

Katedra i Zakład Fizjologii Człowieka, Wydział Lekarski, Akademia Medyczna w Lublinie
Kierownik: prof. dr med. Wiesław Hołobut

Andrzej NIECHAJ

Odruch trzewno-ruchowy w warunkach rytmicznego wywoływania

Висцеро-моторный рефлекс при его ритмическом вызывании

Viscero-Motor Reflex under Rhythmical Stimulation

W roku 1921 Carlson i Luckhardt opisali odruch trzewno-ruchowy polegający na występowaniu ruchów kończyn i głowy w odpowiedzi na drażnienie trzewne. Badacze ci sprecyzowali warunki konieczne do wystąpienia reakcji odruchowej, określili jej strefę recepcyjną oraz opisali najczęściej obserwowane typy reakcji. W późniejszych badaniach zwrócono uwagę na dość znaczne rozprzestrzenienie stanu czynnego, obejmującego również mięśnie brzuszne (Miller i Simpson 1925, Miller i Waud 1925), a nawet promieniujące do nerwów międzyżebrowych (Alderson i Downman 1960), występujące przy drażnieniu aferentów trzewnych. Typ reakcji nie był we wszystkich przypadkach jednakowy. Obserwowano ruchy ucieczki i walki oraz toniczne skurcze mięśni brzusznych. Wykazano również różnice w efektach zależne od różnego rodzaju bodźców takich, jak chemiczne, mechaniczne i elektryczne oraz od pobudzanego pola odruchowego.

Opierając się na szeregu właściwościach odruchu trzewno-ruchowego, m. in. na jego zanikaniu przy kontynuacji drażnienia oraz na różnicy okresów latencji między odruchem trzewno-ruchowym a reakcjami oddechowymi, występującymi przy tym samym drażnieniu, Carlson i wsp. wysunęli przypuszczenie o dużej złożoności przewodzenia w trzewnym systemie aferentnym. Według tych autorów łuk odruchu trzewno-ruchowego jest utworzony z szeregu neuronów z przełącznikami synaptycznymi w zwojach kręgowych lub zwojach pnia sympatycznego.

Miller i wsp. (1925) wskazali na możliwość zanikania odruchów trzewno-ruchowych szczególnie w odniesieniu do komponenty ruchów kończyn. Zjawisko to występowało po dłuższym drażnieniu i jego charakter potwierdzały wieloneuronową budowę łuku odruchowego. Z drugiej strony u zwierząt odmóżdżonych udało się wykazać zmiany pobudliwości odruchowej, prowadzące do całkowitego wypadnięcia omawianego odruchu pod wpływem stosowania szeregu bodźców podprogowych. Równocześnie zwrócono uwagę na dużą zmienność odruchów trzewno-ruchowych oraz brak równoległości w wypadaniu komponenty naczyniowej i ruchowej powstałych przy drażnieniu nerwu trzewnego.

Dane powyższe zwracają uwagę na szereg swoistych cech odruchu trzewno-ruchowego odróżniających go zarówno od odruchów wegetatywnych, jak i somatycznych wywoływanych drażnieniem odpowiednich nerwów aferentnych, nie wyjaśniają jednakże dostatecznie mechanizmów leżących u jego podstawy. Szczególnie mało poznanym wydaje się zagadnienie zmian obrazu odruchu przy stosowaniu szeregu drażeń zwłaszcza z zastosowaniem stałych odstępów czasu. Z tego więc względu wydało się celowe dokładniejsze zbadanie zmian obrazu odruchu trzewno-ruchowego przy jego rytmicznym wywoływaniu.

METODYKA

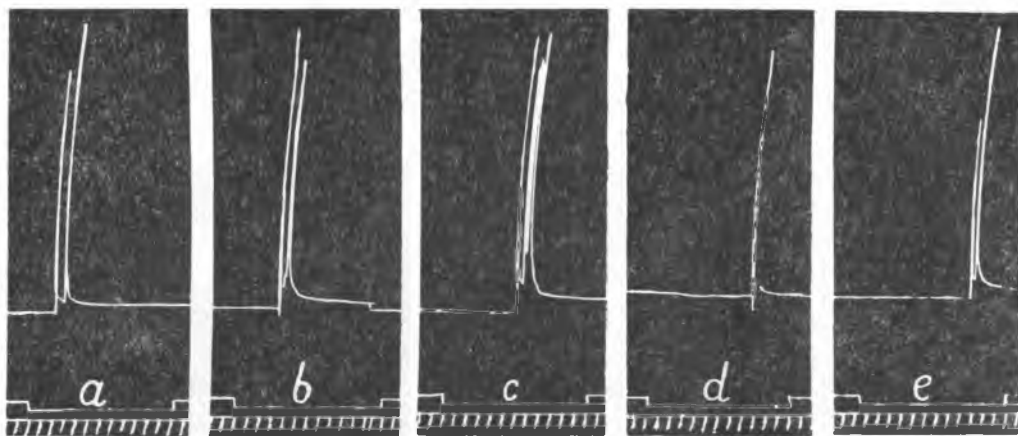
Doświadczenia przeprowadzono na 48 zimowych żabach gatunku *Rana temporaria* pozbawionych półkul mózgowych z zachowanym krążeniem. Po podwiązaniu żyły brzusznej powierzchniowej przecinano powłoki brzuszne w linii środkowej i wypreparowywano nerwy trzewne. Następnie preparowano mięsień prosty wewnętrzny większy kończyny tylnej, oddzielając go od otaczających tkanek w ten sposób, by nie uszkodzić zaopatrującego go nerwu i naczynia. Odcinano przyczep dystalny mięśnia, łącząc go z pisakiem miografu izotonicznego. Pisak zaopatrzony był w sprężynę utrzymującą mięsień w stanie rozciągnięcia i doprowadzającą go po każdym skurczu do wyjściowej długości. Preparat unieruchomiano, zwracając szczególną uwagę na pełne ustalenie kości obręczy biodrowej i obu kości udowych. W ten sposób uzyskiwano unieruchomienie przyczepu proksymalnego kurczącego się mięśnia.

Preparat umieszczano w komorze wypełnionej płynem Ringera dla zimnokrwistych. Używano srebrnych elektrod pokrytych chlorkiem srebra. Skurcz mięśnia notowano na kimografie. Drażniono dośrodkowy odcinek lewego nerwu trzewnego prądem elektrycznym ze stymulatora, stosując impulsy o stałej szerokości 1 m sek. i długości drażnienia wynoszącej 60 sekund. Ponieważ w doświadczeniach wstępnych okazało się, że próg pobudliwości odruchu trzewno-ruchowego wykazywał dużą zmienność osobniczą, wahającą się od 4 do 8 V, stosowano napięcie 10 V, które było wartością nadprogową dla prawie 100% badanych zwierząt.

Doświadczenia przeprowadzono w czterech seriach po 10 osobników, które różniły się jedynie częstotliwością stosowanych bodźców. Wynosiła ona odpowiednio 1, 10, 50 i 100 c/s. W kilku doświadczeniach drażniono nienaruszony pień sympatyczny w odcinku L VII — L VIII. We wszystkich przypadkach odruchy wywoływano w odstępach 6-minutowych aż do ich całkowitego zniknięcia. Otrzymane wyniki poddano analizie statystycznej według testu topologicznego (Jurand, Maroń, Olekiewicz, Skowron 1952) oraz testu sprawdzającego istnienie korelacji (test t Studenta) i testu sprawdzającego prostoliniowość regresji.

WYNIKI

Drażnienie dośrodkowego odcinka nerwu trzewnego wywołuje jeden lub kilka (2 do 5) pojedynczych skurczów mięśnia prostego wewnętrznego trwających ok. 0,2 sek. i następujących po sobie w odstępach 0,2—1,3 sek. Skurczowi badanego mięśnia towarzyszyć mogą skurcze innych mięśni kończyn dolnych, którego jednak w analizie czynności odruchowej pomijano.



Ryc. 1. Zachowanie się odruchu trzewno-ruchowego przy jego rytmicznym wywoływaniu w odstępach 6-minutowych. Stopniowy wzrost okresu latencji z 13 sekund (a) do 49 sekund (e). Drażnienie elektryczne o sile 10 V, częstotliwości 50 c/s. Oznaczenia od góry ku dołowi: skurcz mięśnia prostego wewnętrznego większego, sygnał drażnienia, czas co 5 sekund

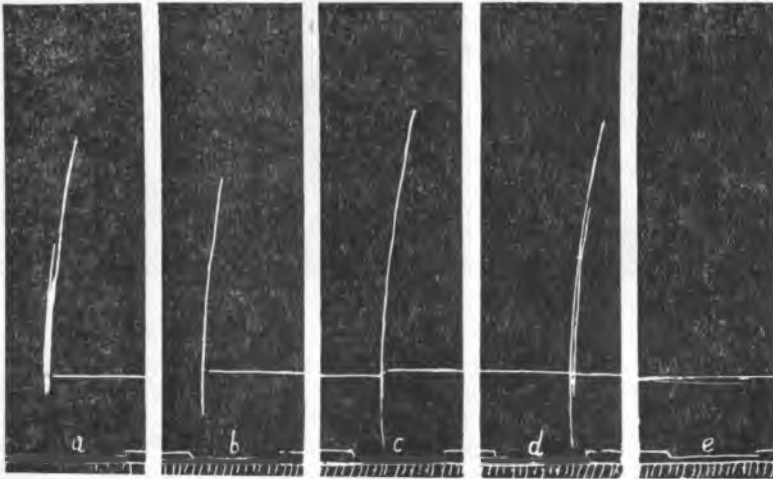
The course of visceromotor reflex evoked rhythmically at 6 minute intervals. The latency period increases gradually from 13 seconds (a) to 49 seconds (e). Electrical stimuli: 10 V, frequency 50 c/s. Explanation from top to bottom: muscle contraction, signal of stimulation, time 5 seconds

Rytmiczne wywoływanie odruchów trzewno-ruchowych w odstępach 6 minutowych powodowało w naszych warunkach doświadczalnych skurcze mięśnia o różnej amplitudzie, wahającej się od 3 do 114 mm. Wysokość skurczu nie wykazywała związku z innymi parametrami odruchu.

Na ryc. 1 przedstawiono część doświadczeń z rytmicznym wywoływaniem odruchu trzewno-ruchowego przy drażnieniu z częstotliwością 50 c/s. Widzimy, że 5-krotne drażnienie wywołuje we wszystkich przypadkach pojawienie się skurczu mięśnia o różnej wysokości, którego wielkość zmienia się w sposób nieregularny. Odruchy trzewno-ruchowe występują po pewnym okresie utajonego pobudzenia, przy czym obserwuje się stopniowy wzrost wartości latencji wynoszącej odpowiednio 13, 18, 31, 45 i 49 sekund. W opisywanym doświadczeniu odruch trzewno-

-ruchowy udało się wywołać 6 razy, a okres latencji wzrósł do 64 sekund, po czym wystąpił okres areaktywności, w czasie którego dalsze rytmiczne drażnienie nerwu trzewnego było całkowicie nieskuteczne.

Doświadczenie przedstawione na ryc. 2 jest zasadniczo identyczne do opisanego powyżej. Różni się ono jedynie inną częstotliwością prądu użytego do drażnienia aferentów trzewnych, wynoszącą w tym przypadku 100 c/s. W doświadczeniu tym rytmiczne drażnienie nerwu trzewnego powodowało szybkie wydłużenie okresu latencji i wypadnięcie czynności odruchowej już przy 5 drażnieniu, a więc po 18 minutach (ryc. 2e). Podobnie jak w doświadczeniu poprzednim nie obserwowano zależności pomiędzy wielkością skurczu mięśnia a pozostałymi cechami odruchu.



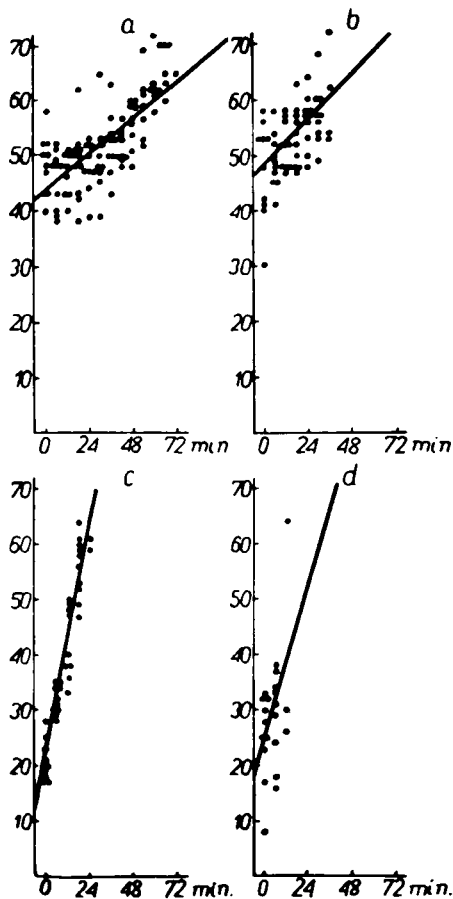
Ryc. 2. Zachowanie się odruchu trzewno-ruchowego przy jego rytmicznym wywoływaniu w odstępach 6-minutowych. Wzrost okresu latencji z 8 sekund (a) do 39 sekund (d), e — wypadnięcie reakcji odruchowej. Drażnienie elektryczne o sile 10 V, częstotliwości 100 c/s. Oznaczenia od góry do dołu jak na ryc. 1

The course of visceromotor reflex evoked rhythmically at 6 minute intervals. The latency period increases gradually from 8 seconds (a) to 39 seconds (d); e — absence of the reflex. Electrical stimuli: 10 V, frequency 100 c/s. Explanation from top to bottom as in Fig. 1

Z porównania obu doświadczeń widać, że zwiększenie częstości drażnienia przyspieszyło wydłużenie okresu latencji oraz zmniejszyło ilość powtórzeń odruchu trzewno-ruchowego. Dokładniejszych danych o zachowaniu się tych parametrów dostarczyły 4 serie doświadczeń, w których oprócz powyższych wartości, stosowano jeszcze częstości 1 i 10 c/s.

Wyniki tych doświadczeń podano na ryc. 3. Przedstawiono na niej zachowanie się okresów latencji w poszczególnych preparatach w 4 ba-

danych częstościach przy rytmicznym wywoływaniu odruchu w odstępach 6-minutowych. Na podstawie tych danych obliczono dla każdej z 4 częstotliwości współczynniki korelacji r , stosunek korelacyjny η_{yx} , wyniki testu t Studenta na istnienie korelacji oraz wyniki testu F° na odchylenie od liniowości (tab. 1). Poza tym na ryc. 3 wykreślono proste



Ryc. 3. Okresy latencji odruchu trzewno-ruchowego przy jego rytmicznym wywoływaniu w odstępach 6-minutowych przy różnych częstościach drażnienia. Oznaczenia: na osi odciętych — czas w minutach, na osi rzędnych — okres latencji w sekundach; a — częstość 1 c/s, b — częstość 10 c/s, c — 50 c/s, d — 100 c/s; równania regresji dla a: $y = 43,89 + 0,262 x$, dla b: $y = 47,581 + 0,347 x$; dla c: $y = 16,964 + 1,865 x$; dla d: $y = 23,408 + 1,096 x$

The latency period of visceromotor reflex evoked rhythmically at 6 minute intervals with different stimulation frequencies. Explanation: abscissa — time in minutes, ordinate — latency period in seconds; a — frequency 1 c/s; b — 10 c/s; c — 50 c/s; d — 100 c/s. The equations of regressions are: for a — $y = 43.89 + 0.262 x$; for b — $y = 47.581 + 0.347 x$; for c — $y = 16.964 + 1.865 x$; for d — $y = 23.408 + 1.096 x$

regresji dla odpowiednich grup doświadczalnych. Z ryc. 3 widać, że przebieg wzrostów okresów latencji nie jest jednakowy we wszystkich badanych częstościach. Różnice w nachyleniu między prostymi regresji dla 1 c/s (ryc. 1a) i 10 c/s (ryc. 1b) są nieduże, tym niemniej wzrost prostej dla 10 c/s jest większy. Zwiększenie częstości z 10 do 50 c/s (ryc. 3b i 3c) powoduje gwałtowną zmianę przebiegu wzrostów okresów latencji. Wzrost prostej regresji, będący wykładnikiem szybkości wzrostu utajonego pobudzenia przy rytmicznym wywoływaniu odruchu trzewno-ruchowego jest bardzo duży i nachylenie tej prostej wyraźnie różni się od nachylenia prostej dla 10 c/s. Dalszy wzrost częstości drażnienia do 100 c/s (ryc. 3d) nie zwiększa wzrostu prostej. Nachylenie jej jest nieco mniejsze od nachylenia prostej regresji dla 50 c/s.

Zastosowanie testu t Studenta (tab. 1) na istnienie korelacji wykazało, że we wszystkich badanych częstościach istnieje bardzo znamienne korelacja pomiędzy rozpatrywanymi cechami. Z tab. 1 widać, że wartości $t_{dośw.}$ są we wszystkich przypadkach większe od t krytycznych przy ryzyku błędu 0,025. Porównanie wartości stosunku korelacyjnego η_{yx} ze współczynnikiem korelacji r wykazuje, że we wszystkich przypadkach są one nierówne. Świadczyć by to mogło, że przebieg wzrostu okresu latencji może się układać nie w linii prostej, ale w postaci krzywoliniowej. Celem sprawdzenia czy rozbieżności między wartościami stosunku korelacyjnego a współczynnikiem korelacji są istotne, zastosowano test F . O ile dla częstości 10, 50 i 100 c/s wyniki testów wyraźnie wskazują, że regresje te są prostoliniowe, przy częstości 1 c/s (ryc. 3a) wartość $F_{0,05}$ jest nieznacznie mniejsza od $F_{dośw.}$, co wskazuje na krzywoliniowy charakter regresji. Rzucające się w oczy, zbyt szerokie pasmo punktów (ryc. 3a) mogłoby świadczyć o istnieniu dwóch prostych, a więc o niejednorodnym reagowaniu preparatów w tym zakresie częstości.

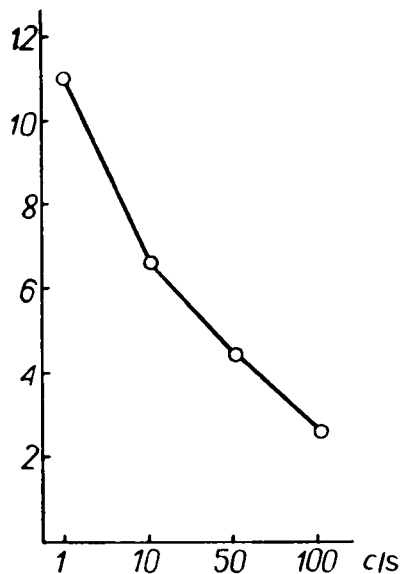
Jak już wspomniano, odruchów trzewno-ruchowych nie udawało się wywołać w ciągu całego okresu doświadczenia. Znikały one po kilku lub kilkunastu powtórzeniach. Wykresy ryc. 3 wykazują, że wzrost częstotliwości bodźców wywołuje zmniejszenie liczby reakcji dodatnich, a okres areaktywności odruchowej występuje wcześniej, co znajduje swój wyraz na ryc. 4, na której podano zmiany liczby kolejno otrzymywanych efektów w zależności od użytych częstotliwości drażnienia. Przeciętna ilość powtórzeń wynosiła: dla częstości 1 c/s — 11,0, dla 10 c/s — 6,3, dla 50 c/s — 4,2, dla 100 c/s — 2,3. Obserwowany spadek ilości odruchów był statystycznie znamienne przy każdym zwiększeniu częstotliwości; chi-kwadraty dla testu topologicznego wyniosły odpowiednio: przy zwiększeniu częstości z 1 do 10 c/s $\chi^2 = 20,00$, z 10 do 50 c/s $\chi^2 = 16,363$, z 50 do 100 c/s $\chi^2 = 16,4$, a więc były znacznie większe od wartości krytycznej $\chi^2 = 3,841$ na poziomie 5% ryzyka błędu.

Tab. 1. Współczynniki korelacji (r) oraz stosunki korelacyjne (η_{xy}) między okresem latencji a czasem oraz wyniki testu t sprawdzającego istotność korelacji i testu F sprawdzającego prostoliniowość regresji, N — liczba drażeń

Correlation of coefficients (r) and correlation of ratios (η_{xy}) between the latency period and the time, and the results of the Student's test and the test F for the deviation from rectolinerarity of regression, N — number of stimulations

Częstotliwość w c/s	N	r	η_{yx}	$t_{\text{dośw.}}$	$t_{0,025}$	$F_{\text{dośw.}}$	$F_{0,05}$
1	107	0,708	0,733	10,149	1,982	2,03	1,90
10	63	0,568	0,569	5,390	1,999	0,264	2,38
50	42	0,931	0,935	16,159	2,021	0,789	2,85
100	22	0,433	0,458	2,146	2,086	0,553	4,38

Wypadnięcie odruchów trzewno-ruchowych nie było równoznaczne z całkowitym i stałym zniesieniem pobudliwości odruchowej preparatu, gdyż drażnienie nerwu trzewnego w dalszym ciągu wywoływało zmiany akcji serca charakterystyczne dla odruchu trzewno-sercowego. Wznowienie drażnienia po okresie 30—40 minut ponownie wywoływało skurcze mięśnia prostego, a w kilku doświadczeniach możliwe było ponowne



Ryc. 4. Zależność przeciętnych liczb wywołanych odruchów trzewno-ruchowych od częstości drażnienia. Oznaczenia: na osi odciętych — stosowane częstości, na osi rzędnych — liczba odruchów

Relationship between the average number of visceromotor reflexes and the frequency of stimulation. Explanation: abscissa — frequencies, ordinate — average number of reflexes evoked

przeprowadzenia serii doświadczeń i uzyskanie zbliżonego obrazu stopniowego wydłużania się latencji aż do całkowitego wypadnięcia odruchu.

W kilku doświadczeniach próbowano wywołać odruchy trzewno-ruchowe z nienaruszonego pnia sympatycznego na poziomie L VII — L VIII. Drażnienie pnia sympatycznego z częstością 100 c/s wywoływało skurcze badanego mięśnia, przy czym w szeregu przypadków zaobserwowano nieco odmienny charakter skurczu, który zazwyczaj był większy niż skurcz wywołany drażnieniem nerwu trzewnego. Zwiększała się również liczba skurczów (do 7) występujących przy pojedynczym drażnieniu.

OMÓWIENIE WYNIKÓW

Przedstawiony materiał wykazuje charakterystyczne zmiany w zachowaniu się odruchów trzewno-ruchowych pod wpływem ich rytmicznego wywoływania. Przyczyną obserwowanych zjawisk są niewątpliwie zmiany pobudliwości odruchowej, gdyż drażnienia nerwu trzewnego w odstępach 6-minutowych wykonywane w preparatach z zachowanym krążeniem wykluczają możliwość wypadania odruchów pod wpływem znużenia efektora. Nie mogą one zależeć wyłącznie od zmian zachodzących na poziomie danego segmentu rdzenia, jak to wykazywali Lloyd (1941b), Hunt i Kuno (1959) ze względu na zbyt krótki okres obserwowanej przez tych badaczy depresji pobudliwości. W naszych badaniach okres utajonego pobudzenia będący miernikiem pobudliwości odruchowej wydłużał się stopniowo od 8 do 72 sekund, co zdaje się odrzucać możliwość interpretacji wyników w kategoriach powstania i rozwoju natychmiastowego hamowania bezpośredniego (Lloyd) i szybkich zmian pobudliwości związanych z hamowaniem poprzez neurony wstawkowe (Granit 1950, Eccles, Fatt, Koketsu 1954).

Pozostawały do rozpatrzenia wpływ ośrodków wyższych na rdzeniowe centra odruchu. Wielu autorów opisywało hamujące i pobudzające wpływy drażnienia ośrodków wyższych na czynność rdzeniową (Magoun 1946, 1950, Lloyd 1941a, Gerebtzoff 1949). Zmiany pobudliwości odruchowej występujące jako skutek drażnienia ośrodków wyższych związane są z przesunięciami poziomu potencjału korzonkowego. Przy drażnieniu ośrodków indukowane są wolne potencjały na korzonkach rdzeniowych. Gualtierotti (1952a, b) stwierdził pojawianie się krótkiego potencjału negatywnego, w czasie którego możliwe jest wywołanie czynności odruchowej, po której dochodzi do wytworzenia się dodatniego potencjału korzonków przednich równoznacznego z całkowitym zanikaniem lub przynajmniej ze spadkiem czynności odruchowej na poziomie segmentów lędźwiowych. W wyniku długotrwałego drażnienia o odpowiedniej sile dodatni potencjał korzonków przednich

trwa do 25 min., przeciętnie 10—15 min. Według tegoż autora zmiany o podobnym charakterze mogą zachodzić nie tylko przy bezpośrednim drażnieniu ośrodków wyższych, ale i przy drażnieniu nerwów dośrodkowych. Odpowiednia siła i dość długi czas jego trwania wywołują zsumowanie wolnych potencjałów i po kilku jego wahaniach w obu kierunkach występuje duży potencjał korzonkowy dodatni trwający w tym przypadku od 5 do 20 minut. Przy mniejszej sile drażnienia zmiany potencjału są znacznie mniejsze.

Ponieważ w naszych doświadczeniach stosowano również silne i długotrwałe pobudzenia, można przypuszczać, że przy drażnieniu nerwu trzewnego dochodzi do analogicznego wytworzenia się dodatnich potencjałów korzonkowych, znoszących lub obniżających pobudliwość odruchową. Średni czas trwania zmian potencjału i zachowanie się krzywej jego zmian w czasie sugerują, że obserwowane przy rytmicznym wywoływaniu odruchu trzewno-ruchowego wydłużanie się okresu latencji wiąże się z nakładaniem tych wolnych zmian potencjału korzonkowego. Wydaje się, że przy każdym następnym drażnieniu wahania potencjału korzonkowego rozpoczynają się na innym poziomie i przesunięcie negatywne, warunkujące pojawienie się skurczu mięśnia w czasie nieprzerwanego drażnienia występuje później niż w drażnieniu poprzednim. Przesunięcia potencjału w kierunku ujemnym są zwykle krótkie i fakt ten dobrze tłumaczy pojedyncze skurcze występujące w ilości 1 do 5 w ciągu całego okresu drażnienia aferentów trzewnych.

Należy podkreślić, że zmiany czynności odruchowej w doświadczeniach *Gualtierottiego* występowały najwyraźniej w preparatach pozbawionych kresomózgowia, a nie spostrzegano ich w preparatach rdzeniowych. Pozostaje to w zgodzie z wynikami doświadczeń autora, które również wykonano na preparatach wzgórzowych. W analizie zależności szybkości wzrostu latencji odruchu trzewno-ruchowego od stosowanej częstości drażnienia zwraca uwagę fakt dużego podobieństwa przebiegu prostych regresji przy częstości 1 i 10 c/s. Są one do siebie prawie równoległe leżąc na nieco innych poziomach. Również proste regresji dla częstości 50 i 100 c/s odróżniają się wyraźnie od dwóch poprzednich, mają nachylenia podobne. Jeśli przyjmiemy, że u podstawy obserwowanych zjawisk leżą zmiany potencjału korzonkowego, wówczas można by przyjąć istnienie zależności wielkości potencjału korzonkowego od siły stosowanego drażnienia. Przy małej sile bodźca potencjały korzonkowe są mniejsze i stąd mniejsza możliwość ich nakładania oraz związane z tym mniejsze hamowanie czynności odruchowej. Być może znaczna różnica nachylenia prostych regresji dla 10 i 50 c/s wiąże się ze znacznym zróżnicowaniem wielkości tych potencjałów przy przejściu od jednej częstości drażnienia do drugiej. Równocześnie analiza staty-

styczna wykazuje, że przy częstotliwości 50 c/s szybkość wzrostu latencji odruchu trzewno-ruchowego osiąga wartość graniczną. Dalsze wzmaganie częstotliwości wywołuje stosunkowo niewielkie, ale statystycznie znamienne zmniejszenie szybkości wzrostu latencji przy kolejnym wywoływaniu odruchu.

Biorąc pod uwagę mechanizm uczyńnienia hamujących ośrodków wyższych przy drażnieniu aferentów trzewnych, jedyną możliwą drogą wydają się być grzbietowe szlaki rdzenia kręgowego. Stwierdzenie to jednak podważają dane Bonvalleta i Sigga (1958), którzy obserwowali hamujące wpływy drażnienia receptorów trzewnych na czynność odruchową po przecięciu wszelkich połączeń między strefą drażnioną a ośrodkiem odruchowym. Ośrodek tej, tzw. przez nich późnej depresji leżał w opuszcze, był jednak pobudzany nie przez drogi wstępujące, lecz poprzez nieznaną czynnik humoralny. Późna depresja Bonvalleta i wsp. wytwarza się nagle i trwa kilkanaście minut. Charakterystyczną jej cechą jest występowanie według zasady „wszystko albo nic” oraz długi okres refrakcji, wynoszący do 40 minut. Te cechy depresji późnej pozostają w dobrej zgodności z obserwowanym w toku doświadczeń całkowitym zniknięciem odruchu trzewno-ruchowego po szeregu jego powtórzeń na okres 30—40 minut. Po tym okresie odruchy powracały i w kilku przypadkach możliwe było skuteczne przeprowadzenie serii drażeń nerwu trzewnego.

Model Gualtierottiego został opracowany dla interpretacji zmian pobudliwości odruchowej odruchów rdzeniowych. Również hipoteza Bonvalleta i Sigga dotyczy tych samych odruchów. Uwzględniając jednakże różnice między badanym przez tych autorów monosynaptycznym odruchem rdzeniowym a znacznie bardziej złożonym polisynaptycznym odruchem trzewno-ruchowym, wydaje się, że bardziej wiążących wniosków co do natury tego ostatniego winny dostarczyć doświadczenia, w których z jednej strony prześledzono jego zmiany po przecięciach osi mózgowo-rdzeniowej na różnych poziomach, z drugiej zaś badano te odruchy na tle podawania szeregu hormonów wpływających na przewodnictwo synaptyczne i na pobudliwość ośrodkową.

WNIOSKI

1. Badano zmiany odruchu trzewno-ruchowego przy jego rytmicznym wywoływaniu bodźcami nadprogowymi w odstępach 6-minutowych.
2. Rytmiczne wywoływanie odruchu trzewno-ruchowego powoduje statystycznie znamienne wydłużenie okresu latencji odruchu w miarę stosowania kolejnych drażeń i wreszcie całkowite zniesienie reakcji.
3. Przebieg wzrostu okresów latencji zależy od stosowanej częstotliwości. Jest on w sposób istotny szybszy przy zwiększeniu częstotliwości

bodźca od 1 do 50 c/s. Dalsze wzmaganie częstotliwości (do 100 c/) nie wywołuje zwiększenia szybkości wzrostu wartości okresów utajonego pobudzenia, a raczej jej niewielki spadek.

4. Stwierdzono statystycznie znamienne zmniejszenie ilości wywołanych odruchów trzewno-ruchowych przed wystąpieniem areaktywności zależnie od wzrostu częstości drażnienia.

5. Zniknięcie odruchów trzewno-ruchowych przy ich rytmicznym wywoływaniu nie jest zjawiskiem nieodwracalnym. Po upływie 30—40 min. dochodzi do powrotu pobudliwości odruchowej.

PIŚMIENNICTWO

1. Alderson A. M., Downman C. B. J. *Physiol.*, **150**, 463—477, 1960.
2. Bonvallet M., Sigg B.: *Journ. de Physiol.* **50**, 1075—1086, 1958.
3. Carlson A. J., Luckhardt A. B.: *Amer. J. Physiol.* **55**, 366—384, 1921.
4. Eccles J. C., Fatt P., Koketsu K.: *J. Physiol.* **126**, 524—562, 1954.
5. Gerebtzoff M. A.: *Arch. internat. Physiol.* **56**, 286—310, 1949.
6. Granit N.: *J. Neurophysiol.* **13**, 351—372, 1950.
7. Gualtierotti T.: *J. Physiol.* **117**, 401—414, 1952a.
8. Gualtierotti T.: *J. Physiol.* **118**, 361—372, 1952b.
9. Hunt C. C., Kuno M.: *J. Physiol.* **147**, 364—384, 1959.
10. Jurand A., Maroń K., Olekiewicz M., Skowron S.: *Folia Biolog.* **2**, 3—29, 1954.
11. Lloyd D. P. C.: *J. Neurophysiol.* **4**, 115—134, 1941a.
12. Lloyd D. P. C.: *J. Neurophysiol.* **4**, 184—190, 1941b.
13. Magoun H. W., Rhines R.: *J. Neurophysiol.* **9**, 165—172, 1946.
14. Magoun H. W.: *Physiol. Rev.* **30**, 459—474, 1950.
15. Miller F. R., Simpson H. M.: *Amer. J. Physiol.* **72**, 231—232, 1925.
16. Miller F. R., Waud R. A.: *Amer. J. Physiol.* **73**, 329—340, 1925.

Pracę otrzymano 23 II 1965.

РЕЗЮМЕ

Исследованы изменения латентного периода висцеро-моторного рефлекса и количество позитивных рефлексов при ритмическом их вызывании у лягушек вида *Rana temporaria*.

Обнаружено, что вызывание висцеро-моторного рефлекса при 6-ти минутных интервалах обусловило постепенный возраст латентного периода рефлекса вплоть до полного его исчезновения. Величина сокращения мышцы изменялась и не обнаруживала связи с другими параметрами рефлекса. Скорость возраста латентного периода рефлекса зависела от применяемой частоты сверхпорогового раздражения. Увеличение частоты раздражения с 1 до 50 c/s вначале вызывало небольшое (при увеличении частоты с 1 до 10 c/s),

а потом весьма значительное ускорение возраста латентного периода рефлекса. Дальнейшее увеличение частоты (до 100 с/с) не влияло на ускорение возраста латентного периода.

Количество вызываемых висцеро-моторных рефлексов, полученных перед их исчезновением также зависело от частоты применяемого раздражения. Констатируется статистически существенное уменьшение количества эффективных раздражений глубинного нерва по мере возрастания частоты раздражения. После исчезновения висцеро-моторного рефлекса этот рефлекс можно было повторно вызвать только после 30—40 мин.

Раздражение симпатического ствола в сегментах LVII—LVIII вызывало рефлекторные реакции похожие на рефлексы получаемые при раздражении внутреннокостного нерва, но чаще наблюдалось неоднократно повторяющееся сокращение мышцы. Амплитуда сокращений мышцы была выше, чем в рефлексах с глубинного нерва.

Предполагается, что удлинение латентного периода при ритмическом вызывании рефлекса зависит от суммирования медленных изменений корешкового потенциала и связанных с ним изменений рефлекторной возбудимости. Различия между продолжительностью латентного периода и количеством вызванных рефлексов, может быть, зависят от различной частоты раздражения. Изменения эти, вероятно, зависят от динамики развития корешковых потенциалов индукционно вызванных из выше положенных центров при раздражении афферентных нервов.

Рис. 1. Поведение висцеро-моторного рефлекса при его ритмическом вызывании в 6 минутных интервалах. Постепенное увеличение латентного периода с 13 сек (а) до 49 секунд (е). Электрическое раздражение: сила 10 в, частота 50 с/с. Обозначения сверху вниз: сокращение большой внутренней мышцы, отметка раздражения, отметка времени (5 сек).

Рис. 2. Висцеро-моторный рефлекс при его ритмическом вызывании в 6 минутных интервалах. Постепенное увеличение латентного периода с 8 сек (а) до 39 сек (d), е — выпадение рефлекса. Обозначения как на рис. 1.

Рис. 3. Поведение латентных периодов висцеро-моторного рефлекса ритмически вызываемого в 6 минутных интервалах при различных частотах раздражения. Обозначения: ось абсцисс — время в минутах, ось ординат — латентный период в секундах; а — частота 1 с/с, b — частота 10 с/с, c — 50 с/с, d — 100 с/с. Регрессионные уравнения для а: $y = 43,89 + 0,262 x$, для b: $y = 47,581 + 0,347 x$, для c: $y = 16,964 + 1,865x$, для d: $y = 23,408 + 1,096 x$.

Рис. 4. Изменение количества вызванных висцеро-моторных рефлексов при разных частотах раздражения. Обозначения: ось ординат — количество рефлексов, ось абсцисс — изучаемые частоты.

Табл. 1. Сопоставление корреляционных коэффициентов r и корреляционных соотношений (η_{yx}) между латентным периодом и временем а также тест t Стюдента для существенности корреляции и тест F на прямолинейность регрессии. N — количество опытов.

SUMMARY

The changes in the latency period of the viscero-motor reflex and the number of the rhythmically evoked reactions were investigated. The experiments were carried out on frogs.

The elicitation of the viscero-motor reflex at 6 minute intervals causes a progressive increase of the latency period till the reflex disappears completely. The intensity of the muscle contraction varies and does not show any relation to other parameters of the reflex. The rate of the increase of the latency period depends upon the frequency of the supraliminal stimulation. The increase of the latency period is accelerated insignificantly at the rise of the stimulation frequency from 1 to 10 c/s but at the rise from 10 to 50 c/s it is accelerated very significantly. Further rise of the frequency does not seem to increase the rate of the rise of the latency period.

The number of the evoked viscero-motor reflexes before the onset of the areactivity depends also upon the frequency of stimulation. With the rise of stimulation frequency there is a statistically significant decrease of the number of effective stimulations of the splanchnic nerve. After the onset of areactivity caused by the rhythmical stimulation, the viscero-motor reflex can be evoked not earlier than after 30 to 40 minutes of rest.

Stimulation of the sympathetic chain in LVII—LVIII segments causes reflexes similar to those evoked by stimulation of the splanchnic nerve, while the muscle contractions, which seem to be of a slightly larger amplitude, occur more frequently than those in the reflex evoked by the excitation of the splanchnic nerve.

To conclude, the results seem to show that increase of the latency period in the rhythmically evoked reflex depends upon the summation of the slow changes of the root potential as well as the related changes of the reflex excitability. The differences in the increase of the latency period and in the number of evoked reflexes related to various frequencies of stimulation depend probably upon the different development of root potentials induced from the higher centres during the stimulation of the afferent nerves.

