

С. М. Сverdlov

## Электрические потенциалы нервного узла анодонты

В статье описаны некоторые наблюдения по поводу электрической активности нервного узла анодонты (*Anodonta cygnea*), которые, как нам кажется, имеют ближайшее отношение к обсуждаемому вопросу о взаимных отношениях, существующих между медленными и быстрыми колебаниями электрического потенциала в процессах возбуждения нервной ткани.

Наблюдения производились на висцеральном ганглии, извлеченном из тела крупной ракушки вместе с двумя сравнительно длинными соединительными нервами межганглионарная коннектива) и парой коротких нервных стволиков, идущих от узла назад по нижней поверхности заднего запирающего мускула, содержащих волокна для этого мускула и мантии. Такой препарат сначала выдерживался в течение 30—60 минут в полостной жидкости животного или солевом растворе, а затем, для опыта, переносился в маленькую экранированную влажную камеру. Электрические изменения, происходящие в объекте, увеличенные двухтактным усилителем с емкостной связью, регистрировались шлейфным осциллографом. Для отведения служили хлорированные серебряные, с ватными фитильками, электроды. Для раздражения нервов применялись только одиночные индукционные удары от санного аппарата Дюбуа—Реймона.

Хорошо известно, что нервные узлы, извлеченные из тела разнообразных беспозвоночных животных, так же, как и изолированные или полностью деафферентированные части центральной нервной системы у позвоночных, обнаруживают постоянные ритмические колебания электрического потенциала. В одних случаях эти колебания по своему виду и временным отношениям совершенно подобны тем, которые сопровождают импульсы, распространяющиеся в аксонах; они или следуют друг за другом в правильном и частом (100—200 в сек.) ритме, или появляются групповыми разрядами. В других—они имеют неправильные и непостоянные очертания и меньшую упорядоченность. Но обычно быстрые и частые электрические осцилляции совершаются на фоне медленных и правильных волнообразных колебаний потенциала. Эти медленные волны (от 1 до 10—20 в сек.) в особенности типичны для электрической активности мозговой ткани позвоночных животных, характеризуя, может быть, новую черту в функциональной организации их нервной системы (активность „клеточных масс“).

Многими исследованиями была доказана зависимость такой „спонтанной“ электрической активности изолированных нервных образова-

ний от внутриклеточного обмена, химизма и физических факторов окружающей среды.

Вместе с тем эта активность подвергается глубокому изменению под влиянием волн возбуждения, вступающих в узлы (или центры) по соответствующим нервным волокнам (Adrian [10], Ten Cate [16], Бертон [3], Сverdlov [7, 8], Артемьев [1, 2] и др.).

\* \* \*

1. Если один (активный) отводящий электрод соединить с узлом, а другой расположить вблизи него на нервных стволиках, образующих задние рога узла, или на их поперечном разрезе, то обнаруживаются электрические колебания. В одних препаратах эти колебания выражены более отчетливо, в других—едва различимы. Они не обязаны раздражению или повреждению узла при препаровке. Наоборот, они лучше выражены через некоторое время после приготовления препарата и расположения его в камере на электродах и могут наблюдаться тогда в течение многих часов. Амплитуда отдельных колебаний не одинакова и в общем не велика: не больше 20—25  $\mu\text{v}$ . Продолжительность и форма их также весьма изменчивы и это, по крайней мере отчасти, связано с неоднородностью нейронного состава узла (об этом можно судить по исследованию Шульги [9]) и степени синхронности ритмических разрядов в отдельных функциональных единицах или их группах. Пример таких колебаний в „покойном“ ганглии анодонты можно видеть в записи *a* на рис. 1. На рис. 2 показано как резко может возрастать электрическая активность ганглия после отравления

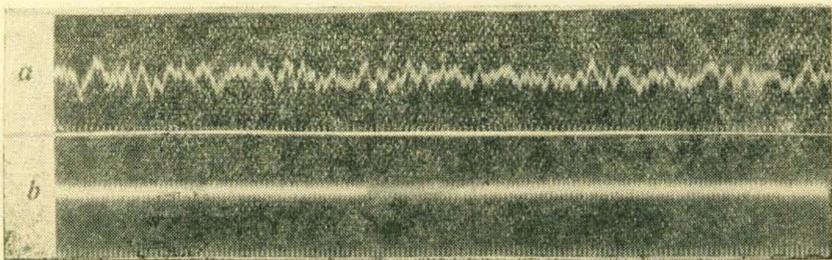


Рис. 1. *a*—запись электрической активности изолированного висцерального узла анодонты; *b*—узел убит аммиаком. Время—0,02 и 1 сек.

его вератрином. Подобные же колебания могут быть зарегистрированы и в том случае, когда оба отводящих электрода помещаются на короткие нервные стволики за узлом; но они не обнаруживаются скольконибудь ясно, если электроды накладываются на коннективу перед ним. Следовательно, электрические колебания узла отражают постоянную активность его двигательных элементов и возникновение ритмического нервного процесса, распространяющегося на периферию, что в естественных условиях должно служить поддержанию длительного тонического напряжения заднего запирающего мускула (И. П. Павлов [6]).

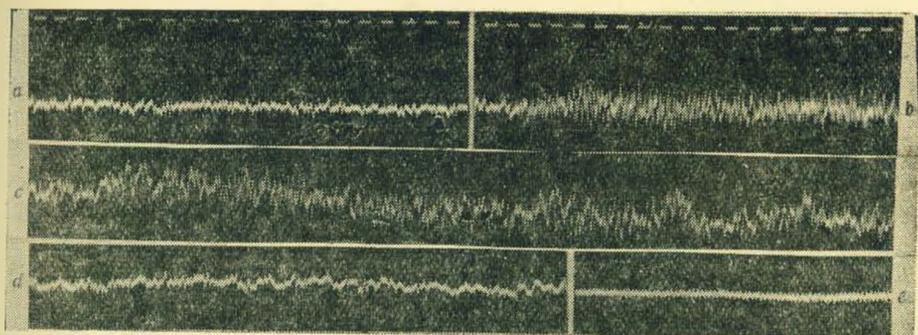


Рис. 2. Изменение электрической активности узла под влиянием вератрина: *a*—до приложения яда; *b*, *c* и *d*—в различные последовательные стадии отравления. *e*—узел убит аммиаком. Время (вверху)—0,1 сек.

2. На рисунке 3 представлена запись электрического ответа висцерального ганглия анодонты на раздражения коннективы субмаксимальным одиночным индукционным ударом (момент раздражения от-

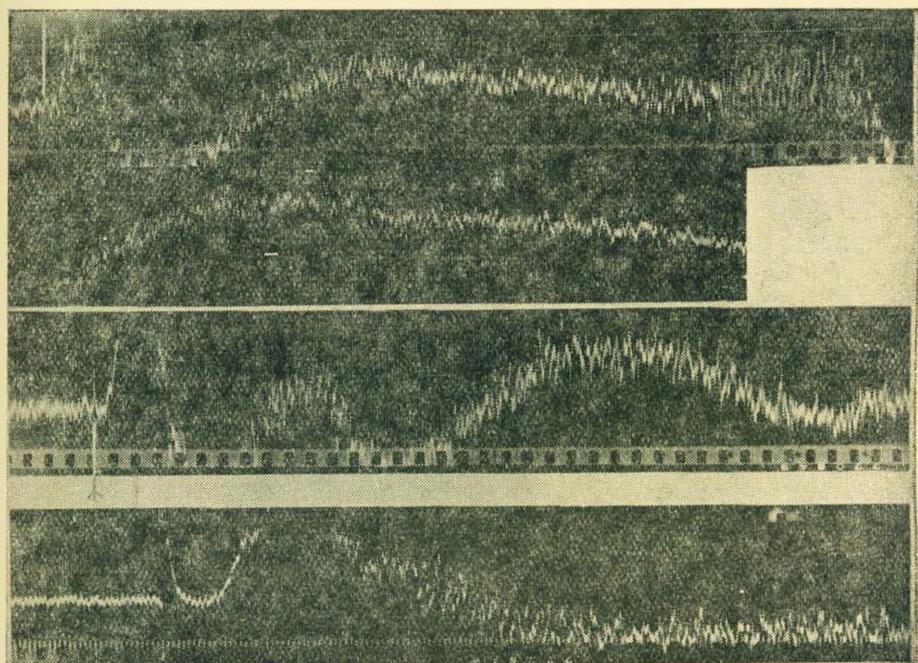


Рис. 3. Электрический ответ узла анодонты на раздражение коннективы одиночным индукционным ударом. Момент раздражения на снимках *a* и *b* обозначен стрелкой, в *c*—он отмечается петлей раздражающего тока. Зубцы перед раздражением в *c*—50-периодная наводка. Время—0,02 сек. Нижний снимок в *a*—продолжение верхнего.

мечен стрелкой). Из рисунка видно, что приблизительно через 0,12—0,15 сек. после нанесения удара, что соответствует скорости распространения возбуждения в коннективе около 0,25 м в сек., в

ганглии появляется первая *медленная волна отрицательного потенциала* продолжительностью около полусекунды, резко переходящая здесь в положительное колебание начального „покойного“ уровня потенциала в нем. Затем следуют значительно более медленные, вторая и третья волны (мы будем называть их в дальнейшем следовыми волнами). *Всякий раз на фоне развития этих медленных следовых волн резко усиливаются и те относительно быстрые (импульсные) электрические осцилляции, которые характерны для „спонтанной“ активности узла.* Можно предположить, что такое увеличение амплитуды быстрых осцилляций в ганглии—до 100—150  $\mu\text{v}$ —возникает в результате синхронизации и группирования ритмических разрядов отдельных его единиц, под влиянием раздражения ганглия через коннективу. При внимательном рассмотрении многочисленных (иллюстрирующих этот феномен) кривых действительно можно видеть такое упорядочение и появление весьма правильных колебаний с ритмом около 10 в секунду. Однако синхронизация, сама по себе, должна была бы привести (обязательно) к урежению ритма. То обстоятельство, что в наших опытах вместе с амплитудой быстрых осцилляций обычно увеличивается и общая частота их, указывает, повидному, на то, что здесь, наряду с синхронизацией, имеет место еще и действительное активирование и, может быть, вовлечение в ритмику новых единиц. Это в особенности справедливо для тех случаев активирования, когда исходный уровень „спонтанной“ активности в ганглии вообще не различим (запись *b* на рис. 3). Такие случаи правильнее рассматривать как следовые ритмические разряды импульсов, совершенно аналогичные тем, которые были описаны, например, Икклсом (Eccles [11]) в моторных нейронах спинного мозга или в клетках симпатического ганглия у кошки Лараби и Бронком (Larabee and Bronk [13]).

Другое существенное обстоятельство заключается в следующем: если время от времени, через интервалы в 2—3 минуты, посылать пробные одиночные раздражения в коннективу, то, казалось бы, при совершенно одинаковых условиях раздражения и одном и том же исходном уровне активности в ганглии ответы его на раздражение могут быть не одинаковы. Так, из рисунка 4 видно, что в пробе *a* в ответ на раздражение коннективы в ганглии появляется медленная отрицательная волна потенциала. В период ее нарастания на ней ясно выявляются и прогрессивно увеличиваются импульсные осцилляции—„пики“. Когда эта волна спадает и сменяется следовым положительным колебанием, „пики“ исчезают и восстанавливается исходный уровень активности узла. В *b* совсем другое. Здесь первая волна в начальной своей части совершенно подобна волне в *a*, но, начав убывать, она неожиданно снова нарастает, образуя вторую (следовую) отрицательную волну; тогда возникает сильнейший взрыв очень частых импульсов (за  $\frac{1}{2}$  секунды их можно насчитать приблизительно 40—45), который лишь постепенно затухает вместе с ее исчезновением и развитием положительного колебания, в этом случае чрезвычай-

чайно усиленного. Такая следовая волна отрицательности, обуславливающая наступление взрыва, может появиться с запозданием в  $1-1\frac{1}{2}$  секунды. Случается, — и это мы много раз видели, что, когда одиночное раздражение концевки вызывает в гавглии только одну простую отрицательную волну, как в *a*, тогда повторение раздражений

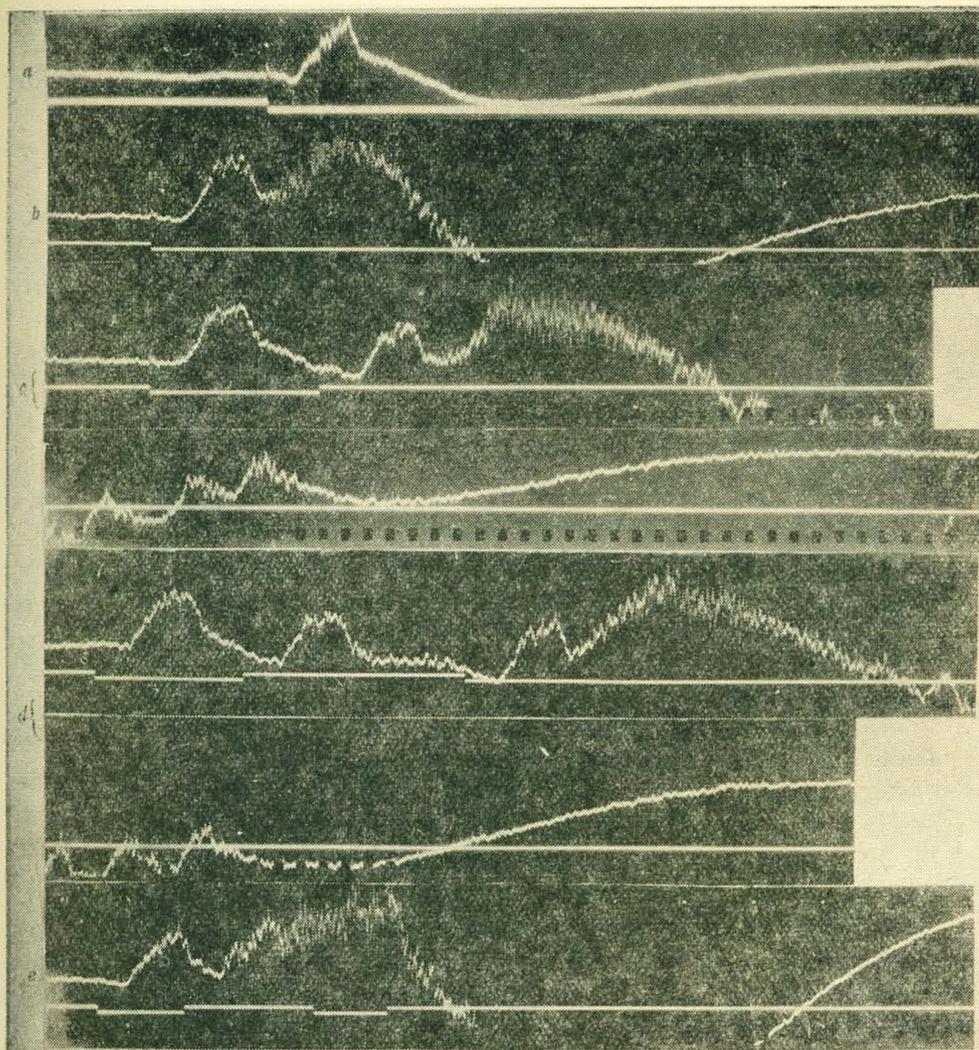


Рис. 4. Опускание и поднятие нижней линии на снимках соответствуют моментам раздражения концевки, замыкательн. и размык. инд. ударами. В *c* и *d* нижние снимки — продолжение верхних. Масштаб секунды для всех снимков.

через небольшие интервалы времени (меньше одной секунды), но еще при отсутствии суммации или суперпозиции этих волн становится достаточным, чтобы вызвать еще и следовую отрицательную волну, а вместе с ней и типичный взрыв импульсов (записи *c* и *d* на рис. 4).

Очень важно подчеркнуть, далее, что, когда появляется такой

взрыв импульсов, то не удается усилить или надолго удлинить его продолжительность нанесением в это время новых раздражений. *Скорее напротив, такие раздражения приводят только к преждевременному прекращению взрыва*, но следовая волна положительного потенциала достигает при этом необыкновенно значительного развития. Повидимому, те самые раздражения, которые вызывают взрыв импульсов в узле, при своем дальнейшем повторении благоприятствуют развитию и углублению состояния торможения, электрическим проявлением которого, как мы полагаем, является положительное колебание потенциала.

Все изложенное до сих пор можно было бы резюмировать следующим образом:

1. Одинокое раздражение межганглионарной коннективы анодонты индукционным ударом вызывает в висцеральном ганглии медленные, повторяющиеся, волнообразные колебания электрического потенциала.

2. Медленная волна отрицательного потенциала может повести к усилению уже существующей („спонтанной“) активности узла или вызвать в нем новые ритмические разряды („взрывы“) частых импульсов.

3. Существуют какие-то медленные, минутами длящиеся флуктуации в самом функциональном состоянии элементов узла, которые то облегчают, то затрудняют наступление ритмического взрыва активности после раздражения.

4. Такое облегчение может наступить также и под влиянием повторных раздражений (т. е. предшествующей деятельности).

5. Взрывы частых импульсов в узле благоприятствуют развитию в нем тормозного состояния и возникновению положительного колебания электрического потенциала.

### Обсуждение

Известно, что раздражение коннективы анодонты одиночным индукционным ударом вызывает в ней, судя по току действия, относительно простую волну распространяющегося возбуждения (Свердлов [7]). При монофазном отведении ток действия такой волны представляет отрицательное колебание продолжительностью 0,5–1,5 сек., которое обычно переходит в фазу медленно протекающего следового *положительного* колебания нервного тока; при неблагоприятных условиях и плохом функциональном состоянии препарата вместо положительного колебания обнаруживается лишь остаточная (или следовая) отрицательность, исчезающая в течение многих секунд. При регистрации тока действия коннективы шлейфным (или катодным) осциллографом (рис. 5а), в особенности вдали от места раздражения, иногда удается видеть временную дисперсию составляющих волн, сви-

детельствующую о том, что в составе коннективы есть несколько групп волокон с разными скоростями проведения. Проведение волны возбуждения через ганглий происходит, как показали наши, специально предпринятые для того опыты, с некоторой задержкой, равной приблизительно 0,02 секунды.

Учитывая только-что приведенные факты и ранее изложенные результаты наших наблюдений, можно сказать, что на одиночную волну возбуждения, вступающую в ганглий через коннективу, его клеточные элементы отвечают сложной реакцией, в которой совершенно отчетливо обнаруживаются два типа электрической активности: это, во-первых, медленные (с периодом от одной до нескольких секунд)

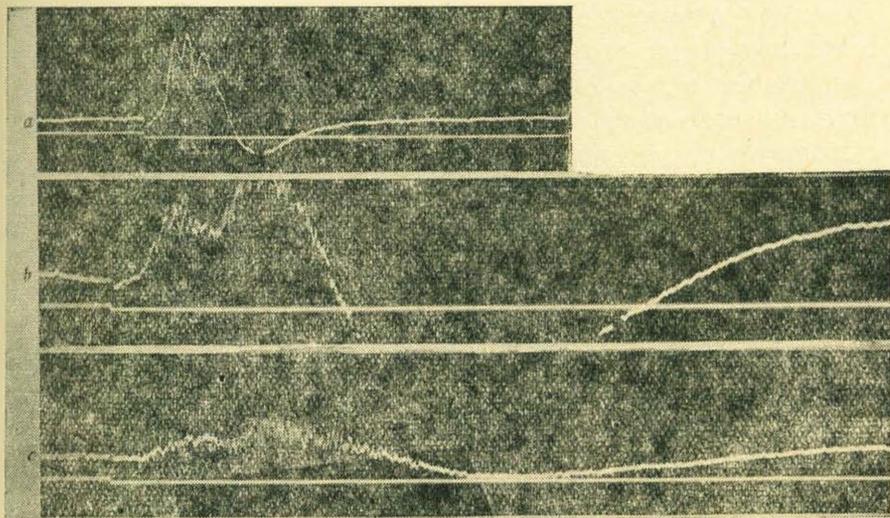


Рис. 5. *a*—ответ коннективы на раздражение ее одиночным инд. ударом (опускание нижней линии). *b*—ответ узла; *c*—ответ его задних рогов на раздражение коннективы. Один и тот же препарат.

повторяющиеся колебания электрического потенциала и, во-вторых, взрывы частых и быстрых осцилляций. Последние свидетельствуют о возникновении в ганглии залпов распространяющихся импульсов, потому что такие же залпы легко могут быть обнаружены и по ту сторону ганглия, в коротких нервных стволиках, на пути к мышце (рис. 5с). Продолжительность одного такого импульса в частом ряду их может равняться 0,01 секунды и даже меньше. Она несоизмеримо мала в сравнении с продолжительностью не только общего тока действия самой коннективы, при одиночном ее раздражении, но и отдельной, наиболее быстрой из составляющих его волн.

Если учесть, далее, что по данным Жукова [4, 5] хронаксия коннективы у анодонты равна приблизительно 100 сигмам и что нерв этот не может повторять частые раздражения, а дает в ответ на них такую же слитную электрическую реакцию, как и на одиночное раздра-

жение, то при таком сопоставлении, естественно, возникает желание видеть в ганглионарных импульсах нечто, по природе своей отличное от возбудительного процесса, распространяющегося по волокнам коннективы, и признать наличие в структуре нервной ткани анодотипа на пути к мышце, высоколабильных образований. Во всяком случае физиологический смысл описанной взрывной реакции ганглия на проходящую одиночную волну возбуждения состоит, повидимому, в том, что таким путем достигается возможность осуществления срочных и энергичных сокращений тонического запирающего мускула релаксационной кушки, который, как это известно еще по исследованиям А. Фиска [11], не способен отвечать сокращениями на раздражающее действие одиночных коротких толчков электрического тока, но реагирует на прерывистое ритмическое раздражение. Что касается медленных колебаний электрического потенциала в ганглии, то по нашим наблюдениям нельзя судить об их природе и характере распространения. Однако из того факта, что между медленными и быстрыми колебаниями существует определенная внутренняя связь и постоянное взаимодействие, следует заключить, что, повидимому, они имеют отношение к какому-то единому процессу, совершающемуся в одних и тех же клеточных элементах ганглия.

В настоящее время принято считать, что местная волна деполаризации, развивающаяся на дендритной стороне нейронов, причиняет взрыв частых распространяющихся импульсов в аксонах. Мы видели, что, в свою очередь, сам этот взрыв ведет к преждевременному ускорению медленной волны, развитию состояния угнетения и гиперполяризации.

Может быть, медленные волнообразные колебания электрического потенциала происходят в клетках ганглия постоянно и вне периода раздражения, чем и обуславливается та импульсная активность, которая характерна для его покойного состояния. Если амплитуда таких колебаний в каждой функциональной единице мала и они совершаются не в фазе для всех единиц, то в условиях наших опытов могли быть просто не отмечены регистрирующим устройством с усилителем переменного тока. Когда под влиянием раздражения эти колебания усиливаются и синхронизируются, тогда становится возможным и их обнаружение. Медленные ритмические колебания электрического потенциала, вероятно, характеризуют какие-то фундаментальные свойства нервных клеток и являются выражением первичной элементарной формы их активности, тогда как в нервных проводниках они обнаруживаются только при специальных условиях опыта. Таким образом с помощью струнного гальванометра наблюдали возникновение правильных синусоидальных колебаний электрического потенциала с периодом до 20—30 секунд на участке коннективы анодотипа после отключения его вератрином. В опытах Лемана (Lehman [15]) в диафрагмальном нерве кошки, выдержанном в течение некоторого времени в рингеровском растворе с повышенным рН, медленные повторяющиеся

колебания потенциала возникали в ответ на одиночное раздражение. Любопытно, что на фоне таких колебаний всегда появлялся и взрыв частых импульсов, совершенно так же, как в наших записях на рис. 3.

Физиологическая лаборатория  
Академии наук СССР  
Москва

Поступило 26 IV 1954 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Артемьев В. В. Первая сессия Московского об-ва физиологов, биохимиков и фармакологов. Сб. докладов, 15, 1941.
2. Артемьев В. В. Тр. Физиолог. ин-та им. Павлова, 4, 1949.
3. Беритов И. С. Тр. Тбилисского гос. ун-та им. Сталина, 27а, 29, 1945.
4. Жуков Е. К. и Стрельцова С. В. Бюлл. эксп. биол. и мед., 15, 61, 1943.
5. Жуков Е. К. Журнал общ. биологии, 7, 6, 435, 1916.
6. Павлов И. П. Pflug. Arch. 37, 6, 1835.
7. Свердлов С. М. Ученые записки Каз. гос. ун-та им. Ленина, 101, 4, 1941.
8. Свердлов С. М. Тр. Казанск. мед. ин-та, вып. 2, 31, 1943.
9. Шульга М. И. Научные записки Н.-и. ин-та физиологии при Киевском гос. ун-те им. Шевченко, 2, 183, 1947.
10. Adrian E. D. J. Physiol. 91, 66, 1937.
11. Eccles I. C. J. Neurophysiol, 1944.
12. Fick A. Beitrage z. vergl. Physiol. d. irrit. Subst. Gesam. Schr. Bd. III, 1863.
13. Larabee M. G. a. Bronk D. W. Feder. Proc. Amer. Soc. exper. Biol. 5, 60, 1946.
14. Larabee M. G. a. Bronk D. W. J. Physiol. 10, 2, 1947.
15. Lehman. Amer. J. Physiol. 119, 111, 1937.
16. Ten-Cate J., Walter W. G. a. Koopman L. I. J. Neurophysiol. 10, 223, 1947.

Մ. Մ. Սգերբույ

ԱՆՈՂՈՆՏԱՅԻ ՆԵՐՎԱՅԻՆ ՀԱՆԳՈՒՅՑԻ ԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ  
ՊՈՏԵՆՑԻԱԼՆԵՐԸ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ի Մ

Այս հոդվածում անողոնտայի ներվային հանգույցի էլեկտրական ակտիվության առթիվ արված են մի քանի ուսումնասիրություններ, որոնք ներվային հյուսվածքի գրգռման ժամանակ սերտ կապ ունեն էլեկտրական պոտենցիալի դանդաղ և արագ տատանումների միջև եղած փոխարարելություն խնդրի քննարկման հետ:

Կատարված բոլոր փորձերը կարելի է ամփոփել հետևյալ կերպ.

1. Անողոնտայի միջզանգլիոնար կոննեկտիվի կարճատև գրգռող վիճակները դանդաղաբար առաջ է բերում էլեկտրական պոտենցիալի դանդաղ, կրկնվող և ալիքաձև տատանումներ:

2. Բացասական պոտենցիալի դանդաղ ալիքը կարող է ուժեղացնել արվեն իսկ դոյուսթյուն ունեցող (սպոնտան) ակտիվությունը, կամ ին կարող է նրա մեջ առաջացնել հաճախ կրկնվող իմպուլսների նոր պիթմիկ լիցքեր:

3. Հանգույցի էլեմենտների հենց ֆունկցիոնալ վիճակի մեջ գոյություն ունեն դանդաղ, մի քանի րոպեների տևողության ֆլյուկտուացիաներ, որոնք զրգիտից հետո առաջացած իմպուլսների պայթյունը մերթ օմերթ թուլացնում, մերթ թուլացնում են:

4. Իմպուլսների՝ հանգույցի մեջ տեղի ունեցող հաճախակի պայթյունները նպաստում են նրա միջի արգելակիվող դրությանը և էլեկտրական պոտենցիալի դրական տատանումների առաջանալուն: