

В. С. МИРЗОЯН, Р. Б. ГРИГОРЯН

ИССЛЕДОВАНИЮ РАЗВИТИЯ ЭРГ В ОНТОГЕНЕЗЕ У КРОЛИКОВ

Вопрос о месте возникновения ЭРГ, несмотря на наличие большого экспериментального материала, остается нерешенным. Как известно, существует компонентная теория происхождения ЭРГ. По представлению Гранита [5], ЭРГ рассматривалась как результат взаимодействия трех процессов, т. е. как сумма компонентов (РІ, РІІ, РІІІ), выраженных у животных по-разному при различных функциональных состояниях.

По мнению Демирчоглына [1], ЭРГ, возникающая в ответ как на сильные, так и на пороговые раздражения сетчатки, тесно связана с метаболизмом ткани и фотохимической рецепцией, резко изменяется или совершенно исчезает при нарушениях обмена веществ. Функциональное значение электрического потенциала в сетчатке, вероятно, связано с активацией волокон зрительного нерва, особенно при включении и выключении света или быстрой смене его интенсивности.

Для выяснения места возникновения электрических потенциалов сетчатки глаза большое значение приобретает изучение развития ЭРГ в онтогенезе и филогенезе животных, при сравнении этих данных с последовательным формированием структуры и функции сетчатки.

В исследованиях [2] было показано, что до 7-дневного возраста крольчат в глазу не наблюдается электрических реакций на освещение. У 15—17-дневных кроликов электроретинограмма оказывается выраженной и сходной с ЭРГ взрослых животных. В ЭРГ 12—22-дневных кроликов присутствуют и хорошо выражена также волна «С».

Мирзояном [3], Ван Гофом и др. [4] доказано, что первый электрический ответ сетчатки на световое раздражение у морских свинок проявляется в первые же часы после рождения. Развитие ЭРГ (постнатальный период) происходит по этапам, начиная с их внутриутробной жизни. Нами также доказано, что динамика развития ЭРГ в онтогенезе с правого и левого глаза у одной и той же морской свинки симметрична.

В настоящей работе делается попытка путем более подробного анализа данных ЭРГ определить ход последовательного развития электрической реакции сетчатки в онтогенезе у кроликов, с измерением величины волны «Б» при световой и темновой адаптации, под воздействием световых и темновых стимулов разной длительности и интенсивности.

Методика. Изучение ЭРГ было проведено на 6 группах (40 кроликов) в онтогенезе, начиная с первого дня рождения и до взрослого

возраста разного помета. Как известно, кролики рождаются слепыми, поэтому в первые дни мы производили оперативное раскрытие век.

Для изучения ЭРГ был использован двухканальный чернилопишущий электрокардиограф (модель 047), 2-х, 4-х и 8-канальные чернилопишущие электроэнцефалографы типа 4-ЭЭГ-1 и МБ-5202.

Кролики фиксировались на специальном станке с головодержателем. Неподвижность открытых век обеспечивалась векорасширителем. Роговица анестезировалась несколькими каплями 1% раствора дикаина. Для отведения ЭРГ применялись серебряные и платиновые электроды и специально изготовленные контактные линзы разных размеров. Индифферентный электрод помещался на лбу, активный—на роговице. В качестве светового раздражителя животных служил белый свет (160 лкс), электронная вспышка блица и фтостимулятора с интенсивностью 0,014—1,4 джоуль. Включение и выключение световой вспышки производилось при помощи диафрагмального затвора фотоаппарата.

Рядом с глазом помещался фотодиод для регистрации световых стимулов. Фтостимулятор имеет устройство для регистрации световых стимулов. ЭРГ регистрировалась в условиях темновой и световой адаптации. Все животные жили в одинаковых условиях ухода и клеточного содержания.

Результаты. Наши прежние и настоящие наблюдения показывают, что прозревание глаз у кроликов наступает на 7—12 день и совпадает с возникновением первых электрических ответов сетчатки.

Полученные данные у кролика № 1 показали, что первая электрическая реакция на свет интенсивностью 160 люкс появляется на 8-ой день. Величина волны «Б»—50 мкв. На 12-ый день она доходит до 100 мкв, а на 15-ый—до 200 мкв. Кроме волны «Б», хорошо заметна волна «А». На 21-ый день волна «Б» равняется 300 мкв, притом резко уменьшается волна «А». На 24-ый день ЭРГ становится нормальной с появлением хорошо выраженных волн «А», «Б» и «С»: величина «Б» волны равняется 350 мкв. Сходная закономерность наблюдается как в левом, так и в правом глазу (рис. 1).

Как видно из кривой рис. 2, у этого кролика развитие ЭРГ, в частности волны «Б», происходит постепенно, на 50-ый день достигает предельного уровня и сохраняется на этом уровне.

Почти такая же картина наблюдается в развитии ЭРГ у кролика № 2. На 7-й день появилась волна «Б», равная 50 мкв, на 11-й день она равнялась 100 мкв. На 14-й день волна «Б» доходит до 200 мкв, при этом колено «Б» становится резким и образует острый угол, не заметный в более раннем возрасте. На 18-й день хорошо выражаются также волны «А» и «С», а волна «Б» равняется 300 мкв. На 23-й день ЭРГ становится нормальной, с хорошо выраженными волнами «А», «В», «С» и «Д». Высокий уровень величины волны «Б» наблюдается в 40-дневном возрасте, он доходит до 500 мкв. Через 5 месяцев картина ЭРГ такая же, как у контрольных кроликов.

Аналогичная картина была у других кроликов (рис. 3). Кроме хорошо выраженной волны «Б», явно заметна волна «С» на 20-й день, особенно хорошо выражается на 48—60-й день и в конце концов становится нормальной. Разницы между развитием ЭРГ не было. На рис. 4 хорошо

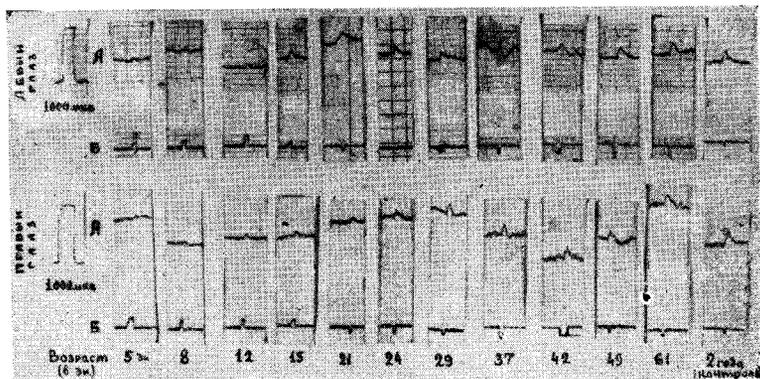


Рис. 1. Развитие электроретинограммы кролика (№ 1) в онтогенезе. Запись на электрокардиографе: Скорость 25 мм/сек. А — ЭРГ; Б^в — включение („он“) и выключение („офф“) света (160 люкс).

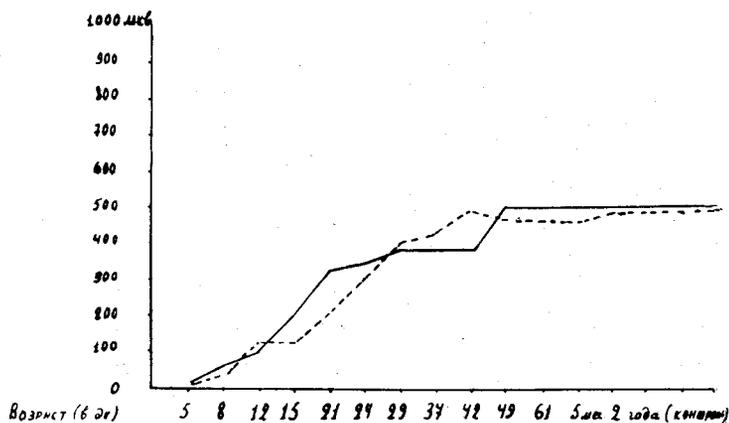


Рис. 2. Развитие ЭРГ кролика (№ 1) в онтогенезе по кривой (в мкВ). — левый глаз, - - - правый глаз.

выражено развитие ЭРГ кролика № 4 в онтогенезе, у которого максимум волны «Б» появляется на 41-й день, после чего наблюдается замедление развития. По среднерупповым данным, ЭРГ представляется в следующем виде: в левом глазу до 10-го дня волна «Б» составляет 120 мкВ, через 15 дней—210 мкВ, на 20-й день—280 мкВ, 25-й—355 мкВ, 30-й—412 мкВ, 40-й—432 мкВ, 50-й—440 мкВ, 60-й—470 мкВ, на пятый месяц—550 мкВ (рис. 5).

В правом же глазу ЭРГ в среднем представляется в следующем виде: до 10-и дней—100 мкВ, на 15—190 мкВ, 20-й—255 мкВ, 40-й—450 мкВ, 50-й—430 мкВ, 60-й—480 мкВ, на пятый месяц—480 мкВ, а у контроля—440 мкВ (рис. 5 а).

При подаче длительного светового стимула у пятидневных крольчат ЭРГ не обнаруживалась, у 12-дневных хорошо заметна волна «Б» при включении света, на 15-й день заметны волны «А», «Б», и появляются признаки волны «С», на 24-й день заметны волны «Б», «С» и «Д»,

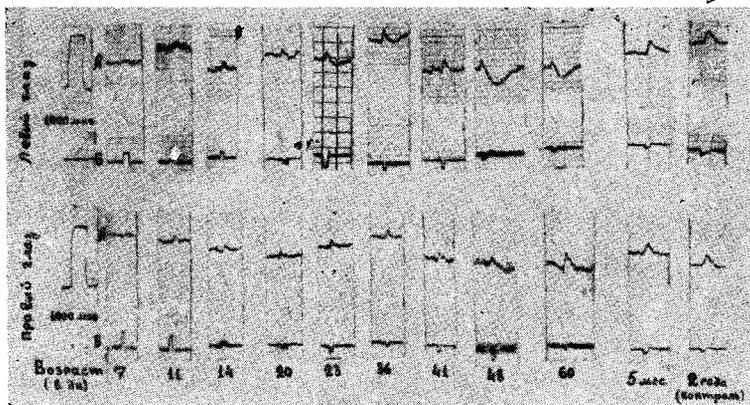


Рис. 3. Развитие ЭРГ кролика № 4 в онтогенезе. А — ЭРГ. Б — „ОН“ и „ОФ“ света (160 люкс). Скорость 25 мм/сек.

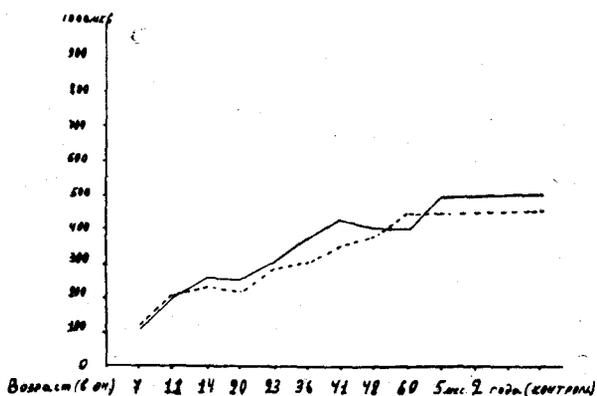


Рис. 4. Развитие ЭРГ кролика № 4 в онтогенезе по кривой (в мкв). — левый глаз, — — — правый глаз.

на 37-й день уже хорошо формируются волны «А» и «С», а на 42—49-ый дни ЭРГ становится нормальной со всеми четырьмя компонентами (рис. 6).

У взрослых кроликов в течение 1—2 месяцев запись ЭРГ (на 8-канальном электроэнцефалографе) велась через 1—2 дня и носила почти однотипный характер. Среднеарифметические данные в мкв-ах в виде кривой представлены на рис. 7. Как видно из этих кривых, у интактных взрослых кроликов величина волн «А», «В» и «С» ЭРГ разная, в прямой зависимости от интенсивности светового раздражителя. Так, например, при стимуляции 0,014 дж. волна «+В» составляет 100 мкв, при 0,068—250 мкв, при 0,45 дж. волна достигает своей максимальной вели-

чины—1100 мкв, а при более интенсивном свете (1,40 дж) она уменьшается до 600 мкв.

Волна «—В» не всегда учитывается в составе ЭРГ, она начинает появляться при более интенсивных световых раздражениях. В нашем

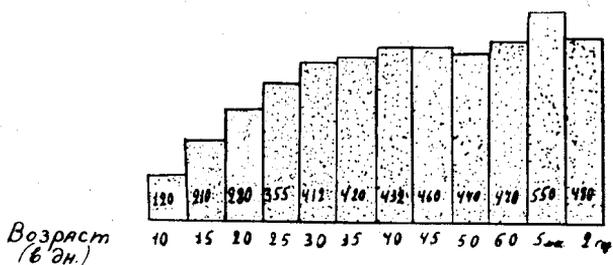


Рис. 5.

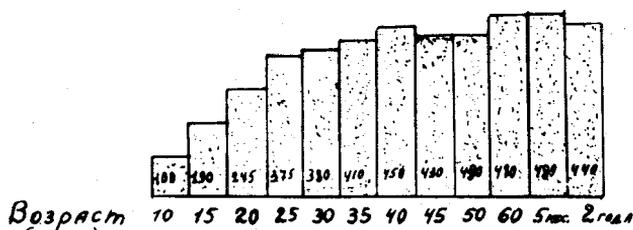


Рис. 5а.

Рис. 5 и 5а. Развитие ЭРГ у группы кроликов в среднем по диаграмме (в мкв), рис. 5 — левый глаз, рис. 5а — правый глаз.

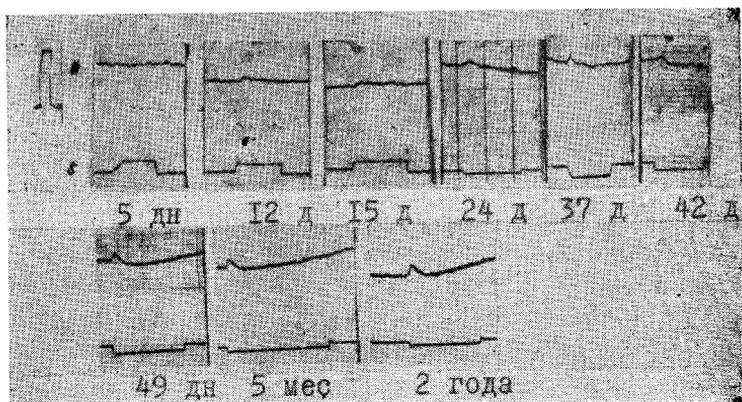


Рис. 6. Развитие ЭРГ кролика № 7 в онтогенезе при длительном световом раздражении. А — ЭРГ, Б — „ОН“ и „ОФФ“ света.

примере при 0,27 дж. и 1,40 дж. достигает максимальной величины—1100 мкв, а волна «А» появляется при 0,68 дж. и достигает максимальной величины—400 мкв при 1,40 дж. Причем, эта картина сокращенных реакций наблюдается ежедневно с незначительными колебаниями величины волны (± 50 —100 мкв). На том же рисунке в виде кривой представлена длительность отдельных волн, где отчетливо видна медленность волны «С» и «+В». Интересно отметить, что при слабых стимулах света длительность волн «А», «В» и «С» очень маленькая: при 0,016 дж. она равна 1—2 мсек, а при 1,40 дж. доходит до 1—1,5 мсек. Эта зави-

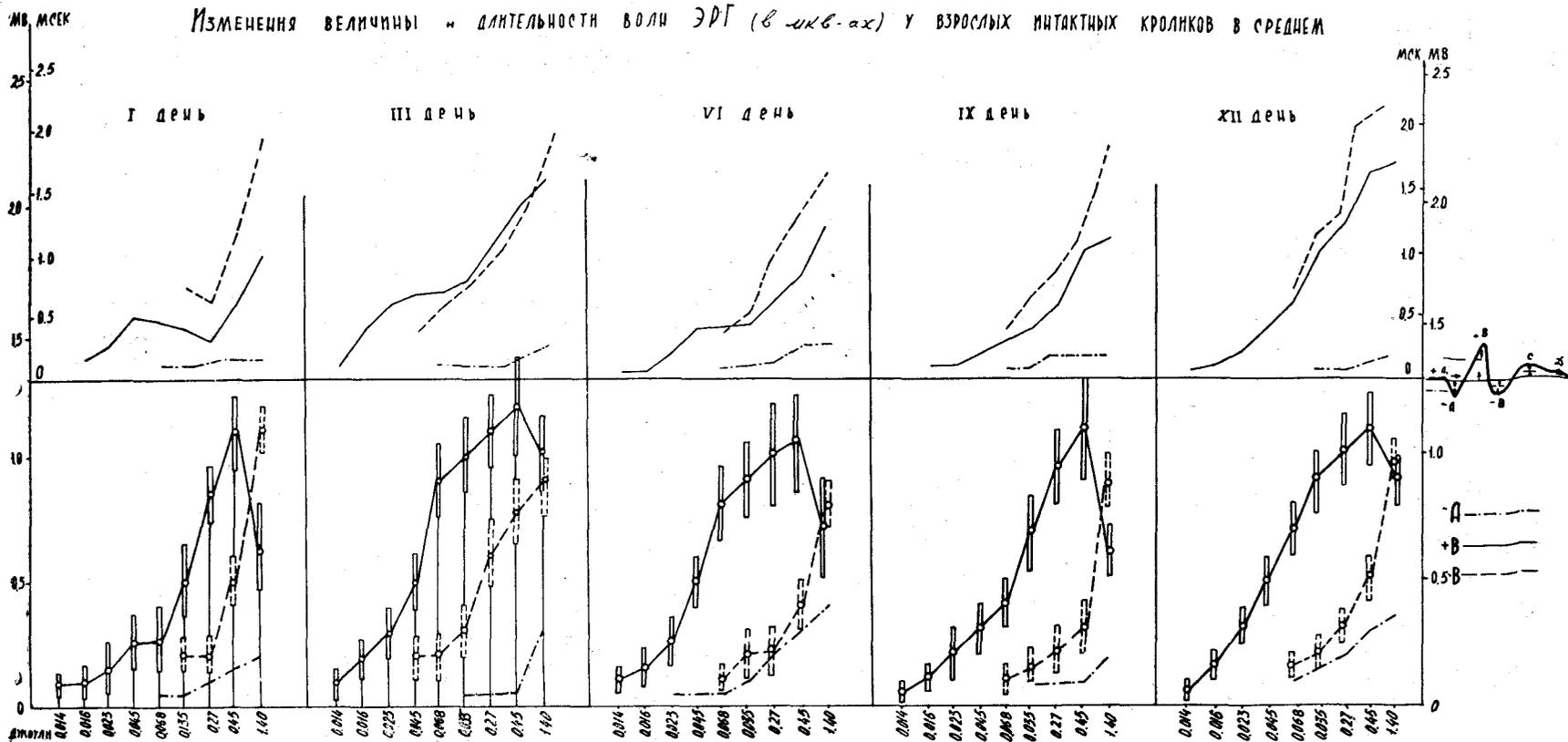


Рис. 7. Изменения величины и длительности волн ЭРГ (в мкв) у взрослых кроликов в среднем. (Данные по 8-канальному энцефалографу).

симость постоянно наблюдается у всех индивидуумов. Из диаграмм рис. 7 видно, что у групп взрослых кроликов отмечается тенденция постепенного увеличения волны «А» и «В», параллельно с нарастанием интенсивности света.

Обсуждение полученных результатов. Судя по срокам возникновения ЭРГ, раньше всего, как ответная реакция на световое раздражение, появляется волна «+В». Причем амплитуда этой волны постепенно увеличивается и достигает максимальной величины у взрослых кроликов. Отсюда видно, что волна «+В» в процессе формирования функции зрения меняется и становится показателем функционального сдвига для данного вида животного.

В некоторых случаях по форме ЭРГ имели возможность приблизительно определить возраст животного. Действительно, в ЭРГ по возрастам отмечается минимум и максимум величины амплитуды второго компонента.

Интересно отметить, что на 6-й день после рождения крольчат изменения интенсивности света (даже усиление) все-таки для первого биоэлектрического ответа никакого значения не имеют. По нашим данным, оба глаза развиваются и функционально формируются в одинаковых сроках, т. е. они симметричны.

Важное значение имеет характер изменения ЭРГ в зависимости от интенсивности освещения и возраста животных. При малых интенсивностях (0,014, 0,016 джоулях) наблюдается едва заметная ЭРГ, между тем, при 0,45 дж. у всех кроликов, как правило, имеется максимум величины амплитуды «+В» волны. Но эта сопряженная зависимость наблюдается до определенного предела и при более больших джоулях (1,40): во многих случаях сетчатка глаза проявляет относительно слабую реакцию, т. е. имеет место явление пессимума по Введенскому. При онтогенетическом сравнении развития функции сетчатки с эффектом постепенного увеличения интенсивности света нами было отмечено, что по мере развития организма усиливается ответная реакция сетчатки глаза на свет. Причем, изменения ЭРГ по форме и амплитуде колебаний волн в зависимости от интенсивности действия светового раздражения и возраста животных оказываются почти одинаковыми. Это дает основание предполагать, что светочувствительная способность сетчатки глаза у кроликов развивается в постнатальном периоде жизни под влиянием светового фактора внешнего мира.

В ы в о д ы

1. Возникновение первой электрической ответной реакции сетчатки совпадает с началом прозревания глаз крольчат на 7—12 день.
2. Развитие ЭРГ кроликов происходит постепенно, начиная с 6-го дня постнатальной жизни до 5-ти месячного возраста (от 50 мкв до 600 мкв).

3. Величина волны «Б» обычно достигает максимума на 40—42 день.

4. Развитие ЭРГ протекает в трех этапах: в первом отмечено расширение волны «Б», с 12-го дня сокращение длительности волны «Б», выраженность волн «А» и «Б», с 20-го дня ЭРГ приобретает нормальную форму, с хорошо выраженными четырьмя компонентами.

5. Динамика развития ЭРГ левого и правого глаза у одного и того же кролика почти симметрична.

6. У взрослых интактных кроликов ежедневная регистрация ЭРГ в течение 1—2 месяцев показывает небольшое колебание величины амплитуд отдельных компонентов, где при развитии интенсивности света повышается также уровень волн «А», «В» и «С».

Лаборатория зрительной рецепции
АН АрмССР

Поступило 5.II 1968 г.

Վ. Ս. ՄԻՐԶՈՅԱՆ, Ռ. Բ. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

**ԱԶՔԻ ՅԱՆՅԱԹԱՂԱՆԹԻ ԲԻՈՀՈՍԱՆՔՆԵՐԻ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՀԵՏԱԶՈՏՈՒԹՅՈՒՆԸ
ՀԱԳԱՐԻ ՕՆՏՈԳԵՆԵՑՈՒՄ**

Ա մ փ ո փ ու մ

Հեղինակների նպատակն է եղել ավելի մանրակրկիտ վերլուծության ենթարկել ցանցաթաղանթի բիոհոսանքների զարգացման տվյալները ճագարի հասակային զարգացմանը զուգահեռ, հաշվի առնելով էՌԳ-ի «Բ» ալիքի գոյացման և զարգացման ընթացքը լուսային ու մթնային աղապտացիաների պայմաններում, կապված լուսային տարբեր ինտենսիվության ու տևողության գրգռիչներ տալու հետ:

Հեղինակները էքսպերիմենտալ հետազոտությունների հիման վրա հանգել են հետևյալ եզրակացություններին՝

1. Աչքի ցանցաթաղանթի առաջին էլեկտրական պատասխան ունեցիկան լուսային գրգռի նկատմամբ հանդես է գալիս ճագարի հասակային զարգացման 7—12-րդ օրում, որը համընկնում է աչքերի բացման ժամկետի հետ:

2. Տեսողական անալիզատորի բիոհոսանքների զարգացումը տեղի է ունենում աստիճանաբար, ճագարի հասակային զարգացմանը զուգընթաց, սկսած հետծննդյան 6-րդ օրից մինչև 5 ամսական հասակը (150 մկվ մինչև 600 մկվ):

3. էՌԳ-ի «Բ» ալիքի մեծությունը առավել չափի է հասնում 40—42 օրվա ընթացքում:

4. Գանցաթաղանթի զարգացումը տեղի է ունենում 3 էտապներով՝ առաջինում նկատվում է «Բ» ալիքի աղեղնաձևություն, 12 օրից «Բ» ալիքն ունենում է ավելի սուր անկյուն, լավ են դրսևորում «Ա» և «Բ» ալիքները՝ 20-րդ օրից ցանցաթաղանթի բիոհոսանքները (էՌԳ) ընդունում են նորմալ ձև, իր շորս կոմպոնենտներով հանդերձ:

5. Յանցաթաղանթի բիոհոսանքների զարգացումն աջ և ձախ աչքերում միևնույն ճազարի մոտ ունի գրեթե սիմետրիկ բնույթ:

6. Հասուն ինտակտ ճազարների ամենօրյա էՌԳ-ի գրառումը 1—2 ամսվա բնթացքում ցույց է տալիս շնչին փոփոխություններ էՌԳ-ի առանձին կոմպոնենտների մեծության մեջ, որտեղ լույսի ինտենսիվության աճի հետ միասին մեծանում են նաև «Ա» «Բ» և «Յ» ալիքները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Демирчоглян Г. Г. Тр. Института физиологии АН АрмССР, т. III, 1950.
2. Демирчоглян Г. Г. и Мирзоян В. С. ДАН СССР, т. 90, 1953.
3. Мирзоян В. С. Материалы X. объедин. юбил. науч. конференции физиологов пед. вузов республик Закавказья, Ереван, 1967.
4. Van Hof M. W., Usami E. The Erg in the newborn guinea pig. VI Symposium ERG. Erfurt, 1967.
5. Granit R. Sensory mechanisms of the retina. Oxford University Press, London, 1947.