

Зміни електричних потенціалів кори головного мозку собаки при тривалому м'язовому напруженні

В. А. Нові

М'язове напруження, викликаючи пропріоцептивні і відцентрові імпульси, зв'язане з діяльністю клітин кори головного мозку.

Тривале м'язове напруження, так само як і тривала діяльність будь-якого органу або тканини, приводить до зміни функції діючої системи (Г. В. Фольборт). Зміна функції може статися за рахунок будь-якої частини дуги рефлексу, зв'язаного з м'язовою діяльністю, але при цілісній реакції організму найбільш імовірна зміна функції центральної частини рефлексу (І. М. Сеченов, Ферворн), тобто рухової ділянки кори. Крім того, зміни і в інших ділянках кори можуть настати внаслідок іррадіації, індукції або підкоркової регуляції.

Одним з можливих способів вивчення взаємовідношення функцій різних ділянок кори головного мозку при м'язовій діяльності є дослідження їх коркових електричних потенціалів.

В літературі відомі дослідження електричної активності кори головного мозку людини при м'язовому напруженні (Ройтбак і Таварткіладзе, Сахіуліна і Мухамедова, Воробйов і Дзидзишвілі, Ільїна і Куколевська, Монако і Нігро). Іосії та Цукіама вивчали електричну активність у щурів під час тривалого плавання.

Завданням цієї роботи було дослідити електричні потенціали рухової, зорової і слухової ділянок кори головного мозку собаки в процесі тривалого м'язового напруження.

Методика досліджень

Електричні потенціали від різних ділянок кори головного мозку відводили за методом Лур'є і Трофімова. Електроди вживляли в рухову, слухову і зорову ділянки біполярно (відстань між електродами 4—5 мм) до *laminae vitrae*. Була можливість і монополярного відведення, бо один з електродів закріплювали посередині носової кістки. Місце вживляння перевіряли на розтині і для рухового аналізатора — шляхом електричного подразнення через вживлені електроди.

Посилення електричних потенціалів кори головного мозку здійснювалось двокавальним посилювачем змінного струму, виготовленим у допоміжній лабораторії Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР.

Характеристика посилювального приладу така:

- 1) чутливість 0,12 мВ/мкВ на плівці шлейфного осцилографа МПО-2 при використанні шлейфа типу V;
- 2) частотна характеристика прямолінійна в ділянці від 4 до 60 Гц, а з виключеними фільтрами — від 2 до 2000 Гц;
- 3) вхідний опір — 1 МОМ.

Реєстрували електричну активність рухової, слухової і зорової ділянок, проводили запис дихання (за допомогою фотоелемента) і в багатьох дослідах реєстрували рух тварини п'єзодатчиком.

Було досліджено 6 собак. Проведено 33 спостереження без навантаження і 93 досліди з навантаженням. Послідовність кожного досліду така. Собаку ставили в

М. М. Горев,
пен-кореспондент
К. Приходь-
редактор),
ар)

нко, В. И. Гілаах
арськ. аркушів 9,75.

станок, відвідні електроди через пробку з'єднували з посилювачами. Налагоджували запис дихання і рухової реакції. Спочатку реєстрували електричну активність у нормі. Потім на спину собаки підвищували вантаж. В різних дослідах вага цього вантажу становила від 60 до 150% ваги самої тварини. Собака стояв у станку з вантажем протягом двох-трьох годин. На протязі цього часу через різні проміжки реєстрували електроенцефалограму (ЕЕГ). Спостереження за поведінкою тварини проводили через вічко і за допомогою мікрофона. ЕЕГ реєстрували, коли собака був у бадьорому, але спокійному стані.

Результати досліджень

У досліджених собак ЕЕГ виявилась різною. У одних був чітко виражений «основний» ритм (коливання амплітуди 20—30 мкВ, частота 17—33 в 1 сек.) у всіх відведених ділянках, у інших він переважав у

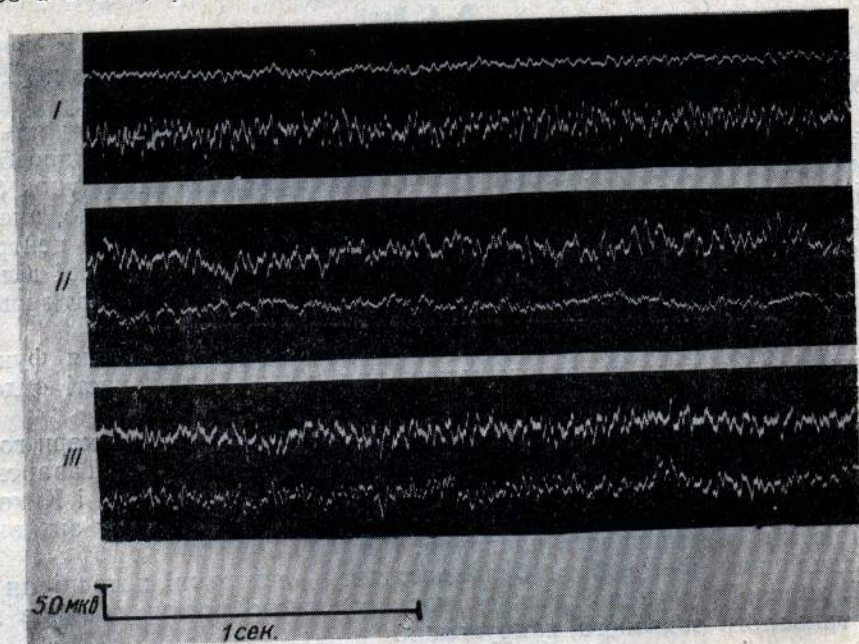


Рис. 1. ЕЕГ у різних собак:

I — Шарик, II — Циганок, III — Каштан.

На кожному записі верхня ЕЕГ зареєстрована з рухової ділянки кори головного мозку, нижня — із зорової.

руховій або зоровій ділянці. «Основний» ритм з'являвся у вигляді груп або окремих коливань. В останньому випадку в ЕЕГ переважали швидкі коливання з амплітудою 10—60 мкВ і частотою 35—50 в 1 сек.

На рис. 1 наведені електроенцефалограми у трьох собак, зареєстровані при однакових умовах. У Шарика (I) чітко виражений «основний» ритм і в руховій, і в зоровій ділянках; у Циганка (II) «основний» ритм більше проявляється в руховій ділянці, а в зоровій ділянці переважають швидкі коливання. У Каштана (III) в усіх ділянках «основний» ритм чергується з швидкими коливаннями. Можна бачити і різні амплітуди коливань, зареєстровані з однієї ділянки у різних собак: у Шарика амплітуда коливань рухової ділянки становила 10—20 мкВ, у Циганка — 20—55 мкВ. Амплітуди коливань зорової ділянки у цих собак мають протилежні зміни.

Загальний характер електричної активності у кожного собаки на протязі всього дослідження (від трьох місяців до півтора року) зали-

шався незмінним. Дослідження до регулярний «основний» ритм важала швидка а до альфа-ритму і ймали граничну м тязі 20—30 хв. тр

Переступання змінювали ЕЕГ. вживлення видал викривляла ЕЕГ. а в появі повільн ливання охоплюва ся тільки в одній



Рис. 2. Вплив

А — до м'язового зняття, яке дорі Позначення крив тязі — зорової діля

Тривале м'яз головного мозку с 100% ваги тварин потенціалів кори «основного» ритму збільшення індексу ритму за одиницю На рис. 2 (со електричних поте м'язового навант його початку (Б) вантаженні ампл 50—60 мкВ, індек спостерігається з 16 до 33 мкВ. В с літуди «основного в частині запису.

шався незмінним, але в межах норми одного дослід (йдеться про дослідження до навантаження) електрична активність варіювала. Регулярний «основний» ритм міг зникнути, з'являлися ділянки, де переважала швидка активність або, навпаки, повільні потенціали, подібні до альфа-ритму і повільніші від нього. В зв'язку з цим за норму приймали граничну мінливість коливань ЕЕГ і записували норму на протязі 20—30 хв. три-чотири рази.

Переступання ногами, повертання голови, рухи вух, задишка не змінювали ЕЕГ. (Слід нагадати, що при вживлянні електродів на боці вживлення видаляли скроневий м'яз). Значна рухова реакція собаки викривляла ЕЕГ. Це проявлялось не у виникненні піперівського ритму, а в появі повільних коливань невизначеного характеру. Іноді ці коливання охоплювали всі три досліджувані ділянки, а іноді відзначалися тільки в одній.

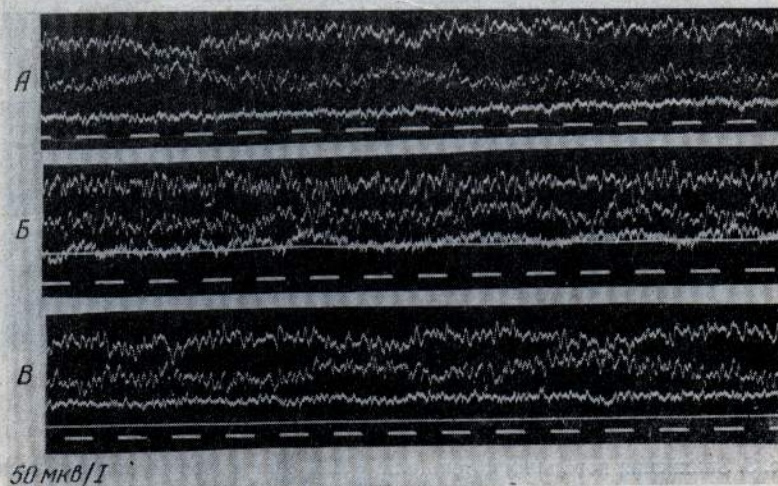


Рис. 2. Вплив тривалого м'язового навантаження на ЕЕГ собаки:

А — до м'язового навантаження; Б — через 60 хв. від початку м'язового навантаження, яке дорівнює 60% ваги тварини; В — через 30 хв. після зняття вантажу. Позначення кривих: перша зверху — ЕЕГ з рухової ділянки, друга — слухової, третя — зорової ділянки кори головного мозку, четверта — дихання і п'ята — відмітка часу 0,2 сек.

Тривале м'язове напруження змінює електричну активність кори головного мозку собаки. При м'язовому навантаженні, що не перевищує 100% ваги тварини, спостерігається збільшення амплітуди електричних потенціалів кори головного мозку собаки. Збільшується амплітуда «основного» ритму і швидких потенціалів. Поряд з цим спостерігається збільшення індексу «основного» ритму (кількість коливань «основного» ритму за одиницю часу).

На рис. 2 (собака Циганок, дослід від 13.V 1958 р.) наведено запис електричних потенціалів рухової, слухової і зорової ділянок кори до м'язового навантаження (А), під час навантаження, через годину від його початку (Б) і через півгодини після зняття вантажу (В). При навантаженні амплітуда коливань рухової ділянки збільшилась із 40 до 50—60 мкВ, індекс «основного» ритму — з 28 до 33. В зоровій ділянці спостерігається збільшення амплітуди коливань «основного ритму» з 16 до 33 мкВ. В слуховій ділянці також спостерігається збільшення амплітуди «основного» ритму з 50 до 60 мкВ, але воно відзначається тільки в частині запису. Після 30-хвилинного відпочинку повного відновлення

ще нема, але електрична активність уже трохи зменшилась. (В наведеному досліді вибірково зображені три записи; собака звичайно стояв під вантажем дві—чотири години, реєстрували ЕЕГ через кожні 15—30 хв. Отже, на протязі досліді ЕЕГ була записана 10—12 разів).

Збільшення амплітуди і частоти «основного» ритму, амплітуди швидких коливань при м'язовому навантаженні спостерігається найбільш постійно і часто в руховій ділянці. У переважній більшості випадків такі самі зміни відзначаються і в зоровому аналізаторі. Але при

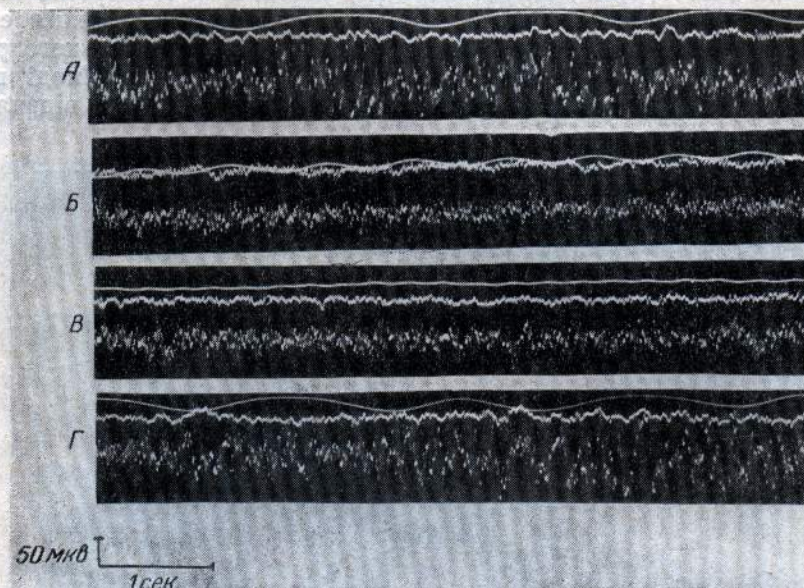


Рис. 3. Зникнення повільних потенціалів в ЕЕГ при м'язовому навантаженні. А — до навантаження, Б — через 40 хв. від початку навантаження, В — через 2 год. від початку навантаження, Г — через 30 хв. після зняття вантажу. Позначення кривих: перша зверху — ЕЕГ з рухової ділянки, друга — слухової, третя — зорової ділянки кори головного мозку, четверта — дихання.

багаторазових реєстраціях ЕЕГ можна вловити не тільки однакові зміни електричної активності цих ділянок, а й реципрокні між ними відношення: тоді як у руховій ділянці електрична активність збільшується, в зоровій вона зменшується або ж навпаки. Така реципрокність короткочасна, і в дальшому зміни знову стають тотожними.

В слуховій ділянці зміни електричних потенціалів при навантаженні не мають закономірного характеру. Можна спостерігати і збільшення, і зменшення амплітуди і частоти електричних потенціалів на протязі одного досліді, але в переважній більшості досліджень електричні потенціали тут не залежать від навантаження.

У більшості дослідів підвищення електричної активності при м'язовому навантаженні відзначалось на протязі всього спостереження, а в ряді випадків зміни мали хвилеподібний характер: електрична активність то збільшувалась, то зменшувалась.

Якщо у собак в нормі були добре виражені повільні коливання, то при м'язовому навантаженні вони зникали і знову з'являлися тільки під час відпочинку. Так, на рис. 3 (дослід № 25 від 9. VI, собака Шарик) до навантаження були зареєстровані повільні потенціали в зоровій і часті в руховій ділянках. В зоровій ділянці потенціали були тривалістю 6—12 гц з амплітудою до 150 мкв, в руховій ділянці — 5 гц з

зменшилась. (В наведе-
собака звичайно стояв
ЕЕГ через кожні 15—
ана 10—12 разів).

о» ритму, амплітуди
і спостерігається най-
еважній більшості ви-
у аналізаторі. Але при



язовому навантаженні.
аження, В — через 2 год.
зняття вантажу.
и, друга — слухової, тре-
рта — дихання.

е тільки однакові змі-
рокні між ними відно-
ивність збільшується,
реципрокність корот-
ними.

нціалів при наванта-
спостерігати і збіль-
ичних потенціалів на
сті досліджень елект-
ня.

активності при м'я-
сього спостереження,
актер: електрична ак-

овільні коливання, то
з'являлися тільки під
VI, собака Шарик) до
ціали в зоровій і по-
нціали були тривалі-
вій ділянці — 5 гц з

амплітудою 50 мкв (А). При навантаженні повільні потенціали посту-
паються місцем вираженому «основному» ритму і швидким коливанням
(Б і В). Амплітуда цих ритмів у порівнянні з нормою збільшена. Після
зняття вантажу в ЕЕГ собаки знову з'являються повільні потенціа-
ли (Г).

Але при м'язовому навантаженні можна було спостерігати і появу
повільних коливань в ритмі дихання. На початку навантаження при
більш рідкому диханні і потенціали були повільнішими. При почасті-

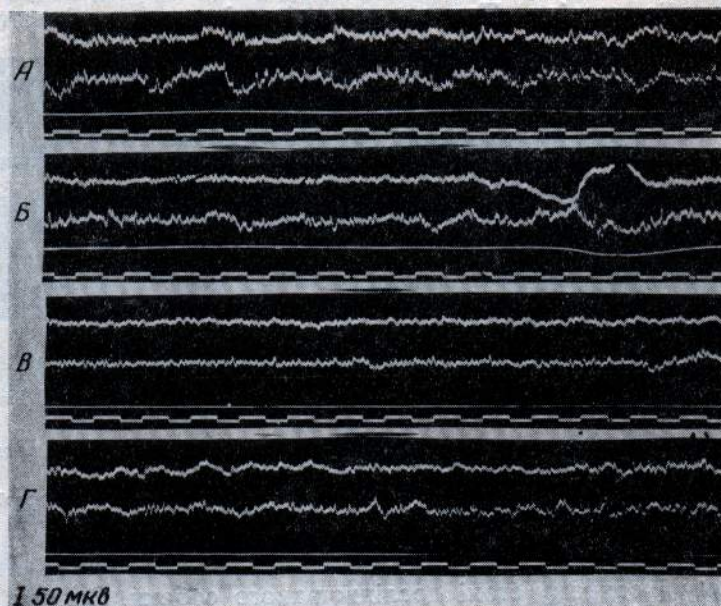


Рис. 4. Пригнічення електричної активності кори головного мозку
собаки при великому навантаженні.

Позначення кривих: перша зверху — ЕЕГ з рухової ділянки, друга — із зо-
рової ділянки кори, третя — дихання, четверта — відмітка часу 0,2 сек. Реш-
та позначень (А, Б, В, Г) така сама, як на рис. 3.

шанні дихання частішали і дихальні ритми в корі. Після зняття ванта-
жу відновлювалось дихання, і в ЕЕГ зникали дихальні ритми. Це особ-
ливо чітко можна було спостерігати при монополярному відведенні
(досліджувана ділянка — середина носової кістки).

В частині дослідів, коли було застосоване велике навантаження,
яке становило 150% ваги тварини, а також наприкінці тривалих три-
чотиригодинних спостережень можна було відзначити не збільшення
електричної активності, а, навпаки, її пригнічення. Це пригнічення про-
являлось або послідовно в усіх ЕЕГ, або в переважній їх більшості.

На рис. 4 (дослід № 20, собака Рябий) і в руховій, і в зоровій ді-
лянках спостерігається зменшення амплітуди коливань і індексу «ос-
новного» ритму, а також деяке часткове відновлення цих показників
під час відпочинку. Щодо слухової ділянки, то і при застосуванні ве-
ликого навантаження зміни або зовсім не наставали, або були не-
сталыми.

В процесі тривалих спостережень ми відзначили у собак сонливість.
Перші спостереження провадились на собаці без навантаження. Соба-
ка на протязі однієї-двох годин стояв у станку в бадьорому стані. В
перших дослідах з навантаженням собака буває дуже активним, і для

реєстрації ЕЕГ доводиться вичікувати, поки настануть моменти спокою. В дальшому ж собака звикає до вантажу, стоїть годинами спокійно, але поряд з цим у нього розвивається сонливість — собака повисає в лямках і засинає. При цьому в ЕЕГ з'являються характерні сонні потенціали.

В частині випадків ми провадили спостереження, не даючи собаці можливості заснути на протязі досліду. В інших дослідах з іншими собаками ми не порушували природних умов дослідження і реєстрували ЕЕГ як у бадьорому, так і в сонному стані тварин, точно протоколюючи перебіг досліду. При цьому ми порівнювали показники ЕЕГ

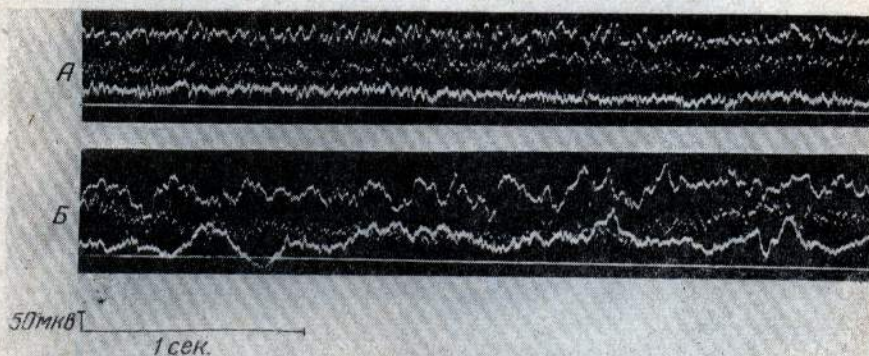


Рис. 5. Поява сонних потенціалів у руховій і зоровій ділянках і відсутність їх у слуховій ділянці кори головного мозку.

Позначення кривих: перша зверху — ЕЕГ з рухової ділянки; друга — із слухової ділянки; третя — із зорової ділянки кори; четверта — дихання. А — до навантаження, Б — на фоні навантаження.

в бадьорому і сонному стані досліджуваного собаки. Записи в бадьорому стані не відрізнялись від уже описаних ЕЕГ, які були зареєстровані при м'язовому навантаженні. Щодо сонних потенціалів, то в ряді випадків ми при м'язовому навантаженні спостерігали більш глибокий сон. Сонних потенціалів ми спеціально не вивчали, а тільки відзначали їх попутно. Тому цей факт потребує більш старанного вивчення (можливо, що більш глибокий сон є результатом не тільки навантаження, а й тривалішого стояння в камері).

Глибокий сон охоплював усі три досліджувані ділянки, але в більшості дослідів сонні потенціали при м'язовому навантаженні були особливо чітко виражені в руховій і зоровій ділянках, а слухова ділянка лишалася в бадьорому стані.

На рис. 5 у собаки Циганка показані сонні потенціали в руховій і зоровій ділянках і відсутність сонних потенціалів у слуховій ділянці. Чи було це результатом специфічного значення у собаки слухового аналізатора («сторожовий пункт») або результатом того, що слухова ділянка при м'язовому навантаженні не зазнає змін, сказати ще важко.

Можна висловити припущення, що збільшення амплітуди й індексу «основного» ритму, яке спостерігалось в руховій і зоровій ділянках, з одночасним підвищенням амплітуди швидких коливань є результатом збільшення активності клітин цих ділянок кори, яке розвивається в зв'язку з м'язовим напруженням. При тривалому і важкому навантаженні зменшення амплітуди електричних потенціалів цих ділянок може бути результатом зниження їх функції.

Той факт, що при м'язовому напруженні зміна електричної активності спостерігається в руховому і зоровому аналізаторах, а в слуховому

вому ха
більш ті

Ф о
Се
щих спин
Ф е
Р о
6-й научн
В о
гии им. Б
Са з
центрально
М і
Nig
V o s

Інс

лаб

Измене

Как

ность пр
ного моз
торной д
вание эл
длительн
потенциа
функций
областей

Резу

нагрузке
электрич
баний. У
грузке м
головног

Таки

стоянно
отмечаю
при мыш
большин
от нагу

Мож

новного»
и однов
является
наступаю
нагрузке
стей мож

тому характер ЕЕГ здебільшого залишається без змін. свідчить про більш тісний зв'язок цих аналізаторів.

ЛИТЕРАТУРА

- Фольбольт Г. В., Сб. «Процессы утомления и восстановления», 1957.
 Сеченов И. М., Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки, 1868.
 Ферворн, Archiv f. Anat. und Physiol., 1900.
 Ройтбак А. И. и Таварткиладзе Б. В., Тезисы докладов на 6-й научной конференции, 1953.
 Воробьев А. М. и Дзидзишвили Н. Н., Труды Ин-та физиологии им. Бериташвили, № 5, 1943, с. 387.
 Сахиулина Г. Т. и Мухамедова Е. А., Конфер. по вопросам центральной нервной системы, 1957.
 Mitolo M., Boll. Soc. ital. biol. speriment., 29, 12, 1953, 1878.
 Nigro A., Boll. Soc. ital. biol. speriment., 32, 6, 1956, 469.
 Voshii, Tsukiyama, Xoriochi, Japan J. Physiol., 3, 2, 1953, 102.

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця
 Академії наук УРСР,
 лабораторія вищої нервової діяльності
 і нервової трофіки

Надійшла до редакції
 23. II 1958 р.

Изменения электрических потенциалов коры головного мозга собаки при длительном мышечном напряжении

В. А. Нови

Резюме

Как показали многие исследования, длительная мышечная деятельность приводит к изменению функционального состояния коры головного мозга, что проявляется прежде всего в изменении условнорефлекторной деятельности человека и животных. Нами проведено исследование электрических потенциалов коры головного мозга собаки при длительном мышечном напряжении. Были исследованы электрические потенциалы двигательной области, где наиболее вероятно изменение функций при мышечном напряжении, а также зрительной и слуховой областей.

Результаты проведенной работы показали, что при мышечной нагрузке легкой и средней тяжести наблюдается увеличение амплитуды электрических потенциалов — «основного» ритма и быстрых колебаний. Увеличивается и индекс «основного» ритма. При тяжелой нагрузке можно было отметить угнетение электрической активности коры головного мозга.

Такие изменения в связи с мышечным напряжением наиболее постоянно наблюдаются в двигательной области. В зрительной области отмечаются изменения такие же и реципрокные. В слуховой области при мышечной нагрузке изменения незакономерны, и в подавляющем большинстве исследований электрические потенциалы здесь не зависят от нагрузки.

Можно предположить, что увеличение амплитуды и индекса «основного» ритма, наблюдаемое в двигательной и зрительной областях, и одновременное с этим увеличение амплитуды быстрых колебаний является результатом повышения активности клеток этих областей, наступающее с мышечным напряжением. При длительной и тяжелой нагрузке уменьшение амплитуды электрических потенциалов этих областей может быть результатом снижения их функции.

Changes in the Electrical Potentials of the Cerebral Cortex in Dogs during Prolonged Muscular Effort

V. A. Novi

Summary

As shown by many investigators, prolonged muscular activity leads to changes in the functional state of the cerebral cortex, taking the form primarily of alteration of the conditioned reflex activity in man and animals.

The present paper deals with an investigation of the electrical potentials of the cerebral cortex in dogs during prolonged muscular effort. Electrical potentials were studied in the motor area, where change in the function during prolonged muscular strain is most probable, as well as in the visual and auditory areas.

The results of the study showed that during light and medium muscular load, an increase is noted in the amplitude of the electrical potentials the «basic rhythm» and rapid oscillations. The index of the «basic rhythm» also increases. During heavy load there occurs depression of the electrical activity of the cerebral cortex.

Changes of this nature, associated with muscular effort, are most constantly observed in the motor area. In the visual area there are similar changes and reciprocal ones. The changes in the auditory area during muscular load are irregular, and in the vast majority of investigations the electrical potentials are here independent of the load.

It may be assumed that the increase in the amplitude and in the index of the «basic rhythm», observed in the motor and visual areas as well as the simultaneous augmentation of the amplitude of rapid oscillations, is caused by an increase in the activity of the cells of these areas, setting in with muscular strain. During prolonged and strenuous load, the decrease in the amplitude of the electrical potentials of these areas may be the result of a falling off in their function.

Вплив

Відділен
порушення
шення розв
будь-які змі

Характе

докладно ви
ра і Люко, І
(Коппе і Ба
ній нервовій
давно, вже і
ти дослідже
і полісинап
родження це

Оскільки

вергує велик
не тільки змі
але також і
них синаптич
ють усі числ
електрофізіо
наптичних з

В зв'язі

електрофізіо
нервових ім
локнах, так
тих нейронів

Досліди п
наркозом (60
Спочатку в ст
ців у попереко
видаляли спіна

В деяких
лишався неушк
гому випадках
розкривали тв
обох боків як
зальних корін
дукційними у
рядів. Потенці
вали на екрані