

ФИЗИОЛОГИЯ

А. М. Александян и Г. Г. Демирчоглян

О медленных колебаниях электрических потенциалов в зрительном анализаторе

Среди объективных методов изучения деятельности анализаторов, наряду с методом условных рефлексов, в настоящее время значительное развитие приобретает электрофизиологический анализ, основанный на регистрации биоэлектрических потенциалов, возникающих в живых тканях. Регистрация биоэлектрических явлений позволяет объективно, в динамическом аспекте, наблюдать за возникновением, развитием и прекращением физиологических процессов, в чем и состоит одно из главных достоинств электрофизиологического метода.

Изучение электрических процессов в живых системах пошло уже настолько далеко, что эти явления нашли свое практическое, клиническое применение. В этом отношении больших успехов достигла, как известно, электрокардиография и электроэнцефалография. Успешное применение в клинике находит также электроретинография.

Бесспорная практическая значимость исследований биотоков диктует необходимость глубокого и всестороннего изучения их природы и механизмов возникновения.

Большая роль в деле изучения биоэлектрических явлений принадлежит по праву отечественным ученым, среди которых необходимо, в первую очередь, отметить имена И. М. Сеченова, В. Я. Данилевского, Н. Е. Введенского, Н. А. Миславского, В. Ю. Чаговца, Б. Ф. Вериги, С. А. Тривуса, П. Ю. Кауфмана, А. А. Ухтомского, А. Ф. Самойлова, В. В. Приавдич-Неминского и др., которые обнаружили существование электрических потенциалов в центральной нервной системе и заложили основы для глубокого и широкого их изучения в правильном материалистическом аспекте.

Так, в 1875 г. В. Я. Данилевский [1] обнаружил существование колебаний электрических потенциалов в головном мозгу высших животных (собак), которые сохранялись даже тогда, когда животные находились в состоянии «физиологического покоя». Им же впервые было констатировано, что т. н. автоматические, «спонтанные» электрические колебания мозга резко изменяются под действием возбуждения органов чувств животного.

В своих работах, посвященных электрическим свойствам центральной нервной системы, В. Я. Данилевский выдвигает важнейшие вопросы о возможности изучения функций мозга при помощи электрофизиологиче-

ского метода. При этом руководящим мотивом в исследованиях В. Я. Данилевского являлось предположение о том, что «...изучение электрических явлений в головном мозгу дает возможность исследовать те объективные материальные процессы, которые представляют собой субстрат для субъективных психических явлений».

В 1872 г. И. М. Сеченов [2] впервые обнаружил существование постоянных непериодических колебаний электрической активности продолговатого мозга и предсказал важную роль этих явлений в изучении тонких механизмов возбуждения и торможения. Важно отметить, что, как отмечал И. М. Сеченов, спонтанные колебания электрической активности нервных тканей не отражают какие-то независимые от внешних влияний явления. Имея в виду биоэлектрические процессы, он писал: «Так как они происходят без всякой видимой причины, то я назову их спонтанными колебаниями тока или спонтанными разрядами. Последним именем я, однако, никак не обозначаю природу гальванического процесса, а разумею лишь взрывчатый характер его проявления».

Группа отечественных исследователей — Ларионов [3], Тривус [4], Кауфман [5], Правдич-Неминский [6] и др. провели важные, совершенные в техническом отношении работы, детально изучив характер электрических потенциалов, возникающих в центральной нервной системе.

В. В. Правдич-Неминский, исследуя электрическую активность коры мозга собак, сумел выделить 7 типов колебаний, среди которых — волны «первого порядка» частотой 10—15 в сек., волны «второго порядка» частотой 20—32 в сек., а также медленные колебания, продолжительностью 0,2—1,2 сек.

Возможность объективного и исключительно тонкого анализа жизненных процессов с помощью биоэлектрических потенциалов, а также большие успехи усилительной радиотехники, позволяющей усиливать в несколько миллионов раз самые ничтожные токи, обусловили бурное развитие электрофизиологии в наши дни. При этом, однако, необходимо отметить одно очень важное на наш взгляд обстоятельство: применение ламповых усилителей в сочетании с катодными и шлейфными осциллографами для регистрации биоэлектрических явлений, с одной стороны, очень быстро вытеснило с арены зеркальные гальванометры, которыми пользовались первые исследователи и которые характеризовались значительной инерционностью, а, с другой стороны, направило мысль в сторону изучения сравнительно частых колебаний биотоков, т. е. усилители и осциллографы открывали практически неограниченные возможности регистрации быстро меняющихся электрических явлений. При этом были выявлены и отрицательные стороны применяемых ламповых усилителей, которые, как известно, характеризуются определенной частотной характеристикой, т. е. способностью усиливать не любые колебания потенциала, а лишь определенные частоты.

Правда, применение так называемого усилителя постоянного тока могло бы позволить усиливать биопотенциалы любой частоты, вплоть до неизменяющихся во времени постоянных потенциалов или «токов покоя».

Однако практика показала, что изготовление подобных усилителей связано с огромными техническими трудностями, которые соответственно усложняются по мере увеличения коэффициента усиления прибора.

Широкое же использование усилителей переменного тока, т. е. усилителей, обладающих частотной характеристикой, резко ограничивает возможности электрофизиологов в области анализа медленно изменяющихся биоэлектрических колебаний.

Если рассмотреть современное состояние электрофизиологии мозга, то можно видеть, что основное внимание исследователей сосредотачивается на быстро изменяющихся потенциалах, которым и придается решающее значение в формировании биоэлектрической активности нервных клеток.

В связи со всем вышесказанным мы до сих пор не располагаем данными относительно, если так можно выразиться, «нижнего предела» биоэлектрических процессов, т. е. относительно медленно изменяющихся разностей потенциалов в живых тканях. Одновременно понятно, что по той же причине очень мало сделано также и в области исследования абсолютных разностей потенциалов. Работы, которые ведутся при помощи усилителей, как известно, не дают абсолютного уровня разности потенциалов между двумя исследуемыми точками или двумя отводящими электродами. Этим, несомненно, значительно сужаются возможности электрофизиолога в отношении тех выводов, к которым можно прийти. Интересно отметить, что впервые использованные отечественными исследователями для наблюдения за биоэлектрическими потенциалами, зеркальные гальванометры благодаря своим свойствам, обладают в интересующем нас вопросе определенными достоинствами, так как способны обнаруживать сколь угодно медленно меняющиеся токи (хотя и неспособны воспроизводить быстрые). Из физиологии высшей нервной деятельности нам хорошо известны особенности течения основных нервных процессов в коре мозга, где смена процессов возбуждения и торможения, их иррадиация и концентрация, явления индукции и т. д. протекают в течение времени, исчисляющегося десятками секунд и минут. Изменения электрической активности, происходящие в столь значительные отрезки времени, не могут быть уловлены обычно применяемыми осциллографическими установками. Будучи нуль-инструментом в компенсационном устройстве, зеркальные гальванометры позволяют точно определить абсолютную величину разности электрических потенциалов между двумя исследуемыми точками живой системы.

Эти обстоятельства, как нам думается, дают основание считать, что зеркальные гальванометры, впервые использованные в трудах И. М. Сеченова, В. Я. Данилевского и других, незаслуженно вытеснены из арсенала современных электрофизиологических средств, а важнейший вопрос о медленных колебаниях биоэлектрического процесса остался до сих пор по-настоящему не выясненным.

* * *

Мы поставили перед собой задачу изучить медленные колебания электрических потенциалов в зрительном анализаторе, причем в план наших исследований входило изучение электрической активности как периферических элементов зрительного анализатора — сетчатки глаза, так и центрального, т. е. соответствующего участка коры больших полушарий. В качестве основного электроизмерительного прибора был использован чувствительный зеркальный гальванометр. Нам представлялось, что этот прибор наиболее подходит для данных целей, т. е. способен улавливать весьма слабые и, что самое главное, медленные изменения биопотенциалов.

Для проведения опытов была собрана специальная гальванометрическая установка, включавшая два зеркальных гальванометра (чув. $10-10^{-10}$ А. период 10 сек.), два компенсационных устройства и фотокамера для записи колебания токов на фотобумагу. Все опыты проводились на кроликах, вначале под уретановым наркозом. Однако впоследствии мы отказались от наркоза и вели эксперименты над бодрствующими животными. Кролик фиксировался в станке. Голова укреплялась головодержателем. Затем делалось трепанационное отверстие в черепе на уровне зрительной зоны коры. В качестве отводящих электродов применялись неполяризующиеся электроды Дюбуа-Реймона, оканчивающиеся влажными фитильками, смоченными в физиологическом растворе. Одна пара электродов располагалась на глазном яблоке (роговице и склере), другая на вскрытом участке коры (кора и кость). Таким образом, одна система электродов отводила в гальванометр биопотенциалы, образующиеся в сетчатке глаза, а другая — соответственно в другой гальванометр — биопотенциалы мозга. Это давало возможность или отдельно наблюдать и регистрировать электрические реакции центрального и периферического участков зрительного анализатора, или совместно, что и было сделано в ряде опытов.

В настоящем сообщении мы ограничиваемся изложением результатов первых опытов, свидетельствующих о существовании в коре мозга медленных изменений электрической активности. Данные же о физиологической значимости этих процессов представляют предмет последующих исследований.

В опытах с изолированным отведением потенциалов сетчатки оказалось, что в темноте, между роговицей и каким-нибудь участком склеры имеется разность потенциалов, исчисляемая в несколько mV , которая более или менее стабильно удерживалась на данном уровне. При внезапном освещении глаза возникает резкое колебание этой исходной «темневой» разности потенциалов в сторону ее увеличения. Иначе говоря, возникает электрическая реакция сетчатки (ЭРГ). Вследствие инерционности гальванометр не может воспроизвести все фазы электроретинограммы (волны а, в, с, d), а регистрирует лишь наиболее медленную ее составляющую в виде волны — с. На рис. 1 представлена запись электроретинограммы

кролика, произведенная при помощи зеркального гальванометра. Таким образом, при гальванометрической регистрации мы видим наличие в биоэлектрическом эффекте сетчатки медленного потенциала — волну — с.

Если периферический участок анализатора — сетчатка глаза — дает

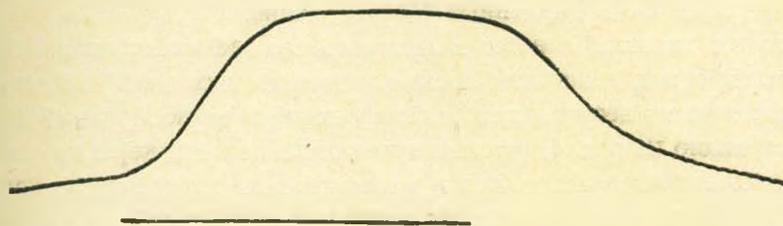


Рис. 1. Верхняя кривая — электроретинограмма, нижняя — отметка светового стимула. Точки — время в секундах.

довольно стандартную электрическую реакцию в виде определенных быстрых и медленных волн, составляющих электроретинограмму, то биоэлектрический процесс в центральном элементе анализатора гораздо сложнее и разнообразнее.

На рис. 2 представлена запись электрических колебаний в затылочных долях коры мозга кролика. Из кривой легко видеть, что электрическое состояние данного участка коры подвержено непрерывным изменениям, которые не являются периодическими, а носят более сложный характер.

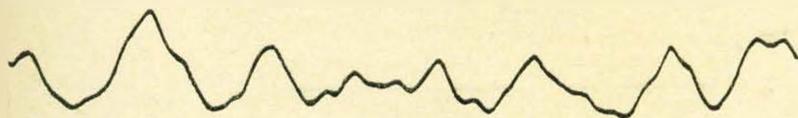


Рис. 2. Запись электрических потенциалов с затылочной доли коры мозга. Точки — время в секундах.

На рис. 3 представлены записи биоэлектрических потенциалов, регистрируемых с двух соседних участков коры мозга, расположенных друг от друга на расстоянии 4—5 мм. Как видно из приведенных кривых, электрические процессы, идущие в двух соседних точках коры, расположенных

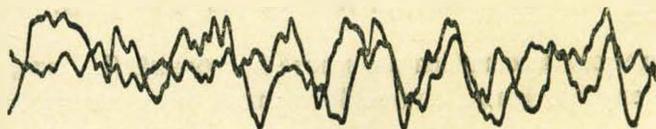


Рис. 3. Запись электрических потенциалов с двух соседних участков коры мозга. Точки — время в секундах.

в зрительной области, могут в отдельные моменты изменяться совершенно одинаково, как бы повторяя друг друга; в другие моменты времени два электрических потенциала развиваются совершенно независимо, колебания в одной точке не имеют ничего общего с колебаниями в другой. И, наконец, имеются периоды, когда электрический процесс в одном пункте, как бы зеркально отображает процесс другого, соседнего участка.

Большой интерес представляет изучение изменений электрической активности анализатора под действием адекватного раздражения, т. е. светового. При этом если мы регистрируем электрическую активность периферии, т. е. сетчатки глаза, то, как уже указывалось, действие света ведет к возникновению типичной реакции — в виде электроретинограммы, имеющей быстрые и медленные составляющие.

Что же касается ответов в центральных элементах анализатора, то наступающие под действием света изменения исходной электрической активности носят несравненно более сложный и разнообразный характер.

Как видно из рис. 4, реакция зрительной области коры на освещение ретины может выразиться или в возникновении интенсивного колебания разности потенциалов, длящегося несколько секунд (а), или в усилении

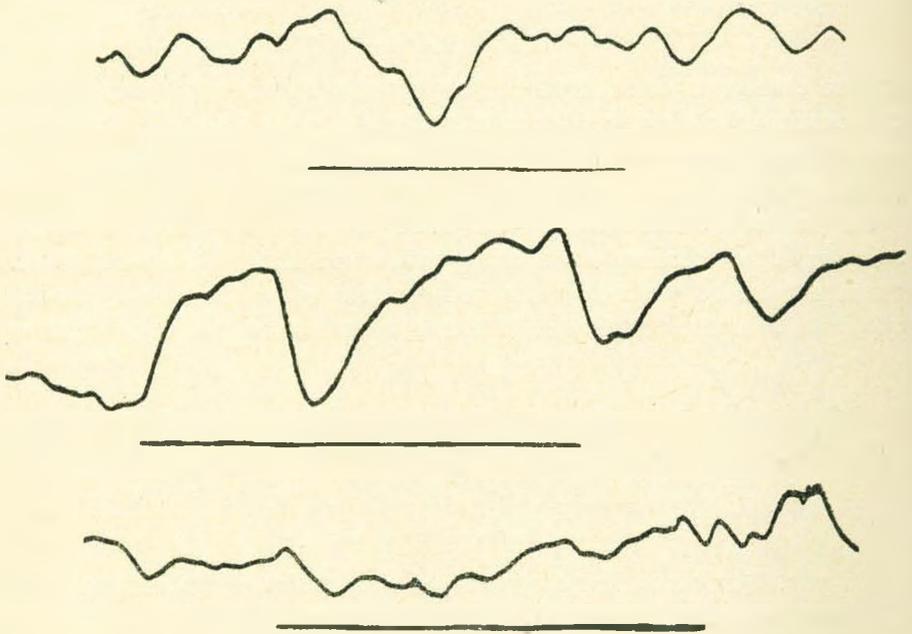


Рис. 4. Верхняя кривая — запись колебаний электрических потенциалов с зрительной области коры, нижняя — отметка светового стимула. Точки — время в секундах.

по амплитуде уже имевшихся в темноте колебаний (b), или, наконец, наблюдались случаи, когда видимой ответной реакции вообще не наступало (c).

Аналогичные результаты, свидетельствующие об изменениях медленных биопотенциалов, были получены также и в опытах, когда в гальванометры отводились процессы с двух близлежащих участков коры, зрительной зоны (рис. 5).

После того, как была установлена электрическая реакция периферического и центрального отделов анализатора мы приступили к другой серии опытов, в которой одновременно регистрировалась электрическая активность сетчатки и соответствующего участка коры мозга. Этот вариант

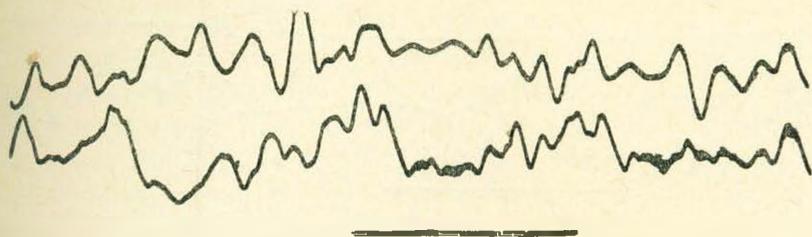


Рис. 5. Верхние две кривые — запись электрических потенциалов с двух соседних участков зрительной зоны коры мозга. Нижняя — отметка светового стимула. Точки — время в секундах.

опытов показал, что при адекватном световом раздражении можно наблюдать определенные изменения в анализаторе.

На рис. 6 представлены результаты двух типичных опытов, в которых наблюдается явная реакция на периферии и в центре (а), или же при явной реакции на периферии, отсутствие видимого ответа в коре мозга (б).

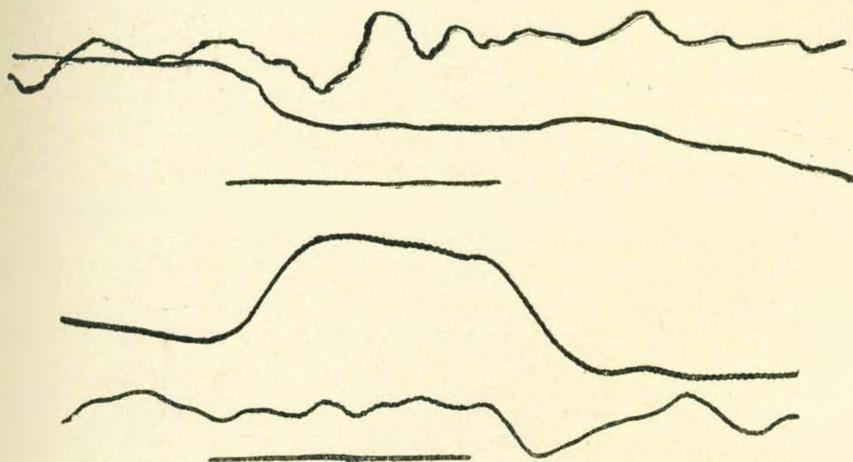


Рис. 6. а — верхняя кривая — запись электрических потенциалов коры мозга, следующая кривая — электроретинограмма (направление реакции в противоположную сторону из-за необычного присоединения полюсов). Нижняя — отметчик светового стимула. в) верхняя кривая — электроретинограмма, следующая кривая — запись электрических потенциалов коры мозга, нижняя — отметчик светового стимула. Точки — время в секундах.

На рис. 7 представлены записи биопотенциалов и коры мозга при звуковом раздражении. Виден тормозной эффект в зрительной зоне коры при отсутствии эффекта в сетчатке.

Для выяснения вопроса о том, насколько правильно отражают наши записи истинные колебания потенциалов мозга, следует отдельно рассмотреть ритмические и неритмические колебания биотоков. Что касается первых — ритмических колебаний, то очевидно, что зеркальный гальванометр может воспроизвести правильно чередующиеся колебания электри-

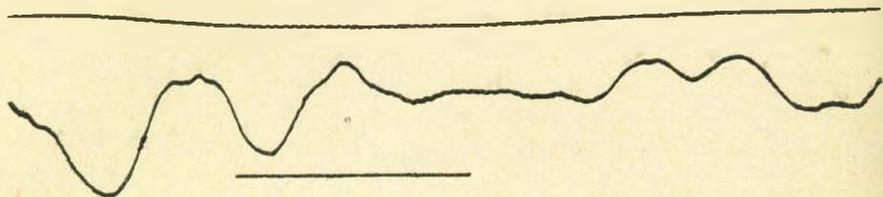


Рис. 7. Верхняя кривая — элетроретинограмма. Вторая — запись электрических потенциалов в зрительной зоне коры. Нижняя — отметка звукового стимула. Точки — время в секундах.

ческого потенциала сравнительно небольшой частоты, при этом на кривой электрограммы отдельные волны будут тем более выражены, чем меньше частота и чем больше амплитуда колебаний электрического потенциала. При высокой частоте и при незначительной амплитуде колебаний потенциала отдельные волны сольются, и электрограмма будет выглядеть как сплошная линия. Поэтому ритмические колебания, наблюдаемые на представленных кривых, безусловно следует рассматривать, как истинные колебания электрического потенциала в коре мозга.

Сомнения относительно истинности ритмических колебаний могут возникнуть лишь только в том случае, когда период наблюдаемых колебаний будет равен периоду собственных колебаний зеркального гальванометра. Если на электрограмме в этом случае волны будут носить затухающий характер, тогда можно думать, что за исключением начального импульса остальные колебания отражают свойства зеркального гальванометра, в противном случае их следует рассматривать, как истинные колебания потенциала.

Что касается не ритмических колебаний, то здесь дело обстоит несколько сложнее.

Можно было думать, что отдельные отклонения зайчика гальванометра вызваны суммацией более частых импульсов. Однако если это допущение может быть действительным для отдельных, сравнительно непродолжительных отклонений, то в отношении длительных и стойких отклонений зайчика гальванометра оно вряд ли может быть приемлемым, потому, что частые колебания состоят как из положительных, так и отрицательных колебаний, и трудно допустить, что происходит суммация лишь одной фазы колебания потенциала.

Практически же, поскольку в работе с зеркальным гальванометром нас интересуют, в первую очередь, медленные колебания потенциала, продолжительные и стойкие изменения потенциала, обнаруживаемые гальванометром, равно как медленные ритмические волны вне всякого сомнения суть истинные колебания электрического потенциала. Что же касается формы наблюдаемых отклонений, то известно, что и обычно применяемые осциллографы, улавливающие колебания потенциала, происходящие в промежутке времени равном одной или, в лучшем случае, половине секунды, значительно искажают формы кривых. Более медленные колебания потенциала осциллографом обычно не улавливаются, тогда как зеркальный гальванометр наиболее пригоден для этой цели.

Представленные на наших кривых электроэнцефалограммы показывают, что в коре мозга имеют место медленные колебания потенциала, в том числе и ритмические, с периодом колебаний равном от 2—3 до 20 секунд и более. Физиологическая природа и значение этих медленных колебаний потенциала остаются невыясненными, потому впервые предпринятые в этой области исследования первыми отечественными электрофизиологами должны быть продолжены.

Институт физиологии
АН АрмССР

Поступило 26 I 1954 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Данилевский В. Я. Первые отечественные исследования по электроэнцефалографии, Медгиз, 1949.
2. Сеченов И. М. Там же.
3. Ларионов В. Е. Там же.
4. Тривус С. А. Там же.
5. Кауфман П. Ю. Там же.
6. Правдич-Неминский В. В. Там же.

Ա. Մ. Ալեքսանյան, Հ. Գ. Դեմիրչյուլյան

ԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ՊՈՏԵՆՑԻԱԼՆԵՐԻ ԴԱՆԴԱՂ ՏԱՏԱՆՈՒՄՆԵՐԸ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ԱՆԱԼԻԶԱՏՈՐՈՒՄ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Գանդուղեղի գործունեության ուսումնասիրման օրյեկտիվ մեթոդների թվում, պայմանական սեֆլեքսների հետ մեկտեղ, ներկայումս մեծ զարգացում է ստանում էլեկտրոֆիզիոլոգիական մեթոդը: Լավ հայտնի է բավական տարածված էլեկտրոէնցեֆալոգրաֆիայի մեթոդը, որը լայն կիրառում է դուել թե՛ հետազոտական և թե՛ պրակտիկ բժշկության նպատակների համար: Սակայն էլեկտրոէնցեֆալոգրաֆիայում կիրառվող ուժեղարարները թույլ են առլիս զբանցել միայն էլեկտրական պոտենցիալների արագ փոփոխությունները, իսկ ինչ վերաբերում է էլեկտրական պոտենցիալների դանդաղ տատանումներին, ապա նրանք հետազոտողների տեսադաշտից դուրս են մնացել: Ճիշտ է, բիոպոտենցիալների դանդաղ տատանումները կարելի է գրանցել հաստատուն հոսանքի ուժեղարարների օգնությամբ, որոնք կարող են ուժեղացնել և գրի առնել պոտենցիալների զանազան հաճախականության տատանումներ ընդհուպ մինչև ամենազանգաղները: Սակայն նման ուժեղարարների պատրաստումը կապված է որոշ դժվարությունների հետ: Բիոպոտենցիալների դանդաղ տատանումների ուսումնասիրության համար մենք որոշեցինք օգտագործել հայելիափոր գալվանոմետրը, վերջինս ունի այն առավելությունը, որ կարող է երևան բերել բիոհոսանքների ցանկացած դանդաղության տատանումները, իսկ նրա թերությունն այն է, որ լինելով իներցիոն գործիք, բնույնակ չէ վերարտադրելու պոտենցիալների արագ տատանումները:

Նկարագրված փորձերից երևում է, որ գանգուղեզի կեղևում տեղի են ունենում էլեկտրական պոտենցիալների դանդաղ տատանումներ, նույն թվում նաև ռիթմիկ տատանումներ, որոնց ժամանակաշրջանը հասնում է 20 և նույնիսկ ավելի վայրկյանի: Ընդ որում ուղեղի կեղևի զանազան կետեր դրսևորում են զանազան հաճախականության և ամպլիտուդի պոտենցիալներ:

Այդ գանգաղ տատանվող պոտենցիալների ֆիզիոլոգիական նշանակությունը մնում է անհայտ: Ուստի այն հետազոտությունները, որոնք ձեռնարկված են եղել առաջին հայրենական էլեկտրոֆիզիոլոգների կողմից (Սեչենովի, Գանիլևսկու, Լվեդենսկու և ուրիշների) պետք է շարունակվեն: