

Матеріали до характеристики центрального збудження

П. Є. Моцний

Дальший розвиток теоретичних основ учення І. П. Павлова потребує поглибленого дослідження внутрішніх процесів, що лежать в основі нервової діяльності. Вивчення основних нервових процесів — центрального збудження і центрального гальмування — є актуальним і невідкладним завданням сучасної нейрофізіології.

На відміну від уявлення про збудження як процесу, що обов'язково поширюється, яке в свій час укоренилося, М. Є. Введенський встановив, що залежно від характеру подразнення, а також функціональних особливостей збуджуваного субстрату збудження може проявлятися в різних модифікаціях у вигляді переривчастого, що поширюється, або ж місцевого процесу.

Вчення Введенського про стаціонарне збудження, яке відкидали реакційні дослідники західноєвропейських шкіл, що розглядали збудження як процес, неухильно підпорядкований «закону» «все або нічого», протягом тривалого часу не здобувало визнання. Вивчення біологічних потенціалів у центральній нервовій системі, початок якому був покладений спостереженнями Данилевського (1875), Сеченова (1882), Беріго (1889) та інших, збагатилося новими фактами, одержаними завдяки застосуванню сучасних методів електрофізіологічних досліджень, і дало безперечні докази існування стаціонарних форм збудження.

Місцеве збудження в найбільш виразній формі проявляється в центральних утвореннях. Доступними для спостереження проявами місцевого збудження в центральній нервовій системі є повільні коливання електричних потенціалів.

В неускладненому вигляді повільні, так звані синаптичні, потенціали можна спостерігати при підпороговому подразнюванні відповідних чутливих нервів або задніх корінців. Ураховуючи знак синаптичних потенціалів, що передують рефлекторному розряду, можна висловити певне припущення щодо напрямку функціональних змін, які виникають у рефлекторно збуджуваних нервових клітинах, проте цим не виключається необхідність прямого експериментального дослідження цих змін.

Основним завданням цього дослідження поряд з випробуванням придатності методу безпосереднього подразнення центральних утворень і є вивчення змін збудливості, функціональної рухомості і швидкості акомодатії у рухових центрах спинного мозку при рефлекторному збудженні. Висвітлення цих питань має певне значення для розуміння більш складних відношень, що виникають при гальмуванні рефлекторної діяльності.

Методика. Досліди провадили на кішках. Під ефірним наркозом перев'язували обидві сонні артерії і перетинали спинний мозок під довгастим, після чого тварину переводили на штучне дихання. Деякі досліди були проведені на децереброваних тваринах. Хребет розтинали в ділянці сьомого поперекового і першого крижового

сегментів, препарували один з м'язів гомілки чи стегна (переважно *m. tibialis ant.*) і з'єднували з міографом для реєстрації скорочень; брали на електроди відповідний однобічний нерв (переважно *p. popliteus*), решту м'язів гомілки і стегна денервували.

Індиферентний електрод від установки, що дозволяє наносити в переміжному порядку подразнення прямокутним і експоненціально зростаючим струмом певної тривалості, встановлювали на м'язах спини, а активний електрод, що являє собою тонкий срібний дріт (50 μ), впаяний в скляний капіляр, занурювали в сіру речовину мозку вентральніше зубчастої зв'язки, в ділянку розташування досліджуваного рухового ядра або ж вводили з дорзального боку мозку¹. В деяких дослідах застосовували біполярний метод подразнення.

Результати, одержані при уніполярному і біполярному способах подразнення, виявились ідентичними. Іноді тестуючі подразнення наносили на відповідні передні корінці у безпосередній близькості від місця їх виходу із спинного мозку.

Оскільки в завдання нашого дослідження входило спостереження над змінами швидкості акомодатії в рухових центрах через мікроінтервали часу після вступу в них збудливих імпульсів, ми змушені були відмовитись від визначення часової константи акомодатії і застосували інший метод, що скоріше дає потрібні результати.

Цей метод полягає в тому, що на центр або корінець за допомогою маятника Гельмгольца посилали в переміжному порядку поштовхи прямокутного і експоненціально зростаючого струму, спочатку ізолювано, а потім через певні інтервали після попереднього підпорогового подразнення іпселатерального чутливого нерва. Показником змін швидкості акомодатії служила зміна співвідношення висоти м'язових скорочень при подразнюванні центра прямокутним і експоненціально зростаючим струмом.

Принцип, покладений в основу пропонуваного методу, полягає в тому, що при незмінній стрімкості наростання подразнювального струму субмаксимальної сили кількість залучених в реакцію рухових клітин або волокон є функцією швидкості акомодатії. При незмінній силі застосовуваного прямокутного і експоненціально зростаючого струму і при незмінній швидкості акомодатії відношення висоти м'язових скорочень у відповідь на прямокутний струм (H_n) до висоти м'язових скорочень у відповідь на експоненціально зростаючий струм (H_e) залишається постійним.

У випадку збільшення акомодатії у досліджуваному об'єкті висота скорочень у відповідь на експоненціально зростаючий струм зменшується через те, що для певної кількості нервових клітин або волокон (з найбільш швидкою акомодатією) застосовуваний струм виявиться нижче порогового. У випадку сповільнення акомодатії, навпаки, скорочення м'язів у відповідь на експоненціально зростаючий струм буде підсилюватись, оскільки збудження виникатиме в додаткових рухових одиницях, що раніш не відповідали на струм застосовуваної стрімкості. Отже, зміна висоти м'язових скорочень у відповідь на прямокутний струм служить показником зміни збудливості, а зміна відношення висоти м'язових скорочень у відповідь на прямокутний струм до висоти скорочень у відповідь на струм з експоненціальним зростанням $\left(\frac{H_n}{H_e}\right)$

служить показником зміни швидкості акомодатії. Збільшення відношення вказує на прискорення, а зменшення — на сповільнення акомодатії. Обов'язковою умовою є застосування субмаксимальних подразнень, що дозволяє спостерігати як зниження, так і підвищення м'язових скорочень. Тривалість тестуючих поштовхів струму дорівнювала 15—20 мілісекундам. Часова константа зростання струму (RC) —

¹ Принципіальна схема установки опублікована в «Бюлетене биологии и медицины», т. XXIV, в. 6, 1947.

15—20 мілісекунд. Інтервал між окремими подразненнями не менше однієї хвилини, тобто цілком достатній для усунення впливів попереднього подразнення на наступне.

При визначенні змін функціональної рухомості, виходячи з цих же міркувань, ми застосовували метод, по суті дуже близький до описаного. Рухові центри або корінці подразнювали розрядами конденсатора великої тривалості ($RC = 5 - 10$ мілісекунд) і короткої тривалості ($RC = 0,05 - 0,1$ мілісекунди). Очевидно, що при всяких діяннях, які ведуть до зниження функціональної рухомості тканини (збільшення хронаксії), для певної групи нервових клітин або волокон тривалість короткочасного струму стає меншою від корисного часу і він втрачає свою подразнювальну дію. Наслідком цього і є зменшення висоти субмаксимального скорочення м'яза.

Таким чином, як і в першому випадку, зміни висоти м'язових скорочень у відповідь на струми великої тривалості служили показником зміни збудливості, а зміни відношення висоти м'язових скорочень у відповідь на струми короткочасної тривалості (H_k) до висоти м'язових скорочень у відповідь на струми великої тривалості (H_d) служило показником змін функціональної рухомості, причому збільшення відношення $\frac{H_k}{H_d}$ служило показником підвищення, а зменшення його — зни-

ження функціональної рухомості. Відношення $\frac{H_k}{H_d}$ є коефіцієнтом, обернено пропорційним хронаксії. Обираючи його як посередній показник функціональної рухомості нервової тканини, ми керувались висловлюваннями О. О. Ухтомського, який так характеризував хронаксію: «Ось цей час, коротший, ніж той, який був при пороговій силі струму, дуже зручний для характеристики лабільності тканини, тобто для вимірювання швидкості виникнення збудження».

Лабільність є кількісною характеристикою, що відповідає численним ритмічним реакціям тканини, але в той же час лабільність як певне поняття застосовується і при характеристиці одиничних процесів, якими, зокрема, є описані в цьому повідомленні процеси центрального збудження.

Після закінчення дослідів ділянку спинного мозку вирізували разом з електродом, фіксували і положення кінчика подразнювального електрода визначали шляхом дослідження зрізів мозку. Імпрегновані сріблом препарати фотографували.

Результати дослідів

Після подразнення відповідного іпсилатерального чутливого нерва одиничним розмикальним індукційним ударом підпорогової сили, тобто ударом, що не викликає помітного рефлексного скорочення м'яза, виявляється явне підвищення збудливості і збільшення швидкості акомодатії в руховому ядрі досліджуваного м'яза. Спостережуваний ефект досягає максимуму на 10—15-й мілісекунді і через 25—30 мілісекунд змінюється ефектом протилежного характеру, тобто зниженням збудливості і сповільненням акомодатії.

Привертає до себе увагу той факт, що збільшення швидкості акомодатії дещо відстає в часі від підвищення збудливості. Підвищення збудливості виявляється при інтервалі, що дорівнює нулю, тобто при збігу в часі подразнення аферентного нерва і прямого подразнення рухового ядра, тимчасом як збільшення швидкості акомодатії прояв-

ляється через 3—5 мілісекунд. Причина такої розбіжності досить проста. При збігу подразнень рухове ядро підпадає прямому подразненню раніш, ніж його досягне залп аферентних імпульсів. Таким чином, збіг

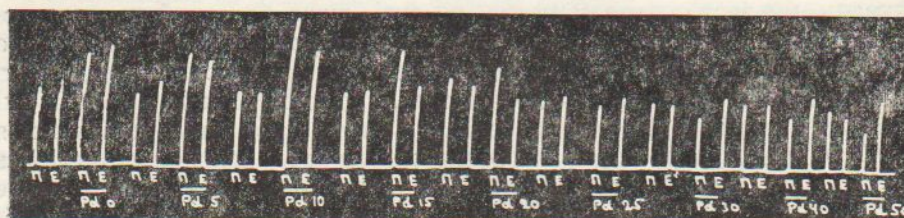


Рис. 1. Дослід № 108, 20.IV 1950 р. Міограма, що ілюструє динаміку змін збудливості і швидкості акомодатції в руховому ядрі *m. tibialis ant. dex.* кішки через інтервал, що збільшується, після одиничного підпорогового подразнення іпсilaterального *p. popliteus dex.* *П* — скорочення м'яза у відповідь на подразнення його рухового ядра прямокутним *Е* — експоненціально зростаючим струмом; *Рд* — скорочення м'яза за тих же умов подразнення, але після подразнення іпсilaterального (правого) *p. popliteus*. Числа під рисочками означають тривалість інтервалу між подразненням чутливого нерва і прямим подразненням рухового центра в мілісекундах. Тривалість тестуючого поштовху струму — 20 мілісекунд. Часова константа зростання струму (*RC*) — 15 мілісекунд.

прямого і рефлекторного подразнень в руховому ядрі настане через проміжок часу, необхідний для проходження імпульсів від місця подразнення до центра (включаючи і синаптичну затримку).

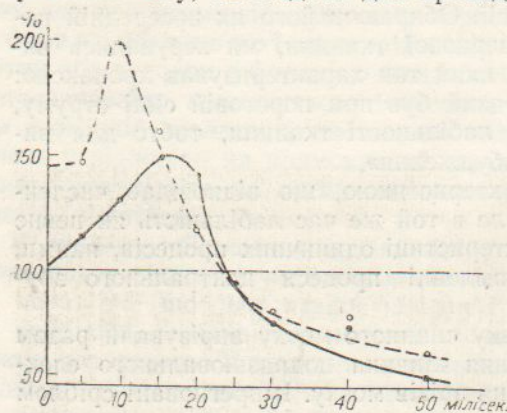


Рис. 2. Графік до міограми, представленої на рис. 1. На осі ординат: пунктирна лінія — зміна збудливості рухового ядра, виражена як зміна висоти скорочень досліджуваного м'яза (в процентах) до вихідної висоти скорочення. Суцільна лінія — зміна швидкості акомодатції, виражена як зміна відношення $\frac{H_p}{H_e}$, тобто відношення висоти м'язових скорочень при подразненні ядра прямокутним током (H_p) до висоти скорочень, викликаних експоненціально зростаючим струмом (H_e). На осі абсцис — тривалість інтервалу між подразненням чутливого нерва і прямим подразненням рухового ядра.

Підсилення реакції м'язів при прямому попередньому подразненні центра можна пояснити тим, що клітини, які перебувають в стані підпорогового збудження, розряджуються під впливом аферентного залпу, що приходить через 2—3 мілісекунди і викликає додаткове скорочення деяких м'язових волокон.

На рис. 1 представлена міограма, що ілюструє динаміку змін збудливості і швидкості акомодатції в руховому ядрі *m. tibialis* кішки через певні інтервали після одиничного підпорогового подразнення іпсilaterального *p. popliteus*. На рис. 2 графічно показані спостережувані функціональні зміни. Гістологічним дослідженням встановлено, що в досліді, використаному для побудови графіка, кінчик подразнювального мікроелектрода знаходився поблизу розташування рухового ядра *m. tibialis ant.* (рис. 3).

Спостережувана в описуваних дослідях відносно велика тривалість змін збудливості і швидкості акомодатції, очевидно, обумовлюється ди-

сперсією аферентних імпульсів, неминучою навіть при слабому підпороговому подразненні аферентних нервів.

При нанесенні тестуючих подразнень на відповідні передні корінці виявляються такого самого напрямку, тільки слабші, зміни збудливості і швидкості акомодатії, що свідчить про декремент функціональних змін в міру віддалення від рухових клітин.

У другій серії дослідів автор спільно з Н. В. Праздниковою досліджував зміни функціональної рухомості рухових елементів спинного мозку описаним вище способом.

Одержані результати цілком збігаються з попередніми. Після надходження в мозок підпорогового іпселатерального аферентного залпу імпульсів як при безпосередньому тестуючому подразненні центрів, так і при подразненні середніх корінців спостерігається зниження функціональної рухомості, що триває 30—50 мілісекунд і виражається у відносному зниженні м'язових скорочень у відповідь на струм короткочасної тривалості. Міограма, представлена на рис. 4, і графік до неї (рис. 5) ілюструють динаміку змін збудливості функціональної рухомості спинномозкових рухових елементів *m. tibialis ant.* через інтервали, що прогресивно збільшуються після подразнення іпселатерального *p. popliteus*.

Таким чином, наші спостереження показують, що підпороговий ортодромний залп імпульсів у рухових клітинах спинного мозку викли-

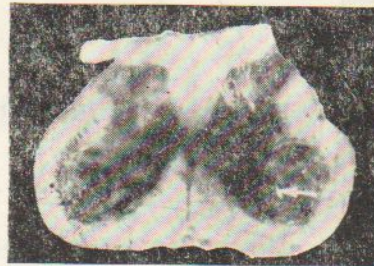


Рис. 3. Поперечний зріз спинного мозку. Стрілкою показано положення кінчика подразнювального мікроелектрода (фото).

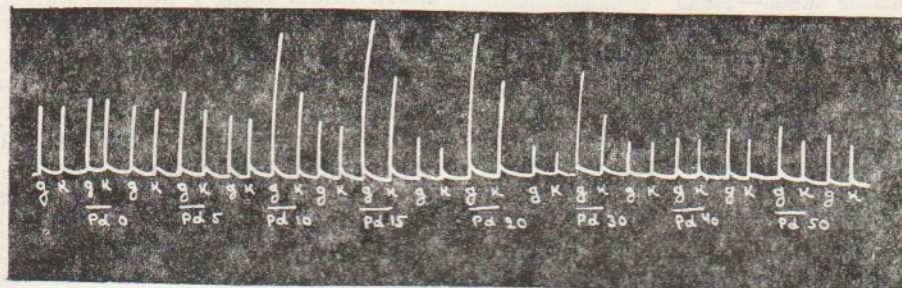


Рис. 4. Дослід № 70, 8.XII 1949 р. Міограма, що ілюструє динаміку змін збудливості і функціональної рухомості в руховому ядрі *m. tibialis ant. dex.* через зростаючі інтервали після підпорогового подразнення іпселатерального *p. popliteus dex.* δ — скорочення м'яза у відповідь на подразнення його рухового ядра, розрядом конденсатора великої тривалості ($RC = 20$ мілісекунд), κ — короткої тривалості ($RC = 0,15$ мілісекунди); Pd — скорочення м'яза за тих же умов подразнення, але через певний проміжок часу після подразнення іпселатерального *p. popliteus*. Числа під рисочками означають тривалість інтервалів в мілісекундах між подразненням чутливого нерва і прямим подразненням рухового ядра досліджуваного м'яза; $\kappa = 0,003 \mu F$; $\delta = 0,4 \mu F$.

жає підвищення збудливості, яке супроводжується збільшенням швидкості акомодатії і зниженням функціональної рухомості, тобто функціональні зрушення, що характеризують кателектротонічний стан збудливих тканин. Розвиток в часі описаних змін збігається з часовим станом синаптичних потенціалів в таких самих умовах подразнення, які спостерігали інші автори.

Це свідчить про придатність методу безпосереднього подразнення центральних утворень для вивчення динаміки і характеру функціональних зрушень, що виникають при збудженні і гальмуванні, а описані факти збільшення швидкості акомодатії і зниження функціональної рухомості при підпороговому подразненні мають певне значення для розуміння генезису центрального гальмування.

Збільшення швидкості акомодатії в рухових клітинах спинного мозку при їх підпороговому подразненні пояснює деякі моменти, виявлені при дослідженні біоелектричних потенціалів спинного мозку, зокрема описане Ікклсом (1946) прогресивне наростання критичного значення синаптичного потенціалу, при якому виникають імпульси збудження, що поширюються.

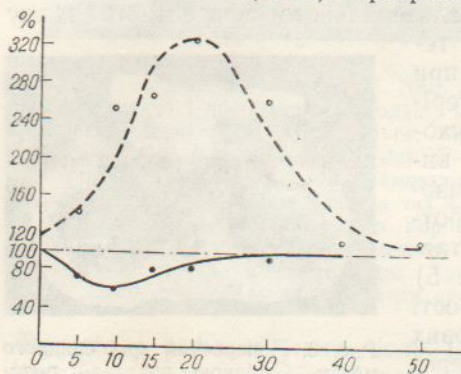


Рис. 5. Графік до міограми, наведеної на рис. 4. На осі ординат: пунктирна лінія — зміна збудливості рухового ядра досліджуваного м'яза, розрахована за змінами висоти м'язових скорочень у відповідь на струм великої тривалості. Суцільна лінія — зміна функціональної рухомості досліджуваних центральних утворень, виражена як зміна у відношенні $\frac{H_k}{H_d}$, тобто відношення висоти м'язових скорочень при подразненні рухових елементів спинного мозку струмами короткої тривалості (H_k) до висоти скорочення у відповідь на подразнення струмами великої тривалості (H_d). По осі абсцис — тривалість інтервалів у мілісекундах між подразненням іпселатерального п. popliteus і прямим подразненням рухового ядра — п. tibialis ant.

на синаптичного потенціалу, при якому виникають імпульси збудження, що поширюються.

Про збільшення швидкості акомодатії під час розвитку повільних потенціалів говорять також спостереження Гесселя, Гюнтера і Ліллі (1940), які при реєстрації біострумів у рухових корінцях п. phrenicus виявили, що потенціали дії, які виникають на висхідній частині повільного потенціалу, припиняються раніш, ніж потенціал досягає максимального значення.

Дослід свідчить, що вже на найраніших стадіях розвитку збудження можна виявити наявність таких змін у збуджуваному субстраті (зниження функціональної лабільності, збільшення швидкості акомодатії), які при достатньому ступені їх розвитку можуть стати на перешкоді виникненню процесу, що поширюється, або ж перервати збудження, що поширюється, перетворюючи його в стаціонарний неколивальний процес.

Класичні положення М. Є. Введенського (1901) про єдність процесів збудження і гальмування і генетичний зв'язок між ними знаходять ще одне підтвердження в аналізі центрального збудження.

Висновки

1. При підпороговому подразненні іпселатерального чутливого нерва, який є збудливим по відношенню до спостережуваного м'яза, в його руховому ядрі виявляються підвищення збудливості, збільшення швидкості акомодатії і зниження функціональної рухомості, яке триває 30—40 мілісекунд.

2. Розвиток в часі спостережуваних функціональних змін цілком відповідає тривалості в часі каталектотонічних синаптичних потенціалів, що спостерігаються при таких самих умовах подразнення.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е., Возбуждение, торможение и наркоз, СПб., 1901.
Вериго Б. Ф., Вестн. клин. и судебн. психиатрии и невропатологии, т. VII, вып. I, 1889.
Данилевский В. Я., Физиолог. сборник, т. 2, изд. Риккера, 1891; Сб. «Первые отечеств. исследования по электроэнцефалографии», Москва, 1949.
Сеченов И. М., Журн. «Врач», № 42—45, 1882; Избранные труды, изд. ВИЭМ, 1935.
Ухтомский А. А., Собр. соч., т. IV, 1945.
Eccles I. C., Journ. of Neurophysiol., 9, 2, 87, 1946.
Gessell R., I. Hunter and R. Lillie, Amer. Journ. physiol., 159, 1, 15, 1949.
Дніпропетровський державний університет,
кафедра фізіології людини і тварин.

Материалы к характеристике центрального возбуждения

П. Е. Моцный

Резюме

В опытах на кошках исследовались изменения возбудимости, функциональной подвижности и скорости аккомодации в двигательных центрах спинного мозга при рефлекторном возбуждении. Двигательные центры раздражались непосредственно через микроэлектрод, введенный в серое вещество спинного мозга. Был использован метод, позволяющий исследовать функциональные изменения, возникающие в двигательном ядре через микроинтервалы после одиночного подпорогового раздражения соответствующего афферентного нерва. Положение раздражающего электрода определялось путем микроскопического исследования поперечных срезов спинного мозга.

Наблюдения показали, что после раздражения ипсилатерального чувствительного нерва (n. popliteus) размыкательным индукционным ударом подпороговой силы, т. е. ударом, не вызывающим заметного рефлекторного сокращения, обнаруживаются явное повышение возбудимости и увеличение скорости аккомодации в двигательном ядре исследуемой мышцы (m. tibialis ant.). Наблюдаемый эффект достигает максимума на 10—15-й миллисекунде и через 25—30 миллисекунд сменяется эффектом противоположного характера, т. е. снижением возбудимости и замедлением аккомодации (рис. 1, 2). Обращает на себя внимание тот факт, что увеличение скорости аккомодации несколько отстает во времени от повышения возбудимости. Повышение возбудимости обнаруживается уже при совпадении во времени раздражения афферентного нерва и прямого раздражения двигательного ядра. Увеличение мышечного ответа при прямом предшествующем раздражении центра может быть объяснено тем, что клетки, находящиеся в состоянии подпорогового возбуждения, разряжаются при действии на них приходящего через 2—3 миллисекунды афферентного залпа и вызывают дополнительное сокращение некоторых мышечных волокон. Гистологическое исследование показало, что в опыте, данные которого были использованы для построения графика, кончик раздражающего электрода находился в области расположения двигательного ядра m. tibialis ant. (рис. 3). При нанесении пробных раздражений на соответствующие передние корешки обнаруживаются такого же направления, однако более слабые изменения возбудимости и скорости аккомодации. Это свидетельствует об

угасании функциональных изменений по мере удаления от двигательных клеток.

Во второй серии опытов были исследованы изменения функциональной подвижности двигательных элементов спинного мозга. Полученные результаты находятся в соответствии с предыдущими. После вступления в мозг подпорогового ипсилатерального афферентного залпа импульсов как при непосредственном раздражении центров, так и при раздражении передних корешков наблюдается снижение функциональной подвижности, длящееся 30—50 миллисекунд. Представленная на рис. 4 миограмма и график к ней (рис. 5) иллюстрируют динамику изменений возбудимости и функциональной подвижности спинномозговых двигательных элементов *m. tibialis ant.* через увеличивающиеся интервалы времени после раздражения ипсилатерального *n. popliteus*.

Таким образом, приведенные наблюдения показывают, что залп импульсов с афферентного нерва вызывает в двигательных клетках спинного мозга повышение возбудимости, сопровождающееся снижением функциональной подвижности и увеличением скорости аккомодации, т. е. изменения, характеризующие катэлектротоническое состояние возбудимых тканей. Развитие во времени описываемых изменений совпадает с временным течением медленных отрицательных потенциалов, возникающих в двигательных центрах при тех же условиях раздражения. Описанные факты увеличения скорости аккомодации и снижения функциональной подвижности при подпороговом раздражении двигательных центров имеют определенное значение для понимания генезиса центрального торможения.

Опыт показывает, что на самых ранних стадиях развития возбуждения уже можно обнаружить наличие таких изменений в нервных центрах (снижение функциональной подвижности, увеличение скорости аккомодации), которые при достаточной степени их развития могут воспрепятствовать возникновению распространяющегося процесса или же прервать распространяющееся возбуждение, превращая его в возбуждение местное.

Классическое положение Н. Е. Введенского о единстве процессов возбуждения и торможения и генетической связи между ними находит еще одно подтверждение в анализе центрального возбуждения