

Про зміни потенціалів спинного мозку при ритмічних подразненнях аферентного нерва

О. О. Шугуров

*Кафедра фізіології людини та тварин і кафедра біофізики
та біохімії Дніпропетровського державного університету*

Спинномозкові потенціали, вперше зареєстровані при відведенні від дорсальної поверхні [17, 18], детально описані в літературі [2, 6, 10].

Було показано, що виникнення окремих компонентів потенціалу дорсальної поверхні (ПДП) зумовлено збудженням певних спинномозкових структур [3, 10, 12]. Вивчення впливу ритмічних подразнень периферичного нерва на згадані потенціали свідчить не тільки про зниження амплітуди окремих компонентів потенціалів, зареєстрованих у відповідь на кожне наступне подразнення в ритмічній серії, але й стабілізацію її на певному, залежно від частоти подразнення, рівні [5].

Потенціали спинного мозку реєструються також з допомогою електродів, занурених у товщу його на задану глибину. При певному розташуванні кінчика електрода у сірій речовині мозку (глибина занурення 1,5—2,5 мм) у відповідь на поодинокі подразнення аферентного нерва реєструється фокальний потенціал, за формою схожий з потенціалом дорсальної поверхні, але протилежного знаку [4, 21].

Вивчення фокальних потенціалів дозволяє одержати дані про локалізацію у мозку окремих груп нейронів та їх відповідальність за виникнення складної реакції-відповіді [14, 16].

Ми досліджували поведінку першого негативного (N_1) компонента і позитивної хвилі потенціалу дорсальної поверхні та високоамплітудного позитивного (P_1) компонента й негативної хвилі фокального (зареєстрованого в тому ж сегменті, при розташуванні кінчика відповідного електрода на рівні рухового ядра *m. tibialis*) потенціалу при ритмічній стимуляції аферентного нерва.

Досліди провадилися на кішках під неглибоким наркозом (гексенал, тіопентал натрію). Хребет розтинали в ділянці попереково-крижового потовщення спинного мозку. Поодинокі та ритмічні подразнення з допомогою заглибних електродів наносились на підколінний нерв. Джерелом подразнювальних стимулів був електронний генератор прямокутних імпульсів з радіочастотним виходом. Відведення потенціалів спинного мозку здійснювалось за допомогою електрода, розташованого на дорсальній поверхні його (відведення потенціалу дорсальної поверхні) або зануреного у спинний мозок на задану глибину (відведення фокального потенціалу) за допомогою мікроманіпулятора.

Біопотенціали, заздалегідь підсилені низькочастотним підсилювачем з симетричним входом, реєструвались з екрана катодного осцилографа СІ-4, що мав фотоприставку. Запуск ждучої розгортки осцилографа синхронізували з подразнювальними імпульсами, які надходили на відповідний нерв, завдяки чому можна було записувати реакції-відповіді як на поодинокі подразнення, так і на групу (відповіді накладали одна на одну при 20—30 пробігах променя на екрані).

Досліди показали, що при ритмічних подразненнях на периферичний нерв (наприклад *p. popliteus*) амплітуда першого негативного компонента (N_1) потенціалу дорсальної поверхні (ПДП) зменшується

у відповідь на кілька перших подразнень, а потім встановлюється на новому, дещо нижчому рівні [7]. При поясненні цих фактів слід брати до уваги, що N_1 компонент ПДП виникає внаслідок збудження постсинаптичних структур [10, 11], а також те, що при проходженні імпуль-

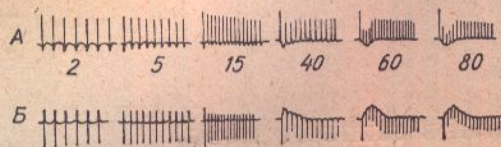


Рис. 1. Зміни потенціалу дорсальної поверхні та фокального потенціалу від частоти подразнення аферентного нерва.

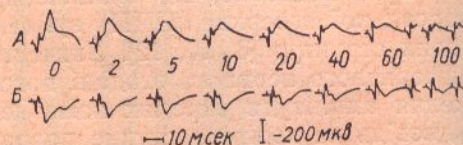
А — зміни потенціалу дорсальної поверхні при частотах подразнення: 2, 5, 15, 40, 60, 80 гц. Б — зміни фокального потенціалу, зареєстрованого у тому ж сегменті (глибина занурення електрода 1,6 мм) при тих же частотах подразнення. Реєстрації проведено при різних частотах розгортки осцилографа. Калібровка амплітуди та сама, що й на рис. 2. Дослід на наркотизованій кішці. Подразнення наносились на інселятеральний п. popliteus.

сів через один і той же синапс відбувається ослаблення збуджувальної дії пресинаптичних закінчень [13, 15, 19, 20]. Тому можна вважати, що зменшення амплітуди N_1 компонента ПДП, у відповідь на кожне наступне подразнення (при низькій частоті подразнення, наприклад

Рис. 2. Залежність амплітуди стабілізованої відповіді від частоти подразнення.

Реєструвалась відповідь на останній імпульс ритмічної серії, яка складалась з 20—25 подразнень, тобто реєструвались потенціали після того, як настане стабілізація:

А — потенціалу дорсальної поверхні (частоти: 2, 5, ..., 60, 80 гц), Б — потенціалів, одержаних за допомогою електрода, зануреного на глибину 1,5 мм (ФП), при тих же частотах подразнення, за тих же умов, що й ПДП. О — відповіді на поодинокі подразнення, вгорі — ПДП, внизу — ФП. Реєстрацію проведено на різних швидкостях пробігу променя осцилографа. Потенціали викликані подразненням інселятерального п. poplitei.



1—2 гц), пов'язане з підсумуванням тривалої депресії від кожного послідовного залпу. Подальше збільшення частоти подразнення, а отже — зменшення інтервалу часу між двома подразненнями, приводить до більш глибокого гальмування амплітуди N_1 компонента, але вже з перерегулюванням (рис. 1, частота 40, 60, 80 гц), що, можливо, свідчить про втручання в процес гальмування інших механізмів.

Досліди показали подібне зменшення амплітуди першого позитивного (P_1) компонента фокального потенціалу (ФП), зареєстрованого у тому ж сегменті, з допомогою електрода зануреного у сіру речовину мозку на глибину 1,5—2,5 мм (рис. 1).

Було проаналізовано залежність амплітуди стабілізованої відповіді від частоти подразнення і показано, що як для ПДП, так і для ФП ця залежність (рис. 2), у певному діапазоні частот подразнення, носить приблизно експоненціальний характер, а відповідні криві добре координуються у напівлогарифмічних координатах (рис. 3).

Приймаючи амплітуду відповіді на поодинокі подразнення за одиницю, ми вивели зв'язок між амплітудою стабілізованої відповіді та логарифмом частоти подразнення. Досліди показали, що значення тангенса кута нахилу одержаної прямої досить добре зберігається від досліду до досліду, для даного компонента потенціалу, тобто є досить сталим параметром. Користуючись виразом

$$A = A_0(1 - \operatorname{tg} \gamma \cdot \lg f), \quad (1)$$

де A — амплітуда стабілізованої відповіді при частоті f і γ — кут нахилу прямої, було встановлено, для N_1 компонента ПДП та P_1 компонента ФП, зареєстрованого у тому ж сегменті, близький збіг вказаного

параметра ($0,41 \pm 0,03$). Крім того, було зроблено спостереження за активною хвилі ПДП та в випадку, помічено близький збіг (відповідно). Водночас

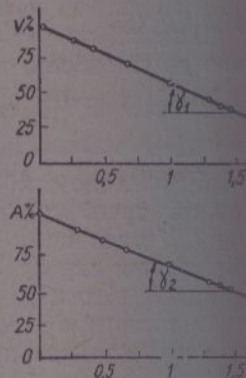


Рис. 3. Графіки залежності амплітуди стабілізованої відповіді від частоти подразнення.

По вертикалі амплітуда стабілізованої відповіді (N_1 компонента ПДП, вгорі графік). По горизонталі частота подразнення. А1 — ПДП, А2 — ФП. Графіки побудовані на основі даних з рис. 2.

різняється для окремих дослідів на передньому п. peronei comm. та п.

Слід вказати, що в використанні репресії зменшення амплітуди стабілізованої відповіді характеризується коефіцієнтом близьким до одержаного з графіків залежності амплітуди стабілізованої відповіді від частоти подразнення. Мати на увазі, що репресія існує дуже малими. Якщо ж збіг добрий, то житись найпростішою.

Необхідно відзначити, що при частоті подразнення спостерігається зменшення амплітуди стабілізованої відповіді з тим, що при частоті подразнення стає як ефективним пресинаптичним механізмом пресинаптичного Шмідтом [8], механізмом частотозалежності залежати від більшої частоти чи іншого механізму перебивання ефекту, завдяки чому з

параметра ($0,41 \pm 0,03$ та $0,37 \pm 0,02$ відповідно, на основі 12 дослідів). Крім того, було зроблено порівняння вказаних параметрів для позитивної хвилі ПДП та негативної хвилі ФП. Як і у вище описаному випадку, помічено близький збіг параметрів ($0,67 \pm 0,0025$ та $0,63 \pm 0,04$ відповідно). Водночас встановлено, що значення цього показника від-

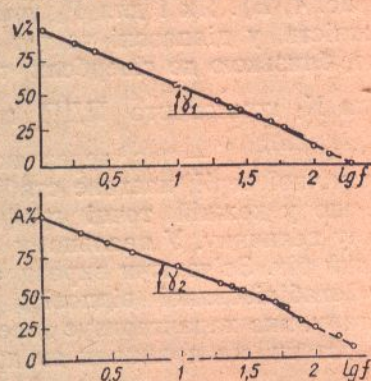


Рис. 3. Графіки залежності амплітуди стабілізованої відповіді від частоти подразнення. По вертикалі амплітуда стабілізованого N_1 компонента ПДП (верхній графік). По горизонталі — логарифм частоти подразнення. Нижній графік — те ж саме, але для фокального потенціалу, зареєстрованого у тому ж сегменті. Графіки побудовані на основі 12 дослідів.

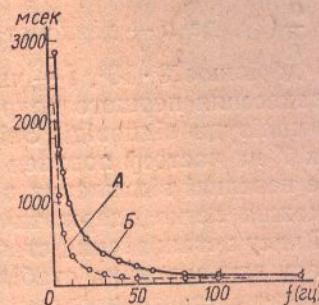


Рис. 4. Графіки залежності часу встановлення максимального гальмування та стабілізації N_1 компонента ПДП залежно від частоти подразнення.

По вертикалі — час встановлення максимального гальмування та час встановлення стабілізації N_1 компонента ПДП. По горизонталі — частота подразнення в гц. Крива А показує залежність часу розвитку максимального гальмування, Б — встановлення стабілізації від частоти подразнення.

різняється для окремих компонентів ПДП, ФП, м'язів та нервів (досліди на передньому великогомілковому та литконожному м'язах, п. peronei comm. та п. poplitei).

Слід вказати, що одержані залежності можуть бути розглянуті при використанні регресійного аналізу [1, 9]. В цьому випадку процес зменшення амплітуди стабілізованої відповіді зі збільшенням частоти характеризується коефіцієнтом регресії, який має численне значення, близьке до одержаних нами параметрів ($\lg \gamma$). При цьому виведені графіки залежності амплітуди стабілізованої відповіді від логарифма частоти подразнення являються відповідними лініями регресії. Слід мати на увазі, що регресійний аналіз дуже корисний у тому випадку, коли існує дуже малий збіг експериментальних даних кількох дослідів. Якщо ж збіг добрий (як у наших дослідях), то цілком достатньо обмежитись найпростішою статистичною обробкою одержаних результатів.

Необхідно відзначити, що в ряді дослідів при певних частотах подразнення спостерігається значний злом прямої, що відбиває залежність амплітуди стабілізованої відповіді від логарифма частоти. У зв'язку з тим, що при частоті, яка відповідає точці злomu, очевидно, найбільш ефективним стає якийсь інший механізм гальмування (наприклад, механізм пресинаптичного гальмування, описаний Еклсом, Костюком та Шмідтом [8], механізм слідової деполяризації — при більш високих частотах подразнення), то природно чекати, що чітка поява злomu буде залежати від більшої ефективності (в даному конкретному препараті) того чи іншого механізму гальмування. За певних умов може відбуватись перекривання ефектів, які викликаються кожним механізмом нарізно, завдяки чому злом взагалі не виявляється.

Як вказано вище, при нанесенні ритмічних подразнень на п. *por-liteus* спостерігається зниження амплітуди ПДП і встановлення її на більш низькому рівні. Встановлення стабілізації пов'язане з частотою подразнення і досягається тим швидше, чим вища частота. З графіка (рис. 4) видно зв'язок між часом встановлення стабілізації і частотою подразнення для N_1 компонента ПДП (рис. 4, Б). Як і для P_1 компонента фокального потенціалу така залежність, у діапазоні частот від 10—15 до 100—120 *гц*, описується кривою, близькою до гіперболи, тобто $T = \frac{a}{f}$ (2), де a — деяка стала, яка для N_1 компонента ПДП приблизно дорівнює $8 \cdot 10^3$, f — частота подразнення, T — час, через який, після нанесення першого подразнення ритмічної серії, настане стабілізація амплітуди відповіді. Звідси видно, що у кожній точці графіка добуток T на частоту повинен давати сталу величину. У реальному випадку є невеликі відхилення в той чи інший бік. Зв'язуючи вирази (1) і (2) можна легко одержати амплітуду стабілізованої відповіді як функції часу встановлення стабілізації. Сталу, яка характеризує залежність часу встановлення стабілізації від частоти, ми прийняли як другий параметр даного процесу.

З рис. 1 видно, що при невеликих частотах подразнення п. *por-litei* перехід амплітуди N_1 компонента ПДП (як і P_1 компонента ФП) на новий, стабілізований рівень, здійснюється по плавній кривій; при цьому час встановлення стабілізації і максимального гальмування збігається. Збільшення ж частоти подразнення (частота понад 10—15 *гц*) приводить до того, що спочатку розвивається максимальне гальмування відповіді, а потім, після деякого підвищення амплітуди потенціалу, відбувається стабілізація його (відзначається перерегулювання). Отже, залежно від частоти подразнення відбувається зміщення за фазою максимального гальмування щодо часу встановлення стабілізації. Крива, яка виражає залежність часу розвитку максимального гальмування від частоти, для N_1 компонента ПДП, у вказаному діапазоні частот, також є гіперболою, але з другим коефіцієнтом — «в» (який приблизно дорівнює $2,8 \cdot 10^3$). Слід відзначити, що коефіцієнти «а» та «б» змінюються при низьких (до 10—15 *гц*) та високих (100 *гц* й вище) частотах подразнення, а значення їх наближається одне до одного. Внаслідок цього час встановлення максимального гальмування та встановлення стабілізації збігається. Цей випадок зручний для ідентифікації потенціалів. Показником, який також може бути використаний при ідентифікації, може бути порядковий номер відповіді, на якому закінчується перехідний процес.

Особливої уваги заслуговує надзвичайно зручний для дослідження факт великої сталості розглянутих параметрів у процесі досліду. Так, при реєстрації потенціалів на кішках показано, що на протязі 48 год і навіть менше відбуваються зміни не тільки амплітуди, форми, але й латентного часу реакції. Але відношення між амплітудами відповідей, при різних частотах подразнення, а, отже, і значення описаних параметрів — практично залишались без змін. Цілком імовірно, що така сталість розглянутих залежностей може бути використана при виявленні впливу різних факторів (хімічні агенти, випромінювання, температура тощо) на об'єкт.

Висновки

1. В гострих дослідах на кішках показана стабілізація амплітуди потенціалу дорсальної поверхні і фокального потенціалу у відповідь

на ритмічні подразнення віді на стабілізований рівень.

2. Показано близькість N_1 компонента ПДП та негативної хвилі ФП, під час подразнення.

3. Припускається, що стабілізації окремих компонентів периферичного нерва (амплітуда, площа, форма тощо) можуть бути викликані змінами потенціалів. Аналогічний процес біоелектричних реакцій

1. Бейли Н.—Статистический анализ.
2. Беритов И. С., Ройтман И. С.—Физиол.
3. Костюк П. Г.—Физиол.
4. Костюк П. Г.—Физиол.
5. Максименко Л. А., Шугуров О. А.—Биофизика, 1967, 1, 1.
6. Моцный П. Е.—Физиол.
7. Моцный П. Е., Шугуров О. А.—Методы в биол. и мед. физиол., 1967, 1, 1.
8. Екклс Д. Ш., Костюк П. Г.—Физиол., 1967, 1, 12.
9. Снедекор Дж.—Статистический анализ в сельск. хоз-ве и биологии, 1968, 1, 1.
10. Bernhard C.—Acta Physiol.
11. Bernhard C., Koll—Acta Physiol.
12. Bernhard C., Widen—Acta Physiol.
13. Beswick F. B., Evans—Acta Physiol.
14. Coombs J., Curtis D.—Acta Physiol.
15. Curtis D., Eccles J.—Acta Physiol.
16. Eccles J., Fatt P., Kok—Acta Physiol.
17. Gasser H., Graham H.—Acta Physiol.
18. Hughes J., Gasser H.—Acta Physiol.
19. Lloyd D. P. C.—J. Gen. Physiol.
20. Lloyd D. P. C., Wilentz—J. Gen. Physiol.
21. Wall P. D.—J. Physiol., 1967, 1, 1.

Об изменении ритмических потенциалов при ритмических раздражениях

Кафедра физиологии человека
Днепропетровский госуниверситет

На наркотизированных кошках (N₁) компонент ПДП и негативной волны ФП, в ответ на раздражение, изучались изменения первого периода (L₁) сегмента электрограммы (ЭГ) в том же (L₁) сегменте электрограммы (ЭГ) этих потенциалов, а также потенциалов (ФП). Показано, что

на ритмічні подразнення п. poplitei і два типа переходу реакції-відповіді на стабілізований рівень.

2. Показано близький збіг деяких параметрів процесу стабілізації N_1 компонента ПДП та P_1 компонента ФП; позитивної хвилі ПДП та негативної хвилі ФП, що, можливо, свідчить про спільність їх походження.

3. Припускається, що сталі параметри, які характеризують процес стабілізації окремих компонентів ПДП і ФП, при ритмічних подразненнях периферичного нерва, в поєднанні з параметрами потенціалів (амплітуда, площа, форма, крутість росту та спаду, латентний час тощо) можуть бути використані при дослідженні спинномозкових потенціалів. Аналогічний підхід може бути корисним при дослідженні біоелектричних реакцій різноманітного походження.

Література

1. Бейли Н.—Статистические методы в биологии, Мир, 1963.
2. Беритов И. С., Ройтбак А. И.—Физиол. журн. СССР, 1947, 33, 29.
3. Костюк П. Г.—Физиол. журн. СССР, 1956, 42, 800.
4. Костюк П. Г.—Физиол. журн. СССР, 1960, 46, 9.
5. Максименко Л. А., Моцный П. Е., Подковыров А. И., Шугуров О. А.—Биофизика, 1966, XI, 1, 183.
6. Моцный П. Е.—Физиол. журн. СССР, 1955, 41, 346.
7. Моцный П. Е., Шугуров О. А.—Матер. IV Всесоюз. совещ. по применен. матем. методов в биол., Ленинград, 1964.
8. Екклс Д. Ш., Костюк П. Г., Шмідт Р. Ф.—Физиол. журн. АН УРСР, 1962, 8, 1, 12.
9. Снедекор Дж.—Статистические методы в применении к исследованиям в сельск. хоз-ве и биологии, Сельхозиздат., 1961.
10. Bernhard C.—Acta Physiol. Scand., 1953, 29, 106, 1.
11. Bernhard C., Koll—Acta Physiol., 1953, 29, 106, 20.
12. Bernhard C., Widen L.—Acta Physiol., 1953, 29, 106, 42.
13. Beswick F. B., Evanson J. M.—J. Physiol., 1957, 135, 400.
14. Coombs J., Curtis D., Landgren S.—J. Neurophysiol., 1956, 19, 5, 452.
15. Curtis D., Eccles J.—J. Physiol., 1960, 150, 2, 374.
16. Eccles J., Fatt P., Koketsu K. J.—J. Physiol., 1954, 126, 524.
17. Gasser H., Graham H.—Am. J. Physiol., 1933, 103, 303.
18. Hughes J., Gasser H.—Am. J. Physiol., 1934, 108, 307.
19. Lloyd D. P. C.—J. Gen. Physiol., 1957, 40, 3, 435.
20. Lloyd D. P. C., Wilson V.—J. Gen. Physiol., 1957, 40, 3, 409.
21. Wall P. D.—J. Physiol., 1958, 142, 1.

Надійшла до редакції
1.ІІ 1966 р.

Об изменениях потенциалов спинного мозга при ритмических раздражениях афферентного нерва

О. А. Шугуров

Кафедра физиологии человека и животных и кафедра биофизики и биохимии
Днепропетровского госуниверситета

Резюме

На наркотизированных кошках проводилось исследование поведения первого негативного (N_1) компонента потенциала дорсальной поверхности (ПДП), регистрируемого в ответ на раздражение периферического нерва (п. popliteus). Одновременно изучались изменения первого позитивного компонента потенциала, регистрируемого при помощи электрода, погруженного в серое вещество спинного мозга на глубину 1,5—2,5 мм в том же (L_7) сегменте. Производилось сопоставление характера поведения этих потенциалов, а также позитивной волны ПДП и негативной волны фокального потенциала (ФП). Показано, что при нанесении раздражения в виде серии импульсов

происходит уменьшение амплитуды как того, так и другого потенциалов, с последующим установлением ее на несколько более низком уровне. Как амплитуда стабилизированного N_1 компонента ПДП и P_1 компонента ФП, так и характер перехода на стабилизированный уровень, зависят от частоты раздражения; при частотах до 10–15 гц переход на новый уровень осуществляется по аperiodической кривой; при более высоких частотах — с перерегулированием (наблюдается первоначальное значительное торможение ответов, после чего происходит некоторое увеличение амплитуды с последующей стабилизацией). Предполагается, что угнетение потенциалов, регистрируемых в ответ на ритмическое раздражение уже при частоте 1–2 гц, обусловлено длительной депрессией, связанной с ослаблением возбуждающего действия пресинаптических окончаний [13, 20]. Дальнейшее увеличение частоты приводит к изменению характера стабилизации, что можно объяснить включением в этот процесс других механизмов торможения (например, пресинаптическое торможение [8]). В работе показана возможность установления некоторых параметров, характеризующих данный процесс. К таким параметрам можно отнести (для N_1 компонента ПДП и P_1 — фокального потенциала) тангенс угла наклона прямой, выражающей (в полулогарифмических координатах) зависимость амплитуды стабилизированного ответа от частоты; постоянные, полученные в определенном диапазоне частот, из зависимости времени установления стабилизации и времени установления максимального торможения — от частоты. Сопоставление параметров, полученных при стабилизации N_1 и P_1 компонентов, показывает близость их численного значения, что говорит в пользу предположения об общности их происхождения. Такой же вывод можно сделать, сопоставив параметры и характер перехода на стабилизированный уровень позитивной волны ПДП и негативной волны ФП.

On Changes in Potentials of the Spinal Cord on Rhythmic Stimulations of Afferent Nerve

O. A. Shugurov

Department of physiology of human and animals, and department of biophysics and biochemistry of Dnepropetrovsk State University

Summary

It was shown on anaesthetized cats that rhythmic stimulation of peripheral nerve (n. popliteus) resulted in the decrease of amplitude N_1 of CDP component and P_1 of the focal potential component registered in the same segment (output electrode was immersed into the grey matter of spinal cord at a depth 1.5–2.5 mm) in response to each stimulation in tetanic series. Later on the adjustment of amplitude on the new, more lower level is observed. The transition on stabilized level, as depending upon stimulation frequency, is of more or less complicated nature.

It is supposed that the decrease of the response amplitude at a frequency of 1–2 cycles/sec is stipulated by prolonged depression arose due to the relaxation of stimulating effect of presynaptic endings. More complicated transition of the response on the more stable level (at the stimulation frequency 10–15 cycle/sec and up) is connected with involvement of supplementary inhibitory mechanisms.

It was shown that the dependence of stabilizing response amplitude on stimulation frequency is close to exponential one; the dependence of stabilization establishment time and maximal inhibition on frequency — close to hyperbolic one. On this basis some constant parameters are assumed to use, which can be useful at studying bioelectrical processes (slope angle of the direct line expressing equation (1) in semi-logarithmic coordinates; the constants in terms of hyperbols for equation (2)). The comparison of the mentioned parameters for N_1 of NDN component and P_1 of FP component is in favour of the assumption of their common source. Similar conclusion can be drawn when comparing parameters of positive wave of CDP and negative one of FP.

Морфологічні дані пр поперекового

Л. О. Савоскіна,

Відділ фізіології і ім. О. О.

Локалізація закінчень спинного мозку вже багаторазово [30, 32, 33, 36], так і нейрони.

У методичному відділі полів аферентних волокон Наута [23] і різних його модифікацій, де генерують аксонів та їх ліній [14] гадали, що метод претермінальних аксонів Ніберг-Хансена і Бродарі можна виявити не тільки аксонів, а й синаптичних закінчень. Це метод Наута в модифікації закінчень аферентних волокон мозку становить інтерес, оскільки свідчать про наявність синапсів у ному і рубро-спінальному зв'язку вставних нейронів сегментів поперекового відділу електричних нейронів, з яких одні виступають з сенсомоторної зони кортиксу [6], треті — як сегментарні нейрони [1, 3, 6].

В зв'язку з цим визначення локалізації волокон задніх кордів — Лейдлоу в поперековому відділі особливою увагою зовнішніх нейрофізіологічних даних, які не конвергують сегментарно.

Досліди проводились на під нембуталовим наркозом (перекровий дорсальний корінь п'ять—сім діб після операції нейтральним формаліном за спинний мозок витягали, розрізали).