

НА XXIV МІЖНАРОДНОМУ КОНГРЕСІ ФІЗІОЛОГІЧНИХ НАУК

У період з 21 серпня до 2 вересня у Вашингтоні провадив свою роботу XXIV Міжнародний конгрес фізіологічних наук. Від Радянського Союзу в роботі конгресу брала участь делегація, очолювана академіком В. В. Парінім. Робота конгресу включала понад 20 симпозіумів, дуже велику кількість секційних засідань і лекцій провідних вчених світу.

Питання загальної фізіології нервової системи

З питань загальної фізіології нервової системи на секційних засіданнях і симпозіумах конгресу було представлено багато нових експериментальних даних з фізіології клітинних мембран, транспорту електролітів і неелектролітів крізь мембрани, механізмів синаптичної передачі, функціональних властивостей нервових і гліальних клітин тощо.

У галузі вивчення властивостей нервової мембрани інтерес становить дослідження іонних струмів, що лежать в основі потенціалу дії, на різних об'єктах. Такі дослідження показали, що співвідношення змін провідності мембрани для різних іонів у різних типів мембран можуть істотно варіювати; зокрема, у нервових волокон вищих тварин потенціал дії може створюватися лише внаслідок підвищення провідності мембрани для іонів натрію без дальшого збільшення калієвої провідності (Штемплі та ін., Гамбург, ФРН). Проведена досить велика робота по вивченню дії на мембрану різних факторів, що змінюють перебіг потенціалу дії варіацією минущих змін іонної провідності.

Велика увага була приділена транспортним ферментам мембрани і зв'язку активного транспорту іонів з генерацією біопотенціалів. Показано, що електрогенний транспорт іонів натрію крізь мембрану гігантських нейронів молюсків залежить від натрій-калій активованої АТФ-ази (Карпентер, Бетесда, США). Представлені нові матеріали про механізми регуляції активного транспорту іонів натрію антидіуретичним гормоном, а також про дію на активний транспорт тетродотоксину. Були наведені також біохімічні дані про наявність кількох АТФ-аз у мембрані епітеліальних клітин та кількох шляхів, по яких АТФ-аза може здійснювати свою транспортну дію.

В галузі вивчення механізму периферичної і центральної синаптичної передачі великий інтерес становлять дані лабораторії Каца (Лондон, Англія) про роль іонів кальцію в процесі вивільнення медіатора з синаптичного закінчення в нервово-м'язовому синапсі. З допомогою ряду критеріїв встановлено, що струм іонів кальцію, який виникає під час поширення імпульсу всередину закінчення, є провідною ланкою в процесі вивільнення медіатора. Одержані нові дані про можливість електротонічного зв'язку між пре- і постсинаптичними елементами в деяких синапсах, зокрема між окоруховими нейронами у риб (Беннет та ін., Нью-Йорк, США) і у війчастому ганглії курчати (Пілар та ін., Солт-Лейк Сіті, США). Висловлено припущення, що в генерації деяких форм постсинаптичних потенціалів у нейронах симпатичних гангліїв можуть брати участь процеси активного транспорту іонів у постсинаптичній клітині (Лібет та ін., Сан-Франциско, США). Показано, що у гігантських нейронів молюсків характер постсинаптичної реакції може при дії того самого медіатора визначатися внутріклітинною концентрацією іонів хлору—у клітин з різною концентрацією цього іону медіатор може викликати гіперполяризуючий або деполаризуючий вплив (Омура та ін., Каназава, Японія). При вивченні гальмівних постсинаптичних потенціалів на спінальних мотонейронах встановлено, що деякі з них не усуваються під впливом стрихніну (Клоє та ін., Франкфурт, ФРН). Електронномікроскопічне дослідження синаптичних закінчень на мотонейронах і клітинах Реншоу спинного мозку кішки (Ушизоно, Токіо, Японія) показало, що на мотонейронах можна виявити синапси з двома типами синаптичних везикул—сферичними і овальними, тоді як на клітинах Реншоу—тільки закінчення одного типу. Автор пов'язує

синаптичні закінчення з везикулами різного типу, із збудливою або гальмівною їх функцією.

Велику увагу було приділено дослідженням функціональних властивостей гліальних клітин. На дуже зручному об'єкті — ганглії п'явки, що містить гігантські гліальні клітини, співробітники Куффлера (Бостон, США) провели докладне вивчення електричних ефектів, викликаних у гліальних клітинах при збудженні розташованих поруч нервових клітин, і показали, що в таких випадках може виникати деполяризація мембрани гліальних клітин внаслідок збільшення вмісту іонів калію в навколоклітинному просторі. Були представлені також нові дані про фізико-хімічні властивості мембрани гліальних клітин, дію на неї різних іонів тощо.

П. Г. Костюк виступив з доповіддю про пірамідну активацію пропріоспинальних нейронів.

П. Г. КОСТЮК

Електрична активність гладких м'язів та їх порівняльна фізіологія

Останні 10—15 років все більше уваги приділяють фізіології гладких м'язів, механізмам їх електричної активності та біофізичним механізмам скорочення. На конгресі цьому питанню було присвячене спеціальне засідання, на якому заслухано 10 доповідей, а також одне засідання — симпозіум з порівняльної фізіології гладких м'язів, на якому заслухано п'ять доповідей.

На засіданні, присвяченому вивченню електричної активності гладких м'язів, з вступною доповіддю виступив проф. П. Г. Богач (СРСР). Доповідач підвів підсумки успіхів фізіології у цій галузі, висвітлив досягнення радянської фізіології з цієї проблеми, значення представлених доповідей, а також спинився на деяких перспективах дальших досліджень; коротко виклав також результати власних досліджень та досліджень своїх співробітників по вивченню іонних механізмів дії медіаторів на гладкі м'язи шлунково-кишкового тракту, різних видів електричної активності гладких м'язів шлунка, кишок та фізіологічної ролі повільної хвилі. Він показав, що дані його лабораторії, як і раніше одержані дані М. Ф. Шуби, заперечують точку зору про натрієвий механізм адреналінової гіперполяризації, і виклав результати експериментів, які доводять, що адреналінова і норадреналінова гіперполяризація є результатом підвищеної проникності мембрани клітин гладких м'язів до іонів калію, яка виникає під впливом адреналіну або норадреналіну. Показана роль іонів хлору в генеруванні повільної хвилі та значення іонів кальцію для альфа-спіралізації актоміозину гладких м'язів (метод інфрачервоної спектроскопії).

На підставі результатів досліджень, проведених методом внутріклітинного відведення потенціалів, П. Г. Богач показав, що повільна хвиля м'язів шлунка та м'язів кишечника аналогічні. Її фізіологічна роль полягає в інтегруванні скорочень великої кількості клітин у часі. Більш повному викладу даних з цього питання була присвячена друга доповідь П. Г. Богача, в якій були представлені результати вивчення змін іонної проникності мембрани клітин гладких м'язів кишок (метод фізичного електротону) у різні фази повільної хвилі, як підстава для висновку про її інтегративну роль, а також результати різних видів електричної активності кишечника з допомогою заміщення іонів із зовнішнього середовища, позаклітинного відведення потенціалів у поєднанні з механоелектричною реєстрацією, внутріклітинного мікроелектродного відведення потенціалів, методу подвійних сахарозних проміжків і методу фізичного електротону. Показані відмінності у властивостях і функціях локального (генераторного) потенціалу і повільної хвилі, відмінності іонних механізмів генерації повільної хвилі і потенціалів дії та неправомірність ідентифікації генераторного потенціалу з повільною хвилею. Зроблено висновок, що локальний або генераторний потенціал (препотенціал) і повільна хвиля є різними феноменами, що відіграють неоднакову фізіологічну роль.

Келлі і Коуд (США) показали, що синтетичний людський гастрин і гастринний пентапептид стимулюють моторику шлунка в результаті специфічної дії на повільну хвилю, що позначається на підвищенні її частоти, прискоренні її проведення по м'язах шлунка та збільшенні тривалості розрядів потенціалів дії, зв'язаних з повільною хвилею. Ці дані проливають світло на механізми дії гастрину на моторику шлунка.

Рукебуш і Лаплас (Франція) представили експериментальні дані про деякі взаємовідношення між електричними і механічними явищами, а також часом евакуації в різних частинах тракту у овце. Їх дані про збільшення груп пікових потенціалів на повільній хвилі під час перистальтичних скорочень підтвердили результати дослідів і висновки авторів (Богач і Чайченко, 1965; Богач, 1968), які досліджували інші види тварин.

Важливо вивчати взаємовідношення поздовжнього і циркулярного шарів м'язів у моторній діяльності кишечника. Раніше Богач (1959, 1961) показав, що імпульси

від датчиків ритму кишечних скорочень передаються по поздовжньому, а не циркулярному шару м'язів, отже, провідним у частоті скорочень є поздовжній шар. Пізніше Проссер та співробітники (1965, 1966) зробили висновок, що поздовжній шар виконує функцію датчика ритму скорочень щодо циркулярного шару.

У своїй доповіді на конгресі Гонелла (Франція) виклав додаткові дані про провідну роль поздовжнього шару м'язів у скоротливій і електричній активності кишечника. Він також показав, що гладкі м'язи поздовжнього шару м'язів дванадцятипалої кишки є первинним ефектом рухального шляху блукаючого нерва.

На цьому засіданні була представлена доповідь Киб'якова (СРСР) про роль симпатичної іннервації і катехоламінів (норадреналіну) в спонтанній активності гладких м'язів. Він зробив висновок, що для цієї активності необхідне постійне надходження катехоламінів у м'язи; після симпатичної денервації спонтанна активність м'язів відновлюється в результаті нагромадження ними норадреналіну з крові.

Хидака, Куріяма, Тоїда (Японія) навели дані про деякі властивості збуджувальних і гальмівних постсинаптичних (сполучних) потенціалів у порожній кишці по ефектах дії тетродоксину, атропіну і оубаїну, а також залежність цих потенціалів від концентрації іонів кальцію і калію.

Друга група доповідей була присвячена вивченню механізмів генерації електричних потенціалів гладких м'язів, розподілу іонів всередині клітини, їх взаємодії і зв'язку між іонними механізмами і скоротливим процесом. Стивенсон і Кассіді (США) виклали дуже цікаві експериментальні дані про нерівномірний розподіл іонів натрію всередині клітин гладких м'язів і показали суперечність експериментальних даних про вихід іонів натрію з клітини точці зору про нерівномірний його розподіл у клітині. Результати досліджень по вивченню розподілу сурм'янистої солі натрію в цитоплазмі клітини з допомогою електронної мікроскопії показали чіткі циліндричні ділянки діаметром близько 0,5 мк, орієнтовані вздовж осі волокна (клітини). Оскільки кількість внутріклітинних солей сурми якісно відповідає внутріклітинній концентрації іонів натрію, роблять висновок про нерівномірний розподіл іонів натрію в клітині гладких м'язів, що може мати значення для оцінки клітинних концентрацій та іонних потоків, а також іонної сили середовища, що оточує протоплазми.

Карстен (США), застосовуючи метод диференціального центрифугування, виділяла саркотубулярні пухирці з м'язів рогів матки телиць, корів і овець. Аналіз різних фракцій показав значно менший вміст кальцію і актоміозину в гладких м'язах рогів матки щодо їх вмісту в саркотубулярних пухирцях серцевого м'яза. На підставі цих даних вона поставила питання, чи важливий захват кальцію саркотубулярними пухирцями клітин м'язів матки для їх скорочення і розслаблення.

Хотта і Нонамура (Японія) навели додаткові докази до раніше зробленого висновку про кальцієвий механізм виникнення потенціалів дії гладких м'язів. Вони також спостерігали зменшення напруження м'яза *taenia coli* морської свинки при заміщенні іонів кальцію на іони барію і гадають, що двовалентні катіони, які входять до клітини під час виникнення потенціалів дії, впливають безпосередньо на скоротливі елементи.

Гудфорд (Англія) виклав результати дослідів по вивченню обміну іонів магнію в гладкому м'язі та взаємовідношенню іонів калію, кальцію, магнію і фіксованих аніонів на поверхні мембрани, а Петон (Канада) доповів про відмінності енергетичної потреби і метаболічного аспекту контролю скорочення і розслаблення детрузорного м'яза кролика щодо скелетного м'яза.

Кастілс (Бельгія) на підставі порівняння мембранного потенціалу для *taenia coli* (ТС) з іонними рівноважними потенціалами зробив висновок, що потенціал спокою ТС переважно залежить від іонів калію, і що хлориди не переходять пасивно крізь мембрану ТС. Зміни потенціалу під час деполяризаційної фази визначаються короточасною зміною провідності мембрани для іонів натрію і кальцію. Він відзначив, що існують факти про взаємозв'язок у просуванні крізь мембрану іонів калію і хлору. Можливо, ці два іони разом проходять всередину клітин, чим і пояснюється високий вміст іонів хлору всередину клітин. Слабкий розвиток ендоплазматичного ретикулуму в ТС узгоджується з гіпотезою, за якою під час розвитку потенціалу дії іони кальцію проходять крізь мембрану клітин ТС і активують скоротливий механізм. При цьому збільшення внутріклітинної концентрації Са становить $1,7 \cdot 10^{-6}$ М, що має бути достатнім для активації скоротливих білків.

Р. Е. Орлов (СРСР) виклав дані по дослідженню особливостей нервової активації ретрактора *penis'a* у собак і *vas deferens* у морських свинок. Встановлено, що подразнення симпатичних нервів, спрямованих до ретрактора *penis'a*, викликає появу збуджувальних сполучних потенціалів, знижує рівень мембранного потенціалу і може привести до появи поширюваного потенціалу дії. Норадреналін збільшував, а резерпін знижував збудливість ретрактора *penis'a*. Протилежні ефекти давало подразнення парасимпатичних нервів і введення парасимпатоміметичних речовин. Зіставлення електричних реакцій у *vas deferens* морської свинки, одержаних на подразнення гіпогастральних нервів *in vitro* і *in situ* показало, що синаптичний механізм

полегшення і сумачії не завжди необхідний для виникнення і поширення потенціалів дії.

Кемпбелл (Англія) на підставі власних досліджень, проведених на препаратах шлунка жаби, і літературних даних прийшов до висновку про два шляхи еволюції парасимпатичної і симпатичної нервових систем, що іннервують судинні та інші гладкі м'язи (травний тракт, легені тощо). Частина автономної нервової системи, що іннервує кардіоваскулярну систему, у примітивних форм складалася тільки з холінергічних парасимпатичних волокон, до яких згодом приєдналися симпатичні адренергічні волокна. Аналогічна структура зберігалась у ссавців. Щодо решти гладких м'язів, то вони спочатку забезпечувались неадренергічними парасимпатичними гальмівними волокнами і змішаною холінергічною і адренергічною симпатичною іннервацією. На еволюційній стадії, вищій, ніж у амфібій, холінергічна функція перейшла від симпатичної до парасимпатичної нервової системи, проте при цьому в парасимпатичній нервовій системі зберігаються примітивні форми неадренергічної гальмівної іннервації, а в симпатичній — моторної холінергічної іннервації.

Ірисава (Японія) показав, що морфологічне дослідження серця двостулкових молюсків (наявність структур подібних некусам), а також різнобічне вивчення їх електрофізіологічних властивостей (опір мембрани, постійна часу електротонічного потенціалу, ефект внутріклітинної і позаклітинної дії струму, відсутність впливу іонів натрію і дії тетродотоксину, а також висока ефективність впливу іонів кальцію і магнію тощо) свідчать про те, що гладкі м'язи серця двостулкових молюсків належать до так званих унітарних гладких м'язів, за класифікацією Бозлера.

Тварог (США) підкреслила, що у безхребетних є так звані двофіламентні гладком'язові клітини, які містять протофібрили двох діаметрів, на відміну від класичних однофіламентних гладких м'язів. Тонкі волокна в двофіламентних клітинах можуть бути зв'язаними з щільними тільцями значної величини. Коли протофібрили розташовані навскісно або спірально, клітини гладких м'язів безхребетних можна розглядати як поперечносмугасті, хоч у них нема смуги. Встановлені функціональні особливості цих двофіламентних клітин гладких м'язів і поперечносмугастих волокон: 1) у нормальних фізіологічних умовах їх довжина може змінюватися від трьох до десяти раз, 2) сила напруження може досягати 15 кг/см^2 в порівнянні з 4 кг/см^2 для кравецького м'яза жаби і 3) існує механізм для підтримання значного напруження при мінімальній втраті енергії. У двофіламентних клітин товсті протофібрили містять параміозин (тропоміозин А), а тонкі — актин. Локалізація міозину в цих клітинах ще не з'ясована. Деякі автори пов'язують особливості замикальної функції м'яза *mitilis*'а з наявністю в клітинах цих м'язів параміозину, проте механізм замикання і факт існування параміозину тепер дискусійні. Розглянуті два механізми скорочення: 1) механізм, що базується на взаємодії тонких і товстих протофібрил і 2) що базується на взаємодії між товстими протофібрилами.

Фізіологія травлення і всмоктування

Фізіологія травлення і всмоктування була представлена доповідями на чотирьох секційних засіданнях, одному симпозіумі і на окремому засіданні з електрофізіології гладких м'язів, переважно м'язів шлунково-кишкового тракту.

На засіданні, присвяченому секреторній функції слинних та підшлунковій залозі, заслухано дев'ять доповідей. Пулсен і Петерсен (Данія) виклали дані, які не підтверджують гіпотези про те, що ацинарний секреторний потенціал є електричним виразом активного транспорту хлоридів при утворенні первинної секреції слинних залоз. Передбачається, що функція секреторного потенціалу полягає в активуванні механізму іонного транспорту, який формує первинну секрецію. Іонний механізм секреторного потенціалу може полягати в активному транспорті іонів натрію з клітин.

Некес з співробітниками (США) висвітлили питання про значення іонів кальцію і магнію у зміні проникності мембран клітин слинних залоз та розглянули зміну проникності мембран клітин у ділянках їх контактування (сполучення). Вони встановили, що в неконтактуючих ділянках мембрани клітин її проникність втричі менша. Іошімура з співавторами (Японія) представили дані про нервовий контроль сольового складу слини привушної залози. Товбін і Феррелл (США) показали, що антидіуретичний гормон спричиняє специфічний вплив на виділення води (зменшення) і електролітний склад (збільшення) слини. Шульц і Веске (ФРН) виявили, що при секретинній секреції підшлункової залози виділяється сік з великою кількістю води, бікарбонатів і малою кількістю хлоридів.

Кейз, Харпер і Скротчерд (Англія) представили дані про зміну швидкості секреції і складу панкреатичного соку при заміні різних іонів у перфузаті (гострі дослідження). Фрідман і співавтори (США) виклали дані про наявність у слизовій оболонці кишечника фактора, який стимулює секрецію підшлункової залози і має екболічні і гідролітичні властивості. Він не втрачає активності при кип'ятінні

у лужному середовищі і відрізняється від секретину. Цей фактор названий сапокриніном.

Шлункова секреція. Модслей і Кобаяші (США) показали, що лише частина гістаміну відбиває зміну шлункової ензиматичної активності. Гадають, що лише швидко обмінюваний гістамін пов'язаний з секреторною діяльністю шлунка. Глас та співавтори (США) встановили, що виділення глюкотеїнів і амінополісахаридів слизової оболонки шлунка перебуває під гуморальним і нервовим контролем. Сміт (США) одержав дані, що свідчать про більш сильний гальмівний вплив подразнення гіпокампа на шлункову секрецію у мавп у початковій фазі захисної реакції, яка виникає при подразненні гіпокампа.

Інші доповіді були присвячені механізмам гормональної регуляції шлункової секреції. Лін і Еванс (США) показали, що при максимальній секреції HCl, викликаній введенням пентагастріну, сумарний вміст гістаміну в слизовій оболонці шлунка ставав мінімальним. Гроза та співавтори (Румунія) показали участь брадікініну в регуляції шлункової секреції.

Меджі і Одорі (США) представили дані про стимулюючий вплив панкреозимін-холецистокініну на шлункову секрецію та його пригнічуючу дію на секрецію, викликану іншими секреторними факторами, включаючи гастрин і годування тварин. Зроблено висновок, що панкреозимін-холецистокінін відповідальний за пригнічення шлункової секреції кислотою з кишечника. Розенталь та ін. (США) виявили речовину в лімфі з грудної протоки, що пригнічує шлункову секрецію.

Всмоктування. Питанням всмоктування в шлунково-кишковому тракті було присвячено два засідання (22 доповіді). Вступну доповідь з цих питань зробив Крейн (США). Він приділив особливу увагу єдності травлення і всмоктування, спинився на ролі щіткової кайми і латерально-мембранної поверхні всмоктування, а також на структурі поверхні слизової оболонки кишки, навів коротку характеристику фаз травлення — всмоктування: порожнинна фаза, фаза щіткової кайми, внутріклітинна фаза і латерально-мембранна фаза. Він вказав на важливість взаємодії цих фаз і, зокрема, входу органічних речовин крізь щіткову кайму та виходу іонів натрію крізь латеральну мембрану і можливо інші ділянки клітинної поверхні. Потім були заслухані доповіді по вивченню кінетики всмоктування цукру в системах, пристосованих до високого вмісту натрію (Фарменфармаен, США), механізму активного транспорту цукру в тонких кишках (Фауст та ін., США), гальмування всмоктування цукру амінокислотами (Уісмен, Англія), транспорту води і електролітів (Скадхаудж, Данія) та ін.

На цьому засіданні була представлена також доповідь О. М. Уголева і співробітників (СРСР), дані яких дозволили висвітлити механізми проксимально-дистального градієнта в інтенсивності розщеплення ряду харчових речовин і зміни цього градієнта в онтогенезі. Показано, що при спільному інкубуванні дипептиди і трибутирин не змінюють гідролізу сахарози, гідроліз же трибутирину посилюється дипептидами. Крім того, виявлені інші закономірності в розщепленні вуглеводів, білків і жирів при їх спільному інкубуванні.

На другому засіданні були наведені дані про значення розміру частинок тригліцеридів (і холестеролу) для лімфатичного транспорту (Коуртайс і Фрейзер, Австралія), всмоктування нейтральних амінокислот (Шелл та ін., США) і механізмів всмоктування деяких білкових речовин (Окуда і Яшіма, Японія). Цікаві дані представив Лі (США), який в досліді на одній ворсинці методом мікропункцій виявив значення різних її частин для всмоктування води. Він прийшов до висновку, що вода спочатку всмоктується з верхівки ворсинки у термінальний кінець її центральної молочної судини. Мак Кені (США) виклав результати дослідів по вивченню ролі жовчі в транспорті солей і прийшов до висновку, що жовч впливає на здатність кишечника до зв'язаного транспорту іонів натрію, хлору і HON крізь мембрану щіткової кайми.

П. Г. БОГАЧ

Проблема фізіології дихання

З питань, що прямо або посередньо відносяться до фізіології дихання, вченими 19 країн на конгресі було зроблено близько 60 доповідей. Від СРСР з фізіології дихання доповідей не було.

У зв'язку з тим, що тепер фізіологія дихання і у теоретичному, і у прикладному аспектах включає величезну кількість проблем, які тією або іншою мірою були відбиті у матеріалах конгресу, у короткому повідомленні можна спинитися лише на деяких з них.

Доповідей про центральну регуляцію дихання на конгресі було мало. З дослідження дихальних нейронів одна з представлених двох праць (Хукухара, Факеда, Сакаї; Японія) була присвячена з'ясуванню локалізації тих нейронів ретикулярної формації, які пов'язані з активними елементами спинного мозку. Критерієм цього зв'язку була наявність антидромних ефектів при подразненні спинного мозку на рівні S_2 і S_4 . Такого типу нейрони були виявлені в 27 випадках з 175 обстежуваних одиниць. За наявності імпульсації у різні фази дихального акту їх поділяли на три типи; інспіраторні і експіраторні нейрони локалізовані лише в ретикулярній формації довгастого мозку, тоді як в області моста і енцефалон вони не були виявлені.

У доповіді Грандп'єр і Невера (Франція) було показано, що при підвищенні p_aCO_2 на 4 мм рт. ст. активність нейронів ретикулярної формації зменшується (наркотизовані кролики), що автори ставлять у зв'язок з дальшими змінами не тільки дихання, а й гемодинаміки.

Розвиток нових методів досліджень, які зробили доступними реєстрацію електричної активності хеморецепторних аферентів, вивчення їх ультраструктур, суті біохімічних процесів тощо привело останнім часом проблему сприйняття хімічних речовин рецепторами, які знаходяться в артеріальному руслі, до значних успіхів і висунуло водночас багато нових проблем в області хімічної регуляції дихання. Деякі аспекти цих проблем позначилися і на порядку денному конгресу. На проведеному під головуванням Комро і Нейла (США) засіданні «Баро- і хеморецепції», зокрема, обговорювали питання про роль медіаторів та про природу виникнення збудження в хеморецепторах при зміні pO_2 , pCO_2 і pH артеріальної крові, які є адекватними подразниками згаданих аферентів.

Одержані Метцом (США) дані про те, що кров, яка відтікає від каротидного клубочка при гіпоксії або гіперкапнії, містить значні кількості ацетилхоліну, дозволили автору підтримати висунуте свого часу Ландгреном, Лілієстрандом, Зоттерманом (1952, 1954) уявлення про роль цього медіатора у передачі збудження з хеморецепторів.

За даними, наведеними в доповіді Лейтнера і Ейзагірра (США), вивільнювані (під впливом гіпоксії, гіперкапнії та зміни pH) з хеморецепторних клітин медіатори, зокрема ацетилхолін, викликають деполаризацію аферентних закінчень синусового нерва з генерацією імпульсу, що поширюється до центра. Застосовуючи калій-агірові електроди (один — на каротидне тільце, другий — на перерізаний синусний нерв), автори показали, що речовини, які блокують деполаризацію, усувають ефект від дії ацетилхоліну і ціану; виснаження (тривалою стимуляцією) рецепторів приводить до порушення ефекту від дії ціаністих сполук, які замість деполаризації починають викликати гіперполяризацію.

На жаль, у працях конгресу не знайшли належного відбиття дослідження, проведені у цьому напрямку радянськими вченими — С. В. Анічковим, М. Л. Беленьким, С. С. Криловим, які висунули свої гіпотези про участь АТФ у вивільненні медіатора, про зв'язок цих процесів з гліколізом і ферментативними процесами тощо, які відіграють значну роль у механізмі передачі збудження від хеморецепторної клітини до волокна.

Імпульси, які надходять з периферичних хеморецепторів у дихальний центр, викликають рефлекторну зміну легеневої вентиляції, що у свою чергу є одним з найважливіших регуляторів хімічного складу крові. Цікава характеристика перехідних періодів становлення при цьому нового рівня вентиляції. При застосуванні методу перфузії каротидного синуса в умовах підтримання постійного PA_{CO_2} , при ступінчастому зниженні p_aO_2 , Даттон і Девіс (США) відзначили двофазні зміни легеневої вентиляції, у першу секунду різкий ефект, а потім протягом дальших 60 сек повільніше її збільшення. Перша фаза вентиляторної відповіді є виразом швидкого незалежного компонента хімічного стимулу, а друга — «повільний компонент», на думку авторів, є результатом взаємодії між залишком подразнення, яке виникло при швидкій заміні pO_2 крові, і середнім внутріклітинним pO_2 .

Фазності зміни вентиляції у перехідний період при зниженні вмісту кисню у вдихуваному повітрі була присвячена доповідь Женетта (Франція).

Бернардс і Сістерман (Нідерланди) показали, що неоднозначний вентиляторний ефект, який виникає при введенні в область біфуркації сонної артерії крові із зміненими p_aCO_2 , або pO_2 у різні фази дихального циклу, зумовлений неоднаковими умовами збудження дихального центра стовбура мозку.

На засіданні «Новітні досягнення фізіології» Дежур (Франція) у своїй доповіді повідомив, що у аборигентів високогір'я як у місцях їх мешкання, так і на рівні моря, легенева вентиляція під впливом кисню (тест — два вдохи кисню) зменшується не в такій мірі, як у аналогічних умовах у жителів низин. Це, на думку автора, вказує на менш виражену гіпоксичну стимуляцію і знижену чутливість хеморецепторів у горців. За даними про ступінь збільшення легеневої вентиляції при дозованому м'язовому навантаженні до аналогічних висновків про зниження чутливості до нейрогенної стимуляції після тривалого перебування в горах в умовах гіпоксії прийшли й інші дослідники (Лефрансуа, Готьє і Паркіс — Франція; Бірнбаум, Демпсі, Форстер — США).

Дані про те, що перерізання синусних нервів впливає на процес акліматизації, пригнічує дихання і змінює реакцію-відповідь на CO_2 , викладені Соренсеном і Майнесом (США), підтверджують результати раніше опублікованих досліджень радянських (Є. М. Маршак, Л. І. Ардашнікової, Л. Л. Шиката ін.) і іноземних авторів. Певний інтерес викликали матеріали про вплив хеморецепторної регуляції на рефлекс Герінг—Бреера (Буверо, Кранс і Дежур—Франція) і дані про можливість усунення рефлексу з рецепторів розтягнення легень при їх надмірному роздуванні у людини, яке виникає внаслідок недостатності у самих рецепторах або зниження чутливості центральних утворень (Френчард, Ейзл і Газ—Англія).

На засіданні «Гази крові», яке відбувалось під рубрикою «Дихання», увагу привернули дослідження, присвячені механізмам, що регулюють насичення крові киснем у легенях. В дослідях, проведених на людях, було показано, що при вдиханні газових сумішей альвеолярно-артеріальний градієнт pO_2 зменшується, досягаючи найнижчих величин при зменшенні вмісту кисню у вдихуваному повітрі до 10—11%, тоді як при різкішій гіпоксії він починає збільшуватись. Напруження кисню в артеріальній крові за цих умов стабілізується лише в межах зменшення вмісту кисню до 15%, при нижчому його вмісті—прогресивно падає (Майзерс, Пічотка; Лотц, Данерс, Пічотка).

Кілька доповідей було присвячено дисоціації кисню і CO_2 (Ріспенс—Нідерланди, Валдек і Цандер—ФРН), перфузії, дифузії і транспорту газів кров'ю (Фогель—ФРН, Ван Лів—США).

Створення кисневої недостатності як моделі для виявлення тих або інших аспектів регуляції дихання, давно вже увійшло у практику фізіології, і, як уже було згадано, використано в працях різних дослідників. Крім того, власне гіпоксичним станам на конгресі було присвячене спеціальне засідання, яке відбувалось під головуванням фізіологів Монго (Перу) і Рана (США). На цьому засіданні тільки три доповіді були присвячені фізіології дихання (про них йшлося в зв'язку з периферичними хеморецепторами), інші мали відношення до фізичного навантаження на висотах.

CO_2 —кінцевому продукту окислювального метаболізму—одному з найважливіших факторів у складному процесі регуляції дихання і транспорту кисню як на спеціальному симпозиумі «Динаміка CO_2 », так і на секційних засіданнях було присвячено кілька повідомлень.

Предметом повідомлення Раутона (Англія) був огляд останніх праць про перший і другий типи кінетичних реакцій CO_2 , а також про рівновагу карбамінових сполук з Нb та залежність цих реакцій від ефекту Бора. Були розглянуті різні методи аналізу цих реакцій. Встановлено, що активність карбоангідрази у інтактних еритроцитів у 30% збігається з активністю концентрованих розчинів Нb, виготовлених з цих самих клітин. Тому припускають, що внутрішнє середовище еритроцитів мало впливає на активність ферменту і що нема істотної різниці між швидкістю карбаміно- CO_2 реакцій у концентрованих розчинах Нb і суспензії еритроцитів тієї ж крові.

Лешке (ФРН) на великому літературному матеріалі показав, що CO_2 властивий і хімічний, і фізичний типи впливу на рецептори; хімічний включає реакцію рецептора з CO_2 , як з молекулою (наприклад, якщо CO_2 вступає в цитратний цикл, або при впливі в карбаміновій реакції CO_2 на цитохромоксидазу, про яку, як про один з механізмів збудження артеріальних хеморецепторів вказував С. Н. Анічков), в результаті якої здійснюється збільшення вільної енергії з утворенням імпульсу. Фізична специфічність впливу CO_2 пов'язана з її фізичними властивостями, наприклад, здатністю до дифузії. Раніше вважали, що CO_2 , на відміну від Н-іонів може проникати в клітину дихального центра і діяти там у гідратованій формі, дисоціюючи іони водню.

Після відкриття Лейсеном певної залежності складу цереброспінальної рідини від легеневої вентиляції, Вінтерштейн припустив, що крізь цереброспінальну рідину і здійснюється специфічний вплив CO_2 , а вільний обмін між цереброспінальною і міжклітинною рідиною мозку здійснюється з допомогою дифузії (Паппенгеймер). Але в зв'язку з тим, що швидкість реакцій у відповідь на CO_2 в багато разів більша, ніж час, необхідний для дифузії, цей факт свого часу заперечував Мітчел (США).

Згодом медіальніше корінців IX і X пар нервів на вентральному боці були виявлені ділянки, чутливі до кислоти (Мітчел, Шляфке; Лешке та ін.). Дальші дослідження вказали на існування і значення в регуляції дихання центральних хеморецепторів. Грунтуючись на цих даних і результатах дослідів з перфузією спинномозкового каналу розчинами або кров'ю з різними рН, pCO_2 і pO_2 Лешке прийшов до висновку, що істинним стимулом дихання у цій ситуації є водневі іони, тоді як специфічний вплив CO_2 на центри слід відносити до фізичного типу впливу.

Великий інтерес для фізіологів, які працюють з CO_2 як стимулятором дихання, становлять представлені дані про те, що, незважаючи на певну залежність між напруженням CO_2 в артеріях, венах, капілярах і тканинах, передача, транспорт і урівноваження вдихуваного CO_2 відбуваються досить повільно (Сьєсйо—Швеція, Браун і Мітчел—Англія і США). Так, наприклад, при нормальній вентиляції в мозку

урівноваження між вдихуваною і зв'язаною CO_2 відбувається за 20—30 хв, при гіпервентиляції (навіть при високих концентраціях CO_2) раннє урівноваження настає лише на 10—12 хв, а деякі зміни можуть зберігатись до 24—36 год. У зв'язку з цим виділяються три етапи у впливі CO_2 на організм: 1) хімічне буферування і розподіл, 2) іонний обмін між внутрі- і позаклітинною рідиною і 3) ниркова компенсаторна фаза (Мітчел).

Значний інтерес викликав симпозіум «Біохімія, структура і функція легень», проведений під головуванням Дауеса (Англія) і Комро (США). Насамперед, ми вважаємо цікавим сам факт об'єднання на одному симпозіумі трьох найважливіших аспектів, що характеризують функціональні можливості органа, який здійснює газообмін між повітрям і кров'ю.

На цьому симпозіумі, як і на секційних засіданнях, відносно велику увагу було приділено поверхнево активним речовинам, які вистилають альвеоли, рідиною плеври і дихальних шляхів (Вейбел, Гіл—Швейцарія; Меклем, Проктор, Хог—Канада і США). Хоч гіпотеза про те, що в легенях є поверхнево активний субстрат, завдяки якому підтримується сферична форма альвеол, дістала широке ускладнення в зв'язку з методами їх виділення. Вважають, що ця речовина синтезується в легенях, що вона вистилає альвеоли, як плівка подвійної природи; з ліпідами, які утворюють поверхневий шар, протеїнами та іншими речовинами, локалізованими у водній гіпофазі. Доповідь Кемпич (Швейцарія) на цьому симпозіумі була присвячена доведенню того, що синтез поверхнево активної речовини здійснюється в ламінарному шарі альвеол. Це положення було проілюстроване даними авторадіографічних і морфологічних досліджень, одержаних на плодах, у яких поява активної речовини в альвеолах збігається з появою в них ламінарних тілець.

У функціональних особливостях легені велику роль відіграють синтез ліпідів та інші аспекти обміну, які, порушуючись під впливом різних факторів зовнішнього середовища, викликають зміни механічних властивостей стінки легені, що особливо сильно проявляється *in vitro* (Неймарк, Канада).

Наявність тісної кореляції між хімічним складом легеневої паренхіми і функціональним станом зовнішнього дихання була продемонстрована даними, одержаними в перебігу внутрішньотробоного созрівання організму, в процесі якого розвиток ензиматозних систем проміжного обміну, вміст ДНК, ліпідів, протеїнів, глікогену, води змінюються у відповідності з організацією клітин у підготовці до майбутнього легеневого газообміну. Видові відмінності також підтверджують наявність чіткої кореляції між складом легеневої тканини і функцією легень. Різні патологічні процеси порушують цю залежність в результаті зміни складу самих клітин (Клементс, США).

Велику увагу на цьому симпозіумі привернула доповідь, присвячена широкому філогенетичному аналізу респіраторної функції і задачам легень (Тенні, США). В еволюційному ряду легені не завжди повністю здійснюють функцію газообміну, навіть у амфібій вони забезпечують лише половину їх потреби в кисні. В межах одного виду васкуляризація, структура альвеол, об'єм легень тощо певною мірою можуть визначитися способом життя даної особини (самці і самки жаб Камеруна). Тенні показав також, що, незважаючи на тісну залежність між величиною легень і масою тіла рівень метаболізму в ряду ссавців корелює не стільки з об'ємом, скільки з дифузійною поверхнею легень. Так, наприклад, найважливішим фактором пристосування дрібних тварин до притаманного їм високого рівня окислювального метаболізму є не відносне збільшення легень, а дифузійної поверхні їх внаслідок зменшення діаметра альвеол і активізації дихальних ферментів.

Застосування різних тонких сучасних методів дослідження—світлової і електронної мікроскопії, гістохімії і ауторадіографії тощо дозволило Ленгнеру, Вітнеру, Росенбауму (США) не лише розкрити кілька фаз адаптивних змін у тканинах, які виникають під впливом великих концентрацій кисню на мікроструктурному рівні, але й виділити кожен етап в культурі тканини.

Н. В. ЛАУЕР