

Зміни хроматофільної речовини нервових клітин спинномозкової рефлекторної дуги при відновленні

Д. К. Мігунова

Вітчизняна фізіологія зібрала деякі важливі факти з питання про відновлення функції нервових центрів після їх стомлення (М. Є. Введенський, 1906; Ю. М. Уфлянд і М. Я. Міхельсон, 1932; В. О. Черкес, 1949, і ін.)

Щождо морфологічного виразу процесів відновлення функції нервових клітин після припинення їх тривалої діяльності, то з цього питання є дуже мало відомостей.

Морфологічним відображенням функціонального стану нервової клітини можуть з'явитись зміни хроматофільної речовини, яку вважають її енергетичним матеріалом (Касперсон, 1941; А. Л. Шабадаш, 1949). Відомо, що хроматофільна речовина, спожита під час діяльності, відновлюється під час відпочинку. Встановлено також (Гайди, 1943), що її білки і нуклеїнові кислоти відновлюються через 48—72 год.

В світлі цих положень цікаво було простежити зміни хроматофільної речовини нервових клітин спинномозкової рефлекторної дуги при відновленні.

Методика досліджень

Досліди були поставлені на кроликах обох статей, вагою по 1—1,5 кг.

Для підготовки тварин до експерименту провадили такі оперативні втручання: перерізували спинний мозок на рівні першого поперекового хребця, відсепарували великогомілковий, малогомілковий нерви і напівсухожилльний м'яз, розкривали ділянку спинного мозку, призначену для гістологічного дослідження.

Стомлення спинномозкової рефлекторної дуги досягали, подразнюючи великогомілковий і малогомілковий нерви переривистим струмом від індукційної котушки, яку живили лужні акумулятори напруженням у 4 в. Частота і сила струму були оптимальними. Про функціональний стан спинномозкової рефлекторної дуги судили за висотою скорочення м'яза і порогом його подразнення.

Після відшукування порога й оптимальної сили струму починали подразнювати великогомілковий нерв. Подразнення тривало до повного зниження рефлекторної реакції. Потім струм тієї самої сили застосовували до малогомілкового нерва і знову продовжували подразнення до повного зниження рефлекторної реакції.

Подразник переключали з одного нерва на другий, аж поки не одержували нульової відповіді при подразнюванні як великогомілкового, так і малогомілкового нервів. Після цього знаходили поріг і щодо нього — оптимальну силу струму і все повторювали знову два-три рази. Максимальна сила струму, застосована в наших дослідах, відповідала відстані між котушками в 11—12 см. Під час проведення досліду кілька разів контролювали функціональний стан нерва. В деяких дослідах ставили контроль функціонального стану нерва. Дослід на стомлення закінчували перевіркою глибини стомлення нервових центрів. Щоб вивчити відновлення функції спинномозкової рефлекторної дуги, після настання стомлення припиняли подразнення великогомілкового і малогомілкового нервів.

Час від часу провадили короткі спробні подразнювання. Подразник при цьому застосовували такої самої частоти і характеру (тетанічний безперервний), як і в дослідах з швидким стомленням. Висоту скорочення м'яза у відповідь на спробні подразнювання порівнювали з висотою вихідного скорочення, яка спостерігалася при даній силі струму в досліді із стомленням. При першому спробному подразнюванні

був за
ленням
му аб
ної ду
тервал
При к
рігало
новлен
гали і
І
перши
спирту
способ
ли 20
загаль
в кліт

спост
КОВО

ШВИД



Рис. 1
ня кр

6 хв.—

нітні
каліс

спини
тофі
асоц
кість
зуют

збіль
пуван
кліти
склен
форм
В не
вузла

речон
ла (
мозк
його
мато

був застосований струм такої самої сили, при якому був закінчений дослід із стомленням. Якщо скорочення м'яза при спробному подразнюванні відповідало вихідному або перевищувало його, то це служило ознакою відновлення функції рефлекторної дуги. В більшості дослідів спробні подразнення наносили через 20-тихвилинні інтервали, оскільки при цих умовах спостерігався найбільш повний відновний ефект. При кожному черговому спробному подразненні силу струму зменшували, бо спостерігалось поступове зниження порога подразнення. Це також служило ознакою відновлення функції рефлекторної дуги. Дослід продовжували, аж поки ми не спостерігали відновного ефекту при тій силі струму, з якої починали дослід на стомлення.

Були обслідувані чутливі, асоціативні і моторні нейрони (сьомий поперековий, перший крижовий сегменти спинного мозку і спинномозкові вузли). Після фіксації у спирту і целоїдинової заливки приготовлені зрізи зафарбовували за видозміненим способом Ніссля. Для дослідження морфологічних змін у кожному досліді відбирали 20 препаратів. Вивчаючи препарат, зарисовували його схему, в якій відзначали загальну кількість клітин, їх локалізацію і характер змін хроматофільної речовини в клітинах. Всього був поставлений 21 дослід, одержано 420 препаратів.

Результати досліджень

Вивчення препаратів у дослідях на відновлення дало можливість спостерігати зміни хроматофільної речовини нервових клітин спинномозкової рефлекторної дуги.

При відновленні функції спинномозкової рефлекторної дуги після швидкого стомлення в її нервових клітинах спостерігаються різнома-

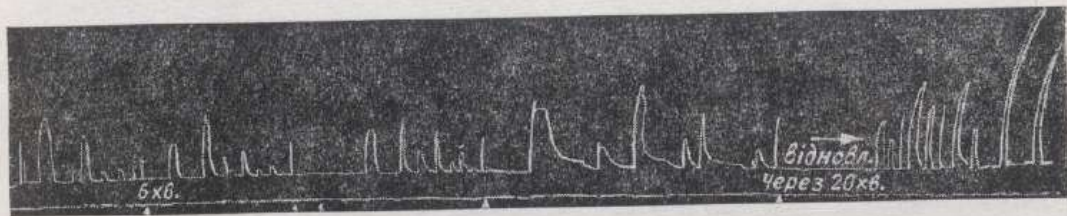


Рис. 1. Дослід № 37. Верхня крива — запис скорочень напівсухожильного м'яза; нижня крива — запис початку і кінця подразнювання великогомілкового і малогомілкового нервів; стрілкою позначено момент спинення барабану.
6 хв. — час, що пішов на зниження рефлекторної реакції до нуля; через 20 хв. — інтервал між спробними подразненнями.

нітні зміни хроматофільної речовини. Типи цих змін визначаються локалізацією змінених клітин, їх кількістю і характером змін у клітинах. При змінах першого типу в невеликій кількості клітин діяльного спинномозкового вузла спостерігається своєрідне перегрупування хроматофільної речовини (надлишок дрібних яскравих зерен). У чутливих, асоціативних і моторних ядрах спинного мозку виявлено велику кількість нервових клітин у формі хроматофільних брилок, які характеризують процес стомлення.

При змінах другого типу у спинномозковому вузлі спостерігаються збільшення кількості клітин з більш вираженим своєрідним перегрупуванням хроматофільної речовини («пухке» укрупнення) і поява таких клітин у чутливих і асоціативних ядрах спинного мозку (склеювання, склеювання з розпушенням). У моторних клітинах спинного мозку є форми хроматофільних брилок, які характеризують процес стомлення. В невеликій кількості вони виявлені також у клітинах спинномозкового вузла й асоціативних клітинах спинного мозку.

При змінах третього типу своєрідне перегрупування хроматофільної речовини відбувається у великій кількості клітин спинномозкового вузла («пухке» укрупнення), в чутливих, асоціативних клітинах спинного мозку (склеювання, склеювання з розпушенням), в моторних клітинах його (розпушення) при повній або майже повній відсутності форм хроматофільних брилок, що характеризують процес стомлення.

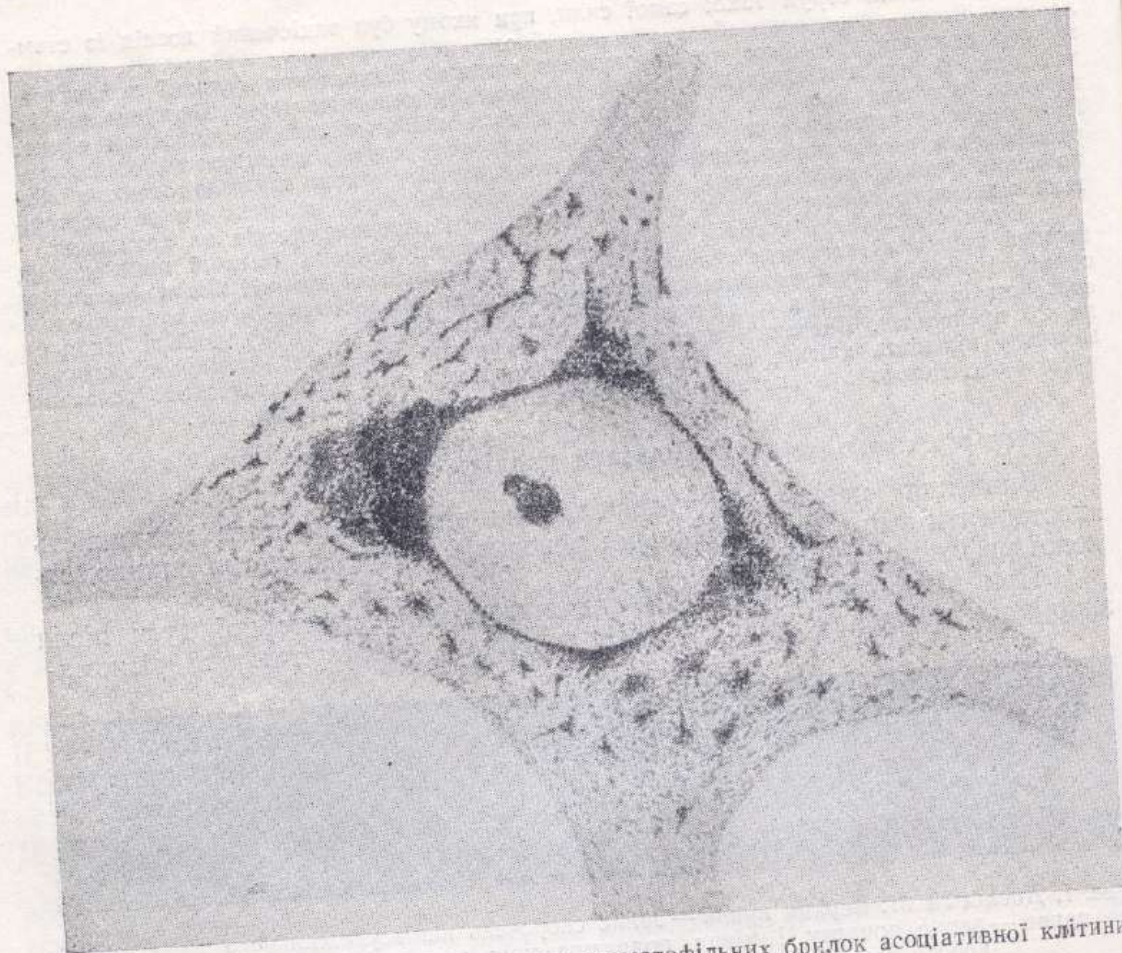


Рис. 2. Склеювання яскраво забарвлених хроматофільних брилок асоціативної клітини. Навколядерне розташування конгломерату.

Дослід № 37, препарат 5. Збільшення об. 90, ок. 15. Рисувальний апарат.

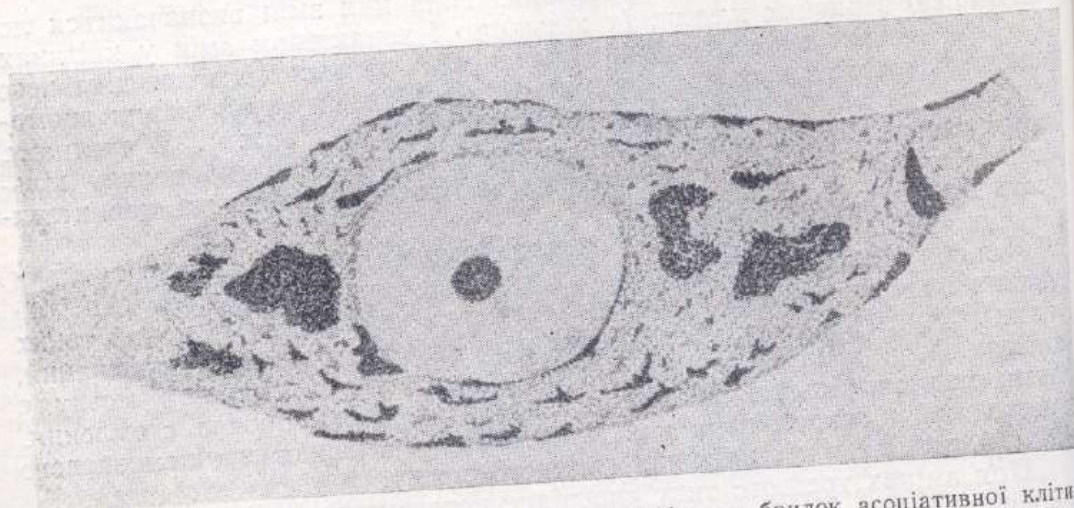


Рис. 3. Склеювання яскраво забарвлених хроматофільних брилок асоціативної клітини. Центральне розташування конгломерату.

Дослід № 37, препарат 3. Збільшення об. 90, ок. 15. Рисувальний апарат.

Оскільки згадане своєрідне перегрупування хроматофільної речовини закономірно спостерігалось у нервових клітинах, що перебувають у стані функціонального відновлення після стомливої діяльності, ми вважаємо, що воно є морфологічним відображенням цього стану.

Таким чином, хроматофільна речовина відновлюється насамперед у чутливих клітинах спинномозкового вузла, потім у чутливих і асо-

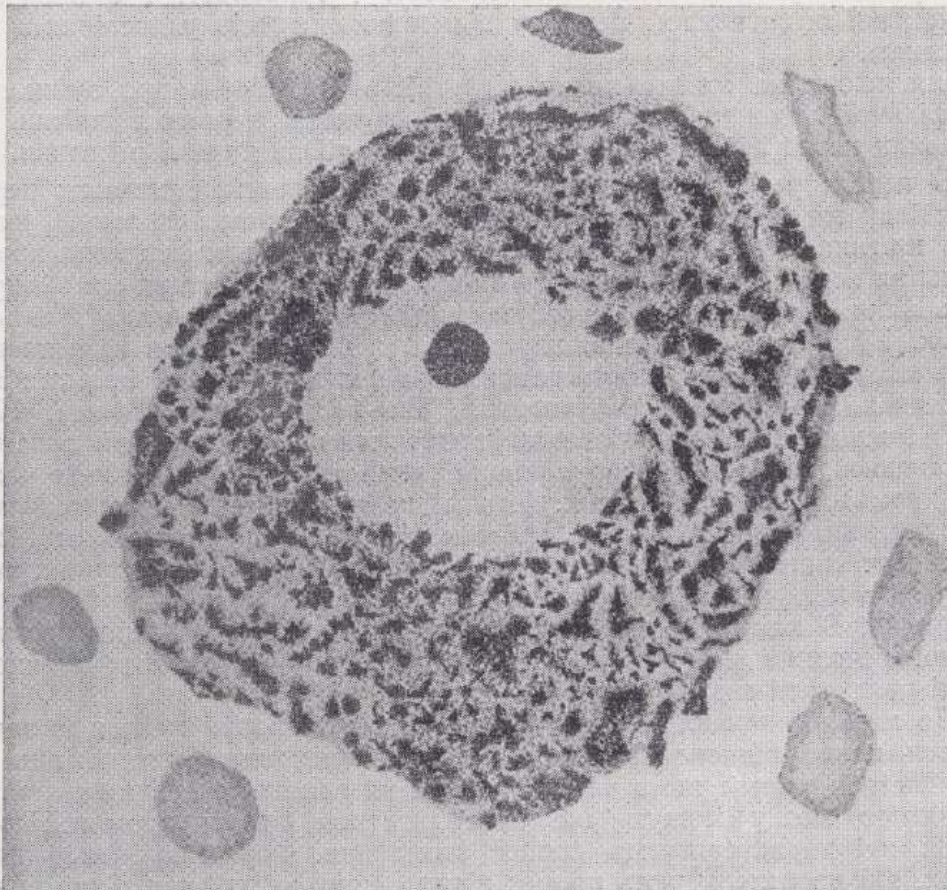


Рис. 4. «Пухке» укрупнення хроматофільних зерен клітини спинномозкового вузла.

Дослід № 37, препарат 18. Збільшення об. 90, ок. 15. Рисувальний апарат.

ціативних клітинах спинного мозку і найпізніше в моторних його клітинах.

Дослідам з неповним функціональним відновленням спинномозкової рефлекторної дуги властива менша вираженість своєрідного перегрупування хроматофільної речовини (початкові форми її перегрупування в невеликій кількості клітин як у спинномозковому вузлі, так і в спинному мозку) при наявності клітин, форми хроматофільних брилок яких характеризують процес стомлення.

В клітинах «недіяльного» спинномозкового вузла спостерігається своєрідне перегрупування хроматофільної речовини, виражене в меншій мірі (кількісно й якісно), ніж у клітинах діяльного спинномозкового вузла.

Ми вважаємо, що в дослідях на відновлення за період спокою рефлекторної дуги після тривалого її функціонування здебільшого наставало повне або майже повне відновлення функції нервових центрів.

Про це свідчать висота спробних скорочень і поступове підвищення збудливості рефлекторної дуги.

Різноманітність змін хроматофільної речовини при відновленні стомлених нервових клітин, очевидно, слід пояснити відмінностями складних взаємовідношень процесів гальмування і стомлення на початку діяльності нервових центрів. Більш ранне або більш пізнє втручання процесу гальмування різної інтенсивності і тривалості і є причиною неоднакової інтенсивності перебігу відновних процесів у дослідах з відновленням.

Зважаючи на майже повну відсутність відомостей про зміни хроматофільної речовини при відновленні функції нервових клітин, ми поставили перед собою завдання вловити стадії зміни цієї речовини.

В період розвитку функціонального відновлення стомлених нервових клітин ми спостерігали своєрідні структури хроматофільної речовини: в клітинах спинномозкового вузла багато дрібних яскравих хроматофільних зерен і «пухке» їх укрупнення, в клітинах спинного мозку — склеювання, склеювання з розпушенням, розпушення хроматофільних брилок. Ці форми, очевидно, виражають перебіг процесів відновлення, оскільки для них характерна наявність великої кількості хроматофільної речовини яскравого забарвлення. Як встановлено (Браше, 1940; Г. І. Роскін, 1945), яскраве забарвлення хроматофільної речовини є ознакою відновлення рибонуклеїнової кислоти, яка є складовою частиною хроматофільної речовини. Динаміку відновлення хроматофільної речовини, виходячи з наших спостережень, можна уявити собі так: у клітинах спинного мозку хроматофільна речовина спочатку нагромаджується в щільні конгломерати, які потім, розпушуючись, розпадаються на брилки. В клітинах спинномозкового вузла дрібні зернини хроматофільної речовини набувають яскравого забарвлення, потім утворюють великі розпушені зерна і брилки.

До моменту повного відновлення функції нервових клітин не завершується повне відновлення хроматофільної речовини цих клітин. Це проявляється в тому, що в частині клітин як спинномозкових вузлів, так і спинного мозку можуть ще спостерігатись форми хроматофільних брилок, які характеризують процес стомлення. Форми хроматофільних брилок, які характеризують процес відновлення, значно ще відрізняються від хроматофільних зерен і брилок клітини в стані спокою. В інших випадках у деякій кількості клітин діяльного спинномозкового вузла до моменту відновлення функції рефлекторної дуги кількість хроматофільної речовини виявляється значно більшою, ніж у клітині в стані спокою. Чи не може це спостереження пояснити відзначений фізіологами факт, що функція організму відновлюється після стомлення не тільки до вихідного рівня, але може на деякий час встановитись на вищому рівні? (Б. А. Фельдман, 1929; Е. І. Алексеєва, 1941; Н. К. Зольникова, 1941; Г. В. Фольборт, 1948; А. А. Ємченко, 1951).

Якщо порівняти форми хроматофільних брилок, які характеризують процес відновлення, з деякими формами хроматофільних брилок, які іноді спостерігаються в дослідах на стомлення, то легко встановити їх тотожність або цілковиту схожість. Слід гадати, що й ті, й інші відповідають процесам відновлення.

Поява хроматофільних брилок, які характеризують процес відновлення (укрупнення, склеювання) в окремих клітинах у дослідах на стомлення, свідчить про те, що процеси відновлення починаються ще під час діяльності. Порівняння характеру змін хроматофільної речовини при швидкому і повільному стомленні також підтверджує цей висновок. При швидкому стомленні в клітинах діяльного спинномозкового вузла

зміни х
не було
цес від
ної реч
вих вуз
того, щ
віднов
кових п

Ви
форм х
різні з
ленні)
ще в 18
час йог

Від
вузлі в
На під
речовин
ражені
про біл
нення.
в діяль
новленн
никової
і ін., ш
діяльні

Зм
в кліт
спинно

1. Д
джується

Це вир
відрізня

2. Д
хідного
речовин

3. Д
хромато
новленн

4. Д
леної ст
ності.

5. Е
вої рефл
ших кіл
відбувал
запасів

6. У
спинном
речовин
показує,
проведен

зміни хроматофільної речовини менш глибокі, а в досліді № 12 їх зовсім не було. Відомо, що швидке стомлення викликає більш інтенсивний процес відновлення. Наші досліді показують, що відновлення хроматофільної речовини насамперед виявляється в чутливих клітинах спинномозкових вузлів. Очевидно, зазначені морфологічні відмінності є результатом того, що при швидкому стомленні вже під час діяльності почалися сильні відновні процеси, які в першу чергу виявляються в клітинах спинномозкових вузлів.

Викладені нами морфологічні дані (поява в досліді із стомленням форм хроматофільних брилок, які характеризують процес відновлення, різні зміни хроматофільної речовини при швидкому і повільному стомленні) підтверджують висновки, зроблені в дослідженнях І. П. Павлова ще в 1896 р., про те, що відновлення функції органу починається вже під час його діяльності.

Відновлення хроматофільної речовини в діяльному спинномозковому вузлі в досліді з відновленням виражене чіткіше, ніж у «недіяльному». На підставі результатів дослідів із стомленням (зміни хроматофільної речовини в клітинах подразнюваного спинномозкового вузла були виражені різкіше, ніж в вузлі протилежного боку) ми можемо говорити про більш інтенсивну діяльність спинномозкового вузла на боці подразнення. Тому більшу вираженість відновлення хроматофільної речовини в діяльному спинномозковому вузлі можна пояснити положенням, встановленим Г. В. Фольбортом (1934), Г. В. Фольбортом і Н. К. Зольниковою (1940), Ю. Ю. Менських (1951), С. М. Плотниковою (1952) і ін., що інтенсивна діяльність викликає інтенсивне відновлення, млява діяльність — повільне відновлення.

Зміни хроматофільної речовини, які закономірно спостерігаються в клітинах спинномозкових вузлів, вказують на активну роль клітин спинномозкових вузлів у проведенні збудження по рефлекторній дузі.

Висновки

1. Відновлення функції спинномозкової рефлекторної дуги супроводжується відновленням хроматофільної речовини її нервових клітин. Це виражається в появі своєрідних форм хроматофільних брилок, які відрізняються від тих, що спостерігаються в досліді із стомленням.

2. Відновлення функції спинномозкової рефлекторної дуги до вихідного рівня відбувається раніше, ніж відновлення хроматофільної речовини більшості нервових клітин.

3. Після інтенсивної діяльності відбувається інтенсивне відновлення хроматофільної речовини, після млявої діяльності — повільне її відновлення.

4. Відновлення хроматофільної речовини в нервових клітинах стомленої спинномозкової рефлекторної дуги починається ще під час діяльності.

5. В частині клітин до моменту відновлення функції спинномозкової рефлекторної дуги хроматофільна речовина нагромаджується у більших кількостях, ніж у клітинах в стані спокою. Очевидно, в цих клітинах відбувалися посилені процеси відновлення, які й привели до збільшення запасів хроматофільної речовини.

6. У першу чергу хроматофільна речовина витрачається в клітинах спинномозкових вузлів. Характерно, що і відновлення хроматофільної речовини виявляється насамперед у клітинах спинномозкових вузлів. Це показує, що клітини спинномозкового вузла беруть активну участь у проведенні збудження по рефлекторній дузі.

7. Морфологічні зрушення при стомленні і відновленні функції нервових клітин спинномозкової рефлекторної дуги виникають як на діяльному, так і на «недіяльному» боці. Слід гадати, що процеси відновлення виникають як у подразнюваних клітинах, так і в клітинах протилежного боку.

ЛІТЕРАТУРА

- Алексенцева Э. И., Сб. «Физиол. проц. истощ. и восстановл.», 1941.
 Введенский Н. Е., Избр. произв., 1952.
 Емченко А. А., Сб. «Физиолог. проц. утомл. и восстан.», 1951.
 Зольникова Н. К., Сб. «Физиол. проц. истощ. и восстан.», 1941.
 Крамова А. А., Сб. «Физиол. проц. истощ. и восстановл.», 1941.
 Меньших Ю. Ю., Сб. «Физиол. проц. утомл. и восстановл.», 1951.
 Павлов И. П., Полн. собр. соч., т. III, 1951.
 Плотникова С. М., Влияние перерывов в мышечной деятельности на восстановительные процессы в мышцах, Дисс., 1952.
 Роскин Г. И., ДАН СССР, т. 49, № 4, 1945.
 Тимченко В. Б., Интенсивность процессов восстановления в разные моменты секреторной деятельн. и покоя, Дисс., 1955.
 Уфлянд Ю. М. и Михельсон М. Я., Физиол. журн. СССР, т. 15, в. 5, 1932.
 Фельдман Б. А., Укр. мед. архив, т. 5, в. 1, 1929.
 Фольборг Г. В., Природа, № 10, 1934; Физиол. журнал СССР, № 2, т. 34, 1948, с. 157—164.
 Фольборг Г. В. и Зольникова Н. К., Физиол. журн. СССР, т. 29, в. 6, 1940.
 Черкес В. А., К изучению процессов утомления и восстановления функциональной способности центров спинного мозга, Дисс., 1949.
 Шабадаш А. Л., Проблемы гистохимич. исследования гликогена нормальной нервной системы, 1949.
 Vgachet J., Soc. Biol., 133, 88, 1940.
 Caspersson T., Naturwissenschaften, 29, 33, 1941.
 Nyden H., Protein. Metabolism in the Nerv. Cell., Stockholm, 1943.
 Шеррингтон Ч., Крид Р., Денни-Броун Д., Иклс И., Лиддел Е., Рефлекторная деятельность спинного мозга, 1935.
 Київський медичний інститут, кафедра фізіології,
 і Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР,
 лабораторія вищої нервової діяльності і трофічних функцій.

Изменения хромотофильного вещества нервных клеток спинномозговой рефлекторной дуги при восстановлении

Д. К. Мигунова

Резюме

В физиологии накопились некоторые данные о восстановлении функции нервных центров после их утомления. О морфологическом же выражении процессов восстановления нервных клеток после прекращения их длительной деятельности имеется очень мало сведений. Морфологическим отражением функционального состояния нервной клетки могут служить изменения хромотофильного вещества, принимаемого за его энергетический материал (Касперсон, 1941, Шабадаш А. Л., 1949). Известно, что потребляемое при деятельности хромотофильное вещество во время отдыха снова восстанавливается. Установлено также (Гайди, 1943), что его белки и нуклеиновые кислоты восстанавливаются через 48—72 часа.

В свете этих положений представлялось интересным выявить изменения хромотофильного вещества нервных клеток спинномозговой рефлекторной дуги при восстановлении.

О
 говой
 больш
 ции п
 циона
 хожил
 Б
 роны
 мозгов
 пригот
 сля. Д
 20 пр
 отмеча
 хромот
 Ра
 тов. П
 вывод
 1.
 провож
 клеток
 ных г
 утомле
 2.
 исходн
 ного во
 3.
 становл
 медлен
 4.
 утомле
 деятель
 5.
 вой рес
 ших ко
 клетках
 вели к
 6.
 ках спи
 фильно
 говых у
 участи
 7.
 ции нер
 на деят
 цессы в
 клетках

Опыты ставили на кроликах. Утомления нервных клеток спинномозговой рефлекторной дуги достигали, раздражая электрическим током большеберцовый и малоберцовый нервы. За восстановлением их функции наблюдали после прекращения раздражения. Показателями функционального состояния нервных клеток служили сокращение полусухожильной мышцы и величина порога ее раздражения.

Были исследованы чувствительные, ассоциативные и моторные нейроны (VII поясничный, I крестцовый сегменты спинного мозга и спинномозговые узлы). После спиртовой фиксации и целлоидиновой заливки приготовленные срезы окрашивались по видоизмененному способу Ниссля. Для анализа морфологических изменений в каждом опыте отбирали 20 препаратов. Изучая препарат, зарисовывали его схему, в которой отмечали общее количество клеток, их локализацию, характер изменений хроматофильного вещества в клетках.

Рассматриваемая серия состоит из 21 опыта, давших 420 препаратов. Полученные в опытах результаты позволяют сделать следующие выводы:

1. Восстановление функции спинномозговой рефлекторной дуги сопровождается восстановлением хроматофильного вещества ее нервных клеток. Это выражается в появлении своеобразных форм хроматофильных глыбок, отличающихся от тех, которые наблюдались в опытах с утомлением.

2. Восстановление функции спинномозговой рефлекторной дуги до исходного уровня происходит раньше, чем восстановление хроматофильного вещества большинства нервных клеток.

3. После интенсивной деятельности происходит интенсивное восстановление хроматофильного вещества, после вялой деятельности — медленное его восстановление.

4. Восстановление хроматофильного вещества в нервных клетках утомленной спинномозговой рефлекторной дуги начинается еще во время деятельности.

5. В части клеток к моменту восстановления функции спинномозговой рефлекторной дуги хроматофильное вещество накапливается в больших количествах по сравнению с покоящейся клеткой. Очевидно, в этих клетках протекали усиленные процессы восстановления, которые и привели к увеличению запасов хроматофильного вещества.

6. Хроматофильное вещество в первую очередь расходуется в клетках спинномозговых узлов. Характерно, что и восстановление хроматофильного вещества обнаруживается прежде всего в клетках спинномозговых узлов. Это показывает, что клетки спинномозгового узла активно участвуют в проведении возбуждения по рефлекторной дуге.

7. Морфологические сдвиги при утомлении и восстановлении функции нервных клеток спинномозговой рефлекторной дуги возникают как на деятельной, так и на «недеятельной» стороне. Надо думать, что процессы восстановления возникают как в раздражаемых клетках, так и в клетках противоположной стороны.