шарнірному багаточленному тримачі, що давало можливість плавно переміщувати їх над ділянкою подразнення. Для подразнення застосовувались прямокутні імпульси від електронного стимулятора частотою 300 повторень в секунду, тривалість імпульсу — 1—2 мсек, при напрузі струму 3—12 в.

Відведення біоелектричних потенціалів від нейромоторних одиниць дихальних та локомоторних м'язів здійснювалось за допомогою голчатих коаксіальних електродів (Бухталь, 1957). Електричну активність досліджуваних м'язів реєстрували за допомогою триканального катодного електроміографа «Діза». Одночасно реєстрували електричні реакції вдихальних м'язів (діафрагма або зовнішній міжреберний м'яз), види-

хальних (внутрішній міжреберний або зовнішній косий м'яз живота) і м'язів передніх кінцівок із групи згиначів або розгиначів. В деяких дослідах поряд з записом електричної активності дихальних м'язів реєстрували і пневмограму.

Результати досліджень та їх обговорення

Застосовуючи метод одночасної реєстрації електричних реакцій дихальних та локомоторних м'язів, ми змогли здобути деякі дані, які дозволяють відзначити загальні риси в реакціях дихальних та локомоторних м'язів у відповідь на подразнення кори та, їх відмінності.

В основному ми реєстрували і порівнювали ефекти, що виникали на дихальних та локомоторних м'язах при подразненні кори мозку в

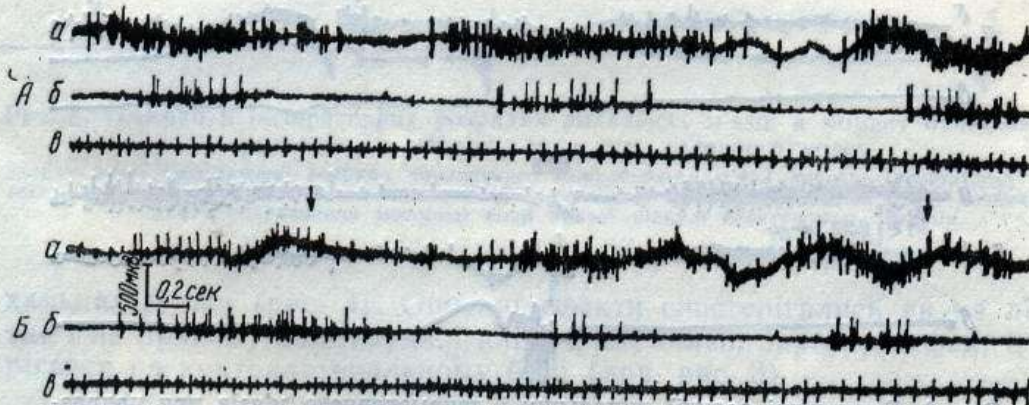


Рис. 1. Зміни електричної активності дихальних м'язів при подразненні електричним струмом кори головного мозку в ділянці орбітальної закрутки правої півкулі.

Значення осцилограм: а — електроміограма (ЕМГ) зовнішнього міжреберного м'яза (VIII міжребер'я справа); б — ЕМГ зовнішнього міжреберного м'яза (VIII міжребер'я зліва); в — ЕМГ розгинача передпліччя; А — вихідний фон, Б — при подразненні кори (позначено стрілками). Калібровка часу і амплітуди позначені на осцилограмах.

зоні аферентного представництва блукаючого нерва (ділянка задньої орбітальної закрутки [6, 15, 16, 17, 21]) та моторної кори в зоні хрестовидної борозни. Як відомо, при подразненні першої зони виникають різні зміни дихання (переважно гальмівного характеру), а з другої зони легко викликаються моторні ефекти на мускулатурі кінцівок та тулубі. За даними деяких дослідників [17, 23] в зоні хрестовидної борозни є аферентне представництво пропріоцептивної чутливості міжреберних м'язів та діафрагми.

Проведені нами досліди показали, що при подразненні електричним струмом кори головного мозку виникають різноманітні зміни в електрограмах дихальних м'язів залежно від локалізації подразнення та його інтенсивності.

На рис. 1 наведені осцилограми, на яких зареєстровані зміни електричної активності міжреберних м'язів при подразненні кори мозку в зоні задньої орбітальної закрутки. З осцилограм видно, що подразнення кори викликало різке зменшення інспіраторних залпів нейромоторних одиниць дихальних м'язів, причому цей ефект пов'язаний зі зменшенням кількості функціонуючих нейромоторних одиниць, а також зі зменшенням частоти їх розрядів. Будь-яких змін в діяльності м'яза кінцівки при цьому не зареєстровано (рис. 1, в).

Зміни в електричних реакціях дихальних м'язів при подразненні згаданої зони кори мозку виникали через 200—1000 мсек і зникали не зразу після припинення подразнення, а через якийсь час. Як правило ефекти гальмування дихання, або його тимчасове припинення ми спос-

терігали при подразненні струмом напругою 3—7 в. Краще ці ефекти виявились у слабо наркотизованих тварин. Слід відзначити, що в умовах цих дослідів змінювалась частота дихання або фази дихального циклу. Ці факти, на нашу думку, свідчать про те, що впливи з орбітальної кори в першу чергу позначаються на структурах бульбарного дихального центра, які зумовлюють ритмічну діяльність дихальних м'язів.

При подразненні певних ділянок моторної зони кори головного мозку були зареєстровані реакції, що виникають синхронно на локомотор-

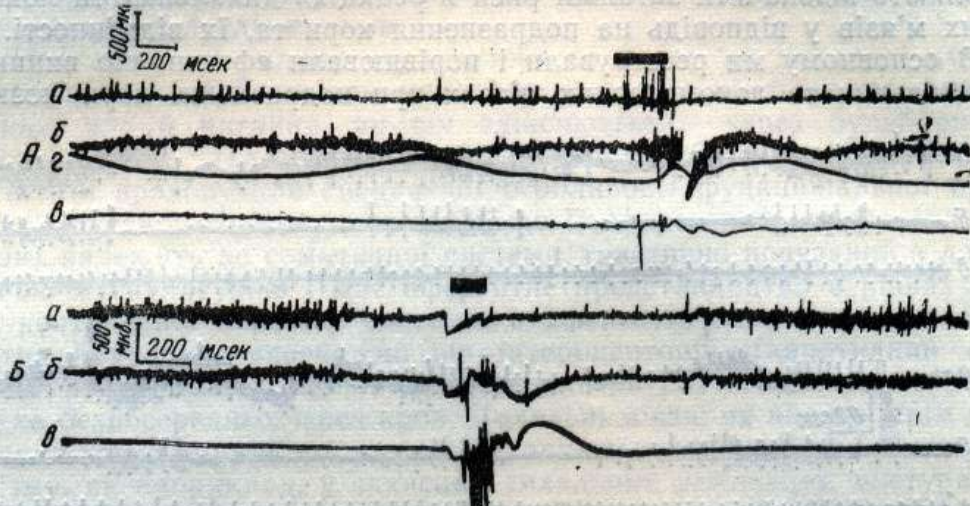


Рис. 2. Електричні реакції дихальних і локомоторного м'язів при подразненні моторної зони кори головного мозку у кішки.

Значення осцилограм: а — ЕМГ зовнішнього міжреберного м'яза (VIII міжребер'я справа); б — електроміограма зовнішнього міжреберного м'яза (VII міжребер'я зліва); в — ЕМГ двоголового м'яза плеча правої лапи; г — пневмограма (вдих вниз). Засвіти по лінії перфорації вгорі — подразнення кори лівої півкулі. Пояснення в тексті.

них і дихальних м'язах, причому на дихальних м'язах вони проявлялись незалежно від їх ритмічної діяльності, зумовленої імпульсами, що надходять від бульбарного дихального центра.

Електроміограми, наведені на рис. 2, А, Б, ілюструють ефекти короточасних подразнень моторної кори, нанесених в інспіраторну фазу (рис. 2, А) та в період між інспіраторними фазами (рис. 2, Б). Можна бачити, що нанесене в фазу інспірації подразнення спричинило виникнення розрядів нових нейромоторних одиниць міжреберних м'язів на іпсі- та контралатеральному боці грудної клітки щодо півкулі мозку, на яку наносилось подразнення та на контралатеральному м'язі передньої кінцівки. Латентний період цих реакцій майже однаковий для дихальних та локомоторних м'язів і становить 25—40 мсек.

Розряди нейромоторних одиниць припинились зразу ж після припинення подразнення.

На рис. 2, Б показано, що при нанесенні подразнення на моторну зону кори в період між інспіраторними залпами синхронно з розрядами нейромоторних одиниць двоголового м'яза плеча виникли розряди в нейромоторних одиницях міжреберного м'яза. Останній факт заслуговує на особливу увагу, оскільки він ілюструє можливість виникнення активності інспіраторного м'яза в той час, коли до нього не надходять імпульси від бульбарного дихального центра і свідчить про те, що дихальні м'язи крім іннервації від дихального центра мають ще і іннервацію, подібну до такої для локомоторних м'язів.

Подразнення моторної кори головного мозку спричиняло не лише стимулюючі, але і гальмівні ефекти на дихальних м'язах. Гальмівні

ефекти ми спостерігали в тих варіантах дослідів, коли подразнення на кору наносилось у фазу вдиху. При цьому одночасно з виникненням розрядів в нейромоторних одиницях локомоторного м'яза спостерігалось часткове або повне випадання розрядів в інспіраторних залпах ди-

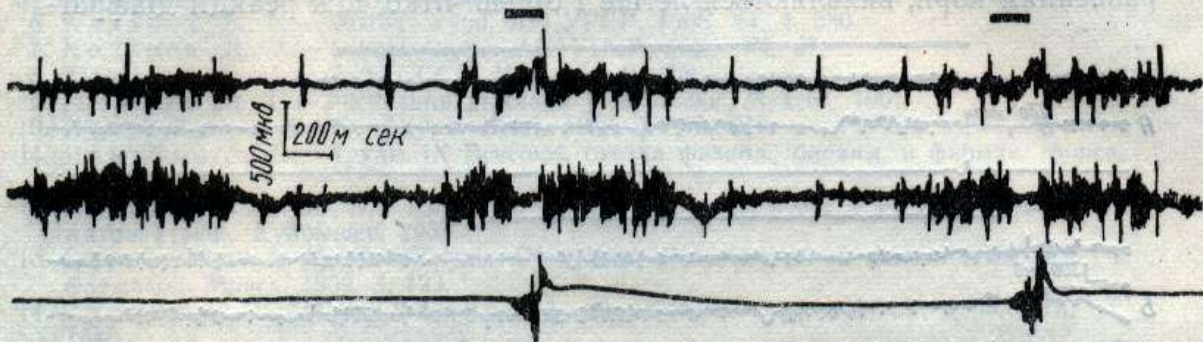


Рис. 3. Перерви в інспіраторних розрядах дихальних м'язів в момент нанесення подразнення на моторну зону кори головного мозку.

Зверху вниз: інспіраторні розряди зовнішнього міжреберного м'яза справа; інспіраторні розряди зовнішнього міжреберного м'яза зліва; ЕМГ двоголового м'яза лівої лапи. Вгорі позначено моменти подразнення моторної кори правої півкулі електричним струмом.

хальних м'язів (рис. 3). Описані ефекти спостерігались як на лівому, так і на правому боці грудної клітки, але більш виразний ефект спостерігався на контралатеральному боці (див. рис. 3).

Спірним залишається питання про те, чи випадання розрядів в інспіраторних залпах дихальних м'язів при подразненні кори зумовлене гальмуванням вдихального центра, або проміжних чи дихальних мотонейронів спинного мозку.

Оскільки ми спостерігали, що при подразненні кори мозку впливи від неї передаються до інспіраторних м'язів і тоді, коли вдихальний центр перебуває в загальмованому стані і не надсилає імпульсів до дихальних м'язів (рис. 2,Б), то ймовірно здається припущення, що імпульси від моторної зони кори мозку до дихальних м'язів передаються і незалежно від бульбарного дихального центра і процес гальмування відбувається в структурах спинного мозку. Фізіологічне значення таких впливів, на нашу думку, полягає у встановленні певної кореляції дихальних та локомоторних рухів.

Достовірність такого уявлення підтверджується також даними наших дослідів з одночасною реєстрацією спряжених реакцій м'язів-антагоністів передньої лапи і дихальних м'язів, які виникають при подразненні моторної кори (рис. 4).

При подразненні різних ділянок моторної зони кори головного мозку ми нерідко спостерігали неоднозначні реакції на діафрагмі та на міжреберних м'язах. При подразненні кори мозку легко виникає дисоціація діяльності міжреберних м'язів та діафрагми. Як можна бачити з наведених на рис. 5 осцилограм, подразненням моторної ділянки кори

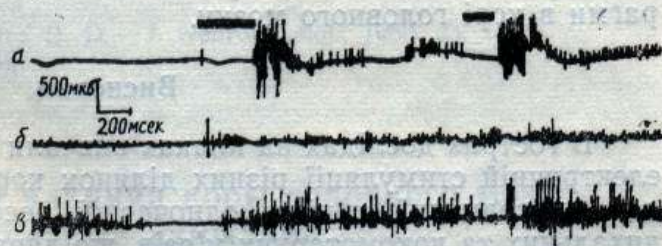


Рис. 4. Спряжені реакції локомоторних і дихальних м'язів при подразненні моторної зони кори головного мозку у кішки.

Значення осцилограм: а — ЕМГ m. ext. carpi radialis sin.; б — ЕМГ m. fl. carpi radialis sin.; в — ЕМГ m. intercostalis externus sin. Подразнення-затемнення вгорі — нанесена на кору мозку правої півкулі в зоні sulc. cruciatus (напряга 7 в, частота імпульсів 300 на сек, тривалість імпульсу 1 мсек).

мозку можна викликати тривале збудження (рис. 5, А), або гальмування (рис. 5, Б) міжреберних м'язів при фактично незмінній ритмічній діяльності діафрагми.

Слід відзначити, що реакції міжреберних м'язів, пов'язані з подразненням кори, виявляються легше і більш чітко, ніж реакції діафраг-

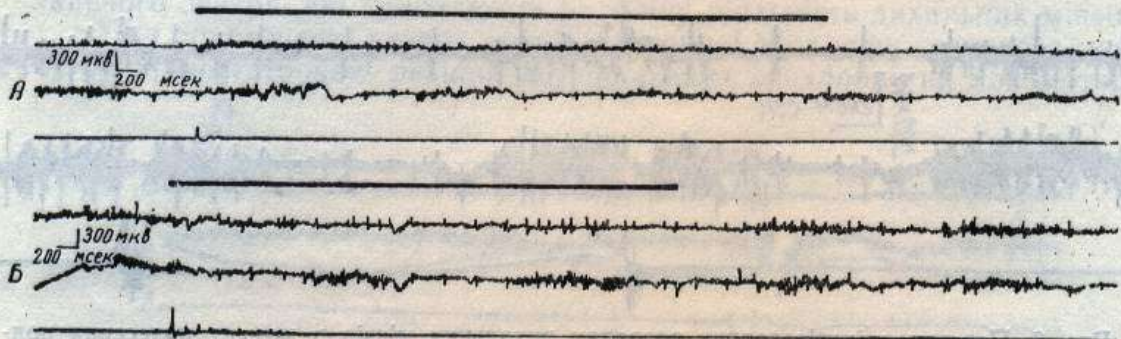


Рис. 5. Дисоціація в діяльності міжреберного м'яза і діафрагми при подразненні кори головного мозку. Зверху вниз: ЕМГ зовнішнього міжреберного м'яза справа; ЕМГ діафрагми; ЕМГ згинача передпліччя справа.

Вгорі — подразнення моторної ділянки кори лівої півкулі.

ми. Це свідчить про те, що діафрагма перебуває в більшій функціональній залежності від дихального центра, ніж міжреберні м'язи і про різний ступінь аферентного представництва міжреберних м'язів та діафрагми в корі головного мозку.

Висновки

В гострих дослідях на кішках вивчали реакції дихальних м'язів при електричній стимуляції різних ділянок кори головного мозку. Застосовано методичний прийом одночасної реєстрації електричних реакцій дихальних та локомоторних м'язів, що давало можливість зіставляти та аналізувати особливості реакцій означених м'язів при подразненні кори мозку.

При електричній стимуляції кори головного мозку в зоні аферентного представництва блукаючого нерва (зона задньої орбітальної закрутки) зареєстровані впливи на дихання (переважно гальмівні), що здійснюються по кортико-бульбарних шляхах на функціональні структури бульбарного дихального центра.

При подразненні моторної зони кори головного мозку (в зоні хрестовидної борозни) були зареєстровані ефекти, що виникають синхронно на локомоторних і дихальних м'язах, причому на останніх вони виявляються незалежно від ритмічної діяльності м'язів, зумовленої імпульсами, які надходять від бульбарного дихального центра.

Застосована нами форма експериментів і одержані результати, а також деякі літературні дані приводять до висновку, що кора головного мозку не є еквіпотенціальна в своїй здатності змінювати дихання. З одного боку, впливаючи на бульбарний дихальний центр, вона корелює дихання з іншими вегетативними функціями організму, а з другого — моторна зона кори бере участь в кореляції дихальних рухів з локомоторними.

Література

1. Айрапет'янц Э. Ш. и А. В. Погребкова — В сб. Новое в физиологии и патологии дыхания. М., 1961, 8.

2. Бритван Я. М.—О нервном механизме периодического дыхания. Дисс., Л., 1940.
3. Быков К. М.—Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 1954.
4. Вакслейгер Г. А.—Труды Куйбышевского мед. ин-та, 1957.
5. Данилевский В. Я. (Danilewsky W.)—Pflug. Arch., 1875. Bd. 11, 128—138.
- 5а. Данилевский В. Я.—Исследования по физиологии головного мозга. 1876.
6. Казаков В. Н.—Физиол. журн. АН УРСР, 1965, XI, 4, 530.
7. Кочерга Д. А.—Физиол. журн. АН УРСР, 1963, IX, 67.
8. Кочерга Д. А.—ДАН СССР, 1963, 151, 2, 468.
9. Маршак М. Е.—Регуляция дыхания у человека. Медгиз, 1961.
10. Погребкова А. В.—Журн. ВНД. 1965, XV, 5, 919.
11. Ройтбак А. Н.—Труды IX Всесоюз. съезда физиол., биохим. и фармак. Минск, 1959, 3, 118.
12. Сергиевский М. В.—Кора полушарий головного мозга и регуляция дыхания. Актовая речь. Куйбышев, 1953.
13. Сергиевский М. В.—Труды IX съезда Всесоюз. об-ва физиол., биохим., и фармакол. Минск, 1959, 3, 123.
14. Сторожук В. М. и Яценко А. Г.—Физиол. журн. СССР, 1963, XIX, 11, 1345.
15. Черниговский В. Н.—Интероцепторы, М., 1960.
16. Bailey P. and Bremer F.—J. Neurophysiol., 1938, 1, 405.
17. Bailey P. and Sweet W. H.—J. Neurophysiol., 1940, 3, 276.
18. Baumgarten R., Mollica A., Moruzzi G.—Pflug. Arch., 1954, 259, 56.
19. Buchthal F.—An introduction to Electromyography, Copenhagen; 1957.
20. Colle J., Massion J.—J. Physiol. (Paris), 1957, 49, 1, 99.
21. Dell P.—J. Physiol. (Paris), 1952, 44, 471.
22. Delgado M. R. and Livingston R. B.—J. Neurophysiol., 1948, XI, 1, 39.
23. Kaada B. R.—Acta physiol. Scand., 1951, 24, Suppl. 83, 285.
24. Smith W. K.—J. Neurophysiol., 1938, 1, 55.
25. Salmoiraghi G. C. and von Baumgarten R.—J. Neurophysiol., 1961, 24, 203.
26. Salmoiraghi G. C. and Burns B. D.—J. Neurophysiol., 1960, 23, 14.
27. Turner E. A.—Brain, 1954, 77, 448.

К вопросу о механизме влияния коры головного мозга на дыхательные движения

Д. А. Кочерга

Отдел физиологии дыхания Института физиологии им. А. А. Богомольца
Академии наук УССР, Киев

Резюме

В острых опытах на кошках под нембуталовым наркозом исследовались реакции дыхательных мышц при электрической стимуляции различных участков коры головного мозга. Применен методический прием одновременной регистрации электрических реакций дыхательных и локомоторных мышц (электромиография), что позволило сопоставить и анализировать особенности реакций указанных мышц при раздражении коры головного мозга.

Опыты показали, что при электрическом раздражении определенных участков коры мозга на дыхательных мышцах могут быть зарегистрированы стимулирующие и тормозные эффекты как со сдвигом, так и без сдвига дыхательных фаз. Эти влияния бывают как корригирующие, так и пусковые.

При электрической стимуляции коры головного мозга в зоне афферентного представительства блуждающего нерва зарегистрированы влияния на дыхание (преимущественно тормозные), которые осуществляются по кортико-бульбарным путям на функциональные структуры дыхательного центра продолговатого мозга.

При раздражении моторной коры (в области крестовидной борозды) были зарегистрированы возникающие синхронно эффекты на локомоторных и дыхательных мышцах, причем на последних они проявляются независимо от ритмической деятельности

мышц, обусловленной импульсами, поступающими из бульбарного дыхательного центра.

Примененная форма эксперимента и полученные результаты, а также некоторые данные литературы приводят к выводу о том, что кора головного мозга не является эквипотенциальной в способности изменять дыхание. С одной стороны, оказывая влияние на бульбарный дыхательный центр, она коррелирует дыхание с другими вегетативными функциями организма, а с другой — моторная область коры принимает участие в корреляции дыхательных движений с локомоторными.

Study of the Effect of the Cerebral Cortex on Respiratory Muscles Function

D. A. Kocherga

Laboratory of respiratory physiology of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

The author investigated the response of the respiratory muscles to electric stimulation of various areas of the cerebral cortex in acute experiments on cats. The electric reactions of the respiratory and locomotor muscles were recorded simultaneously.

The experiments showed that with electric stimulation of definite cerebral cortex areas stimulating and inhibitory effects may be recorded with and without change in respiratory phases. These effects are both corrective and initiative. On stimulating the cerebral cortex in the region of the afferent representation of the vagus and sino-carotid nerves (region of the posterior orbital gyrus) effects on respiration (chiefly inhibitory) were recorded, realized along the cortico-bulbar pathways.

On stimulating the motor zone of the cerebral cortex (region of the cruciate gyrus) simultaneously arising effects were recorded on the locomotor and respiratory muscles, the latter muscles being affected regardless of the rhythmic activity due to the effects of the bulbar respiratory centre.

The experimental results show that the effect of the cerebral cortex on the respiratory muscles is realized not only through the respiratory centre of the medulla oblongata, but in other ways as well (pyramidal and extrapyramidal systems, reticular formation of the brain stem).

The conclusion is drawn that the motor zone of the cerebral cortex participates in the regulation of the tonus of the respiratory muscles, and that a correlation exists between respiratory and locomotor movements.