

УДК 612.223.1:612.26

В. А. Березовский, А. И. Назаренко, Т. Н. Говоруха

ВЛИЯНИЕ ГЕЛИЯ НА ГАЗООБМЕН И ТКАНЕВОЕ ДЫХАНИЕ

Проявление наркотического эффекта азота в кислородных газовых смесях, находящихся под давлением, вызвало необходимость поиска более инертных в этом отношении заменителей. В 1934 г. Барах [14] впервые сообщил об использовании гелия вместо азота, применив нормоксическую гелиево-кислородную газовую смесь (гелиокс) при обструктивных поражениях гортани и трахей, а также при бронхиальной астме. В настоящее время гелиокс широко применяется за рубежом, главным образом в терапевтической практике. Его применение оказалось наиболее эффективным при заболеваниях органов дыхания, сопровождаемых обструктивными изменениями воздухоносных путей. Исследования показали, что применение гелиево-кислородных смесей у больных с вентилаторной недостаточностью обструктивного типа сопровождается уменьшением потребления кислорода, улучшением общего состояния, снижением работы дыхательной мускулатуры, увеличением насыщения крови кислородом и снижением P_{aCO_2} [3, 6, 8].

Лечебный эффект гелиево-кислородных смесей можно объяснить следующим образом. В условиях нарушения проходимости какого-либо участка дыхательных путей или значительного возрастания объемной скорости потока воздуха создаются условия для преобладания турбулентности. Сопротивление турбулентному потоку, наряду с прочими факторами, зависит от плотности газа. Поскольку плотность гелиево-кислородной смеси приблизительно в три раза меньше плотности воздуха, то ее применение снижает сопротивление газовому потоку и увеличивает тем самым функциональные возможности аппарата внешнего дыхания.

В отношении действия гелия на газообмен и тканевое дыхание существуют различные мнения, хотя литературные данные по этому вопросу весьма немногочисленны. Показано, что пребывание крыс в условиях нормоксической гелиево-кислородной среды (экспозиция — 2 ч) увеличивает потребление кислорода на 20 % [4, 23]. Наряду с этим P_{O_2} в мышце бедра снижается в среднем на 26 %. Повышение общего газообмена и снижение P_{O_2} в мышце объясняют активацией процессов теплообразования в организме вследствие охлаждающего эффекта гелия; усиление же общего теплообразования в организме считают связанным с активацией окислительного метаболизма скелетной мускулатуры. В серии исследований на мышах [10] подтверждено, что пребывание животных в нормоксической гелиево-кислородной среде повышает потребление кислорода, снижает температуру тела, увеличивает время выработки условных рефлексов. Сохранение в течение 2 сут повышенного газообмена у мышей после замены гелиевой смеси воздухом, авторы объясняют инертностью процессов функциональной перестройки обмена веществ, вызванных охлаждающим влиянием гелия. Не менее вероятным нам кажется и другое предположение — после дыхания гелиоксом в системе тканевого дыхания остается структурно-функциональный след, который и является причиной повышенного газообмена.

В ряде работ исследовали влияние гипероксических газовых смесей с гелием или азотом в качестве разбавителя. Обнаружено, что при длительном воздействии гипероксической гелиево-кислородной смеси газообмен и температура тела снижаются. При исключении охлаждающего эффекта (повышение температуры среды) в атмосфере гелиокса животные гибнут быстрее, чем в азотно-кислородной атмосфере. В гистологической картине развивающейся кислородной пневмонии в азотной и гелиевой средах не выявлено принципиальных различий. При одинаковой температуре смеси токсическое действие кислорода в обеих газовых средах протекает примерно одинаково. При повышении температуры среды в гелиоксе газообмен снижается быстрее, воспалительные явления и гибель животных наступают раньше, чем в присутствии азота. Наличие гелия в смеси приводит к более быстрому проявлению токсического действия кислорода. Авторы пред-

полагают, что высокая диффузионная способность гелия облегчает проникновение кислорода через мембрану клетки, либо способствует «осаждению» на мембране молекул кислорода [1, 2, 12].

Часть исследований относится к изучению газообмена организма в условиях гипоксических гелиево-кислородных сред [11]. Пребывание крыс в среде, содержащей 11,4 % O_2 как с азотным, так и с гелиевым разбавлением, снижало газообмен и ректальную температуру. Степень снижения температуры была различной в зависимости от присутствующего инертного газа. Так, потребление кислорода в гипоксической азотной атмосфере упало на 23,8 %, а в гелиевой с тем же содержанием кислорода — лишь на 10 %. В гипоксической гелиевой среде происходит более выраженное снижение ректальной температуры, а терморегуляционная активность мышц повышается. После перевода животных на дыхание воздухом изучаемые показатели проявляли тенденцию к нормализации. Однако, у «гелиевых» крыс быстрее восстанавливался газообмен и медленнее — ректальная температура. При содержании кислорода 7,4 % в обеих средах возникали однонаправленные и более значительные изменения [10]. В гелиево-кислородной смеси по сравнению с азотной газообмен и температура тела снижались сильнее, а электрическая активность мышц практически не изменялась. В атмосфере гелиево-кислородной смеси с 7,4 % O_2 газообмен крыс резко угнетался. Можно думать, что в «гелиевой» среде в результате охлаждающего влияния этого газа и значительного снижения температуры тела у животных поддерживается более низкий уровень обмена. Поэтому, вероятно, и увеличивается продолжительность жизни животных в гипоксической гелиевой атмосфере, что отмечено рядом исследователей. Автор [10] считает, что различия в действии на организм азотно-кислородных и гелиево-кислородных гипоксических газовых смесей вызваны охлаждающим влиянием гелия.

Вейсс и соавт. [30] изучали эмбриональное развитие и рост цыплят в нормоксической гелиево-кислородной среде. Были выращены здоровые цыплята с массой тела на 8 % меньше, чем в воздушной среде. Цыплята, находившиеся в гелиевой среде, потребляли на 16 % больше пищи; частота сердечных сокращений и дыхания у них были выше, чем в норме. Увеличение метаболизма авторы рассматривают как компенсаторную реакцию на повышенную потерю тепла организмом. Борискин и соотр. [1] также изучали возможность выращивания цыплят в гелиево-кислородной среде. Они считают, что причиной более низкой выводимости цыплят в гелиевой атмосфере по сравнению с воздушной является высокая теплопроводность гелия, увеличивающая теплоотдачу организма.

Предпринята попытка определить механизмы возрастания метаболизма с физической точки зрения [5, 20]. Так, при измерении газообмена крыс в условиях различных температур в нормоксической гелиево-кислородной среде (19,5; 25; 29,7 °C) было показано, что газообмен наиболее значительно возрастает при 19,5 °C и почти не увеличивается по сравнению с воздушной средой при 29,7 °C. Обсуждая полученные результаты, авторы [20] исходили из того, что из четырех путей теплопотерь — радиации, кондукции, конвекции и эвапорации, — только кондуктивная теплоотдача меняется в случае, когда азот заменяется гелием. Авторы пришли к выводу, что причиной увеличения газообмена и терморегуляторных нарушений в гелиевой среде является охлаждение тела. Механизм возникновения терморегуляционных изменений сложен и изучен недостаточно. При исследовании влияния гелиево-кислородной газовой смеси на терморегуляционный тонус, холодовую дрожь и ректальную температуру в условиях различных температур среды, было сделано заключение [5], что повышение терморегуляционной активности мышц и возникновение холодовой дрожи при переходе на дыхание гелиоксом осуществляется рефлекторно с терморепторов верхних дыхательных путей. Гелий в дыхательной смеси оказывает более сильное охлаждающее действие на терморепторы, чем азот, что ведет к понижению температурных порогов, при которых начинается усиление терморегуляторных реакций.

Исследование метаболических и тканевых реакций крыс в гелиево-кислородной среде при различных температурах показало [22], что гелий, вызывая большую теплопотерю и снижение температуры тела, усиливает компенсаторный метаболизм. Это сопровождается ускорением частоты дыхания и сердцебиения, увеличением объема принимаемой пищи. Чем ниже температура среды, тем выше эффект.

Таким образом, исследования действия гелия на газообмен и терморегуляцию мелких животных *in vivo* привели ряд исследователей к мнению, что гелий при нормальном давлении оказывает больше физическое, чем фармакологическое действие. Основными

действующими факторами являются физическое нарушение теплового усиления метаболизма и активация метаболизма позвоночных.

Показано [1] нормальное давление изменяется. В то же время частота колебаний и частота углекислоты у новорожденных особей. Гелиокс у новорожденных. Замена азота в крови. Работа [15] показывает, что инертные газы влияют на механизм действия только заключенных в физиологическом процессе. Продукция CO_2 смеси. Установлено, что продукция CO_2

В этих же условиях потребления кислорода гелий активизирует работу тканей.

Исследовано. Установлено, что гелий, а продукция углекислоты изучено потребление кислорода. Исследования показали, что продукция углекислоты и потребление кислорода с воздушной средой. Натрия, особенно при окислении пирувата. Явилось снижение продукции молочной кислоты и фосфата, а также пиридинозо-дифосфат.

На основании этих данных утилизация цикла трикарбоновых кислот в гомогенизированной ткани гелий не вызывает изменений мембраны и влияния реакции, связанной с депрессией нет. Длительные предшествующие между альдозами и другими инертными газами на что имеются существенные окислительные газы на проникновение.

Следует отметить, что кислород тканей

действующими факторами являются высокая теплопроводность этого газа, приводящая к нарушению теплового баланса, повышению теплоотдачи, охлаждению организма и ответному усилению метаболизма. Однако, вышеуказанным механизмом нельзя объяснить активацию метаболизма в гелиевой среде у пойкилотермных (насекомые, пойкилотермные позвоночные, эмбрионы) и у гомойотермных в термонеutralной зоне.

Показано [15], что при замене азота воздуха гелием (или аргоном) в условиях нормального давления потребление кислорода дрожжами, дрозфилами, термитами не изменяется. В то же время гелиокс увеличивает потребление кислорода личинками, куколками и частично взрослыми насекомыми *Tenerio molitor*; увеличивает продукцию углекислоты у нормальных личинок, но снижает ее у голодающих личинок и взрослых особей. Гелиокс увеличивает также продукцию CO_2 у мышей, но снижает ее у ящериц. Замена азота воздуха аргоном вызывает менее выраженное действие. Поскольку данная работа [15] явилась практически первой в области изучения биологического действия инертных газов на организм, автор не высказал никаких гипотез относительно механизма действия инертных газов на метаболизм и метаморфоз насекомых, а сделал только заключение о том, что гелий (и в меньшей степени аргон) не является инертным в физиологическом смысле и может оказывать действие на некоторые фундаментальные жизненные процессы. В последующей работе [17] авторы определяли потребление O_2 и продукцию CO_2 у белых мышей при действии нормоксической гелиево-кислородной смеси. Установлено, что в гелиевой среде потребление кислорода повысилось на 40 %, а продукция CO_2 — на 24 % по сравнению с нормой.

В этих же опытах *in vivo* на аппарате Варбурга было обнаружено увеличение потребления кислорода тканью диафрагмы и печени. Авторы сделали заключение, что гелий активизирует газообмен у млекопитающих и увеличивает потребление кислорода тканями.

Исследовано влияние гелия на потребление кислорода и гликолиз в тканях мышей. Установлено, что в тканях мозга, печени и диафрагмы потребление кислорода возрастает, а продукция углекислоты снижается [28]. В другой работе [29] авторами подробно изучено потребление кислорода и гликолиз в тканях печени мышей. Проведенные исследования показали, что в срезах печени гелиокс увеличивает потребление кислорода и продукцию углекислоты; дыхательный коэффициент при этом не изменяется. Потребление кислорода в гелиевой смеси в присутствии цианидов увеличивается по сравнению с воздушной средой; возрастает также потребление кислорода в присутствии фторида натрия, особенно при добавлении глюкозы; не изменяется потребление кислорода срезами печени, отравленными фторидом натрия при добавлении лактата или пировата; окисление пировата гомогенатами печени снижается. Изучение процессов гликолиза выявило снижение образования углекислоты в срезах печени, повышение образования молочной кислоты и CO_2 в гомогенатах печени при добавлении глюкозы и гексозодифосфата, а также при флюоридном отравлении, если добавляются пироват, глюкоза, гексозо-дифосфат.

На основании проведенных исследований авторы заключили, что гелий не изменяет утилизации тканями субстратов окисления, но снижает цианидную ингибицию; цикл трикарбоновых кислот не подвергается влиянию гелия в срезах печени, но изменяется в гомогенатах. Эти факты позволили выдвинуть гипотезу, что точкой приложения действия гелия является гликолиз. Депрессия гликолиза, по мнению авторов, может быть вызвана рядом причин. Присутствие гелия изменяет свойства плазматической мембраны и влияет на проницаемость ее для глюкозы, либо тормозит метаболические реакции, связанные с фиксированными на мембранах ферментами. В гомогенатах такой депрессии нет. Другая возможная причина состоит в том, что гелий изменяет реакции, предшествующие альдолазной, так, что увеличивается скорость гликолиза в области между альдолазной и эндолазной реакциями. Исследуя механизмы влияния гелия и других инертных газов на тканевое дыхание, авторы отметили [29], что влияние изучаемых газов на клеточный метаболизм не связано с действием на целый организм; что имеются существенные различия в действии инертных газов на аэробное и анаэробное окисление. Авторы высказывают предположение о том, что влияние инертных газов на проницаемость клетки и ее метаболизм зависит от молекулярного веса газа.

Следует отметить, что не во всех исследованиях отмечено повышение потребления кислорода тканями при действии гелия. Так, Роджерс [цит. по 25] обнаружил, что ге-

лиевое-кислородная смесь не оказывает влияния на потребление кислорода *in vitro* у крыс при нормальном и несколько повышенном давлении. Трошихин и др. [13], исследуя влияние гелия на дыхание и фосфорилирование митохондрий коры головного мозга крыс, показали, что замена азота воздуха гелием при нормальном и избыточном давлении не сказывается на дыхании и фосфорилировании. При P_{O_2} в смеси, равном 0,4 и 0,6 атм, дыхание и фосфорилирование митохондрий снижаются, т. е. проявляется токсический эффект кислорода. Райт, Лесслер и др. [31] обнаружили интересный эффект последствием гелия. При выращивании цыплят в нормоксической гелиево-кислородной и воздушной среде отмечено повышение скорости потребления кислорода тканями эмбрионов, инкубируемых в гелиево-кислородной среде, по сравнению с воздухом. Если при гомогенизации на ткани действовал воздух, то наблюдалось снижение потребления кислорода тканями эмбрионов, инкубируемых в гелиево-кислородной среде по сравнению с воздухом. Если при гомогенизации на ткани действовал воздух, то наблюдалось снижение потребления кислорода даже по сравнению с воздушной средой. Анализируя результаты этих исследований, трудно установить, чем именно вызвано изменение скорости потребления кислорода в гелиево-кислородной атмосфере: присутствием гелия или недостатком азота. Авторы считают, что снижение метаболизма в гомогенатах эмбрионов, подвергаемых при приготовлении действию воздуха, вероятно, связано с повышением чувствительности к депрессанту-азоту в среде, лишенной последнего. Близкие данные приводят и другие исследователи. Установлено, что экспонирование цыплят и мышей в течение 21 дня в гелиево-кислородной среде вызывает метаболическую депрессию [22]. При переходе из гелиевой среды в воздушную потребление кислорода снижается на 7—11 %.

Изучено влияние гелия, аргона и азота на потребление кислорода клетками дрожжей, срезами и гомогенатами печени крыс в среде с инертными газами и сопоставлено потребление кислорода в атмосфере чистого O_2 (манометрическим и полярографическим методом). Для всех инертных газов отмечено снижение потребления кислорода тканями [21]. Авторы выдвинули гипотезу, согласно которой клеточная мембрана в присутствии инертных газов меняет свою структуру и, благодаря этому, инертный газ оказывает влияние на транспорт кислорода внутрь клетки.

В литературе имеется несколько работ, посвященных влиянию гелия на активность некоторых ферментов и концентрацию соответствующих субстратов. Так [24], обнаружено, что уровень γ -аминобутирата в гелиево-кислородной среде линейно возрастает вместе с увеличением давления от 1 до 60 атм. Эти же авторы изучали влияние гелиево-кислородных смесей под давлением на активность сывороточных энзимов: щелочную фосфатазу, глутамат-оксалоацетат-трансаминазу (СГОТ) и лактатдегидрогеназу (СЛДГ). Было установлено, что сывороточная щелочная фосфатаза не изменяется даже при давлении 60 атм. Активность сывороточных ГОТ и ЛДГ возрастала с увеличением давления; взаимосвязь была линейной. Даже при давлении 1 атм уровень СЛДГ и СГОТ в гелиево-кислородной смеси был несколько повышенным по сравнению с воздухом. Авторы сделали заключение, что при повышенном давлении гелий может служить причиной изменения проницаемости мембраны и метаболизма.

Исследование ткани печени, мозга, почек и сердца кошек в условиях гелиево-кислородной смеси (при давлении 1 атм) показало, что активность дегидраз и цитохром-оксидазы повышается по сравнению с контролем (воздушной средой). При давлении 4 ата и нормальном P_{O_2} активность обоих ферментов снижается. При давлении 11 ата это снижение незначительно; в некоторых случаях наблюдается даже повышение, что, вероятно, связано с длительным периодом декомпрессии. В азотно-кислородной среде при давлении 11 ата активность ферментов снижалась более значительно. Повышение активности указанных ферментов в гелиево-кислородной среде при давлении 1 атм автор объясняет отсутствием тормозящего влияния азота на активность ферментов при замене азота воздуха гелием.

В других исследованиях показано влияние инертных газов [25, 26] на активность чистых ферментных систем, таких, как липоксидаза, тирозиназа, α -химотрипсин, лейцинаминопептидаза, ацетилхолинэстераза. Эберт и соавт. [18] выдвинули гипотезу о том, что механизм, лежащий в основе влияния инертных газов на клеточном уровне, состоит в конкуренции между молекулами кислорода и инертного газа за специфические места внутри клетки. Для развития этой гипотезы были проведены исследования [26] по влиянию инертных газов на активность тирозиназы. Авторы обнаружили, что инертные

газы ингибируют соответствующую способность гелия.

Фармакологическое влияние гелия на растениях гелием или азотом зерен, чем в азоте гелия.

Изучение влияния гелия на скорость роста в системе газ-растение. Авторами показано, что гелий может осуществлять структурные изменения, имеющие значение для действия газа на организм. Это подтверждает эту теорию.

Клементс и другие исследователи обнаружили, что гелий оказывает влияние на скорость роста клеток растений. Это подтверждает эту теорию. Клементс и другие исследователи обнаружили, что гелий оказывает влияние на скорость роста клеток растений. Это подтверждает эту теорию.

Анализ литературы по влиянию гелия на физиологические группы на физиологические характеристики газ-эффект посредством уровня.

1. Борискин В. В. Развитие организмов в СССР, 1962, 14.
2. Гультияев П. А. Влияние высокой температуры на физиологические процессы. В кн.: Всесоюз. симпозиум по физиологии, т. 2, вып. 1, с. 2.
3. Дианов А. Г., Желтобрюсов В. В. Гелио-кислородная смесь. С. 56—59.
4. Конза Э. А. Кислородная смесь. Докл. АН СССР, 1962, 14.
5. Константинов В. В. Кислородная смесь. Докл. АН СССР, 1962, 14.
6. Летягина Г. В. Трудности в развитии симпозиума. Фрунзе, 1962.
7. Огородникова Л. В. Космическая биология. М., 1962.
8. Острейков И. Ф. Влияние гелия на организм. Докл. АН СССР, 1962, 14.
9. Поляруш А. И. Влияние гелия на организм. Докл. АН СССР, 1962, 14.
10. Трошихин Г. В. Влияние гелия на организм. Докл. АН СССР, 1966, 14.

газы ингибируют скорость реакции этого фермента, и что величина депрессии активности соответствует их наркотической способности. При давлении 30 атм ингибирующая способность гелия составляет всего 8 %.

Фармакологический эффект инертных газов изучали и на простейших организмах, и на растениях. Так, при выдерживании зерен ржи в свободной от кислорода среде с гелием или азотом было установлено [19], что в гелиевой среде гибнет гораздо больше зерен, чем в азотной. Автор считает, что этот эффект связан с особенностями атома гелия.

Изучение влияния инертных газов на рост грибка *Neurospora crassa* выявило [27], что скорость роста плесени обратно пропорциональна молекулярному весу находящегося в системе газа, а также линейно связана с диаметром молекулы газа и его концентрацией. Авторы высказывают мнение, что влияние инертных газов на рост грибов может осуществляться посредством изменения физических характеристик субклеточных структур, имеющих высокую степень сродства с инертным газом.

Мейер и Овертон [цит. по 7] постулировали положение о том, что наркотическое действие газа связано с величиной коэффициента распределения масло/вода. Согласно этой теории, гелий должен оказывать минимальный наркотический эффект.

Клементс и Вильсон [цит. по 7] показали, что инертные газы снижают поверхностное натяжение искусственных липопротеиновых мембран, и это снижение коррелирует с величиной наркотического действия газа. Высказывалось мнение, что существует, очевидно, несколько механизмов действия на клетку газов гелиевой группы. Внутри клетки растворенный инертный газ может включаться в физические и биохимические процессы. Молекула растворенного газа может создавать специфический комплекс с некоторыми клеточными составляющими путем адсорбции на разделе фаз. В настоящее время хорошо известны и описаны ассоциации молекул белков и инертных газов [25]. Возможно, такая ассоциация является одним из механизмов действия гелия на клеточный метаболизм. Обнаруженное в ряде исследований снижение активности ферментов может быть результатом конформационных изменений в молекуле энзима вследствие взаимодействия с газами гелиевой группы.

Анализ литературных данных позволяет прийти к выводу о том, что: 1) гелий не является индифферентным для биологических структур; 2) влияние газов гелиевой группы на физиологические процессы осуществляется через модификацию физических характеристик газовой среды; 3) инертные газы могут оказывать фармакологический эффект посредством изменения клеточных функций через взаимодействие на молекулярном уровне.

Список литературы

1. Борискин В. В., Облапенко П. В., Рольник В. В., Савин Б. М. О возможности развития организма животного в условиях замены азота воздуха гелием.— Докл. АН СССР, 1962, 143, № 2, с. 475—478.
2. Гуляев П. А., Борискин В. В., Завальнюк В. П., Погодина Н. М. Токсическое действие высокой концентрации кислорода в условиях гелиокислородной атмосферы.— В кн.: Всесоюз. физиол. о-во им. И. П. Павлова: Материалы X съезда. М.; Л., 1964, т. 2, вып. 1, с. 235.
3. Дианов А. Г., Лебедева Р. Н., Михельсон В. А. и др. О показаниях к использованию гелио-кислородных смесей в клинической практике.— Сов. медицина, 1973, № 4, с. 56—59.
4. Конза Э. А. К вопросу о терморегуляции животных в гелио-кислородной атмосфере.— Докл. АН СССР, 1965, 165, № 4, с. 959—961.
5. Константинов В. А. Некоторые особенности терморегуляции животных в гелио-кислородной среде.— Физиол. журн. СССР, 1974, 60, № 8, с. 1272—1277.
6. Летягина Г. В., Тюрина Р. Т. Дыхание смесью гелия с кислородом в условиях затрудненного воздухообмена в легких.— В кн.: Горы и система крови: Тез. докл. симпози. Фрунзе, 1969, с. 70—72.
7. Огородникова Л. Г. Гелиокислородная смесь и организм (гипербарический аспект)— Космич. биология и авиакосмич. медицина, 1979, № 3, с. 3—10.
8. Острейков И. Ф. Применение гелий-кислородных смесей у детей в послеоперационном периоде.— Вестн. АМН СССР, 1972, № 7, с. 13—16.
9. Поляруш А. И. О влиянии гелия и азота на клеточное дыхание.— Физиол. журн., 1974, 22, № 6, с. 825—827.
10. Трошихин Г. В. О некоторых особенностях газообмена и условнорефлекторной деятельности животных при длительном пребывании в гелио-кислородной среде.— Докл. АН СССР, 1966, 169, № 6, с. 1480—1482.

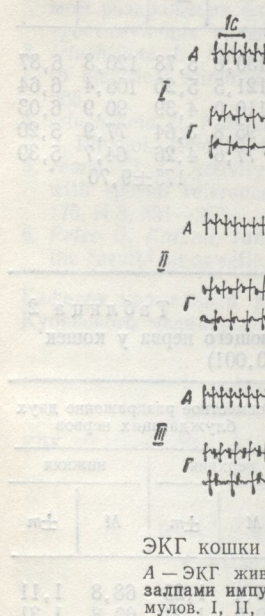
11. Трошихин Г. В. Терморегуляционные реакции у животных в гелиокислородной среде.— Косм. биология и медицина, 1972, 6, № 5, с. 84—86.
12. Трошихин Г. В., Доница Ж. А. О токсичности кислорода в смеси с гелием.— Косм. биология и авиакосмич. медицина, 1979, № 3, с. 54—58.
13. Трошихин Г. В., Подвигина Т. Т. Тканевое дыхание мозга после пребывания крыс в гипероксических гелио-кислородных смесях при атмосферном и повышенном давлении.— Косм. биология и авиакосм. медицина, 1978, № 5, с. 59—63.
14. Barach A. L. Use of helium a new therapeutic gas.— Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1934, 32, N 3, p. 462—470.
15. Cook S. F. The effect of helium and argon on metabolism and metamorphosis.— J. Cell. and Comp. Physiol., 1950, 36, p. 115—127.
16. Cook S. F., South F. E. Helium and comparative *in vitro* metabolism of mouse tissue slices.— Amer. J. Physiol., 1953, 173, N 3, p. 542—544.
17. Cook S. F., South F. E., Young D. R. Effect of helium on gas exchange of mice.— Amer. J. Physiol., 1951, 164, N 1, p. 248—250.
18. Ebert M., Hornsey S., Howard A. Effect of radiosensitivity of inert gases.— Nature, 1958, 181, N 1, p. 613—616.
19. Latterel R. L. Nitrogen- and helium-induced anoxia: different lethal effects on rye seeds.— Science, 1966, 153, N 3731, p. 69—70.
20. Leon H. A., Cook S. F. A mechanism by which helium increases metabolism in small mammals.— Amer. J. Physiol., 1960, 199, N 2, p. 243—245.
21. Maio D. A., Neville J. R. Effect of chemically inert gases on oxygen consumption in living tissues.— Aerosp. Medicine, 1967, 38, N 10, p. 1049—1056.
22. Roades R. A., Wright R. A., Weiss H. S. Metabolic depression in animals exposed to air after living in a helium-oxygen environment.— Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1967, 124, N 2, p. 176—180.
23. Rhoades R. A., Wright R. A., Hiatt E. P., Weiss H. S. Metabolic end thermal responses of the rat to a helium-oxygen environment.— Amer. J. Physiol., 1967, 213, N 4, p. 1009—1014.
24. Ritter T., Reinke R., Wilson R. H. Serum alkaline phosphatase, serum lactic dehydrogenase and serum glutamic oxalacetic transaminase in mice exposed to 1, 20, 40 or 60 atmospheres of helium-oxygen at physiologic oxygen partial pressures.— Aerosp. Medicine, 1969, 40, N 12, p. 1349—1352.
25. Schreiner H. R. General biological effects of the helium-xenon series of elements.— Fed. Proc., 1968, 27, N 3, p. 872—878.
26. Schreiner H. R., Doebbler G. F. A possible molecular mechanism for the biological activity of chemically inert gases.— Proc. 23rd Intern. Congr. physiol. Sci. Tokyo, 1965, 64, p. 86.
27. Schreiner H. R., Gregorie R. C., Lawrie J. A. A new biological effect of the gases of the helium group.— Science, 1962, 136, N 3516, p. 652—654.
28. South F. E., Cook S. F. Effect of helium on the respiration and glycolysis in mouse liver slices.— J. Gen. Physiol., 1953, 36, N 4, p. 513—527.
29. South F., Cook S. Argon, xenon, hydrogen and the oxygen consumption and glycolysis of mouse tissue slices.— J. Gen. Physiol., 1954, 37, N 3, p. 335—346.
30. Weiss H. A., Wright R. A., Hiatt E. P. Embryo development and chick growth in a helium-oxygen atmosphere.— Aerosp. Medicine, 1965, 36, N 3, p. 201—204.
31. Wright R. A., Lessler M. S., Weiss H. S., Hiatt E. P. Metabolism and X-ray sensitivity of chick embryos incubated in a helium-oxygen atmosphere.— Aerospace Medicine, 1965, 36, N 4, p. 311—314.

Отдел физиологии дыхания Института
физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
16.IX 1981 г.

О СОВМ БЛУ

В последние годы
ний (ЧСС) посредством
го блуждающего нерва
запланированной частоты
существует свой диапазон
ту, в пределах которого
пределах каждого диапа



урежению ритма, а к ег
же одновременно обоих
лось неизученным. Иссл
низмов управления ритм

Исследование выпо
за и искусственного дых
укладывали на биполярн
и заливали расплавленн
ками импульсов (от 1 д
амплитудой 2—4 В. Вна
а затем одновременно о
мом сердца, раздражая
пульсов в пакете).