

ANNALES
UNIVERSITATIS MARIAE CURIE-SKŁODOWSKA
LUBLIN — POLONIA

VOL. XV, 15

SECTIO D

1960

Z Katedry i Zakładu Fizjologii Człowieka Wydziału Lekarskiego Akademii Medycznej
w Lublinie

Kierownik: prof. dr med. Wiesław Hołobut

Andrzej NIECHAJ, Juliusz TOKARSKI

**Badania kardiograficzne nad częścią obwodową neuronu dośrodkowego
odruchu Goltza u żaby**

**Кардиографические исследования над периферической частью
афферентного нейрона рефлекса Гольца у лягушки**

**Cardiographic Investigations on Goltz's Reflex in Frog (Peripheral Part
of an Afferent Neurone)**

Charakterystyczne dla odruchu Goltza zmiany czynności mięśnia sercowego można wywołać przez pobudzenie nerwu trzewnego i jego zakończeń czuciowych (Goltz (11), Asp (2)). Drażnienie nerwów trzewnego, obok zahamowania akcji serca prowadzi do wystąpienia szeregu innych reakcji ze strony naczyń krwionośnych, układu oddechowego i mięśni prążkowanych (Miller (14), von Euler, Sjöstrand (10), Clark, Hughes, Gasser (5), Bułygin (4)). W odruchach tych wstępujące drogi rdzenia kręgowego wydają się stanowić jedynie połączenie z ośrodkami opuszki lub odpowiednimi poziomami rdzenia kręgowego (Downman, Hussain (9)). Odnosi się to także do odruchu Goltza, gdyż przecięcie rdzenia kręgowego powoduje wypadnięcie wszystkich elementów reakcji (Rodionow (20)), na którą składa się efekt chrono- i inotropowy ujemny (Goltz (11), Bernstein (3), Szumowski (21)), jak również efekt tonotropowy dodatni (Niechaj, Tokarski (15)).

O ile w świetle tych danych wiadomo, że obok nerwu błędnego, nerw trzewny i rdzeń kręgowy tworzą zasadnicze ogniwa warunkujące wystąpienie reakcji odruchowej, to przebieg włókien dośrodkowych, łączących nerw trzewny z rdzeniem kręgowym wydaje się być kwestią niejasną i w dostępnej literaturze nie spotkano dokładniejszych danych, związanych z tym zagadnieniem. Dotyczy to przede wszystkim roli pnia sympatycznego, jak również białych gałązek łączących.

Poprzednie nasze badania pozwalają przypuszczać, że reakcje podobne do odruchu Goltza dają się wywołać przez podrażnienie stosunkowo znacznie oddalonych od nerwu trzewnego odcinków pnia sympatycznego i białych gałązek łączących. Jednakże nawet pobieżne spostrzeżenia wydają się wskazywać, że reakcje z rozmaitych części pnia współczulnego mogą odbiegać od siebie w dość znacznym stopniu, mimo zachowania tych samych warunków drażnienia.

W niniejszej pracy podjęto próbę bliższej analizy tego zagadnienia. W przeprowadzonych doświadczeniach wydało się celowe porównanie wyników elektrycznego drażnienia różnych odcinków nerwu trzewnego, jego zakończeń czuciowych, pnia sympatycznego oraz białych gałązek łączących. Sądzi się, że zestawienie reakcji uzyskanych z tych elementów pozwoli na dokładniejsze określenie dośrodkowej drogi odruchu Goltza.

METODYKA

Doświadczenia przeprowadzono na 67 żabach gatunku *Rana temporaria*, pozbawionych półkul mózgowych. Zabiegi wstępne związane ze znieczuleniem oraz dojściem do nerwu trzewnego i pnia sympatycznego opisano dokładnie w poprzedniej pracy (Niechaj, Tokarski (15)).

Przy użyciu eksytatora multiwibratorowego prądu stałego próbowano wywołać odruchowe zmiany czynności mięśnia sercowego przez drażnienie krezki, różnych, uprzednio wyizolowanych odcinków nerwu trzewnego i pnia sympatycznego, a także białych gałązek łączących. Niszczono przy tym pień współczulny po stronie przeciwnej, jednocześnie przecinając jego końce dogłowowe i doogonowe po tej samej stronie. Odruchowy charakter reakcji sprawdzano ich wypadnięciem w następstwie przecięcia nerwów błędnych, dokonywanego przy końcu doświadczeń.

Preparat umieszczano w komorze wilgotnej, wypełnionej płynem Ringera dla zimnokrwistych. Używano srebrnych elektrod, pokrytych chlorkiem srebra. Akcję serca notowano na kimografii przy pomocy dźwigni Engelmana (skurczznaczony na ramieniu zstępującym krzywej).

Nerw trzewny drażniono w miejscu odejścia pnia sympatycznego, w jego części środkowej oraz w odcinku dystalnym. Krezkę pobudzano najczęściej w okolicach sąsiadujących z tętnicą krezkową. Na pień współczulny stosowano podniety, umieszczając elektrody w odcinkach międzyzwojowych pnia sympatycznego na przestrzeni od II do X zwoju. Gałązki łączące drażniono tuż przed wejściem do rdzenia kręgowego na poziomach odpowiadających poszczególnym zwojom, przy czym w części doświadczeń przerywano połączenie z pniem współczulnym. Otrzymane wyniki porównywano drogą analizy kardiograficznej.

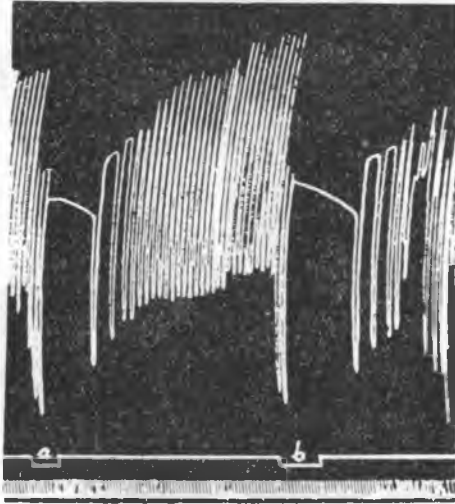
BADANIA WŁASNE

Nerw trzewny w całym swoim przebiegu, przy stosowaniu bodźców o stałej sile i częstotliwości, daje na ogół jednolite reakcje odruchowe, które szczegółowo opisano w poprzedniej pracy. Prąd elektryczny o stałej sile i częstotliwości podniety powoduje efekty jednakowo nasilone zarówno przy ułożeniu elektrod blisko pnia sympatycznego, jak i drażnieniu dystalnych odcinków nerwu trzewnego aż po jego zakończenia czuciowe.

Poniższe ryciny przedstawiają reakcję odruchową, otrzymaną z proksymalnych odcinków nerwu trzewnego oraz efekty drażnienia krezki (ryc. 1). W obu wypadkach dochodzi do zatrzymania serca na przeciąg czasu równy około 10 do 15 uderzeń, z równoczesnym zaznaczeniem tendencji skurczowej. Wpływ chronotropowy ujemny występuje także po zaprzestaniu drażnienia, co wyraża się bradykardią utrzymującą się przez czas 2 do 4 razy dłuższy niż działanie bodźca. Długotrwałe zwolnienie, któremu towarzyszy równoczesne zmniejszenie

energii skurczu komorowego (inotropizm ujemny) i silnie zaznaczony tonotropizm dodatni, przedstawia najczęstszą formę przejścia do normalnej czynności serca.

Odruchowe zmiany rytmicznej działalności mięśnia sercowego można otrzymać nie tylko przy stosowaniu bodźców na nerw trzewny. Pień sympatyczny i białe gałązki łączące nie związane bezpośrednio z włóknami nerwu trzewnego mogą stać się punktem wyjścia dla reakcji odruchowej.



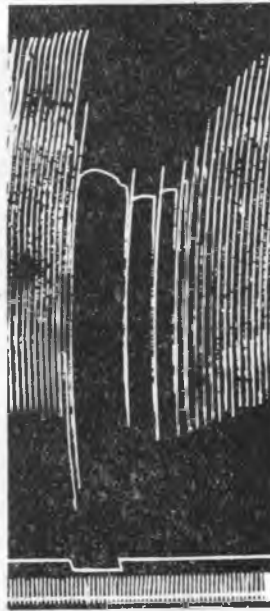
Ryc. 1. Kardiogram reakcji odruchowej na drażnienie proksymalnego odcinka nerwu trzewnego (a) oraz krezki w okolicy tętnicy krezkowej (b). Bodźce elektryczne o sile 4 V i częstotliwości 4 c/s (a, b). W obu reakcjach podobne efekty: chronotropowy ujemny, inotropowy ujemny oraz tonotropowy dodatni. Oznaczenia od góry ku dołowi: kardiogram (skurcz na ramieniu zstępującym krzywej, rozkurcz na ramieniu wstępującym), sygnał drażnienia, czas w sekundach.

Cardiogram of reflex reaction to the stimulation of the proximal part of the splanchnic nerve (a) and of the omentum near the omental artery (b). Data on electrical stimuli: 4 V, frequency 4 c/s (a, b). In both reactions the effects are similar: chronotropic effect negative, tonotropic effect positive. Explanation of signs (read from top): cardiogram (systole on the descending branch of the curve, diastole on the ascending one); signal of stimulation, time in seconds.

Drażnienie brzusznej i lędźwiowej części pnia współczulnego

Drażnienie pnia sympatycznego w punktach leżących blisko odejścia włókien nerwu trzewnego wywoływało efekty odruchowe podobne do reakcji z nerwu trzewnego. W wypadku, gdy elektrody przykładano w okolicach V i VI zwoju, odpowiedzi serca były identyczne jak przy drażnieniu otrzewnej, co uwidoczniło na ryc. 2.

Wyżej opisane stosunki ulegają wyraźnej zmianie, gdy podniety wychodziły z niższych odcinków pnia. Przyłożenie elektrod poniżej VII zwoju podnosi w sposób wyraźny próg reakcji. Zarówno reakcje „podprogowe” (wpływ tonotropowy dodatni i zwolnienie), jak i pełne zahamowanie akcji serca wymagają stosowania bodźców silniejszych, a typ reakcji ulega pewnym zmianom, różniącym ją od charakterystycznej dla nerwu trzewnego.



Ryc. 2. Drażnienie pnia sympatycznego w odcinku między V a VI zwojem współczulnym. Bodźce elektryczne o sile 4 V i częstotliwości 4 c/s. Typowa reakcja inhibicyjna. Oznaczenia od góry do dołu jak na ryc. 1.

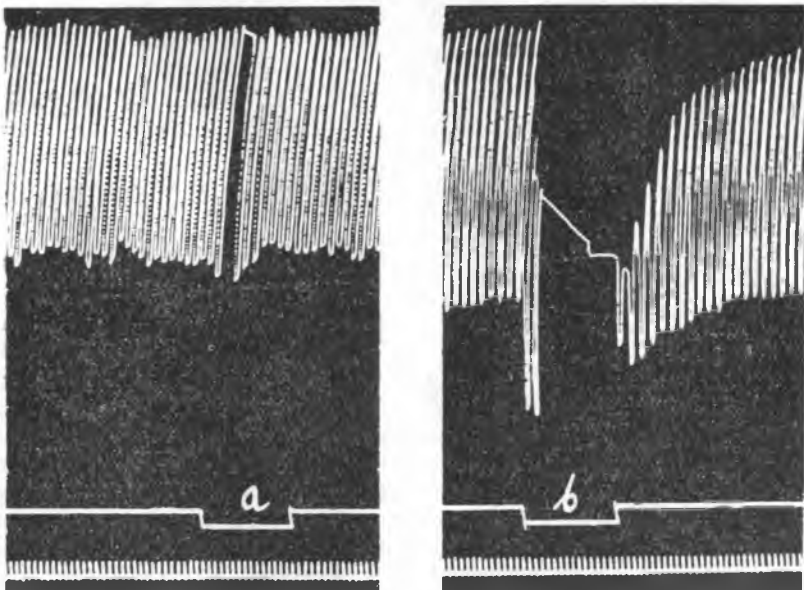
Stimulation of sympathetic chain between V and VI sympathetic ganglia. Electrical stimuli: 4 V, frequency 4 c/s. Explanations of signs as in Fig 1.

Przy przesuwaniu elektrod drażniących w kierunku kaudalnym, obok dalszego wzrostu wartości pobudzenia progowego, zaznaczają się coraz częstsze odrębności w sposobie reagowania, co prowadzi do znacznego zmniejszenia podobieństwa między reakcją „typową” (odruchem z nerwu trzewnego) a odpowiedzią dalszych odcinków. Ryc. 3 przedstawia reakcję na drażnienie pnia sympatycznego poniżej VII zwoju oraz dla porównania odruch z proksymalnego odcinka nerwu trzewnego.

W reakcjach z dolnego odcinka obserwowano wyraźne zmiany wszystkich podstawowych elementów odruchu. Dotyczyło to zarówno efektu chronotropowego, jak również wpływu tonotropowego i inotropowego. Efekt chronotropowy ulegał wyraźnemu osłabieniu i wyrażał

się najczęściej wypadnięciem pojedynczych skurczów; w rzadkich tylko wypadkach (7%) dochodziło do dłuższej trwającego zwolnienia. W 2 przypadkach w miejsce zwolnienia otrzymano odwrócenie reakcji w postaci przyspieszenia akcji serca. Amplituda skurczów mięśnia sercowego najczęściej pozostawała bez zmiany lub zmniejszała się nieznacznie i krótkotrwanie. Stosunkowo często efekt inotropowy ulegał odwróceniu. W 27,5% przypadków zarejestrowano wpływ inotropowy dodatni, który towarzyszył efektowi chronotropowemu ujemnemu, bądź też występował w formie wyizolowanej. Wpływ tonotropowy był w tych reakcjach zazwyczaj trudny do zaobserwowania; z jego wyraźniejszym wystąpieniem spotkano się zaledwie w 10% zapisów. Przy pobudzaniu kaudalnej części pnia sympatycznego zwykle nie udawało się wywołać stopniowanych zmian akcji serca — reakcja odruchowa ulegała tylko nieznacznym zmianom w czasie wzmagania siły bodźca. Na ogół nie otrzymywano odpowiedzi podprogowych, tak łatwo uzyskiwanych przy drażnieniu nerwu trzewnego.

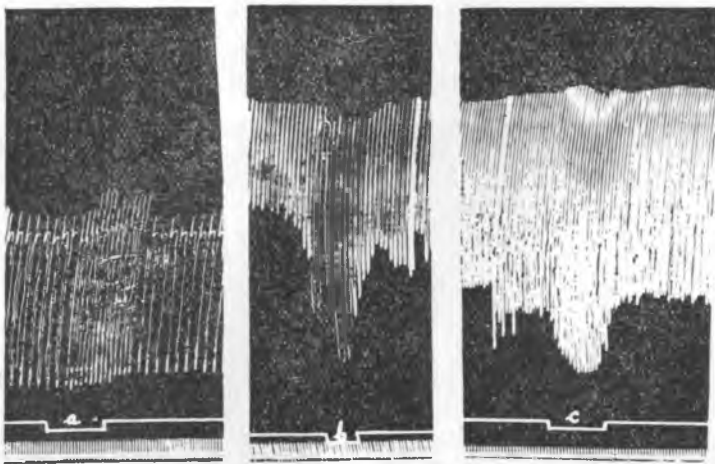
Wyżej opisane reakcje były niemożliwe do wywołania po obustronnym przecięciu nerwów błędnych. We wszystkich obserwowanych przypadkach przecięcie nerwu błędnego prowadziło do zniesienia reakcji



Ryc. 3. Drażnienie pnia sympatycznego między VII a VIII zwojem współczulnym (a) oraz proksymalnego odcinka (b). Bodźce elektryczne o sile 8 V i częstotliwości 20 c/s (a), oraz 4 V i 4 c/s (b). Oznaczenia od góry do dołu jak na ryc. 1. Stimulation of sympathetic chain between VII and VIII sympathetic ganglia (a) and of proximal section (b). Electrical stimuli: 8 V, frequency 20 c/s (a), and 4 V and 4 c/s (b). Explanations of signs as in Fig. 1.

z pnia sympatycznego podobnie jak to miało miejsce w odruchach z nerwu trzewnego i krezki. Na ryc. 3a uwidoczniło reakcję otrzymaną z drażnienia pnia sympatycznego prawego w VIII odcinku międzyzwojowym. Bódźce o sile 8 V i częstotliwości 20 c/s prowadziły do wypadnięcia 2 skurczów mięśnia sercowego. Była to progowa odpowiedź odruchowa. Dalsze wzmacnianie siły bódźca nie zmieniało charakteru reakcji. Dla porównania na ryc. 3b przedstawiono typową reakcję osiągniętą przy drażnieniu proksymalnych odcinków nerwu trzewnego prądem o sile 4 V i częst. 4 c/s.

Ryc. 4 przedstawia odwrócenie reakcji typowych. Ryc. 4a — wyraźne przyspieszenie, utrzymujące się przez 21 sekund. Drażnienie nerwu trzewnego bódźcami podobnej siły i częstotliwości, w okolicy jego odejścia od pnia sympatycznego, dawało reakcję typową, zaznaczoną wpływem chronotropowym ujemnym. Kardiogramy na ryc. 4b i 4c przedstawiają odwrócenie efektów w postaci wpływu inotropowego dodatniego.



Ryc. 4. Drażnienie pnia sympatycznego między VII a VIII zwojem współczulnym (a, b, c), bódźce elektryczne o sile 10 V i częstotliwości 20 c/s (a); 12 V, 20 c/s (b); 10 V, 20 c/s (c). Odwrócenie efektów typowych — efekt chronotropowy ujemny (a), efekt inotropowy dodatni (b, c). Oznaczenia od góry do dołu jak na ryc. 1.

Stimulation of sympathetic chain between VII and VIII sympathetic ganglia (a, b, c). Electrical stimuli: 10 V, 20 c/s (a); 12 V, 20 c/s (b); 10 V, 20 c/s (c). Typical effects are reversed: chronotropic effect negative (a), inotropic effect positive (b, c).

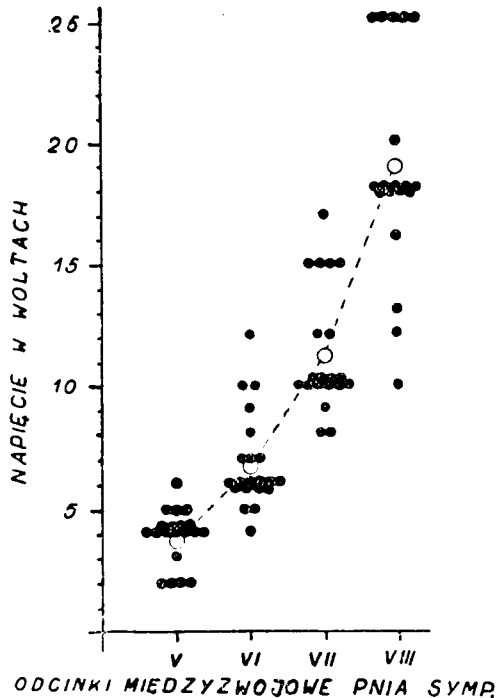
Explanations of signs as in Fig. 1.

Drażnienie pnia współczulnego powyżej V zwoju sympatycznego

Bódźce elektryczne działające w tych odcinkach nie wywoływały zmian w czynności mięśnia sercowego. Akcja serca utrzymywała się na poziomie wyjściowym przy stosowaniu w okolicy IV i III zwoju sympa-

tycznego prądu elektrycznego, dochodzącego do siły 25 V i częstotliwości 100 bodźców/sek. Nawet w preparatach charakteryzujących się bardzo niskim progiem pobudliwości (reakcja progowa z nerwu trzewnego 0,5 V, przy częstotliwości 1 bodźca/sek.) przy drażnieniu pnia powyżej odcinka V białej gałązki łączącej nie udawało się wywołać odruchowych zmian czynności serca.

Na podstawie wyżej przedstawionego materiału widoczne jest, że zmiany ze strony rytmicznej działalności mięśnia sercowego występują na drodze odruchowej przy drażnieniu brzuszego i lędźwiowego odcinka pnia sympatycznego, to znaczy wzdłuż całego jego dolnego przebiegu



Ryc. 5. Zmiany pobudliwości odruchowej zależne od miejsca przyłożenia elektrod drażniących do pnia współczulnego na materiale 20 osobników. Na osi odciętych poziomy pnia współczulnego odpowiadające odcinkom międzyswojowym, na osi rzędnych napięcie w woltach przy stałej częstotliwości drażnienia 20 c/s. Kropki przedstawiają progową pobudliwość odruchową na odpowiednich poziomach pnia u poszczególnych osobników. Białe kółka — średnie arytmetyczne.

Changes in reflex excitability depending on the point where the stimulating electrodes are applied to the sympathetic chain (results obtained from the study of 20 subjects). Abscissa: levels of sympathetic chain corresponding to interganglionic sections; ordinate: tension in volt; frequency of stimulation is constantly 20 c/s. Dotted line shows the threshold reflex excitability on the corresponding levels of the sympathetic chain in separate individuals. Blank rings: arithmetical means.

począwszy od V zwoju współczulnego. Neuron eferentny tych odruchów stanowi nerw błędny.

Reakcje z części najbliższych miejscu odejścia nerwu trzewnego są identyczne z efektami osiągniętymi przez drażnienie tego nerwu lub jego zakończeń czuciowych. W miarę przesuwania elektrod drażniących do kaudalnych odcinków pnia współczulnego dochodzi do zmiany charakteru reakcji zarówno w progu pobudliwości, jak i typie odpowiedzi mięśnia sercowego. W miejsce efektów występujących przy drażnieniu nerwu trzewnego i jego okolic, pojawiają się odpowiedzi zmienione. Zmienia się efekt chronotropowy, będący najbardziej stałą komponentą odruchu Goltza — może dojść nawet do jego odwrócenia. Podobnie często ulega przekształceniu efekt inotropowy. Zmiany pobudliwości zależne od miejsca przyłożenia elektrod przedstawiono na ryc. 5.

Reakcje odruchowe uzyskane przy drażnieniu białych gałązek łączących

Zastosowanie bodźców na gałązki, w których nie zniszczono połączenia z pniem sympatycznym, nie odbiegało na ogół w skutkach od reakcji z odpowiadających poziomów pnia współczulnego. Wyraźne zmiany w dotychczasowych stosunkach powodowało przerwanie kontaktu między gałązkami łączącymi a pniem sympatycznym. Odcięcie gałązek od pnia współczulnego i drażnienie ich dordzeniowych końców prowadziło do powstania odruchu jedynie przy drażnieniu V, a w rzadkich wypadkach także VI gałązki, natomiast stosowanie bodźców elektrycznych na inne gałązki nie dawało żadnego rezultatu.

Przekonano się, że zachowanie ciągłości anatomicznej V gałązki łączącej jest warunkiem koniecznym do wystąpienia reakcji odruchowej zarówno z nerwu trzewnego, pnia sympatycznego, jak również innych gałązek łączących. Obustronne przecięcie V gałązki powodowało nieodwracalne wypadnięcie odruchu. Przecięcie nerwów błędnych również prowadziło do zniesienia reakcji odruchowych.

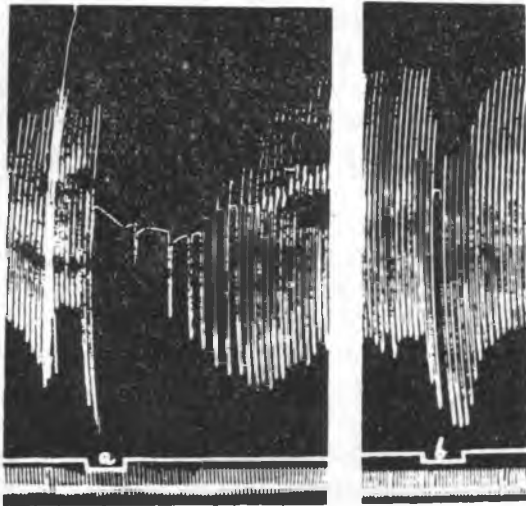
W zestawieniu z podstawową rolą, jaką wydaje się mieć V gałązka łącząca w przewodzeniu impulsów dośrodkowych w odruchu Goltza, interesująco przedstawiają się dane wskazujące, że reakcje z V gałązki, po odizolowaniu jej od pnia sympatycznego, wyraźnie odbiegają od typowej reakcji wywołanej przez pobudzenie nerwu trzewnego.

Efekty otrzymane z V gałązki łączącej

Pobudzenie elektryczne V gałązki łączącej daje efekty typowe jedynie przy zachowaniu nie uszkodzonego połączenia z odpowiednim zwojem współczulnym. Obojętne przy tym było ewentualne utrzymanie kontaktu z nerwem trzewnym lub innymi odcinkami pnia sympatycz-

nego. Usunięcie zwoju sympatycznego z tego samego preparatu, w którym poprzednio otrzymano reakcję charakterystyczną dla odruchu, prowadziło do wyraźnej zmiany sposobu reagowania (ryc. 6).

Główne różnice obserwowano w efekcie chronotropowym ujemnym, w postaci jego wyraźnego osłabienia. Najczęściej efekt chronotropowy zaznaczał się w formie zwolnienia akcji serca, czasami wypadnięciem pojedynczych skurczów. W większości wypadków nie udawało się uzyskać dłużej trwającego zatrzymania serca bez względu na siłę i częstotliwość stosowanych bodźców. Pozbawienie łączności ze zwojem nie wpływało na efekt tonotropowy, nie ulegała także wyraźnym zmianom w porównaniu z normalnym odruchem reakcja inotropowa. Zwolnienie akcji serca połączone z silnie zaznaczonym efektem tonotropowym dodatnim było najczęstszą formą odruchu przy drażnieniu V białej gałązki łączącej, odizolowanej od pnia współczulnego.



Ryc. 6. Drażnienie V gałązki łączącej — przy nie uszkodzonym połączeniu z V zwojem współczulnym (a) oraz po odcięciu od V zwoju (b). Bodźce elektryczne o sile 4 V i częstotliwości 4 c/s (a, b). Typowa reakcja odruchowa (a), zwolnienie oraz efekt tonotropowy dodatni (b). Oznaczenia od góry do dołu jak na ryc. 1.

Stimulation of V white ramus; connection with V sympathetic ganglion intact (a); connection interrupted (b). Electrical stimuli 4 V and 4 c/s (a, b). Typical reflex reaction (a); slowing of the heart rate and positive inotropic effect (b).

Explanations of signs as in Fig. 1.

OMÓWIENIE WYNIKÓW

W świetle przedstawionych badań V zwój współczulny wydaje się być punktem granicznym obszaru, z którego jest możliwe wywołanie odruchów typu Goltza, co w zestawieniu z różnicami zaznaczającymi się w reakcjach z dolnych odcinków pnia, pozwala wyróżnić w pniu

sympatycznym trzy części: 1) część górną „niemą” (pomiędzy II a V zwojem sympatycznym), z której nie udaje się wywołać odruchów sercowych; 2) części graniczące bezpośrednio z V i VI zwojem współczulnym, które dają efekty typowe; 3) część dolną, której pobudzenie wywołuje wprawdzie zmiany akcji serca, ale mniej lub bardziej różniące się od uzyskiwanych z nerwu trzewnego.

Przypuszcza się, że odcinek pnia sympatycznego, dający efekty typowe dla odruchu Goltza zawiera wszystkie elementy nerwowe, niezbędne dla wywołania pełnej reakcji. Odruchowe zmiany czynności serca, wywołane pobudzeniem doogonowych części pnia sympatycznego wydają się wskazywać, że mieszczą one jedynie niewielką liczbę włókien mających w swym dalszym przebiegu łączność z neuronami kardiotropowymi.

Trudno stwierdzić, czy włókna zawarte w dolnej części pnia sympatycznego należy zaliczyć do strefy odruchu Goltza, czy też biegną one z innych obszarów odruchowych. Należy liczyć się z możliwością, że kaudalne odcinki pnia sympatycznego u żaby prowadzą impulsy z pól recepcyjnych różnych odruchów, które mogą przekształcać typowy obraz reakcji lub decydować o jej charakterze. Jednakże wszystkie opisane reakcje po stronie eferentnej przeprowadzone są przez włókna nerwu błędnego. Dotyczy to nawet reakcji akceleracyjnych. Przyspieszenie akcji serca oraz efekt inotropowy dodatni wydają się zależeć także od włókien nerwu błędnego, gdyż obustronne jego przecięcie znosi wszelkie widoczne reakcje serca na bodźce płynące z obszaru jamy brzusznej.

Zarówno możliwość wywołania odruchu, jak i zmianę jego charakteru można by uzależniać jedynie od różnic natury ilościowej, nimi też można by tłumaczyć zjawisko odwrócenia efektów typowych, często spotykane w dolnym odcinku. Odwrócenie typowych efektów odruchu Goltza w zależności od rozmaitych czynników (pory roku, klimat, temperatura, uraz) opisywało szereg badaczy (Ripplinger, Richard i inni (17, 19, 16)), jednakże przy drażnieniu nerwu trzewnego odchylenia te są bardzo rzadkie. Występowanie reakcji przeciwnych przy drażnieniu dolnych odcinków pnia sympatycznego jest stosunkowo częste, odnosi się to zwłaszcza do efektu inotropowego. Kułajew (13) uzależniał odwrócenie typowej reakcji serca na drażnienie nerwu błędnego od ilości pobudzonych elementów nerwowych. Według tego badacza pobudzenie małej ilości włókien miało wpływać aktywnie na serce, przy pobudzeniu dużej ich liczby miał występować efekt inhibicyjny. Być może z podobnymi zależnościami mamy do czynienia w opisywanych reakcjach odruchowych. Różne odpowiedzi serca mogłyby mieć przyczynę w zaangażowaniu w reakcję mniejszej lub większej liczby włókien aferentnych.

Mimo znacznych różnic, zachodzących między reakcjami z różnych odcinków, V gałązka łącząca wydaje się być miejscem zespolenia głównych dróg dla impulsów biegnących zarówno z nerwu trzewnego jak i dolnych odcinków pnia sympatycznego. Zarówno włókna nerwu trzewnego, od których zależy odruch Goltza, jak również włókna przewodzące reakcję z kaudalnych części pnia współczulnego, w większości przebiegają do ośrodkowego systemu nerwowego przez V, a być może w niektórych wypadkach także przez VI gałązkę łączącą.

O możliwości wywołania z V gałązki łączącej typowej reakcji decyduje zachowane połączenie z V zwojem współczulnym, co pozwala sądzić, że zawarte w nim struktury nerwowe wpływają na ostateczne efekty reakcji chronotropowej. Zgodnie z tym przypuszczeniem efekt chronotropowy byłby zależny od włókien posiadających przerwę synaptyczną, podczas gdy włókna zawiadujące efektami ino- i tonotropowym przebiegałyby przez okolicę zwoju w sposób ciągły.

W świetle tych spostrzeżeń nasuwa się hipoteza, że komponenta chronotropowa w reakcjach odruchowych typu Goltza może zależeć od swoistych włókien dośrodkowych, posiadających w swym przebiegu przerwy zwojowe, które decydowałyby o ostatecznym obrazie odruchu. Zaangażowanie w reakcję komórki nerwowej, mieszczącej się w przebiegu włókna chronotropowego, mogłoby mieć istotny wpływ na nasilenie komponenty chronotropowej.

Zagadnienie obecności w przebiegu dośrodkowego włókna sympatycznego zwoju nerwowego jest kwestią zasługującą na bliższe zbadanie. Łączy się ono z teorią istnienia w układzie sympatycznym aferentnych, bezrdzennych, a więc wolno przewodzących włókien, które mogłyby posiadać swoje centra poza ośrodkowym systemem nerwowym. Douglas i Schaumann (6); Douglas, Ritchie i Schaumann (7); Douglas i Ritchie (8); Iggo (12) oraz Alderson i Downman (1) wykazali istnienie w układzie sympatycznym bezrdzennych włókien przewodzących czuciowe impulsy w szeregu odruchach (trzewnoruchowym, aortalnym i i.). Reakcje na drażnienie tych wolno przewodzących włókien wykazywały wyraźną odrębność od reakcji uzależnionych od włókien posiadających osłonkę mielinową. W chwili obecnej trudno stwierdzić, czy ewent. istnienie przełączeń nerwowych w przebiegu włókien chronotropowych przemawia za przewodzeniem efektu chronotropowego przez podobne dośrodkowe włókna autonomiczne.

Wydaje się, że problem ten wymaga dalszych badań z użyciem środków blokujących przewodnictwo zwojowe oraz metod pozwalających na identyfikację włókien o różnej szybkości przewodnictwa. Sądzi się, że badania te mogłyby odpowiedzieć na pytanie, czy wyniki powyższych doświadczeń można tłumaczyć udziałem w reakcji sympatycznych włókien przewodzących ortodromowo impulsy czuciowe.

WNIOSKI

1. Odruchowe zmiany czynności serca można wywołać nie tylko przez drażnienie nerwu trzewnego, ale i przez stosowanie bodźców na pień sympatyczny oraz na białe gałązki łączące w odcinku między V a X zwojem współczulnym.

2. Reakcje odruchowe z V i VI odcinka międzyzwojowego są identyczne z efektami drażnienia nerwu trzewnego.

3. Drażnienie kaudalnych odcinków pnia współczulnego daje podniesienie progu reakcji, a w niższych odcinkach zmianę wszystkich podstawowych efektów Engelmana.

4. Powyżej V zwoju drażnienie pnia sympatycznego nie wywołuje widocznych zmian w czynności mięśnia sercowego.

5. Warunkiem wystąpienia powyższych reakcji odruchowych jest zachowanie ciągłości nerwu błędnego po stronie eferentnej, a V białej gałązki łączącej po stronie aferentnej łuku odruchowego.

6. Drażnienie V białej gałązki łączącej odizolowanej od pnia sympatycznego daje reakcję odruchową zmienioną w zakresie efektu chronotropowego.

7. Autorzy sądzą, że V biała gałązka łącząca stanowi główne ogniwo w dośrodkowym ramieniu łuku odruchowego pomiędzy nerwem trzewnym, pniem sympatycznym a rdzeniem kręgowym. Przypuszcza się, że synapsy leżące w przebiegu niektórych włókien biegnących z nerwu trzewnego do c. s. n. mogą mieć wpływ na nasilenie efektu chronotropowego. Wydaje się, że przyczyną odrębności reakcji z dolnego odcinka są różnice w ilości włókien zaangażowanych w reakcję odruchową.

PIŚMIENNICTWO

1. Alderson A. M., Downman C. B.: Reflex activation of intercostal nerves and trunk muscles by non-myelinated fibres of the splanchnic nerve in rabbits. *J. Physiol.*, **150**, 463—477, 1960.
2. Asp C.: Berichte der mathemat.-naturwissenschaftl. Kl. der königl. sachs. Ges. der Wissensch. zu Leipzig, **19**, 148, 1867, (cyt. wg Landois L., Roseman R.: Lehrb. der Physiologie des Menschen, Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien 1921, 698).
3. Bernstein L.: Untersuchungen über den Mechanismus des regulatorischen Herznervensystems. *Arch. für Anat., Physiol. und Wissenschaftl. Med.*, **5**, 37—42, 1864.
4. Bułygina I. A.: Wiscero-motornyj refleks i jego mechanizmy. *Woprosy Fizjologii interocepji*. Pod red. K. M. Bykowa. Izd. Akad. Nauk SSSR, **1**, 92—113, 1952.
5. Clark D., Hughes J., Gasser H. S.: Afferent function in the group of nerve fibres of slowest conduction velocity. *Amer. J. Physiol.*, **114**, 69—76, 1935.
6. Douglas W. W., Schaumann W.: A study of the depressor and pressor components of the cat's carotid sinus and aortic nerves using electrical stimuli of different intensities and frequencies. *J. Physiol.*, **132**, 173—186, 1956.

7. Douglas W. W., Ritchie J. M., Schaumann W.: Depressor reflexes from medullated and non-medullated fibres in the rabbit's aortic nerve. *J. Physiol.*, **132**, 187—198, 1956.
8. Douglas W. W., Ritchie J. M.: Cardiovascular reflexes produced by electrical excitation of non-medullated afferents in the vagus, carotid sinus and aortic nerves. *J. Physiol.*, **134**, 167—178, 1956.
9. Downman C. B., Hussain A.: Spinal tracts and supraspinal centres influencing visceromotor and allied reflexes in cats. *J. Physiol.*, **141**, 489—499, 1958.
10. Von Euler C., Sjöstrand T.: The elicitation of visceromotor reflexes. *Acta Physiol. Scand.*, **14**, 363—372, 1947.
11. Goltz F.: Vague et coeur. *Virchows Arch.*, **26**, 1—33, 1863.
12. Iggo A.: The electrophysiological identification of single nerve fibres, with particular reference to the slowest-conducting vagal afferent fibres in the cat. *J. Physiol.*, **142**, 110—126, 1958.
13. Kulajew B. S.: Nierwnaja regulacja ritma sokrasczenij sierdca u ryb. *Biull. Eksperiment. Biol. i Med.*, **44**, 7,8—12, 1957.
14. Miller F. R.: Visceromotor reflexes. *Amer. J. Physiol.*, **71**, 84—89, 1924. (cyt. wg Downman C. B., Hussain A.: *J. Physiol.*, **141**, 489—499, 1958).
15. Niechaj A., Tokarski J.: Niektóre cechy charakterystyczne odruchu Goltza u żaby na tle badań kardiograficznych. *Acta Physiol. Polon.*, **11**, 369—384, 1960.
16. Richard A.: Réflexivité cardio-inhibitrice et climat tropical. *Journ. de Physiol.*, **41**, 267A, 1949.
17. Ripplinger J.: Physiologie du coeur de l'Escargot. Exploration fonctionnelle du nerf viscéral gauche dans son action sur l'oreille et sur le ventricule. Interprétation de l'automatisme ventriculaire d'après les résultats obtenus. *Journ. de Physiol.*, **43**, 853—855, 1951.
18. Ripplinger J.: Recherches sur le pneumogastrique de la Tanche. Etude du comportement des deux types de fibres, chronotropes et tonotropes, pendant la dégénérescence wallérienne du tronc vagal. *Journ. de Physiol.*, **44**, 316—319, 1952.
19. Ripplinger J.: Considérations physiologiques sur l'antagonisme de la double innervation extrinsèque du coeur de l'escargot: nerf viscéral et nerf palléal gauche. *Journ. de Physiol.*, **45**, 227—231, 1953.
20. Rodionow I. M.: Reflektornaja regulacja diejatelnosti sierdca u ryb. *Biull. Eksperiment. Biol. i Med.*, **47**, 3—6, 1959.
21. Szumowski W. M.: Issledowanie dwigatielnych miechanizmow piszczewaritel'nogo trakta. *Wojenno-med. Žurn.*, **91**, 166—193, 1864, (cyt. wg Kostojanc Ch. S.: *Fizjol. Žurn. SSSR*, **40**, 257—258, 1954).

Р Е З Ю М Е

Опираясь на кардиографический анализ, авторы занялись исследованием функциональных отношений в афферентной части рефлекторной дуги рефлекса Гольца у травяных лягушек (*Rana temporaria*). Сравнивались результаты электрического раздражения внутренностного нерва, его чувствительных окончаний, разных участков симпатического ствола, а также белых соединительных веток.

Раздражение внутренностного нерва, симпатического ствола между V и VI симпатическом узлом, а также белой соединительной ветки вызывало, в общем, почти одинаковые рефлекторные реакции. Отчетливые различия в рефлексах наступали при раздражении более низких сегментов симпатического ствола. Раздражение каудальных сегментов симпатического ствола вызывало повышение порога реакции, и часто получались рефлексы, измененные по отношению ко всем основным эффектам Энгельмана. Хронотропный отрицательный эффект выступал чаще всего в виде выпадения отдельных систол, в нескольких случаях наступило ускорение деятельности сердца. В 25,7% выступал инотропный положительный эффект. Лишь в 10% записей авторы встретились с изменением тонотропных свойств.

Необходимым условием для наступления выше указанной реакции является сохранение анатомической непрерывности блуждающего нерва на эфферентной стороне, а V белой соединительной ветви на афферентной стороне рефлекторной дуги.

V симпатический ганглий составляет пограничный пункт участка, с которого можно вызвать рефлекс типа Гольца. Выше этого ганглия не удалось вызвать рефлексов сердца, несмотря на силу и частоту применяемых возбуждений.

Опыты показали, что раздражение V белой соединительной ветви, изолированной от симпатического ствола дает измененную рефлекторную реакцию: ослабление хронотропного эффекта как по времени его продолжительности, так и в его интенсивности.

Авторы полагают, что V белая соединительная ветвь является главным звеном центростремительного нейрона рефлекса Гольца между внутренностным нервом, симпатическим стволом, а спинным мозгом. Эта ветвь образует также путь, по которому бегут по направлению к центральной нервной системе импульсы из каудальных сегментов симпатического ствола. Авторами предполагается, что причиной отличия рефлексов из нижнего сегмента являются различия в количестве афферентных нервных волокон, принимающих участие в реакции. Обсуждается вопрос выступления синапсов на пути некоторых волокон, бегущих из внутренностного нерва в центральную нервную систему.

Рис. 1. Кардиограмма рефлекторной реакции на раздражение проксимального участка внутренностного нерва (а), а также брыжейки в области брыжеечной артерии (б). Электрические раздражители силой в 4v и частотой 4 c/s (а, б). В обеих реакциях аналогичные эффекты: отрицательный хронотропный, отрицательный инотропный и положительный тонотропный. Обозначения сверху вниз: кардиограмма (систола на нисходящем участке кривой, диастола на восходящем участке), сигнал раздражения, время в секундах,

Рис. 2. Раздражение симпатического ствола на уровне между V и VI симпатическим ганглием, Электрические раздражители силой в 4 в и частотой 4 с/с, Типичная ингибиторная реакция. Обозначения сверху вниз как на рис. 1.

Рис. 3. Раздражение симпатического ствола на уровне между VII и VIII симпатическим ганглием (а), а также проксимального участка (b). Электрические раздражители силой в 8 в и частотой 20 с/с (а), а также 4 в и 4 с/с (b). Обозначения сверху вниз как на рис. 1.

Рис. 4. Раздражение симпатического ствола на уровне между VII и VIII симпатическими узлами (а, b, с), электрические раздражители силой в 10 в и частотой 20 с/с (а); 12 в, 20 с/с (b); 10 в, 20 с/с (с). Обратные типичные реакции -хронотропный эффект отрицательный (а), инотропный эффект положительный (b, с). Обозначения сверху вниз как на рис. 1.

Рис. 5. Изменения рефлекторной возбудимости в зависимости от места приложения раздражающих электродов к симпатическому стволу. Материал 20 особей. На абсциссе уровни симпатического ствола, отвечающие межузловым участкам, на ординате напряжение в вольтах при постоянной частоте разряджений 20 с/с. Точки обозначают пороговую рефлекторную возбудимость на соответственных уровнях симпатического ствола у отдельных особей. Белые кружки обозначают средние арифметические.

Рис. 6. Раздражение V белой соединительной ветви при неповрежденном соединении с V симпатическим узлом (а), а также при разрыве соединения с V ганглием (b). Электрические раздражители силой в 4 в и частотой 4 с/с (а, b). Типичная рефлекторная реакция (а), замедление, а также топотропный положительный эффект (b). Обозначения сверху вниз как на рис. 1.

S U M M A R Y

The functional relations of the afferent limb of Goltz's reflex in frogs (*Rana temporaria*) were investigated against the background of cardiographic data. The reflexes to electric stimulation of the splanchnic nerve and its receptors, different parts of the sympathetic chain and rami communicantes albi are compared.

Stimulation of splanchnic nerve, sympathetic chain in V to VI interganglionic segment and V white ramus causes, in general, similar reflexes. There are, however, distinct differences in the reflexes from the lower part of the sympathetic chain. Stimulation of the caudal parts of the sympathetic chain causes the elevation of the threshold of the reflex excitability and often changes in all basic Engelmann's effects. The negative chronotropic effect appears most frequently as the fall out of single contractions; in some cases the acceleration of heart action is obtained. Positive inotropic effect appears only in 27,5% of cases. The change of tonotropic properties appears only in 10% of cases.

The anatomical continuity of the vagus nerve in the efferent part and continuity of the V white ramus in the afferent part of reflex arc are the necessary conditions for the appearance of the above mentioned reflex.

We conclude that the V sympathetic ganglion is the bordering point of the area from which one can obtain the reflexes of Goltz's type. Cardiac reflexes could not be obtained from above this ganglion regardless of the strength and frequency of applied stimuli.

Our experiments show that stimulation of the V white ramus cut off from the sympathetic chain gives reflexes which, due to the weakening of the chronotropic effect, are changed in the time of their duration as well as in their intensity.

We conjecture that the V white ramus is an essential part of the afferent neurone of Goltz's reflex between the splanchnic nerve, the sympathetic chain and the spinal cord. It seems to constitute the path by which the impulses run from the caudal parts of the sympathetic chain to the central nervous system. Most probably the cause of the peculiarities of reflexes from the lower segments is the difference in the quantity of fibres engaged in reflexes. The possibility of the existence of synapses in the path of some fibres which run from the splanchnic nerve to the central nervous system is considered.