

Феномен Д. С. Воронцова в одній нейромоторній одиниці

С. І. Фудель-Осипова

Лабораторія біології Інституту геронтології
та експериментальної патології АМН СРСР, Київ

Периферичне гальмування, або песимум за М. Є. Введенським, зумовлене розвитком парабіозу в нервових закінченнях. М. Є. Введенський вважав найменш лабільною ланкою нервово-м'язового препарату нервові закінчення, які завдяки цьому не здатні пропускати ту високу частоту імпульсів, на яку здатний нервовий провідник. Справді, в останні десятиріччя завдяки сучасній техніці досліджень вдалося встановити функціональні властивості рухових нервових закінчень, які в значній мірі відрізняються від властивостей як нервового, так і м'язового волокна.

Нервовий імпульс, досягаючи нервового закінчення, викликає в ньому відповідний потенціал, який уже, в свою чергу, подразнює м'язове волокно. Оскільки ж процес збудження в нервових закінченнях розвивається повільно і відновний процес (відносна рефрактерна фаза) триває довше, ніж у нерві, то при частих подразненнях струми дії надходять у нервові закінчення в період відносно рефрактерної фази, що залишилась від попереднього імпульсу.

В 1927 р. Д. С. Воронцов показав, що катод як постійного, так і індукційного електричного струму, потрапляючи в період відносно рефрактерної фази, втрачає свою подразнюючу дію: вона виявляється дуже слабкою або зовсім припиняється. Цей факт, встановлений Д. С. Воронцовим, був детально вивчений ним самим і його учнями (С. Комаров, Л. Трофімов, С. Фудель-Осипова та ін.). Слід гадати, що й катод струму дії нерва також може розвивати свій гальмуючий вплив, потрапляючи в період відносно рефрактерної фази рухового нервового закінчення. Оскільки відносна рефрактерність нервових закінчень триває довше, ніж у нерві, то саме тут розвивається гальмування, яке зумовлює песимум М. Є. Введенського. Якщо це так, то короткочасна перерва в песимальній тетанізації нерва має привести до повного відновлення функціональних властивостей нервових закінчень, завершення відносно рефрактерності, отже, і до можливості проходження повноцінного імпульсу. В 1937 р. Д. С. Воронцов експериментально показав, що в дійсності саме так і буває. Спочатку на нервово-м'язовому препараті жаби, а потім і на моделі нервових закінчень, створюваній наркотизацією невеликої ділянки нерва, він показав, що короткочасна перерва песимального подразнення, коли випадають лише один або кілька струмів дії, призводить до того, що перший після перерви стимул дає оптимальний ефект. На електрограмах песимального стану м'яза і парабіотичного осередку нерва, наведених в працях Д. С. Воронцова, цілком виразно видно зменшення струмів дії в міру подразнення і поява вели-

чезного струму під дає ключ до розу вчений і нам здає нейромоторній оди

У щурів під уре м'яз. Нерв подразнюва подразнення для окре 80—100—150 гц. Песи гольца, причому трива Ряд дослідів був їх із записом струмів центричними електрода фом ДІЗА.

Песимум часто ко: у старих тварин більш частих (С. Феномен Д. С. Ворон був виражений у сім іографічному записі само як і на препараті виразні підскоки кр після короткої перерви.

На рис. 1 наведено скорочення м'яза прототою 150 гц. На цьому що після кожної перерви частіше короткочасна

На всіх електрограмах збільшення струмів часної перерви. На електрограми щура (рис. 2), м'язу при переключенні 80 гц. Як видно, амплітуда час перебігу подразнення песимальної тетанізації порівнює струмам дії час песимального подразнення переривів тетанізації

Проте можна показати, що струму не завжди буває ця обставина зумовлює вимірювати тривалість перерив подразнення, наступний електрографічний перериву. Тут добре видно першого струму дії після перерви струму дії становила між тривалістю перерви прямої пропорційно

На наступній електрограмі більш швидкому прох

чезного струму після короткої перерви подразнення. Цей феномен, який дає ключ до розуміння механізму песимального гальмування, мало вивчений і нам здавалось доцільним розглянути виникнення його в одній нейромоторній одиниці у теплокровних тварин.

Методика досліджень

У щурів під уретановим наркозом відпрепарувували сідничний нерв і литковий м'яз. Нерв подразнювали короткими поштовхами струму тривалістю 0,05 мсек. Частота подразнення для окремих препаратів була різною: оптимум — 40—60 гц, песимум — 80—100—150 гц. Песимальне подразнення переривали за допомогою ключа Гельмгольца, причому тривалість перерви була різною.

Ряд дослідів був проведений з міографічним записом песимуму, більша ж частина їх із записом струмів дії однієї нейромоторної одиниці. Струми дії відводили концентричними електродами, вставленими в черевце м'яза і реєстрували електроміографом ДІЗА.

Результати досліджень

Песимум частоти в нервово-м'язовому апараті щурів виникає легко: у старих тварин — при більш рідких подразненнях, у молодих — при більш частих (С. І. Фудель-Осипова, 1961). Феномен Д. С. Воронцова у щурів різного віку був виражений в усіх дослідях без винятку. При міографічному записі на препараті щура, так само як і на препараті жаби, спостерігалися виразні підскоки кривої м'язового скорочення після короткої перерви песимального подразнення.

На рис. 1 наведено запис песимального скорочення м'яза при подразненнях нерва частотою 150 гц. На цьому рисунку чітко видно, що після кожної перерви подразнення відзначається короткочасне підвищення кривої.

На всіх електроміограмах чітко виявилось збільшення струмів дії м'яза після короткочасної перерви. На електрограмі, знятій у старого щура (рис. 2), записано розвиток песимуму при переключенні подразнення з 30 на 80 гц. Як видно, амплітуди струмів дії однієї нейромоторної одиниці під час перебігу подразнення зменшуються. Після ж короткочасної перерви песимальної тетанізації нерва перший струм дії за своєю амплітудою дорівнює струмам дії при оптимальній тетанізації. В цьому досліді під час песимального подразнення тривалістю 4,4 сек. було зроблено вісім переривів тетанізації і щоразу після цього виникали великі струми дії.

Проте можна помітити, що амплітуда першого після перериву струму не завжди буває однакової величини. Напрошується думка, що ця обставина зумовлена різною тривалістю перериву. Справді, якщо вимірювати тривалість перериву, то виявляється, що чим триваліший перерив подразнення, тим більша амплітуда струму дії після нього. На наступній електрограмі (рис. 3) позначена тривалість кожного окремого перериву. Тут добре видно зв'язок між тривалістю перериву і величиною першого струму дії після нього. Так, при перериві в 40 мсек амплітуда струму дії становила 1050 мкв, при 25 мсек — 900 мкв. Отже, зв'язок між тривалістю перериву й амплітудою наступного струму дії існує, але прямої пропорційності тут нема.

На наступній електроміограмі (рис. 4) запис був проведений при більш швидкому проходженні променя, ніж у двох попередніх електро-

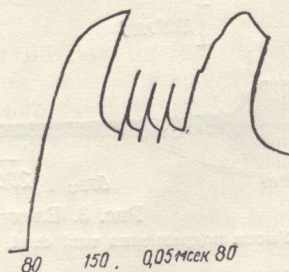


Рис. 1. Феномен Д. С. Воронцова при песимальному скороченні м'яза.

Частота подразнень: оптимум — 30 гц, песимум — 80 гц. Тривалість окремого поштовку ++ струму — 0,05 мсек. Інші пояснення в тексті.

міограмах. У цьому досліді зареєстровані струми дії трьох нейромоторних одиниць, що видно із струмів дії при розвитку песимуму: зменшення струмів дії відбувається нерівномірно. Під час оптимального подразнення амплітуда струму дії дорівнювала 1200 мкв, при песимумі струми дії поступово зменшувались до 600—500—400 мкв, після ж перериву

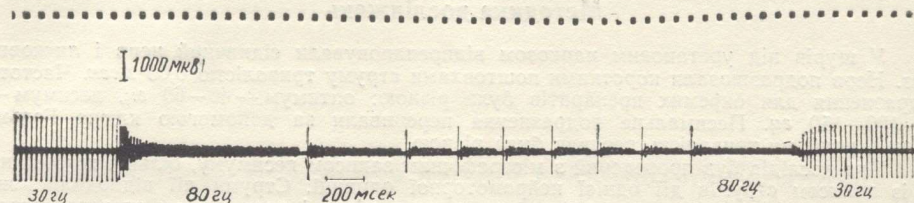


Рис. 2. Електроміограма однієї нейромоторної одиниці. Перериви песимального подразнення.

Частота подразнення: оптимум — 30 гц, песимум — 80 гц. Тривалість окремого поштовку струму — 0,05 мсек.

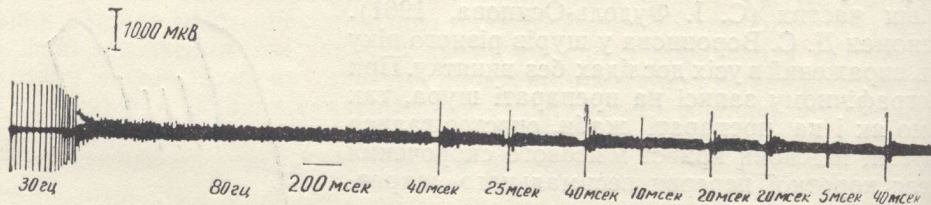


Рис. 3. Електроміограма однієї нейромоторної одиниці.

Умови подразнення такі самі, як і на рис. 2. Тривалість перериву песимального подразнення позначена в мілісекундах.

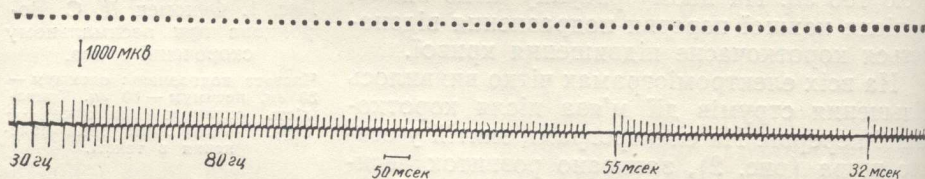


Рис. 4. Електроміографічний запис трьох нейромоторних одиниць.

Умови подразнення такі самі.

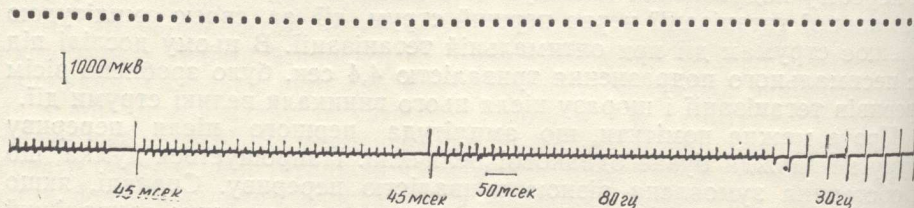


Рис. 5. Кінцева частина електроміограми, зображеної на рис. 4.

подразнення тривалістю 45 мсек майже повністю відновлюється величина першого струму дії, яка досягає 1100 мкв, а після перериву 32 мсек — 1000 мкв. Песимальне подразнення в цьому досліді тривало 4,1 сек.

На рис. 4 можна бачити два перериви по 45 мсек. Амплітуда першого після перериву струму дії дорівнювала 1000 мкв, наступні ж струми швидко зменшувались до 400—300 мкв. Перехід від песимального

подразнення і 1000 мкв. Отже новлення повно

На наступі перебігу промені моторних одиниць нерва — 200—300 мкв, в 1200 мкв. Струм кож в значній досліді було зр тільки в одному перериву струм він такої самої а Про наявність д можна судити з стрілки).

Так само, як і однієї нейромоторної тимум шляхом п Д. С. Воронцова раті теплокровної

Короткі перерив чим триваліший п ності нервового за чення під впливом дії м'яза, відразу певний час. Для по вових закінчень, я 20 мсек. Але навіть лості відносної реф пова), уже в значні Вони тепер здатні п Струм дії після пер що виникає після п

Отже, ми бачи вивається під вплив свого повного відно ми на рис. 3, повне в амплітуда струму б тієї самої величини. впливало на величин

Тривалість песим новлення. З електро кликав збільшення і десяти струмів. Прот мальної тетанізації, слідує після перше нервові закінчення де ребігу песимального і

На електроміогра личини струмів дії на

подразнення нерва до оптимального викликав у м'язі струми дії в 1000 мкв. Отже, короточасний перерив у 45 мсек був достатній для відновлення повноцінної провідності в нервових закінченнях.

На наступній електроміограмі (рис. 5), одержаній при швидкому перебігу променя, можна бачити струми дії двох функціонуючих нейромоторних одиниць амплітудою в 1200 і 1000 мкв. Песимальне подразнення нерва — 150 гц — супроводжувалось зменшенням струмів дії до 200—300 мкв, величина ж першого струму дії після перериву становила 1200 мкв. Струми дії, що слідують після першого великого струму, також в значній мірі відрізнялись величиною від песимальних. У цьому досліді було зроблено три перериви песимального подразнення, але тільки в одному випадку на електроміограму потрапив перший після перериву струм дії (позначений верхньою горизонтальною стрілкою); він такої самої амплітуди, як і струм дії при оптимальному подразненні. Про наявність другого і третього переривів песимального подразнення можна судити з появи збільшених струмів дії в даному ряді (див. стрілки).

Обговорення результатів досліджень

Так само, як і на нервово-м'язовому препараті жаби, песимум однієї нейромоторної одиниці білого щура можна легко перевести в оптимум шляхом перериву подразнення на кілька мілісекунд. Феномен Д. С. Воронцова чітко і легко здійснюється і на нервово-м'язовому апараті теплокровної тварини.

Короткі перериви подразнення різної тривалості показують, що чим триваліший перерив, тим повніше відбувається відновлення провідності нервового закінчення. Зміни, що розвиваються в нервових закінченнях під впливом частих імпульсів, не минають, як показують струми дії м'яза, відразу після припинення подразнення; для цього потрібний певний час. Для повного відновлення функціональних властивостей нервових закінчень, як це видно з електроміограми на рис. 3, потрібно 20 мсек. Але навіть через 5 мсек, тобто через час, який дорівнює тривалості відносної рефрактерної фази цього препарату (С. Д. Фудель-Осіпова), уже в значній мірі відновлюється провідність нервових закінчень. Вони тепер здатні передати імпульс на м'яз, хоч і в ослабленому вигляді. Струм дії після перериву в 5 мсек майже вдвоє менший, ніж струм, що виникає після перериву в 20 мсек.

Отже, ми бачимо, що деполяризація нервових закінчень, яка розвивається під впливом катода часто слідує струмів дії, потребує для свого повного відновлення певного часу. Як це видно з електроміограми на рис. 3, повне відновлення сталося через 20 мсек. Через 10 і 5 мсек амплітуда струму була вже меншою, але в обох випадках приблизно тієї самої величини. Збільшення тривалості перериву понад 20 мсек не впливало на величину струму дії.

Тривалість песимального подразнення також впливає на перебіг відновлення. З електроміограми на рис. 4 видно, що перерив у 55 мсек викликав збільшення не тільки початкового, а й наступних після нього десяти струмів. Проте чим пізніше зроблено перерив з початку песимальної тетанізації, тим меншої амплітуди досягають струми дії, що слідують після першого великого струму (рис. 5). Це вказує на те, що нервові закінчення дедалі більше знижують свою лабільність в міру перебігу песимального подразнення.

На електроміограмі рис. 4 привертає увагу повільне зниження величини струмів дії на початку песимального подразнення. Тут аж до

першого перериву струми слідує з чітко вираженою, хоч і дещо зменшеною другою фазою. При продовженні песимального подразнення спостерігається зменшення величини струмів дії, при цьому особливо знижується і, нарешті, повністю зникає друга фаза. Отже, стан парабіозу в нервових закінченнях посилюється, кожний струм дії, що сюди надходить, збільшує створене під впливом катода напруження.

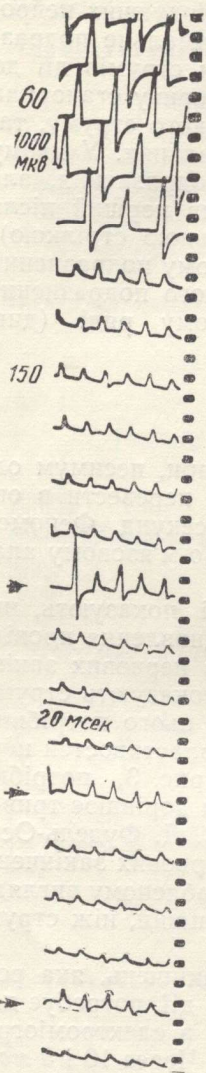


Рис. 6. Електроміографічний запис двох нейромоторних одиниць. Стрілками позначені моменти переривів подразнення.

Частота подразнення: оптимум — 60 гц, песимум — 150 гц.

ни — 200 мкВ. В міру продовження подразнення струми дії дедалі зменшуються, втрачають свою характерну форму, набуваючи вигляду маленьких зубчиків. Відновні процеси тут більш напружені, ніж у досліді з рідкими подразненнями. Це видно з того, що другий

Про ступінь напруження відновних процесів у нервових закінченнях ми можемо також судити з характеру струмів дії при переході від песимального подразнення до оптимального. Незважаючи на те, що при оптимальному подразненні кожний імпульс надходить у нервові закінчення через 33 мсек після попереднього, повного відновлення не настає, тимчасом як при перериві песимального подразнення повноцінний струм дії виникає при відпочинку в 20 мсек. Тепер струм дії такої самої амплітуди з'являється лише після п'ятого подразнення, отже, через 165 мсек.

Цей факт можна пояснити, виходячи з уявлення про гальмуючу дію катода в період відносної рефрактерної фази і поглиблення стану парабіозу кожним вхідним імпульсом (Д. С. Воронцов). Під час перериву, який би він не був короткий, нервові закінчення відновлюють свою природну поляризацію. Потім перший після перериву імпульс, в залежності від ступеня відновлення, може викликати імпульс більшої чи меншої величини. Наступні ж імпульси, як це було відзначено вище, будуть тим меншої амплітуди, чим довшою була песимальна тетанізація до перериву. При переході ж від песимального подразнення до оптимального нервові закінчення перебувають в інших умовах. У цьому випадку в нервові закінчення, хоч і рідше, але продовжують надходити імпульси і тому спочатку кожний наступний струм дії припадає на період відновлення, що затяглося, і тому подразнююча дія катода слабшає. Але оскільки кожний наступний імпульс надходить у нервові закінчення через 33 мсек, то функціональні здатності поступово відновлюються, і через 165 мсек стають повністю прохідними для імпульсів.

Чим частіше надходитимуть імпульси, тим інтенсивніше розвиватиметься затримка відновних процесів і тим сильніше буде падіння струмів дії. Вище ми розглядали електроміограму, записану при подразненні частотою у 80 гц, на якій чітко видно низхідні сходи струмів дії (рис. 4). Інша картина спостерігається на електроміограмі 5 (рис. 6), де частота подразнення становила 150 гц. Тут струми дії амплітудою 1200 мкВ (оптимум) відразу переходять у струми малої величини — 200 мкВ. В міру продовження подразнення струми дії дедалі зменшуються, втрачають свою характерну форму, набуваючи вигляду маленьких зубчиків. Відновні процеси тут більш напружені, ніж у досліді з рідкими подразненнями. Це видно з того, що другий

і третій перериви шого перериву.

На всіх електронно, що поширення струму дії в міру зменшується і, на локальним, даючи но в кінці електронно. Описане в цій нейромоторній оди експериментальне дії в розвитку пес

Введенский И. И., Воронцов Д. С. (1948), журн. СССР, 22, 34, 573, 1, 1948. Комаров С., Фролов Л. Л., Фудель-Осипова С. И., 1953; Тезисы докл.

Феномен Д. С.

Лабо
и эксп

Феномен Д. С. В песимальном раздр нерв — икроножная. Пессимальное ра ками тока продолжи действия мышцы реги ленными в брюшко м мы ДИЗА. Перерыв п ключа Гельмгольца.

Феномен Д. С. Во чения опыта. На пр кратковременного пер Чем дольше перерыв, вого тока действия. Необходим перерыв д Анализ нашего м катода каждого после чем чаще следуют им Описанное в рабо одной нейромоторной теоретико-эксперимент. тока действия в разви

і третій перериви не викликали такого збільшення струмів, як після першого перериву.

На всіх електроміограмах, особливо чітко на п'ятій (рис. 6), видно, що поширення збудження чимраз більше обмежується, друга фаза струму дії в міру продовження пессимального подразнення поступово зменшується і, нарешті, зовсім зникає. Процес збудження залишається локальним, даючи місцевий малий, але помітний потенціал, як це видно в кінці електроміограми 5.

Описане в цій статті відтворення феномена Д. С. Воронцова в одній нейромоторній одиниці теплокровної тварини підтверджує теоретично-експериментальне положення Д. С. Воронцова про роль катода струму дії в розвитку пессимального гальмування.

ЛІТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е., Изд-во АН СССР, I, 1950.
Воронцов Д. С., Журн. exper. биол. и мед., 16, 101, 1927; 221, 774, 1929; Физиол. журн. СССР, 22, 317, 1937; Физиол. журн. СССР, 24, 502, 1938; Физиол. журн. СССР, 34, 573, 1, 1948.
Комаров С., Физиол. журн. СССР, 17, 341, 1934.
Трофимов Л. Г., Уч. зап. Казан. ун-та, 94, 1934, с. 25; там же, с. 35.
Фудель-Осипова С. И., Труды научно-исслед. ин-та физиол. при КГУ, № 7, 115, 1953; Тезисы докл. на VI Укр. съезде физиологов, 1961, с. 490.

Надійшла до редакції
1.X 1961 р.

Феномен Д. С. Воронцова в одной нейромоторной единице

С. И. Фудель-Осипова

Лаборатория биологии Института геронтологии
и экспериментальной патологии АМН СССР, Киев

Резюме

Феномен Д. С. Воронцова, описанный им в 1937 г., изучен мною при пессимальном раздражении нервно-мышечного аппарата (седалищный нерв — икроножная мышца) белой крысы (*in situ*).

Пессимальное раздражение нерва осуществлялось короткими толчками тока продолжительностью 0,05 мсек, частотой 80—150 гц. Токи действия мышцы регистрировали концентрическими электродами, вставленными в брюшко мышцы и соединенными с электромиографом системы ДИЗА. Перерыв пессимальной тетанизации проводился при помощи ключа Гельмгольца.

Феномен Д. С. Воронцова проявлялся отчетливо во всех без исключения опытах. На приведенных электромиограммах показано влияние кратковременного перерыва на величину последующих токов действия. Чем дольше перерыв, тем большей после перерыва была амплитуда первого тока действия. Для восстановления полноценного тока действия необходим перерыв длительностью в 20 мсек.

Анализ нашего материала показывает, что тормозящее действие катода каждого последующего импульса будет выражено тем сильнее, чем чаще следуют импульсы и чем дольше продолжается тетанизация.

Описанное в работе воспроизведение феномена Д. С. Воронцова в одной нейромоторной единице теплокровного животного подтверждает теоретико-экспериментальное положение Д. С. Воронцова о роли катода тока действия в развитии пессимального торможения.

D. S. Vorontsov's Phenomenon in One Neuromotor Unit

S. I. Fudel-Osipova

Biology Laboratory of the Institute for Gerontology and Experimental Pathology
of the Academy of Medical Sciences of the USSR, Kiev

Summary

D. S. Vorontsov's phenomenon, described by him in 1937, was studied with pessimal stimulation of the neuromuscular apparatus (n. ischiadicus and m. gastrocnemius) of albino rats (in situ).

The pessimal stimulation of the nerve is effected by short current impulses lasting 0.05 msec at a frequency of 80—150 c. p. s. The action current of the muscles were recorded by concentric electrodes inserted in the belly of the muscle and connected with an electromyograph of the DIZA system. The break in pessimal tetanization is effected by means of a Helmholtz key.

D. S. Vorontsov's phenomenon was distinctly manifested in all experiments without exception. The electromyographs presented in the paper show the effect of a transitory interruption on the value of the following action currents. To restore the action current to its full value, a break lasting 20 msec is necessary.

An analysis of the author's data shows that the inhibiting effect of the cathode of each successive impulse would be the more pronounced the more frequent the impulses and the longer the tetanization.

The reproduction of D. S. Vorontsov's phenomenon in one neuromotor unit of a warm-blooded animal corroborates the theoretical and experimental thesis of D. S. Vorontsov on the role of the action current cathode in the development of pessimal inhibition.

Про вторинні

Кафедра

При вивченні ві подразнення б каних потенціалів рахується м невеликою (10—1) ною місцем перед нервів або рецеп

Викликані по 80 мсек) латентні лість і при будь-я усїєї поверхні кор

Вперше цей ти ром із співавторам що перебували в

В 1939 р. ця ре соном і названа н відповіддю.

В останні роки ції головного мозку корі головного мозку наявності двох афе ними висхідними п стемі.

Вважається, що таті поширення збу шляху до відповідн відповідь виникає в ретикулярну форма ренням у кору мозку

В зв'язку з тим, мозку по багатосина латентний період вт проєкційна система кору мозку, вторинна

Прямі докази то віді приходять у кору сі, Морісон і Моріс (1953).

Незважаючи на ться вивчення втори