

УДК 612.172.4

КОНВЕРГЕНЦИЯ И ДИВЕРГЕНЦИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ ЖЕЛУДОЧКОВ СЕРДЦА У ОВЦЫ И СОБАКИ

Шмаков Д.Н., Нужный В.П., Киблер Н.А.

*Институт физиологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, e-mail: shmakov@physiol.komisc.ru*

С помощью интрамуральной мультиполярной техники изучена последовательность деполяризации миокарда желудочков у овец и собак. Сравнительно-физиологический анализ выявил четыре основных этапа деполяризации. В первую стадию деполяризации очаги возбуждения у обоих видов животных находятся в субэндокарде средней трети левой и верхушечной трети правой сторон перегородки. Вторая стадия у овец характеризуется большим числом очагов возбуждения, рассредоточенных по всему миокарду желудочков. У собак они расположены только в субэндокардиальных слоях миокарда. В течение третьей фазы деполяризации у овец возбуждается основная масса желудочков, у собак только лишь примыкающая к эндокарду треть массы свободных стенок и нижние две трети перегородки. В четвертую (конечную) фазу у обоих видов животных возбуждаются в основном верхняя треть перегородки и выводной конус легочной артерии. Специфика быстрой деполяризации желудочков сердца у овец обусловлена наличием густой сети волокон Пуркинье, пронизывающих толщу миокарда вплоть до эпикарда и проводящих электрический импульс с большей скоростью, чем мышечные клетки. За счет большого числа очагов первичной негативности у овец волна активации почти одновременно распространяется в радиальных и тангенциальных направлениях и деполяризует основную массу желудочков сердца. У собак за счет волокон Пуркинье возбуждаются только субэндокардиальные слои, далее волна активации чисто миогенным путем деполяризует субэпикардиальные слои. Показано, что дискордантность комплексов QRS у собак и овец обусловлена спецификой последовательности деполяризации и соответствующим вкладом в ЭКГ электрической активности субэндокардиальных, интрамуральных и субэпикардиальных слоев миокарда. При электрокардиографических исследованиях собак и овец необходимо учитывать специфику активации миокарда и дискордантную форму комплексов QRS, регистрируемых в сопоставимых отведениях ЭКГ.

Ключевые слова: миокард желудочков, последовательность деполяризации, дискордантность комплекса QRS, овца, собака

CONVERGENCE AND DIVERGENCE OF EXCITATION OF THE HEART VENTRICLES IN THE SHEEP AND THE DOG

Shmakov D.N., Nuzhnyy V.P., Kibler N.A.

*Institute of Physiology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
FRC Komi SC UB RAS, Syktyvkar, e-mail: shmakov@physiol.komisc.ru*

Using the intramural multipolar technique, the sequence of depolarization of the ventricular myocardium in sheep and dogs was studied. Comparative physiological analysis revealed four main stages of depolarization. In the first stage of depolarization, the foci of excitation in both species of animals are located in the subendocardium of the middle third of the left and apical third of the right side of the septum. The second stage is characterized by a large number of foci of excitation, which is dispersed throughout the ventricular myocardium. In dogs, they are located only in the subendocardial layers of the myocardium. During the third phase of depolarization, the main mass of the myocardium of the ventricles are excited in sheep, in dogs only one third of the mass of the free walls adjacent to the endocardium, and the lower two thirds of the septum. In the fourth (final) phase, in both species of animals, the upper third of the septum and the outlet cone of the pulmonary artery are mainly excited. The specificity of rapid depolarization of the ventricles of the heart in sheep is due to the presence of a thick network of Purkinje fibers penetrating the myocardium up to the epicardium and conducting an electrical impulse at a faster rate than muscle cells. Due to the large number of foci of primary negativity in sheep, the wave of activation almost simultaneously propagates in radial and tangential directions and depolarizes the main mass of the myocardium of ventricles. In dogs, due to Purkinje fibers, only subendocardial layers are excited, then the wave of activation depolarizes the subepicardial layers in a purely myogenic way. It was shown that the discordance of QRS complexes in dogs and sheep is due to the specificity of the depolarization sequence and the corresponding contribution to the ECG of the electrical activity of the subendocardial, intramural and subepicardial myocardial layers. When electrocardiographic studies of dogs and sheep, it is necessary to take into account the specificity of myocardial activation and the discordant form of QRS complexes recorded in comparable ECG leads.

Keywords: ventricular myocardium, depolarization sequence, discordant QRS complex, sheep, dog

Ранее нами [1] были описаны сформировавшиеся в ходе исторического развития у разных классов позвоночных животных четыре способа охвата возбуждением миокарда желудочков. Было показано, что у копытных животных (северные олени, овцы) возбуждение миокарда желудочков

происходит путем многофокальной деполяризации. У хищных животных (белые песцы, собаки) активация миокарда желудочков происходит вспышечно-последовательным способом активации. Вместе с тем до сих пор не проведен анализ сходства и различий между основными этапами по-

следовательности возбуждения миокарда желудочков, сформировавшихся в ходе филогенетического развития у собак и овец. Кроме того, при исследовании электрокардиограмм у разных видов животных показано [2, с. 174–185], что у копытных животных, в том числе и у овец, комплекс QRS в отведении по продольной оси сердца представлен преимущественно отрицательной формой rS типа. У хищных животных, в том числе и у собак, суммарный начальный желудочковый комплекс ЭКГ является положительным. Целью данной работы является сравнительный анализ процесса деполяризации миокарда желудочков у собак и овец и на его основе выяснение причин дискордантности начального желудочкового комплекса у этих видов животных.

Материалы и методы исследования

Опыты проведены на 14 взрослых овцах и 12 беспородных собаках разного пола и возраста. При обращении с животными соблюдали международные правила (*Guide for the Care and Use of Laboratory Animals* – публикация US National Institutes of Health: NIH Publication № 85–23, ред. 1996). Работа одобрена локальным этическим комитетом ФГБУН Института физиологии Коми НЦ УрО РАН. Животных наркотизировали тиопенталом натрия (30–50 мг/кг, внутривенно), переводили на искусственную вентиляцию легких. Грудную клетку вскрывали на ее левой половине в пятом межреберье и для доступа к сердцу четвертое и пятое ребро раздвигали с помощью ранорасширителя. Продольным разрезом вскрывали сердечную сумку и в миокард желудочков параллельно их основанию вводили множественные игольчатые электроды, состоящие из платинированных макроэлектродов, расположенных на одинаковых расстояниях вдоль центральной иглы, от которых регистрировали электрограммы в униполярных и биполярных отведениях. В течение каждого эксперимента электрическую активность записывали от нескольких сотен точек миокарда желудочков. На основании анализа электрограмм строили хронотопографические карты последовательности активации миокарда желудочков.

Результаты исследования и их обсуждение

Длительность процесса реполяризации желудочков сердца у овец варьировала от 32 до 50 мс, составляя в среднем 40 ± 11 мс, у собак – от 35 до 55 мс, составляя в среднем 42 ± 4 мс. В первую (начальную) стадию деполяризации (00–05 мс) очаги возбуждения у обоих видов животных находятся в зонах

субэндокарда на границе нижней и средней трети левой стороны перегородки и в субэндокарде правой стороны перегородки в области соединения ее со свободной стенкой (рисунок). У овец в данный период времени иногда наблюдается ряд дополнительных очагов негативности, в частности под основаниями папиллярных мышц свободных стенок желудочков.

Вторая фаза деполяризации (05–10 мс) у овец характеризуется многочисленностью очагов возбуждения, которые регистрируются во многих зонах миокарда, исключая части основания желудочков и верхнюю треть межжелудочковой перегородки. У собак в этот период времени очаги возбуждения находятся в основном в субэндокардиальных слоях свободных стенок желудочков и во внутренних слоях центральных областей перегородки.

Третья (быстрая) стадия деполяризации (10–20 мс) у овец характеризуется многофокусной деполяризацией и возбуждением основной массы свободных стенок и нижних двух третей перегородки. У собак в быструю фазу деполяризации (10–15 мс) возбуждается примерно треть массы свободных стенок, примыкающей к эндокарду и нижние две трети перегородки.

В четвертую (предпоследнюю) стадию деполяризации (20–30 мс) у овец происходит возбуждение внутренних и субэпикардиальных слоев оснований правой и левой свободных стенок (они не вошли в сагиттальный разрез сердца) и начинается процесс деполяризации верхней трети межжелудочковой перегородки. Фронт волны деполяризации при этом направлен в основном снизу вверх. У собак (15–25 мс) наблюдается последовательное движение волны деполяризации от внутренних слоев миокарда к наружным. В конечную стадию деполяризации в последнюю очередь у обоих видов животных возбуждаются одинаковые области миокарда, в частности выводной конус легочной артерии и верхние зоны межжелудочковой перегородки. Возбуждение перегородки у собак происходит в основном снизу вверх и слева направо, у овец – снизу вверх и как слева направо, так и справа налево. Процесс деполяризации желудочков сердца у собак и овец заканчивается к 40 мс. Поскольку охват возбуждением миокарда желудочков у овец и собак рассмотрен схематически только в сагиттальном разрезе сердца, поэтому многие детали процесса деполяризации, в частности в конечную фазу деполяризации, которые идентичны у обоих видов животных, не нашли своего отражения в описании этого процесса.

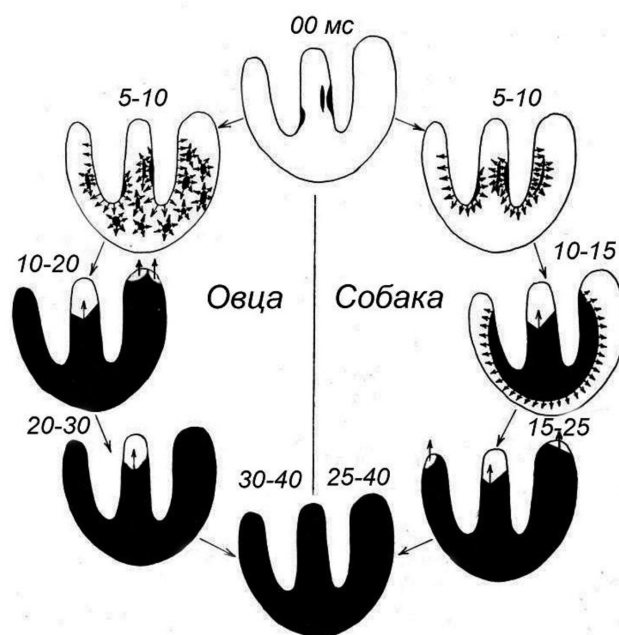


Схема последовательности деполяризации желудочков сердца овцы и собаки (в мс)

Результаты исследований показывают, что сходство последовательности процессов возбуждения миокарда желудочков наблюдается в начале активации у обоих видов животных (00–05 мс), предпоследнем (у овец 20–30 мс; у собак 15–25 мс) и конечном (у овец 30–40 мс, у собак 25–40 мс) периодах деполяризации. Основные различия в процессе активации миокарда желудочков у овец по сравнению с собаками происходят на втором этапе деполяризации (5–10 мс), когда у овец возникает множество очагов возбуждения, расположенных по всему миокарду вплоть до эпикарда. И более всего различий в активации миокарда происходит в третий период деполяризации (у овец – 10–20 мс; у собак – 10–15 мс). У овец в результате быстрой активации основная мышечная масса желудочков сердца возбуждается в течение 10 мс, а у собак одновременной активацией охватываются только лишь субэндокардиальные слои, что составляет примерно треть мышечной массы желудочков, а затем у собак наблюдается последовательное движение волны деполяризации от внутренних возбужденных слоев миокарда к эпикарду. Эти различия в активации вполне можно объяснить спецификой распределения проводящих волокон Пуркинью и внутренней архитектоникой мышечных слоев миокарда. Согласно гистологическим данным, у собак в желудочках сердца сердечные проводящие миоциты (волокна Пуркинью) залегают

в основном под эндокардом [3, 4], а у овец волокна Пуркинью образуют обширную субэндокардиальную сеть и, пронизывая толщу миокарда желудочков, достигают эпикарда [5–7]. Вследствие наличия густой сети волокон Пуркинью, проводящих электрический импульс с большей скоростью, чем мышечные клетки, во многих зонах миокарда овец первоначально образуется большое число очагов негативности, от которых затем деполяризующая волна начинает почти одновременно распространяться в радиальных и тангенциальных направлениях. У собак подобная картина наблюдается только в субэндокардиальных слоях, а затем передача возбуждения происходит чисто миогенным путем, в результате которого в наружных слоях наблюдается последовательное распространение волны деполяризации.

Нами проведено сопоставление комплекса QRS электрокардиограммы, зарегистрированной в отведении по продольной оси сердца, с результатами анализа экспериментальных данных по распространению волны возбуждения в миокарде желудочков у хищных (собака, белый песец) и копытных (овец, северный олень) животных [1]. Показано, что у собак в отведениях электрокардиограммы по продольной оси сердца начальный желудочковый комплекс представлен формой qRs или Rs, у овец – формой rS. Эти результаты согласуются с ранее полученными данными [2, с. 174–185] о суммарном от-

рицательном соотношении зубцов комплекса QRS у овец и положительном у собак. Сопоставление элементов электрокардиограммы с результатами анализа экспериментальных данных по распространению волны возбуждения в миокарде, позволило нам, по существу, объяснить дискордантность комплексов QRS у собак и овец, как специфической последовательности деполяризации, так и соответствующим вкладом в ЭКГ электрической активности субэндокардиальных, интрамуральных и субэпикардиальных слоев миокарда. Учитывая анатомические особенности и специфику активации миокарда у крупного рогатого скота, М.П. Рощевский предложил систему фронтальных и сагиттальных отведений, которая применима для регистрации и анализа ЭКГ и у других видов копытных животных, в том числе у овец [2, с. 82–112]. При электрокардиографических исследованиях собак наибольшее распространение получил метод регистрации ЭКГ в отведениях от конечностей. Вместе с тем данные об электрофизиологической информативности электрокардиографических комплексов QRS до настоящего времени остаются спорными. Нами показано [8], что электрокардиограммы в отведениях от конечностей у собак являются малоинформативными для определения локализации эктопических очагов в миокарде желудочков. Поэтому для исследования биоэлектрической активности собак также желательна разработка новых физиологически обоснованных систем отведений ЭКГ. Так, регистрация и анализ ЭКГ у собак посредством разработанных ранее систем отведений для крупного рогатого скота [2, с. 82–112] показали, что второе и третье сагиттальные отведения являются в достаточной мере информативными для исследования электрической деятельности сердца собак [9]. Таким образом, при электрокардиографических исследованиях собак и овец необходимо учитывать специфику активации миокарда у того и другого вида животных и, соответственно, при анализе учитывать дискордантную форму электрокардиографических комплексов QRS, регистрируемых в сопоставимых отведениях ЭКГ.

По типу активации миокарда желудочков овцы оказались идентичны другим видам копытных животных, крупному рогатому скоту и козам, северным оленям [1]. Суровые экологические условия не наложили отпечатка на последовательность охвата возбуждением миокарда желудочков северных оленей [1]. Это подтверждает точку зрения [2, с. 295], что активация миокарда типа «вспышки», в результате которой в течение короткого промежутка времени возбуждается основная

масса желудочков сердца, сложилась у парнокопытных в процессе эволюции. Очевидно, в процессе филогенетического развития морфофункциональная адаптация сердца к среде обитания шла как по пути усложнения строения сердца и появления специфических тканевых структур, так и в направлении формирования разной последовательности возбуждения миокарда [10].

Таким образом, сравнительно-физиологический анализ активации миокарда желудочков у овец и собак показал сходную последовательность распространения возбуждения на начальном и завершающем этапах процесса деполяризации. Отличительной чертой активации миокарда у овец является наличие фазы многофокусной деполяризации, в результате которой в течение 10 мс возбуждается основная масса миокарда свободных стенок и нижних двух третей перегородки. Собаки и овцы в сопоставимых электрокардиографических отведениях по продольной оси сердца имеют дискордантную форму начального желудочкового комплекса: у собак суммарное соотношение зубцов комплекса QRS положительное, у овец – отрицательное. В ветеринарной практике при анализе ЭКГ у овец и собак необходимо учитывать дискордантную форму комплекса QRS.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания (№ ГР АААА-А17-17012310154-6) по Программе ФНИ на 2013–2020 гг. и в рамках Комплексной программы УрО РАН №ГР АААА-А18-118012290365-2 (2018-2020).

Список литературы

1. Шмаков Д.Н., Рощевский М.П. Активация миокарда. Сыктывкар: Изд-во ИФ КНЦ УрО РАН, 1997. 167 с.
2. Рощевский М.П. Избранные труды. Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2013. Т. II. С. 82–112; С. 174–185; С. 295.
3. Kugler J.H., Parkin J.B. Continuity of Purkinje fibers with cardiac muscle. *Anat. Res.* 1956. vol. 126. P. 335–341.
4. Elizari M.V. The normal variants in the left bundle branch system. *J. Electrocardiol.* 2017 vol. 50. P. 389–399. DOI: 10.1016/j.jelectrocard.2017.03.004.
5. Ansari A., Ho S.Y., Anderson R.H. Distribution of the Purkinje Fibres in the Sheep Heart. *Anat. Rec.* 1999. vol. 254. P. 92–97.
6. Ryu S., Yamamoto S., Andersen C.R., Nakazawa K., Miyake F., James T.N. Intramural Purkinje cell network of sheep ventricles as the terminal pathway of conduction system. *Anat. Rec. (Hoboken)*. 2009. vol. 292. P. 12–22. DOI: 10.1002/ar.20827.
7. Sedmera D., Gourdie R.G. Why do we have Purkinje fibers deep in our heart? *Physiol. Res.* 63 (Suppl. 1). 2014. P. S9–S18.
8. Нужный В.П., Киблер Н.А., Шмаков Д.Н. Форма экстрасистолических комплексов QRS в зависимости от локализации зон электрической стимуляции в желудочках сердца собак // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований.* 2018. № 5. С. 185–189.
9. Maksimov V.I., Fomina V.D. ECG characteristics in dogs of hunting breeds (spaniels, terriers). *J. Electrocardiology.* 2013. vol. 46. P.e8.
10. Черных Н.А., Шмаков Д.Н. История развития физиологии в Коми научном центре УрО РАН: научные идеи и открытия // *Известия Коми НЦ УрО РАН.* 2018. № 4. С. 6–18. DOI: 10.19110/1994-5655-2018-4-6-18.