

С. Н. РОМАНОВ

**ИЗМЕНЕНИЯ СОРБЦИОННЫХ СВОЙСТВ НЕРВНЫХ КЛЕТОК
ГОЛОВНОГО МОЗГА КРЫС ПОД ВЛИЯНИЕМ
УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНОГО РАЗДРАЖИТЕЛЯ**

(Представлено академиком К. М. Быковым 19 II 1953)

Методика определения функционального состояния нервных клеток разработана крайне слабо. Лишь за последние 15—20 лет главным образом советскими учеными (Б. И. Лаврентьевым, Д. Н. Насоновым и др.) успешно разрабатывался метод прижизненной окраски и прижизненного наблюдения, который позволяет судить о функциональном состоянии клеток. Разработана количественная методика (1) определения связывания красителя клетками в зависимости от их функционального состояния.

К сожалению, многие работы (2-5) выполнены на изолированных тканях, что дает повод сомневаться в однозначности тех изменений, которые получатся при действии на целый организм, с теми изменениями, которые наблюдаются при действии на изолированные ткани. В настоящее время, однако, имеются работы, выполненные на целом организме. Так, Е. В. Гублер исследовал изменения сорбционных свойств клеток головного мозга лягушки при кислородном голодании. Л. Н. Жинкину и Г. Ф. Корсаковой (6) впервые удалось обнаружить изменения сорбционных свойств эпителия роговицы крысы, вызванные рефлексорным путем. Нам также удалось наблюдать изменения сорбционных свойств нервных клеток спинальных ганглиев кролика при различных воздействиях на целый организм (7). На основании перечисленных данных мы пришли к убеждению, что в основе определенных функциональных сдвигов в клетках различных тканей лежат вполне определенные физико-химические изменения. Настоящая работа была предпринята для дальнейшего доказательства этого вывода. В этой работе мы исключили прямое (контактное) действие раздражителя на исследуемые клетки и ткани: вместо прямого раздражителя применялся условный. Мы исходили из предположения, что физиологические акты, вызванные через условно-рефлекторные связи, имеют в своей основе те же физико-химические изменения, что и изменения, наступающие при контактном раздражении, и что эти изменения можно улавливать еще долгое время после прекращения видимой физиологической реакции.

Методика исследований. Подопытными животными служили белые крысы. Оборонительный условный рефлекс вырабатывался по следующей схеме. Крыса помещалась в специальную клетку, основанием которой служила сетка из параллельно расположенных металлических прутьев, через которые пропускался переменный ток напряжением 30 в. В одной из стенок клетки было сделано отверстие с задвижкой, через которое крыса могла убежать от электрического раздражителя. Ежедневно каждая из опытных крыс помещалась в клетку два раза подряд на 1—1,5 мин., в течение которых крыса подвергалась трехкратному раздражению током, каждый раз не более, чем в течение 1,5—2 секунды.

В общей сложности крысы раздражались электрическим током ежедневно не более 12 сек. Всякий раз, примерно за 2 сек. до включения тока, зажигалась 100-вт лампа, вмонтированная в клетку. Включение лампы сопровождалось резким щелчком выключателя. При первом сочетании задвижку боковой щели держали полуоткрытой, чтобы крыса могла сравнительно легко найти путь ухода от раздражителя. При последующих сочетаниях крысы бегали в ту сторону, где расположена щель. Но так как на этот раз щель была почти целиком закрыта, крысы начинали яростно грызть задвижку. Как правило, уже на 8—9 день у крыс вырабатывался стойкий оборонительный рефлекс. Помещение крысы в клетку и включение осветительной лампы вызывает у них приступ ярости: они с визгом рвутся из клетки, иногда ложатся на спину и грызут края задвижки. Время выработки прочного условно-оборонительного рефлекса колебалось от 9 до 14 дней, повидимому, в зависимости от возраста крыс. После того, как мы убеждались в прочности выработанного оборонительного рефлекса, все подопытные животные разделялись на две группы: опытную и контрольную.

Через сутки после очередного (последнего) сочетания крыса из опытной группы помещалась в клетку и подвергалась действию обстановки (клетка, приоткрытая щель, включение лампы через выключатель) без подкрепления. Как и при выработке условно-оборонительного рефлекса, крысе давалась возможность выбраться из клетки, но она тут же снова помещалась в нее. После второго выхода из клетки крыса моментально убивалась декапитацией. Эта операция длится не более 1,5—2 сек. Сразу же после декапитации извлекался головной мозг и спинномозговые ганглии. Овообожденный от оболочек головной мозг, как и отпрепарированные ганглии, помещался в раствор Рингера для теплокровных на 10 мин., чтобы дать возможность препарату оправиться от возможных повреждений при препаровке. Параллельно опыту велся контроль. Для контроля, как уже сказано, брались крысы, у которых также выработан условно-оборонительный рефлекс, но которые в день опыта не подвергались ни безусловному, ни условному раздражителю *. После «отдыха» в рингеровском растворе головной мозг и ганглии опытных животных, одновре-

Таблица 1

Сорбция красителя нервными клетками головного мозга и спинальных ганглиев (в % к контролю)

№ опытов	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Головной мозг	130,8	135,9	94,4	149,6	173,1	140,2	86,1	138,0	131,6	168,4
Ганглий . .	143,5	122,9	150,0	118,5	117,0	111,5	107,6	131,6	89,8	113,7
№ опытов	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Результаты статистич. обработки
Головной мозг . .	112,2	125,0	97,4	100,0	169,5	177,0	147,1	191,6	114,5	35,9±7,1
Ганглий . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20,6±5,5

менно с контрольными помещались в 0,1% раствор нейтрального красного на 20 мин. при комнатной температуре. Дальнейшая обработка ганглиев неоднократно описывалась (6). Головной мозг, извлеченный из краси-

* Контрольные крысы тоже являются измененными предшествующей тренировкой по выработке условного рефлекса. Через сутки после прекращения тренировки сорбция головным мозгом этих крыс превышает таковую нетренированных крыс в среднем на 10%.

теля, споласкивался в рингеровском растворе и после удаления обонятельных долей, остатка спинного мозга и части продолговатого мозга по вертикальной границе с мозжечком — помещался в подкисленный спирт для экстракции сорбированного красителя. Через 10—12 часов весь краситель нацело извлекался из клеток. С помощью фотометра определялось содержание красителя, производился расчет его на единицу веса головного мозга и результаты выражались в процентах к контролю.

В первую очередь нас интересовало, можно ли вообще вызвать изменения сорбционных свойств нервных клеток спинного и головного мозга крысы под влиянием условного раздражителя? Первые же опыты убедили нас в том, что под влиянием условного раздражителя можно вызвать существенные сдвиги в сорбционных свойствах нервных клеток (см. табл. 1).

В дальнейшем изучались сорбционные свойства клеток головного мозга и спинальных ганглиев в различные сроки после прекращения выработки условных рефлексов. После выработки условно-оборонительного рефлекса (через 9—14 сочетаний) тренировка крыс прекращалась и они содержались в животнике в обычных условиях. Для опыта брались крысы через 1, 3, 5, 7 суток после прекращения тренировки.

Результаты этой серии опытов изображены графически на рис. 1. Прежде всего мы еще раз убеждаемся, что под влиянием условно-оборонительного рефлекса наблюдаются глубокие физико-химические изменения в нервных клетках головного мозга и спинальных ганглиев*. Отчетливо видно, далее, как степень этих изменений со временем уменьшается и кривая сорбции клетками головного мозга на 7 день приближается к норме. Чтобы нервная клетка (как и любая другая) увеличила свои сорбционные свойства, она должна находиться в состоянии возбуждения. Судя по величине сорбции, клетки коры крысы в наших опытах, несомненно, находятся в сильнейшем возбуждении. Более того, в состоянии возбуждения находится не какой-либо небольшой участок, а, по-видимому, большая часть или даже все клетки коры, т. е. возбуждение разливается по всей коре. Особенность условного рефлекса в данном случае, по нашему мнению, состоит в том, что применяемый для его выработки безусловный раздражитель является необычайно сильным. При слабых раздражениях кора в состоянии локализовать возбуждение в небольшом очаге, связанном с определенным эффекторным прибором. В случае сильных раздражений кора уже не в состоянии затормозить поступающего в нее мощного потока импульсов, в результате чего в сферу возбуждения могут вовлекаться клетки всей корковой массы.

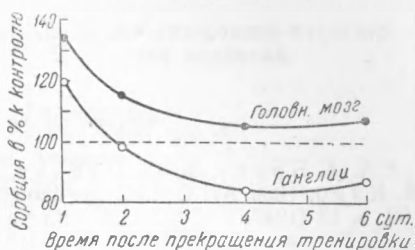


Рис. 1

Как видно из следующих опытов, изменения в нервных клетках коры не связаны с движениями животного. После 9—10 сочетаний, когда у крыс прочно закреплялся условно-оборонительный рефлекс, мы исключили из обычной обстановки (при которой вырабатывался условный оборонительный рефлекс), щелчок выключателя, а щель, через которую животные убегали, закрыли картоном. Таким образом, у крыс по существу вырабатывалась дифференцировка на несколько измененную обстановку. Утром, в 10—11 часов, крыс сажали в клетку с прикрытой картоном щелью, а свет включался через ключ Дюбуа без щелчка выключателя.

Как видно из следующих опытов, изменения в нервных клетках коры не связаны с движениями животного. После 9—10 сочетаний, когда у крыс прочно закреплялся условно-оборонительный рефлекс, мы исключили из обычной обстановки (при которой вырабатывался условный оборонительный рефлекс), щелчок выключателя, а щель, через которую животные убегали, закрыли картоном. Таким образом, у крыс по существу вырабатывалась дифференцировка на несколько измененную обстановку. Утром, в 10—11 часов, крыс сажали в клетку с прикрытой картоном щелью, а свет включался через ключ Дюбуа без щелчка выключателя.

* Вопрос о различной реакции клеток головного мозга и спинальных ганглиев нуждается в специальном исследовании, которое нами и проводится. Здесь же мы ограничиваемся сообщением факта наличия длительной реакции клеток на условный раздражитель.

Разумеется, в этих случаях подкрепления индукционным током не было. В конце дня, в 17—18 часов, с этими же крысами проводили обычную тренировку по выработке условно-оборонительного рефлекса, через 10—14 дней удается выработать у крыс дифференцировку на обстановку. Такие крысы при применении дифференцировочного раздражения после кратковременного исследовательского рефлекса и рефлекса умывания становятся совершенно неподвижными, как бы застывают в той или иной позе. Взятая для опыта крыса сажалась на 2,5—3 минуты в клетку и подвергалась действию обстановки (без подкрепления), после чего животное тут же убивалось. Для контроля брались крысы, у которых тоже выработана дифференцировка, но которых в день опыта в клетку не сажали. Вся дальнейшая обработка была такая же, как и в предыдущих опытах. Данная серия опытов показала, что корковые нервные клетки крыс, подвергавшихся 3-минутному действию дифференцировочного условного раздражителя, сорбируют краситель на 43,0% больше по сравнению с контролем. Оказалось далее, что в данном случае, когда животное не проявляет никакой видимой мышечной работы, величина сорбции превышает таковую при условно-оборонительном рефлексе, когда налицо необычайно интенсивная мышечная работа. Это значит, что за внешне спокойным состоянием животного при дифференцировочном раздражении скрываются глубочайшие изменения в нервных клетках коры.

Институт физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР

Поступило
17 I 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. А. Браун, М. Ф. Иванов, *Арх. анат., гистол. и эмбриол.*, № 12, 3 (1933).
² М. Киро, *Изв. АН СССР, сер. биол.*, № 4 (1948). ³ Б. П. Ушаков, *Уч. зап. ЛГУ*, № 99, в. 16 (1949). ⁴ Н. А. Смиттен, *Сборн. памяти акад. А. А. Заварзина*, 1948.
⁵ С. Н. Романов, *ДАН*, 61, № 5 (1948). ⁶ Л. Н. Жинкин, Г. Ф. Корсакова, *ДАН*, 81, № 6 (1951). ⁷ С. Н. Романов, *Журн. общ. биол.*, 10, № 2, 76 (1949).