

Моторна функція травного апарата і процес травлення

П. Г. Богач

Інститут фізіології Київського державного університету ім. Т. Г. Шевченка

Моторна діяльність травного апарата, як відомо, відіграє надзвичайно важливу роль у процесах травлення і всмоктування. Вона забезпечує роздрібнення харчових продуктів у травному тракті, ґрунтовне змочування роздрібнених частинок травними соками в певній послідовності, що має велике значення для їх хімічної обробки і найбільш повного ферментативного розщеплення харчових речовин, підсилює всмоктування розщеплених речовин, або створює для нього сприятливі умови і поступово просуває вміст шлунково-кишкового тракту в каудальному напрямку. Без усього цього неможливий травний процес і живлення вищих тварин і людини. Тому не дивно, що порушення моторної функції травного тракту має більш важливе значення, ніж секреторні розлади. Це неодноразово підкреслювалось клініцистами і фізіологами (Р. А. Лурія, 1935, 1941; М. П. Кончаловський і співр., 1935; Бергман, 1937; Альварец, 1948; І. П. Разенков, 1949; Томас, 1949; П. Г. Богач, 1959, 1961). Навіть порушення процесів всмоктування в травному тракті призводить до менш згубних наслідків, ніж порушення моторної діяльності, тому що всмоктувальна здатність кишечника набагато перевищує потреби організму.

І. П. Разенков (1949) надавав великого значення патологічним змінам моторної функції шлунково-кишкового тракту в порушенні проміжного обміну речовин і живлення організму. Ряд симптомів порушення цієї функції повністю виключає людину з трудового процесу і ці порушення, без надання негайної допомоги хворому, нерідко закінчуються смертю. Тому клініцисти і фізіологи завжди приділяли увагу вивченню моторної діяльності травного тракту і механізмів її регуляції. Великий внесок у вивчення моторної діяльності травного тракту зробили українські фізіологи і клініцисти. Їх успіху сприяло те, що вони в своїх дослідженнях виходили з ідей І. П. Павлова і творчо їх розвивали.

Важливим для розуміння діяльності шлунка є питання про взаємовідношення моторної і секреторної функції шлунка. Досліджуючи це питання, Є. І. Синельников (1928) показав, що між моторною і секреторною діяльністю шлунка існують реципрокні взаємовідношення. Він прийшов до висновку, що моторику наповненого їжею шлунка треба розглядати як результат хімічної і механічної збуджуючої дії харчу на стінки шлунка і гальмівних впливів, які надходять з центральної нервової системи через екстрамуральні нерви.

Під впливом праць Кеннона (1911) довгий час вважали, що вирішальна роль у шлунковій евакуації належить пілоричному сфінктеру. Цьому в певній мірі сприяли також результати досліджень А. С. Сердюкова (1899) про рефлекторну дію соляної кислоти з кишки на пілорич-

ний сфінктер. Т. Г. Осетинський (1943) показав, що евакуація з шлунка регулюється не одним пілоричним сфінктером, а складною координацією рухової діяльності шлунка (з участю препілоричного сфінктера) і дванадцятипалої кишки. На основі даних, одержаних при обслідуванні хворих та в дослідах на тваринах (собаки), оперованих за Більротом I і II, він (1948) переконливо довів, що евакуація їжі з шлунка може задовільно регулюватись скороченнями дванадцятипалої кишки і шлунка без участі пілоричного сфінктера. Проте цей сфінктер в непошкодженному травному тракті, як свідчать дані Т. Г. Осетинського та інших авторів, також відіграє значну роль в евакуації шлункового вмісту. Т. Г. Осетинський (1956) на сторінках «Фізіологічного журналу» виступив з спростуванням критики закордонних вчених на адресу І. П. Павлова, якому приписувалось твердження про виключну роль діяльності пілоричного сфінктера в евакуації. Насправді, саме І. П. Павлов, як це підкреслив Томас (1957), перший вказав на значення моторики шлунка в евакуації їжі в кишки.

Т. Г. Осетинському (1940) належить кращий в світовій літературі порівняльний аналіз рентгенологічної картини моторної функції шлунка собаки і людини. Він разом з співробітниками (1940, 1949) показав також значення блукаючих і черевних нервів для евакуації шлункового вмісту і виявив фазні зміни шлункової моторики у собак без однієї з півкуль (правої) головного мозку. Показано значення мозочка (П. М. Каплан, 1938) і VI поля кори великих півкуль за Бродманом (П. М. Каплан і Р. І. Левіна, 1952) для регуляції моторної діяльності шлунка. Цими дослідженнями були встановлені нові дані про роль центральних механізмів регуляції моторної і евакуаторної функції шлунково-кишкового тракту.

А. М. Воробйов (1949), Є. Я. Думін (1951) і В. С. Райцес (1949) виявили гальмівне значення симпатичних волокон, які входять до складу блукаючих нервів з зірчастого ганглію через петлі Віессена, у впливах на моторну функцію шлунка в нормі і при гіпоксії. Імпульсація, що досягає шлунка через ці волокна, за висновком А. М. Воробйова, протидіє максимальним функціональним проявам діяльності шлункових залоз, затримує евакуацію і має значення для сталості ритму і сили періодичних скорочень шлунка.

Важливі дослідження були проведені Г. А. Петровським і співр. (1947, 1949), М. М. Денисенко і співр. (1948, 1959), Г. Т. Чукмасовою (1949). Вони показали значення діафрагмальних нервів у регуляції моторної діяльності шлунка, хоча Г. А. Петровський і співавтори одержали інші дані, ніж М. М. Денисенко та Г. Т. Чукмасова. Висновки останніх про стимулюючу дію подразнень діафрагмальних нервів на моторику шлунка і спричинюване цими подразненнями підвищення тонушу шлунка узгоджувались з раніше опублікованими даними Кавана (1936) і пізніше були підтверджені американськими фізіологами (Джефферсон і Некелес, 1948). Дослідженнями М. М. Денисенка і Г. Т. Чукмасової була встановлена також природа нервових волокон діафрагмальних нервів, через які здійснюються впливи, що підвищують тонус і підсилюють моторику шлунка. Отже, дослідженнями українських фізіологів були внесені зовсім нові дані про регуляцію діяльності шлунка і виявлено значення певних нервових шляхів, через які забезпечуються гальмівні і збуджуючі впливи на його моторику.

Слід додати, що Б. А. Вартапетов, Мухін, Т. Г. Осетинський і Є. К. Приходькова (1934) знайшли, що гіпофункція парашитовидної залози призводить до розвитку спастичних явищ у травному тракті і, зокрема, до підвищення тонушу шлунка. В останні роки Б. А. Вартапетов

і співр. (1962—1964) одержали деякі нові дані про значення інших ендокринних залоз в регуляції діяльності травного тракту.

Виявлено також значення вітамінів групи В, зокрема, вітаміну В₁ в регуляції моторної діяльності шлунково-кишкового тракту (П. Г. Богач, 1951, 1952). Встановлено, що В₁-авітаміноз порушує періодичну діяльність шлунка і кишок, рефлекторну регуляцію їх моторики, різко ослаблює скоротливу діяльність обох відділів травного тракту і порушує ритм їх скорочень. Застосування В₁-вітамінівотерапії поступово відновлює нормальну скоротливу діяльність, періодичні скорочення і рефлекторну регуляцію моторики шлунка і кишок.

Все це свідчить про те, що в регуляції моторної діяльності шлунка і кишок беруть участь багато факторів. Проте найважливіша роль у цій регуляції належить нервовій системі.

Незважаючи на велику кількість праць, присвячених вивченню моторної функції шлунка, ряд дуже важливих питань цієї проблеми залишались невивченими. Навіть таке питання як характер і динаміка моторної та евакуаторної діяльності шлунка при різних сортах їжі, незважаючи на велике його значення для клініки і дієтетики, залишалось темною плямою в гастроентерології. Не з'ясовано було і ряд питань регуляції і біомеханіки рухів шлунка. Ще більше було невивчених питань моторної діяльності кишечника. Вирішення багатьох з них утруднювалось надзвичайною складністю скоротливої діяльності кишок і впливів з різних відділів та частин травного тракту, складністю іннервації кишок тощо.

Грунтовне вивчення моторної функції шлунково-кишкового тракту і механізмів її регуляції в лабораторії фізіології травлення (зав.— проф. П. Г. Богач) Інституту фізіології Київського університету показало, що моторна діяльність шлунка та верхніх відділів кишечника і її динаміка на протязі всього травного процесу, а також динаміка евакуації шлункового вмісту в кишки залежить від сорту спожитої їжі. Кожному сорту їжі відповідає певний характер моторики шлунка і верхніх відділів кишок за силою скорочень і особливостями динаміки моторної та евакуаторної діяльності на протязі всього травного періоду. Причому, основне значення для прояву певного характеру збуджуваної моторики та її динаміки в процесі травлення належить не хімічним інгредієнтам, а фізичним властивостям їжі (П. Г. Богач, 1959, 1961; П. Г. Богач і С. Д. Гройсман, 1959; С. Д. Гройсман, 1959; В. А. Губкін, 1965, 1966). Виняток становлять лише жири і продукти їх розщеплення. Наявність значної кількості жиру в складі їжі різко змінює характер, силу і динаміку моторної та евакуаторної діяльності шлунка в результаті його гальмівної рефлекторної дії з тонких кишок. Виявлено значення консистенції їжі для моторної діяльності шлунка, дванадцятипалої і порожньої кишок. За допомогою методики постійного контрасту контурів шлунка встановлено, що рідка їжа евакуюється з шлунка під впливом тонічних скорочень при наявності слабких перистальтичних хвиль (П. Г. Богач і С. Д. Гройсман, 1964), тобто вирішено питання, яке було предметом довгої дискусії і сумнівів.

За допомогою балоннографічного і різних видів рентгенологічного методу виявлено, що всі сорти їжі (за винятком жирної) спричиняють двофазний характер харчової моторики шлунка і верхніх відділів тонких кишок (П. Г. Богач, 1959, 1961, 1965; П. Г. Богач і С. Д. Гройсман, 1959; С. Д. Гройсман, 1959; В. А. Губкін, 1965), чим спростовано твердження ряду авторів про наявність періодичної діяльності шлунково-кишкового тракту у накармлених тварин. Перша фаза характеризується сильною моторною діяльністю та інтенсивною евакуацією. Вона

змінюється згодом другою фазою, що загалом характеризується значно слабкішою моторикою і повільною евакуацією вмісту шлунка і верхніх відділів тонких кишок. Ця фаза триває до кінця травного процесу в шлунку. Аналіз механізмів регуляції моторики шлунка в першу і другу фази показав, що такий характер харчової моторики шлунка і евакуація його вмісту є результатом взаємодії подразної дії харчу на шлунок і гальмівних впливів з кишок внаслідок дії механічного і хімічного подразнення складовими частинами їжі, що переходить в кишечник. Це ж стосується взаємодії оральних і каудальних відділів кишечника.

Відкрито моторний стравохідно-шлунковий рефлекс, пізніше підтверджений А. Г. Пшоником і Ю. І. Савченком (1961), а також фундоантральний моторний і антро-фундальний гальмівний, які мають важливе значення для травного процесу в шлунку. Встановлено, що останні два рефлекси можуть замикатись не лише в центральній нервовій системі, але і в гангліях сонячного сплетіння (П. Г. Богач і С. Д. Гройсман, 1966). Дослідженнями С. Д. Гройсмана (1965) виявлено два типи порушень і стабілізації моторної діяльності шлунка після ваготомії, що має значення для клініки в зв'язку із застосуванням ваготомії для лікування деяких важких захворювань у людей. Він детально вивчив лікувальну дію ряду нових гангліолітиків на моторну діяльність шлунка з непошкодженою і порушеною іннервацією з боку блукаючих нервів (1965, 1967), що також має цінність для клінічної практики.

Важливе значення для теорії і практики гастроентерології належить дослідженням механізмів перистальтики шлунка. У світовій літературі була прийнята точка зору, що шлункова перистальтика має чисто міогенні механізми (Альварец, 1928, 1948; Томас і Кунц, 1929 та ін.). П. Г. Богач і С. Д. Гройсман (1966) довели, що для поширення перистальтичних хвиль шлунка мають значення структури малої кривизни, і вона відбувається за участю вагальної іннервації. Це приводить до зовсім нових поглядів на механізми перистальтики шлунка. Встановлена участь і характер взаємодії поздовжнього і циркулярного шарів м'язів при поширенні перистальтичної хвилі шлунка (С. Д. Гройсман і К. Б. Красильщиков, 1966).

Цими працями були відкриті зовсім нові факти, які привели до більш глибокого розуміння характеру моторної і евакуаторної діяльності шлунка, механізмів їх регуляції і біомеханіки скоротливої діяльності стінок шлунка. На основі експериментальних досліджень зроблені рекомендації для хірургічної і терапевтичної практики.

Моторна діяльність тонких кишок і механізмів її регуляції були ще менш вивчені, ніж механізми регуляції моторної функції шлунка. В літературі панувала концепція, що моторна діяльність тонких кишок збуджується в результаті дії їжі з шлунка і початкової частини дванадцятипалої кишки. Це збудження поширюється далі по стінці кишкової трубки і досягає товстої кишки (Дуглас і Манн, 1939; Манн, 1943, Дуглас, 1948, 1949; Альварец, 1948; Юменс, 1949; Манн і співр., 1950). Доводили навіть, що механізм так званого гастро-ілеального і гастро-цекального рефлексів здійснюється внаслідок поширення збудження з шлунка по кишкової трубці (Дуглас і Манн, 1939). Відомі були тільки кишково-кишковий гальмівний і згадані вище два моторних рефлекси, які зв'язані з прийомом їжі (Дуглас, 1948). Манн (1939, 1943), Альварец (1948) і ряд інших авторів вважали, що умовнорефлекторна збуджуюча дія харчових подразників не передається на порожню і клубову кишку через зовнішні нерви і т. ін.

Вивчення моторної функції різних відділів тонких кишок і механізмів її регуляції показало, що регуляція забезпечується значно більшою

кількістю рефлексів (П. Г. Богач, 1955—1961). Перш за все вдалося відкрити стравохідно-кишковий моторний рефлекс (П. Г. Богач, 1957), який згодом був підтверджений японським фізіологом Сонода (1958). Цей рефлекс забезпечує збудження моторики тонких і навіть товстих кишок при проходженні їжі по стравоходу, включаючи моторику кишечника в активну діяльність. Згодом було відкрито кишково-кишковий моторний рефлекс, який забезпечує стимуляцію моторики нижчерозташованих ділянок і відділів кишечника (П. Г. Богач, 1957, 1961). Завдяки цьому рефлексу забезпечується підсилення моторики дистально розташованих сегментів і відділів кишки, що має велике значення для травного процесу в них. За допомогою оперативних методик у хронічних дослідах встановлені шляхи раніше описаних моторних рефлексів (П. Г. Богач, 1958, 1959, 1961). Аналіз шляхів цих рефлексів (гастро-ілеальний і гастропекальний) показав, що вони здійснюються через зовнішні нерви і частково в результаті поширення збудження по стінці кишкової трубки. Виявлено, що моторні ефекти, які приписувались цим рефлексам, є сумарним результатом умовнорефлекторної дії харчу, впливом харчу з стравоходу, шлунка, дванадцятипалої і порожньої кишок. Показано, що завдяки такому ж рефлексу збуджується моторика порожньої кишки; що збуджуючі впливи з шлунка і дванадцятипалої кишки на каудально розташовані відділи тонких кишок передаються не лише через блукаючі, але і через черевні нерви. Встановлені механізми ректо-ентерального гальмівного рефлексу і доведена участь в них адреналіну надниркових залоз.

Спростована концепція про передачу збудження з шлунка і дванадцятипалої кишки лише по стінках травної трубки. Показано значення рефлекторних впливів через кору великих півкуль, з ротової порожнини, стравоходу і шлунка через зовнішні нерви безпосередньо на різні відділи кишечника. Виявлено, що акт їди викликає двофазну реакцію кишечника: збуджуючі впливи забезпечуються умовнорефлекторним механізмом через блукаючі нерви і гальмівний — з рецепторів ротової порожнини через симпатичні нервові провідники. Ці дані і висновки пізніше були підтверджені іншими авторами.

На основі результатів аналізу механізмів регуляції моторної діяльності шлунково-кишкового тракту (П. Г. Богач, 1951—1958) і літературних даних (Альварес, 1930, 1948; К. М. Биков і Г. М. Давидов, 1935; І. П. Салмін, 1953, 1954, 1958) сформульовано закономірність, яку висунуто як основний закон рефлекторної регуляції моторної діяльності шлунково-кишкового тракту (П. Г. Богач, 1959). Її суть у найбільш повному вигляді полягає в тому, що адекватне подразнення будь-якої ділянки шлунково-кишкового тракту викликає збудження моторики в даній і нижчерозташованих ділянках і поступове просування хімусу в каудальному напрямку та одночасно гальмує моторику і затримує прогресивне просування хімусу в вищерозташованих ділянках і відділах шлунково-кишкового тракту (П. Г. Богач, 1959, 1961).

Ця закономірність має велике значення для травного процесу і пояснює ряд явищ, спостережуваних іншими авторами. Переповнення даного відділу чи ділянки травної трубки хімусом підсилює моторику в ній, що дає можливість більш інтенсивно механічно обробляти їжу в даній ділянці і просувати хімус в каудальному напрямку для травлення. Одночасно з цим рефлекторно затримується надходження нових порцій хімусу. Як тільки подразна дія в даній ділянці зменшується, відповідно зменшується сила гальмівного впливу на вищерозташовані ділянки, і хімус, що є там, просувається вниз по кишці. Рентгенологічними дослідженнями В. А. Губкіна (1966) встановлена швидкість просування

хімусу після споживання різних сортів їжі і показана зміна в динаміці й інтенсивності евакуації шлунка і тонких кишок при експериментальних тифлітах і проктитах. Результати цього дослідження мають практичне значення для клініки.

Застосування балоннографічного методу в комбінації з рентгенологічними дозволили створити нову класифікацію кишкових скорочень за конфігурацією їх запису при графічній реєстрації (П. Г. Богач, 1959). Вона відповідає загальноприйнятій класифікації скорочень на ритмічні (маятникоподібні і сегментарні), перистальтичні (швидкі і повільні) і тонічні. Це дає змогу легко читати механоентерограми і аналізувати за ними особливості моторної діяльності різних відділів кишечника за тих чи інших умов. Запропонована класифікація застосовна до скорочень кишок у людей і багатьох видів тварин.

В керованій П. Г. Богачем лабораторії Л. О. Коваль (1957, 1960) детально дослідила взаємовідношення гуморальних (адреналін, ацетилхолін, пігуїтрин) і нервових факторів у регуляції моторної функції тонкого кишечника. Вона встановила двофазність у дії адреналіну і ацетилхоліну на моторику кишечника і показала, що дія гуморальних і нервових факторів на моторику тонких кишок підкоряється закону алгебраїчної сумачії. Використовуючи для дослідів собак з ізольованим кровообігом голови і тіла за С. І. Балувевим, вона виявила характер впливу на моторику кишечника при ізольованій дії адреналіну і ацетилхоліну на мозкові центри і периферичні механізми кишки, а також значення центральної і периферичної дії цих речовин для спричинення збуджувальної і гальмівної фаз у моторній діяльності кишечника.

Нарешті слід підкреслити, що ряд досліджень було виконано на дрібних жуйних тваринах (П. Г. Богач, Т. С. Клюбін, 1964, 1965; Т. С. Клюбін, 1964, 1965; В. Д. Сокур і Т. С. Клюбін, 1966), в яких виявлено особливості моторної діяльності шлунково-кишкового тракту у жуйних і встановлено значення кори головного мозку, акту їди і рефлекторних впливів з різних відділів травного апарата на моторику тонких кишок. Спростовані невірні твердження, що відкидають значення кори мозку і акту їди в регуляції моторної діяльності у дрібних жуйних тварин.

Ряд праць виконано в лабораторії І. О. Поваженка, де вивчали моторну діяльність товстих кишок при різних видах ентероанастомозів (В. Г. Середа, 1956), а також моторно-евакуаторну функцію шлунково-кишкового тракту при експериментальній частковій непрохідності певних ділянок тонких кишок (В. Д. Романенко, 1958). У цих працях представлений експериментальний матеріал, який підтверджує описані вище дані про взаємовідношення різних відділів травного тракту і має велику цінність для хірургічної та терапевтичної клінік.

Особливе місце в клінічній практиці належить товстій кишці, проте питання регуляції її моторної діяльності з різних відділів травного тракту були мало вивчені. Працями П. Г. Богача (1957, 1959, 1961) і Н. М. Воробйової (1962—1966) встановлені рефлекторні механізми нервової регуляції моторики цього відділу кишечника, які в багатьох відношеннях аналогічні механізмам регуляції моторної діяльності тонких кишок. Водночас, виявлені особливості шляхів збуджувальних і гальмівних рефлекторних впливів на моторику товстих кишок, що доповнює загальну картину регуляторних механізмів моторної діяльності кишечника. Певний внесок у вивчення моторної діяльності товстих кишок зробив відомий український клініцист Г. С. Лур'є (1924).

Слід відзначити ряд праць, виконаних в лабораторії Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця, керованій А. М. Воробйовим і М. І. Путі-

ліним. Крім уже раніше згаданих, в цій лабораторії проведені дослідження Є. Г. Моргун (1962) по вивченню впливу локомоцій на моторно-евакуаторну функцію шлунка, результати яких мають значення для фізіології праці, і М. П. Станець (1964) по вивченню впливів різних режимів годування тварин на моторику і евакуаторну діяльність шлунка, результати чого можуть мати значення для гігієни харчування.

В. І. Нацик (1962, 1964) провів дослідження особливостей моторики різних відділів стравоходу та їх взаємодії, а також впливів з шлунка на скоротливу діяльність кардіального сфінктера. На підставі одержаних даних він зробив спробу проаналізувати патогенез кардіоспазму і ахалазії. К. Б. Красильщиков і П. Г. Богач (1966) одержали дані про особливості моторної діяльності різних відділів стравоходу при споживанні тваринами рідкого і твердого сортів їжі.

Грунтовне знання механізмів моторної діяльності шлунково-кишкового тракту неможливе без глибокого вивчення внутрістінкових механізмів його діяльності. Дослідження цих механізмів показало, що частота ритмічних скорочень кишки в нормі задається датчиком ритму, який локалізований в сегменті впадання жовчної і малої панкреатичної проток (П. Г. Богач, 1957, 1958, 1961). Такі ж за своєю суттю результати були одержані в електрофізіологічних дослідках Мілтона і Сміта (1956). Наявність дуоденального датчика ритму кишкових скорочень згодом була підтверджена рядом авторів (Даніель та ін., 1959; Гассельбрак і Томас, 1961).

Власний ритм ізольованих сегментів кишки значно нижчий (на 25%), ніж ритм тих же ділянок непошкодженого кишечника. Цим спростовується твердження Альвареца (1928, 1948), що частота ритмічних скорочень різних сегментів кишки є природженою властивістю кожного сегмента.

Виявлено, що датчик ритму не має точечної локалізації і передача імпульсів від датчика ритму до нижчезрештованих сегментів припиняється лише після повного кругового перерізу всіх шарів трубки або поздовжнього шару м'язів. Передача імпульсів від датчика ритму здійснюється по поздовжньому шару м'язів (П. Г. Богач, 1959, 1961). Це підтверджується останніми електрофізіологічними даними Проссера (1965, 1966), який прийшов до висновку, що поздовжній шар м'язів кишки виконує роль датчика ритму для циркулярних м'язів. Після перерізу кишкової трубки функцію датчика ритму бере на себе оральний кінець будь-якого відрізка, але частота його ритму значно нижча, ніж дуоденального датчика ритму (П. Г. Богач, 1959, 1961). Відкрито також другий датчик ритму, локалізований в клубовій кишці (П. Г. Богач і Л. О. Коваль, 1963).

Відкриття датчиків ритму дозволило внести істотне доповнення до градієнтної теорії перистальтики Альвареца, оскільки градієнти частоти і сили скорочень, а також чутливості різних сегментів кишки і інші не пояснюють причин поширення перистальтичної хвилі в каудальному напрямку. Більше того, градієнт чутливості перебуває в непримиренному протиріччі з напрямком поширення перистальтичної хвилі. Датчик ритму, локалізований в початковій частині дванадцятипалої кишки, посилає імпульси лише в каудальному напрямку, що не дає можливості перистальтичній хвилі пересуватись у протилежний бік (в оральному напрямку).

Аналіз моторної діяльності тонких кишок після резекції навіть невеликих ділянок порожньої кишки показав, що частота ритмічних скорочень аборальніше резекції залишається низькою і не відновлювалась до норми на протязі п'яти років спостережень. Хоча ці дані одержані в

дослідах на собаках, вони вказують на необхідність обережного ставлення до оперативних втручань на тонких кишках.

Моторна діяльність різних сегментів кишки тісно пов'язана з електричною активністю м'язової оболонки і окремих м'язових клітин. Вивчення електричних явищ гладеньких м'язів кишок підтвердило відомі дані, що основними видами їх електричної активності є пікові потенціали і повільні електричні хвилі. Найбільш неясними були питання про фізіологічну роль і механізми генерації повільних хвиль. Ряд авторів (Берксон, 1933; Ембейч, 1947; Армстронг, Милтон і Сміт, 1955, 1956) вважав, що ці хвилі генеруються і поширюються в нервовій сітці кишки. Бюльбрінг (1961, 1962) вважає, що генераторний або так званий препотенціал і повільна хвиля одне і те ж явище.

Працями П. Г. Богача і співр. (П. Г. Богач і Г. М. Чайченко, 1964, 1965, 1966; П. Г. Богач, М. Ю. Клевець і Г. М. Чайченко, 1966; М. Ю. Клевець, 1966) з допомогою позаклітинного і внутріклітинного відведення потенціалів із застосуванням мікроелектродної техніки показано, що повільна хвиля генерується в м'язових клітинах, а не в нервовій сітці. Для генерації повільної хвилі найважливіша роль належить іонам натрію і в певній мірі іонам хлору. Повільні хвилі добре реєструються мікроелектродною технікою при внутріклітинному відведенні, і їх частота значно менша, ніж потенціалів дії і препотенціалів. На плато повільної хвилі часто можна бачити препотенціали, які далі переходять в потенціали дії. Отже, генераторний потенціал або препотенціал є зовсім інше явище, ніж повільна хвиля.

За допомогою методики сахарозного містка і методики досліджень змін величини електротону в різні фази повільних хвиль виявлено, що на гребні повільної хвилі опірність мембрани мінімальна, а в фазах найвищої поляризації — максимальна. Зроблено висновки, що повільна хвиля виконує інтегративну функцію, забезпечуючи одночасне скорочення великої кількості м'язових клітин. Встановлений характер електричної активності м'язів кишки при різних типах її скорочення. Виявлено взаємовідношення в діяльності поздовжнього і циркулярного шарів м'язів. Одержані дані про іонний механізм адреналової і норадреналової гіперполяризації м'язів *taenia coli*, що узгоджується з результатами дослідів М. Ф. Шуби (1963, 1965). Виявлена участь окремих іонів у генерації потенціалів дії гладеньких м'язів кишечника і значення іонів кальцію для зв'язку потенціалів дії з скоротливою діяльністю м'язових клітин. Результати цих досліджень дозволили глибше проникнути в процеси, що відбуваються в гладеньких м'язах кишечника при різних видах його моторної діяльності.

Окремої уваги заслуговують дослідження періодичної моторної діяльності шлунково-кишкового тракту у тварин і людини. Відкривши періодичну діяльність травного тракту при порожньому шлунку, В. М. Болдирев (1904) відзначав, що в цій діяльності бере участь кишечник. Проте вперше записав періодичні скорочення тонкого кишечника у голодних тварин Є. І. Синельников (1925) і на підставі точної графічної реєстрації дав ґрунтовну характеристику періодів роботи і спокою тонких кишок у собак. Пізніше ці дані були підтверджені іншими авторами. В. М. Іванов (1926) провів широкі дослідження періодичної моторної діяльності шлунка у людей в нормі і за патологічних станів. Хоча ці дослідження стосуються феноменології періодичної діяльності травного тракту, вони мають велике практичне значення тому, що у людини і тварин травний тракт у відсутності їжі в шлунку і верхніх відділах перебуває в найбільш стандартних умовах діяльності. Це значно полегшує можливість виявлення порушень його діяльності при тих чи інших

захворюваннях. На основі детального вивчення моторики порожнього шлунка у людей, В. М. Іванов запропонував класифікацію моторики шлунка у людей натщесерце, яка може бути застосована в медичній практиці для аналізу механогастрограм з діагностичною метою.

Дальше вивчення періодичної діяльності шлунково-кишкового тракту П. Г. Богачем (1951, 1954, 1959, 1961, 1965) показало, що в різні моменти періодів роботи і спокою шлунок і тонкі кишки перебувають в неоднаковому функціональному стані. Встановлена закономірність у змінах їх збудливості в різні моменти періодів роботи і спокою і запропонована класифікація фаз періодів роботи і спокою, що має значення для випробування дії фармакологічних речовин з метою застосування їх для лікувальної практики і випробування рефлексорних реакцій для діагностичних цілей. Виявлено також, що характер періодики залежить від тривалого перебування тварин на дієтах з різним вмістом білків і вуглеводів і від наявності чи нестачі вітамінів групи В. Все це свідчило про зв'язок періодичної діяльності травного апарата з обміном речовин і підтверджувало висновки І. П. Чукічева (1950, 1961).

В. В. Радзімовська і В. М. Іванов (1926) ще раніше одержали дані, які свідчили про зв'язок періодичної діяльності травного тракту з обміном речовин, зокрема зв'язок із змінами лужного резерву крові. Ряд даних було представлено також В. М. Болдиревим (1929). В наших дослідженнях (П. Г. Богач, 1964, 1965) виявлено певний зв'язок виникнення періодів роботи і зміни їх періодами спокою з вмістом цукру в крові. Отже, зв'язок періодичної діяльності травного тракту з обміном речовин не викликає сумніву. Проте І. П. Чукічев (1950, 1961) розглядав періодичну діяльність травного тракту як побічний наслідок періодичних змін обміну речовин і не надавав їй будь-якого значення.

Результати наших дослідів і аналіз літературних даних свідчили, що така трактовка не відповідає дійсності. Зміни обміну речовин у голодних тварин і періодична діяльність травного тракту тісно пов'язані між собою внаслідок того, що травний апарат бере участь в обміні речовин і без цього у голодних тварин неможливе живлення за рахунок власних ресурсів.

Вивчення участі гіпоталамуса в регуляції періодичної діяльності (П. Г. Богач, 1964—1966) показало, що введення в гіпоталамус розчинів глюкози припиняє періоди роботи і різко подовжує періоди спокою шлунка. Введення дистильованої води, яка створює розведення поживних речовин у міжклітинній рідині тканин гіпоталамуса, навпаки, викликає або значно подовжує періоди роботи і різко скорочує періоди спокою. Цими дослідженнями виявлено участь гіпоталамуса в регуляції періодичної діяльності, який водночас, як це свідчать численні дослідження, регулює обмін речовин організму.

Виходячи з результатів досліджень про зв'язок періодичної діяльності травного апарата і змін обміну речовин, участь травного апарата в загальному обміні речовин організму і даних про участь гіпоталамуса в регуляції діяльності травного апарата і обміну речовин, активація яких у голодних тварин відбувається майже синхронно, висунута нова теорія про механізми і фізіологічне значення періодичної діяльності травного апарата (П. Г. Богач, 1964, 1965).

Суть її полягає в тому, що періодична діяльність травного апарата виникає при переході організму на ендогенний тип живлення. Нестача і цілком достатній рівень поживних речовин у крові для живлення нервової системи, серця і інших важливих органів сприймається центрами гіпоталамуса. При критичній нестачі поживних речовин у крові для живлення сигнали з гіпоталамуса через ендокринну систему (і, можливо,

нервові утворення) спричиняють зміни в обміні речовин, які призводять до віддачі поживних речовин у кров з депо, а в разі нестачі їх там, з менш важливих для збереження життя тканин і органів. Використовуються альбуміни і глобуліни крові, але для цього необхідний їх гідроліз, який не може відбутись у крові. Крім цього, не всі віддані в кров складові поживні речовини з депо або м'язів можуть використовуватись нервовими клітинами, м'язовими клітинами серця тощо. Для більш повного їх використання, а також живлення за рахунок альбумінів та інших складових частин крові ці речовини переходять у травний тракт, гідролізуються ферментами і за участю синтетичної діяльності травного тракту, в його порожнині складаються первинні синтетичні суміші, придатні для живлення. Ці суміші всмоктуються і використовуються тканинами організму.

Така робота може бути використана лише при активній діяльності травного тракту. Вона забезпечується внаслідок того, що гіпоталамус, подаючи сигнали для віддачі речовин з депо, водночас спричиняє активну діяльність травного тракту, забезпечує виконання описаної вище роботи. Як тільки в крові досягається достатній рівень поживних речовин, від центрів гіпоталамуса йдуть імпульси, які припиняють віддачу речовин тканинами організму і одночасно з цим діяльність травного тракту. Настає період спокою шлунково-кишкового тракту. Коли вміст поживних речовин у крові досягає критичного мінімального рівня, гіпоталамічні центри знову спричиняють зміни обміну речовин і діяльність травного тракту. Цикл повторюється. Такі перервні, періодичні зміни обміну речовин і діяльності травного тракту забезпечують найбільш економне використання власних речовин для живлення. Така досконала трата власних ресурсів організму виникла в процесі тривалої еволюції і тому у тварин з недосконалою регуляцією немає періодичної діяльності травного тракту. Вона найбільш чітко представлена у вищих тварин і людини.

Описаний механізм періодичної діяльності травного тракту не виключає можливості впливів на нього кори великих півкуль, підкоркових структур, м'язової діяльності, порушень обміну тощо. Навпаки, ці впливи стають більш зрозумілими. Українські фізіологи одержали ряд даних, що свідчать про впливи вказаних факторів і структур центральної нервової системи на періодичну діяльність травного тракту.

До таких праць належать дослідження В. М. Іванова (1949) про порушення періодики шлунка при певних захворюваннях, характер змін періодичної діяльності шлунка при фізичній роботі (М. П. Станець, 1958), при ендокринних порушеннях (Б. А. Вартапетов і співр., 1964) та її залежність від пори року (М. П. Станець, 1963). Р. О. Файтельберг, С. О. Очак і В. А. Фішман (1948) виявили, що введення метаболітів мозку в підмозочкову цистерну припиняє голодні скорочення шлунка і подовжує період відносного спокою. Нашими дослідженнями (П. Г. Богач, 1951, 1952, 1956, 1959, 1961) показано впливи кори головного мозку на періодичну діяльність шлунково-кишкового тракту і виявлено характер її порушень на різних стадіях розвитку В₁-авітамінозу та відновлення при застосуванні В₁-вітамінотерапії.

Всі ці дані розширюють наші знання про періодичну діяльність, розкривають її природу, механізми та фізіологічне значення і свідчать про те, що періодична діяльність травного апарата та обмін речовин залежать від багатьох факторів і дуже чутливі до змін зовнішнього і внутрішнього середовища організму.