

Морфологічні зміни в різних ланках спинномозкової дуги

Д. К. Мігунова

Розвиваючи протягом багатьох років наукові ідеї І. П. Павлова, Г. В. Фольборт та його учні вивчають закономірності процесів функціонального виснаження і відновлення в різних органах. Найбільш повно і всебічно ці закономірності були встановлені при вивченні функцій слинної залози. В наступному вони були підтверджені і на інших органах.

Для глибшого розуміння процесів трофіки, що лежать в основі діяльності та відпочинку, великий інтерес становить вивчення морфологічних змін в органах на різних етапах виснаження і відновлення. Ці явища мало досліджені і їх особливо цікаво простежити на прикладі елементів центральної нервової системи, зокрема на спинному мозку. Це і було нашим завданням.

Морфологічним показником стану процесів виснаження в нервових клітинах служила зміна хроматофільної речовини.

Хроматофільна речовина нервових клітин вперше була відкрита й описана представником російської науки Оленою Конєвою. Проте для широких кіл вчених це залишилось невідомим, і честь цього відкриття незаслужено стали приписувати Ніслю, який описав хроматофільну речовину значно пізніше.

Згідно з дослідженнями сучасних вчених хроматофільна субстанція складається з білкових речовин, великої кількості дуже мобільного глікогену (Шабадаш) і різних ферментів (В. В. Португалов). Джерелом утворення хроматофільної речовини, на думку дослідників, є ядро клітини. Механізм же її утворення, а також розчинення досі невідомий.

За спостереженнями багатьох вітчизняних та іноземних авторів (Догель, Полумордвинів, Муравйов, Сутулов, Лівковський, Едріан, Нісль, Марінеско, Гейденгайн), в нормі брилки хроматофільної речовини, що складаються з окремих зерен, розташовуються переважно в протоплазмі тіла нейрона і в дендритах. В аксонах хроматофільної речовини нема. Форма, величина і розташування брилок закономірні для нейронів кожного типу і відбивають їх фізіологічний стан. До особливостей хроматофільної субстанції відноситься її нестійкість, яка спостерігається навіть у фізіологічних умовах. Так, у тварин, що знаходяться в безперервному русі або не сплять протягом 48—72 год., ця речовина зникає, причому спочатку в дендритах, потім у периферичних частинах клітини і навколо ядра. Після відпочинку тварин хроматофільна речовина знову з'являється.

Зникнення хроматофільної речовини відбувається і в патологічних умовах: при травмуванні клітинних паростків, асфіксії, інтоксикаціях, патологічних процесах в центральній нервовій системі, наприклад при шизофренії. В останньому випадку спостерігається не тільки тигроліз, але й порушення продукції хроматофільної речовини.

Всі ці дані привели як фізіологів, так і морфологів до переконання, що хроматофільна речовина являє собою особливу форму резервного живильного енергетичного матеріалу, потрібного для функціонування нервової клітини.

Саме тому зміни хроматофільної речовини обрані нами як один з показників, що характеризують процеси виснаження.

Метою наших дослідів було викликати в руховій рефлекторній дузі стан функціонального виснаження, потім простежити його морфологічний вираз у клітинах чутливих і моторних нейронів.

Були використані кролики вагою в 1—2 кг, переважно самці. Перед дослідом у кроликів під ефірним наркозом перерізали спинний мозок на рівні I поперекового хребця. Це було зроблено для виключення впливів з боку розташованих вище відділів центральної нервової системи. Потім без наркозу на правій задній кінцівці розпідпаровували потрібні нерви (п. tibialis, п. peroneus) і розкривали ділянку спинного мозку на рівні VI—VII поперекових сегментів. Оголену ділянку мозку вкривали ваткою і м'якою тканиною. Кролика зігрівали грілкою, і через 20—50 хв. після того як зникли явища, викликані наркозом і операцією, і відновлювалась нормальна рефлекторна реакція, починали провадити дослід.

Виснаження рефлекторної дуги ми досягали подразнення її переривчастим струмом від акумулятора з напруженням в 4 в через індукційну котушку. Подразник прикладали до нервів (п. tibialis і п. peroneus). Частота подразнення — 40—60 в 1 сек. Після визначення порога підбирали оптимальну силу струму. Протягом дослідів кілька разів перевіряли поріг подразнення, оскільки він поступово знижувався, наприклад з 35 до 11 см¹. Виходячи із зміни порога, ми знову визначали оптимальну силу струму.

У першій групі дослідів ми поставили перед собою завдання домогтися повільного виснаження. Подразнення тривало 1—2 сек. з наступним відпочинком у 4—2—1 сек. Виснаження в такій постановці дослідів наставало повільно — через 4—9,5 год. Застосовувалось послідовне подразнення п. tibialis і п. peroneus з тим, щоб привести моторний нейрон у стан безперервної діяльності. Для того щоб виснаження настало якомога скоріше, ми поступово збільшували навантаження на м'яз від 50 до 150 г.

В другій групі дослідів нашою метою було домогтися швидкого виснаження. Дослід провадили з вантажем в 50 г. Після відшукування порога (39 см) і визначення оптимальної сили струму (32 см) ми починали подразнювати п. tibialis струмом цієї оптимальної сили. Подразнення цього нерва тривало до повного зниження рефлекторної реакції. Потім струм такої самої сили прикладали до п. peroneus і знову подразнення тривало до зниження рефлекторної реакції. Так ми повторювали цю маніпуляцію аж поки не одержували нульової відповіді при подразнюванні обох нервів. Після цього ми знаходили поріг і оптимальну силу струму по відношенню до цього порога і повторювали дослід у такій самій послідовності. Максимальна сила струму в наших дослідях становила 11—12 см.

Щоб переконатися в тому, що зниження рефлекторної реакції настає в результаті виснаження рефлекторної дуги, а не через будь-які зміни ділянки нерва, яка знаходиться під електродами, ми на протязі дослідів кілька разів перевіряли повноцінність нерва. Одержавши нульову відповідь, ми пересували електроди на іншу, проксимально розташовану ділянку нерва. Відсутність рефлекторної відповіді при цій умові свідчить проти змін у нерві.

Щоб переконатися в тому, що зниження рефлекторної реакції на-

¹ Тут і надалі в роботі сила струму визначена в сантиметрах шкали індукційної котушки.

стає внаслідок змін в центрах рефлекторної дуги, а не в результаті втоми м'яза, ми контролювали його функціональний стан при нульовій рефлекторній відповіді при силі струму в 19 см. Струм такої самої сили застосовували до рухового нерва *m. semitendinosus*, що спричиняло значне скорочення м'яза. Отже, зниження рефлекторної реакції настало не в результаті втоми м'яза. Закінчивши дослід, ми висікали у живого кролика VI—VII поперекові сегменти спинного мозку та їх ганглії (місце локалізації спинномозкових центрів рефлекторної дуги, яку ми вивчаємо).

Як зазначено в роботах Г. В. Фольборта та його співробітників, відновні процеси після повільного виснаження розвиваються повільно. В дослідях з повільним виснаженням матеріал брали протягом 5—6 хв., коли процеси відновлення ще не могли розвинути. Під час досліджень з швидким виснаженням вже через 12—15 сек. проявляються процеси відновлення у вигляді рефлекторної реакції. За такий строк взяти матеріал неможливо, і тому в дослідях з швидким виснаженням спинний мозок і ганглії висікали в умовах триваючого подразнення.

Матеріал досліджували за методом Ніссля. Для контролю були виготовлені препарати відповідних ділянок спинного мозку та спинномозкових гангліїв у нормі. Щоб з'ясувати, чи впливає саме по собі перерізання спинного мозку на структуру нервових клітин, ми провели ряд дослідів.

Аналіз препаратів показав, що перерізання спинного мозку в умовах наших дослідів, коли час між перерізанням і взяттям матеріалу порівняно невеликий, не викликає морфологічних змін у нервовій клітині.

Спочатку ми вивчали лише моторні нейрони спинного мозку, але попередні дослідження примусили нас доповнити ці спостереження вивченням стану чутливих нейронів спинномозкових вузлів. У сегментах спинного мозку більше на лівій, а іноді одночасно і на правій половині та особливо у спинномозкових вузлах, що піддаються виснаженню, були виявлені клітини із зміненою внутрішньою структурою (див. рис. 1). Картину змін окремого нейрона детально ілюструє рис. 2. Велика полігональна клітина асоціативного ядра лівої половини спинного мозку має гомогенну блідо забарвлену протоплазму. Лише навколо ядра, зміщуючись до одного полюса, розташовуються дещо інтенсивніше забарвлені найдрібніші зерна.

Рис. 3 зображує нейрон спинномозкового вузла в цьому самому досліді. Клітина блідо, гомогенно забарвлена, контури її ледве намічаються. В центрі клітини міститься блідо забарвлене ядро з яскравим ядрцем.

Отже, в результаті виснажливої діяльності рефлекторної дуги ми спостерігаємо в чутливих і рухових нейронах тигроліз, тобто розпилення і розчинення хроматофільних брилок.

За нашими спостереженнями, зміна хроматофільної речовини у вигляді тигролізу здебільшого охоплює клітини в чутливих гангліях. Не такі глибокі зміни спостерігаються в асоціативних і моторних клітинах спинного мозку.

Навколо питання про локалізацію втоми у рефлекторній дузі і досі тривають суперечки між фізіологами. Виходячи з того, що на ізольованому нервово-м'язовому препараті ясно виступають процеси втомлення, Моссо вважав, що втома насамперед розвивається в периферичному органі. Цю думку підтвердили також біохіміки Герман, Мейергоф, Хілл. Однак вивчення явищ виснаження в цілісному орга-



Рис. 1. Загальний вигляд ділянки спинномозкового ганглія поперекового відділу у кролика після дослід. Ганглій має мозаїчний вигляд. В ясих клітинах тигроїдні брилки здрібнені, частково розчинені. Брилки темних клітин не змінені. Клітину із зміненою структурою при значному збільшенні див. на рис. 3. Мікрофото. Об. 20, ок. 10.

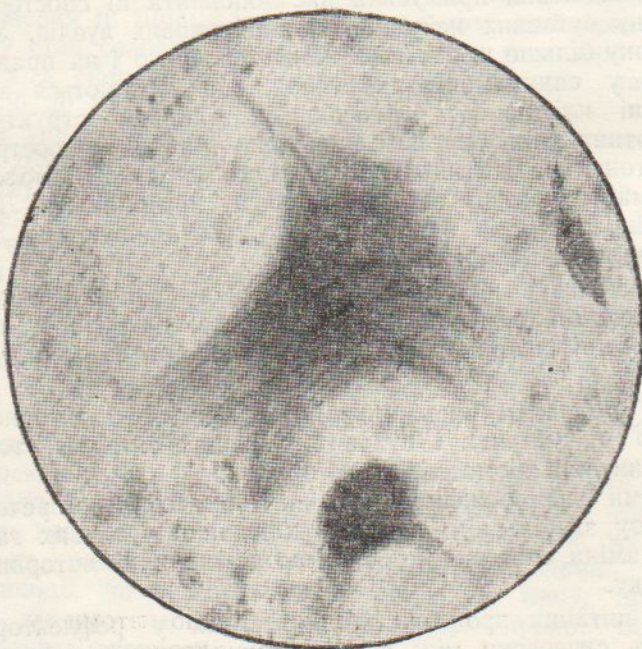


Рис. 2. Тонка картина змін окремого нейрона. Велика полігональна клітина має блідо забарвлену протоплазму. Лише навколо ядра—трохи інтенсивніше забарвлені дрібні зерна. Мікрофото. Об. 90, ок. 10.

нізмі дає дещо інші результати, ніж досліди з ізольованим органом. Так, М. Є. Введенський зазначає, що при рефлекторних рухах в першу чергу втомлюється чутлива частина рефлекторної дуги. О. О. Ухтомський вважає, що сенсорні центри втомлюються більше, ніж моторні.

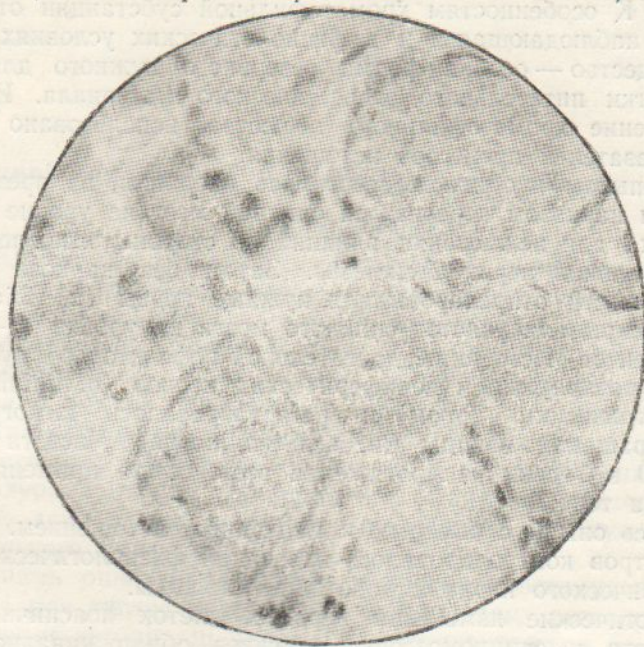


Рис. 3. Нейрон спинномозгового вузла. Клітина блідо, homогенно забарвлена, контури її нечіткі. В центрі клітини слабо забарвлене ядро з чітко окресленим ядрцем. Мікрофото.

Г. В. Фольборт і М. К. Зольникова в спільній роботі показали, що втомлюються всі ланки рефлекторної дуги і в першу чергу та, яка трансформує зовнішній подразник у нервовий імпульс.

Наші експериментально одержані морфологічні дані підтверджують положення про те, що зниження рефлекторної реакції в першу чергу настає внаслідок виснаження чутливого нейрона. Це, очевидно, відбувається тому, що саме на чутливий нейрон припадає найбільше навантаження, оскільки в ньому відбувається трансформація нервових імпульсів.

Київський медичний інститут ім. акад. О. О. Богомольця,
кафедра нормальної фізіології.

Морфологические изменения в различных звеньях спинномозговой дуги

Д. К. Мигунова

Резюме

В лаборатории, руководимой Г. В. Фольбортом, на протяжении многих лет изучаются закономерности процессов функционального истощения и восстановления в различных органах.

Для более глубокого понимания процессов трофики, лежащих в основе деятельности и отдыха, большой интерес представляет изучение

морфологических изменений в органах на различных этапах истощения и восстановления.

Морфологическим показателем процессов истощения в нервных клетках служило изменение хроматофильного вещества, выражающееся в тигролизе. К особенностям хроматофильной субстанции относится ее нестойкость, наблюдающаяся и в физиологических условиях. Хроматофильное вещество — особая форма резервного нужного для функции нервной клетки питательного энергетического материала. Именно поэтому изменение хроматофильного вещества использовано нами как один из показателей процессов истощения.

Перед опытом кролики подвергались операции, во время которой под эфирным наркозом перерезался спинной мозг на уровне I поясничного позвонка для исключения влияний со стороны вышележащих отделов центральной нервной системы. Затем без наркоза на правой задней конечности отпрепаровывали нужные нервы (*n. tibialis*, *n. peroneus*) и раскрывали участок спинного мозга на уровне VI—VII поясничных сегментов. Истощение двигательной рефлекторной дуги кролика достигалось раздражением периферических нервов (*n. tibialis*, *n. peroneus*) электрическим током и регистрировалось кимографической записью сокращений мышцы (*m. semitendinosus*). Частота раздражения — 40—60 в 1 сек. На протяжении всего опыта применялась оптимальная сила тока.

Ставились опыты с быстрым и медленным истощением. Истощение нервных центров контролировалось проверкой физиологического состояния периферического нерва и работавшей мышцы.

Морфологические изменения нервных клеток поясничного отдела спинного мозга и спинномозговых ганглиев обнаруживались гистологическим методом исследования (окраска хроматофильного вещества тионином). Материал для гистологического исследования иссекался у живого кролика. В сегментах спинного мозга, больше на левой, а иногда одновременно и на правой половине и особенно в спинномозговых узлах, подвергавшихся истощению, обнаруживались клетки с измененной внутренней структурой. Анализ препаратов показал, что тигролиз наступает прежде всего в чувствительных ганглиях, затем в ассоциативных клетках и в незначительном объеме в моторных клетках спинного мозга.

Полученные нами данные морфологического контроля позволяют утверждать, что прекращение рефлекторной реакции наступает из-за истощения в первую очередь чувствительного нейрона. В других частях рефлекторной дуги (моторные, ассоциативные нейроны) морфологические изменения наблюдались не во всех опытах и были менее выражены. Эти морфологические данные подтверждают физиологические концепции Введенского, Ухтомского, Фольборта о локализации утомления в рефлекторной дуге.