

Р. Г. ЛЮДКОВСКАЯ и Г. М. ФРАНК

**ОПТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В МИЕЛИНОВОМ НЕРВЕ  
ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ***(Представлено академиком А. И. Опариным 20 IX 1952)*

При изучении физико-химической природы нервного возбуждения обычно не рассматриваются связанные с ним структурные процессы в нервном субстрате. Вместе с тем в осевых цилиндрах и в телах нейронов было показано наличие общей структурной основы, представленной анизотропными ориентированными по длине субмикроскопическими частицами. Изменения этих субмикроскопических структур (характера дисперсности и ориентации мицеллярных комплексов) могут отражаться на оптических свойствах элементов нервной ткани.

В самом деле, видимые структурные изменения, возникающие при раздражении, наблюдались на разнообразных растительных и животных клетках, что указывает на несомненное значение их в феномене возбуждения. Однако имеется относительно мало витальных наблюдений на нерве, касающихся структурных особенностей процесса возбуждения. К их числу относятся исследования вязкостных свойств седалищного нерва лягушки в наших предыдущих работах, в которых показано медленное увеличение вязкости, наступающее при тетанизирующем раздражении (1), а также более быстрое и совершающееся уже в самый момент раздражения изменение напряжения нерва (2).

Следует упомянуть также имеющиеся в литературе данные об уменьшении скорости вытекания аксоплазмы из перерезанного конца гигантского аксона каракатицы при его раздражении (3). Оптические изменения, обнаруженные в ганглиях сердца лягушки при раздражении блуждающего нерва (4), также свидетельствуют об изменении состояния коллоидных структур. В последнее время появились исследования, в которых показано медленное изменение светорассеяния в безмякотном нерве краба (5) и гигантском волокне каракатицы (6) при раздражении серией электрических импульсов. Однако до сих пор попытки обнаружить оптические изменения в миелиновом нерве при его раздражении оставались безуспешными. Наличие несомненных структурных изменений миелинового нерва при его раздражении, обнаруженное нами с помощью изучения механических свойств нерва, привело нас к настоятельным попыткам исследования этих явлений оптическим путем.

В настоящей работе была выбрана для наблюдений тонкая веточка седалищного нерва лягушки (*Rana temporaria*), иннервирующая портняжную мышцу. Нерв отпрепаровывался тщательно на всем протяжении от спинного мозга до мышцы вместе с мышцей. Наблюдаемая веточка нерва имеет в толщину около 100  $\mu$ . Она покрыта очень тонкой миелиновой оболочкой и в проходящем свете почти прозрачна. Мы изучали оптические изменения, наступающие в нерве при раздражении

путем фотоэлектрической регистрации проходящего сквозь нерв света. Нерв помещался на стекле специальной влажной камеры из плексигласа. Снизу наблюдаемый участок нерва освещался узким пучком белого света, проходящего через нерв в оптическую систему. Изображение нерва увеличивалось при этом в 30 раз и фокусировалось на щель фотоэлемента, которая вырезала центральную часть изображения нерва. Таким образом, интенсивность проходящего сквозь нерв света могла быть выражена в показаниях шкалы гальванометра (период 1,2 сек., чувств.  $10^{-10}$  а). Одновременно на экране (при помощи дополнительной линзы) наблюдалось увеличенное в 100 раз изображение нерва. Нерв раздражался в толстой части, а наблюдаемый участок находился на расстоянии 10—20 мм от места раздражения внутри платинового кольца

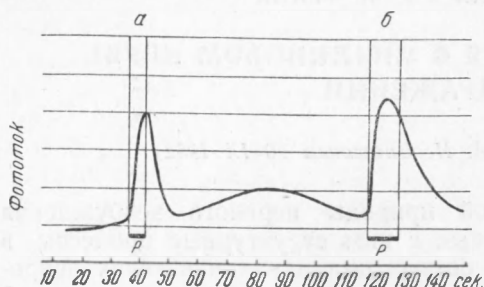


Рис. 1. *а* — нарастание прозрачности нерва во время раздражения; расстояние между катушками 35 см; *б* — увеличение прозрачности нерва сменяется уменьшением во время раздражения; расстояние между катушками 35 см

с целью предохранения от петель тока. Толщина нерва в этом месте ограничивалась наложенным сверху покровным стеклом. Нерв раздражался индукционным током с частотой 50 раз в секунду в течение нескольких секунд. Светопропускание нерва по отклонению гальванометра регистрировалось непрерывно фотографическим способом, а также могло наблюдаться визуально. Были приняты меры для избежания смещения или натягивания нерва при сокращении мышцы. Часть опытов ставилась на изолированном нерве. При действии серии импульсов надпороговой силы как в нерве, связанном с мышцей, так и в изолированном отмечаются отчетливо регистрируемые изменения прозрачности. Во время прохождения одиночного импульса по нерву нам не удалось обнаружить каких-либо заметных изменений, но уже при односекундной тетанизации в нерве развивается оптический эффект. Одновременно с началом раздражения начинается увеличение светопропускания нерва, которое достигает в течение нескольких секунд максимума. Для этой регистрации оказалась необходимой большая устойчивость показаний регистрирующих приборов (или введение компенсации), так как максимальное изменение прозрачности нерва во время раздражения не превышает одного процента от начального светопропускания нерва. На кривых рис. 1 видно возрастание фототока во время раздражения нерва, свидетельствующее об увеличении интенсивности проходящего сквозь нерв света. Увеличение прозрачности нерва продолжается в течение 2—5 сек. Оно прекращается одновременно с выключением раздражения (рис. 1, *а*) или же еще во время раздражения сменяется уменьшением прозрачности (рис. 1, *б*). Общая величина изменения прозрачности нерва является результатом суммированного действия ряда раздражающих импульсов. Однако прямая зависимость между длительностью раздражения и амплитудой оптических изменений обнаруживается лишь в интервале времени не свыше 6—8 сек. При более длительном раздражении имеет место зависимость, приведенная на рис. 1, *б* с исчезновением эффекта еще во время раздражения. Оптический эффект увеличивается вместе с увеличением силы раздражения от порога до какой-то оптимальной величины. При утомлении нервно-мышечного препарата и ухудшении функционального состояния наблюдаемого участка нерва дальнейшее увеличение силы раздражения, наоборот, уменьшает оптический эффект. В этом случае мы наблюдаем оптическим путем ясно выраженную парадоксальную

стадию парабоза. При повторных раздражениях одинаковой силы оптический эффект уменьшается.

Необходимо упомянуть о противоположных оптических изменениях, наблюдаемых, однако, сравнительно редко. На кривой рис. 2, иллюстрирующей один из подобных случаев, видно уменьшение светопропускания нерва во время раздражения с последующим восстановлением после окончания раздражения.

Оптические изменения в раздражаемом нерве наблюдаются вблизи от электродов и распространяются от места раздражения по всему нерву. Наблюдаемые изменения отражают активность нерва, и исключается возможность объяснения этого эффекта как результата непосредственного действия раздражающего тока. В нерве, потерявшем возбудимость, этот эффект полностью отсутствует.

В зависимости от функционального состояния лягушки, связанного в значительной степени с сезонностью, изменяются некоторые особенности оптического эффекта в раздражаемом нерве. Так, у зимних лягушек оптические изменения в нерве появляются при пороговой или сверхпороговой силе раздражения. У весенних лягушек оптический эффект в нерве удается наблюдать при силе раздражения даже меньшей порога мышечного сокращения. Так, на кривой *а, б* и *в* рис. 3 отчетливо выражено повышение светопропускания нерва, свидетельствующее о его возбуждении, в то время как мышца остается в полном покое. Лишь при дальнейшем сближении катушек появляется мышечное сокращение и одновременно значительно возрастает величина оптического эффекта

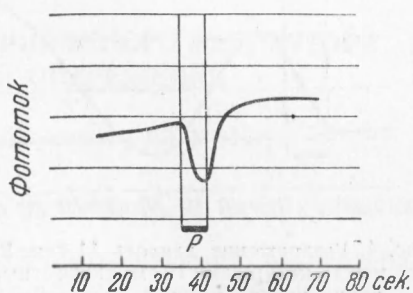


Рис. 2. Раздражение длилось 7 сек. Расстояние между катушками 25 см

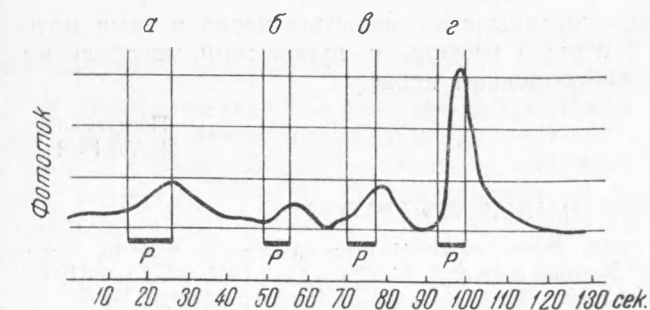


Рис. 3. *а, б, в* — оптический эффект при подпороговом раздражении (*а* — 22 см, *б* — 21 см, *в* — 20 см); *г* — увеличение прозрачности нерва при пороговом раздражении (19 см)

(рис. 3, *г*). Оптические изменения при подпороговом раздражении отличаются от пороговых меньшей амплитудой, более медленным развитием во времени и ограниченным распространением по нерву. Есть основания предположить, что оптический эффект при подпороговой тетанизации является структурным выражением

местного процесса возбуждения в нерве.

Весьма характерно изменение оптических свойств нерва после его перерезки непосредственно вблизи от мышцы. Сразу после перерезки начинается увеличение прозрачности нерва, продолжающееся несколько минут. После перерезки нерва порог оптического эффекта значительно увеличивается, и для обнаружения эффекта требуется более сильное раздражение. В изолированном нерве также уменьшается амплитуда оптических изменений и замедляется их развитие во времени. На кривой рис. 4 приведен типичный результат опыта с изолированным нервом. Видно постепенное увеличение интенсивности проходящего света, для-

щееся в течение всего времени раздражения и достигающее максимума лишь впоследствии. Характерными для оптического эффекта в изолированном нерве являются также фазовые изменения в последствии — понижение светопропускания в первую фазу и повышение во вторую фазу. Эти особенности оптических изменений в отделенном от мышцы изолированном нерве следует, очевидно, объяснить как результат исклечения центростремительных импульсов.

Обнаруженные нами изменения светопропускающей способности миэлинового нерва нельзя объяснить увеличением толщины нервных воло-

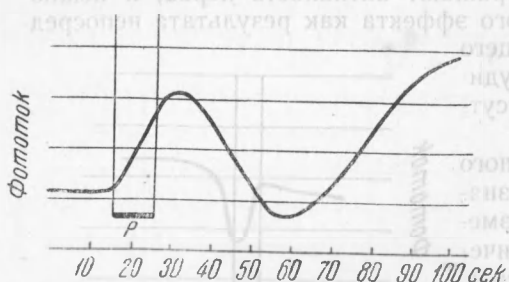


Рис. 4. Раздражение длилось 11 сек. Расстояние между катушками 10 см. Двухфазные изменения прозрачности в последствии

кон в результате набухания подобно тому, как это было найдено в гигантском аксоне каракатицы (7). В наших условиях, при ограничении толщины нерва, оптические свойства его могут изменяться лишь за счет изменения внутренней структуры. При одновременном визуальном контроле не удастся заметить никаких микроскопических изменений в нерве. Повидимому, эти структурные изменения локализируются в субмикроскопических элементах аксоплазмы.

Таким образом, возбуждение миэлинового нерва, помимо электрической активности и усиления метаболических процессов, характеризуется также структурными процессами, связанными, возможно, с изменением степени дисперсности и ориентировки коллоидных частиц. Относительно медленные во времени оптические изменения в миэлиновом нерве не могут быть непосредственно сопоставлены с токами действия, и в настоящий момент трудно оценить роль этих изменений в распространении импульса по нерву.

Однако они несомненно связаны с активностью нерва и теми материальными процессами, в первую очередь с процессами метаболизма, которые совершаются в возбужденном нерве.

Институт биофизики  
Академии наук СССР

Поступило  
28 VII 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Е. В. Корнакова, Г. М. Франк, Л. Н. Штейнгауз, Физиол. журн. СССР, 33, 483 (1947). <sup>2</sup> Е. В. Корнакова, Г. М. Франк, ДАН, 87, № 4 (1952). <sup>3</sup> J. V. Flaig, J. Neurophysiol., 10, 211 (1947). <sup>4</sup> Б. Лаврентьев, Б. Федоров, Сборн. Биологическое действие ультравысоких частот (УКВ), под ред. Г. П. Френкеля и П. С. Купалова, 1937. <sup>5</sup> D. K. Hill, R. D. Keynes, J. Physiol., 108, 278 (1949). <sup>6</sup> D. K. Hill, *ibid.*, 111, 283 (1950). <sup>7</sup> D. K. Hill, *ibid.*, 111, 304 (1950).