

Л. П. КАЮШИН и Р. Г. ЛЮДКОВСКАЯ

**ИЗУЧЕНИЕ ИНТЕРФЕРЕНЦИОННЫМ МЕТОДОМ
УПРУГО-ОБЪЕМНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ В НЕРВЕ
ПРИ ВОЗБУЖДЕНИИ**

(Представлено академиком А. И. Опариным 4 I 1954)

Для создания биофизической теории проведения нервного возбуждения необходимо изучение физико-химического состояния возбужденного нерва. До настоящего времени единственной характеристикой волны возбуждения являлись токи действия. Несмотря на большое число электрофизиологических работ, исследование токов действия, особенно их быстрой компоненты, не позволяет вскрыть интимный физико-химический механизм, лежащий в основе распространения возбуждения.

Накопившиеся к настоящему времени экспериментальные данные свидетельствуют о связи физико-химических свойств аксоплазмы с состоянием возбуждения. Поэтому особенно интересными представляются опыты по определению вязкости миэлинового нерва при возбуждении. Они показали, что в нерве при тетанизованном раздражении после некоторого латентного периода происходит медленное увеличение вязкости (1).

В дальнейшем оптическими методами было показано изменение величины светопропускания миэлиновых и безмякотных нервов при раздражении (2, 3). Эти эффекты обнаруживались лишь при суммированном действии ряда импульсов. Быстрых изменений светопропускания, сравнимых по скорости с распространением волны возбуждения, этим методом обнаружить не удалось. Оптические и вязкостные изменения в раздражаемом нерве (1-6), несмотря на их несомненную связь с состоянием возбуждения нерва, не позволяли судить о характере процессов, непосредственно сопровождающих волну возбуждения.

Настоящая работа явилась попыткой найти такие физические эффекты, которые непосредственно связаны с распространением нервного импульса. В своей основе она опирается на исследования, проведенные ранее (1-4).

В данной работе использовался интерференционный микроскоп МИИ-5, представляющий собой модификацию микроинтерферометра В. П. Линника. При помощи прибора МИИ-5 можно измерить неровности поверхности с точностью до 0,05 λ . Мы пользовались фильтром с максимумом пропускания 0,7 μ . Это позволяло регистрировать неровности поверхности нерва с точностью 0,035 μ . Изменения интерференционной картины фотографировались на высокочувствительную движущуюся киноплёнку. С этой целью несколько интерференционных полос проецировалось на щель фотокамеры с лентопротяжным механизмом. Скорость движения пленки равнялась 0,4 см/сек. В качестве стимулятора раздражения нерва употреблялся генератор прямоугольных импульсов.

Объектами исследования являлись нервная комиссура анодонты (*Anodonta cygnea*) и седалищный нерв лягушки (*Rana temporaria*). Эпиневральная оболочка седалищного нерва предварительно удалялась. Нерв помещался на специальной пластинке со щелью и освещался снизу. Для предохранения нерва от высыхания и перегревания сверху накладывалась вата, смоченная раствором Рингера. Раздражающий ток подводился к платиновым электродам, находящимся на расстоянии 1,5—2 см от наблюдаемого участка поверхности нерва.

Интерференционная картина поверхности нерва представлена на рис. 1.

На фотографиях, приведенных на рис. 2, 3 и 4, изображены типичные осциллограммы интерференционной картины на поверхности седалищного нерва. По горизонтальной оси слева направо отложено время, по вертикальной — смещение поверхности нерва. Белые горизонтальные полосы в верхней части снимка представляют собой отметку раздражения. Неподвижные участки интерференционной картины при съемке на движущуюся пленку представлены параллельными полосами. При раздражении нерва интерференционная картина смещалась. Всякое изменение ее изображалось на пленке в виде наклонных к направлению движения пленки линий.

Опыты проводились на нервно-мышечном препарате и на изолированном седалищном нерве лягушки. Существенных различий в наблюдаемых эффектах в этих случаях обнаружено не было. Однако для исключения механического влияния сокращающейся мышцы на нерв она отрезалась, и основные опыты проводились на изолированном нерве.

Одинокое раздражение седалищного нерва (без оболочки) электрическим током пороговой и надпороговой силы вызывает быстрое смещение интерференционных полос с последующим восстановлением.

На рис. 2 а отчетливо видно резкое смещение полос в момент одиночного раздражения*. Полосы, идущие поперек снимка, характеризуют механическое изменение некоторого плоского участка поверхности нерва. Это смещение полос, как правило, меньше половины полосы и равно приблизительно $0,15 \mu$, что составляет для нерва толщиной 0,5 мм около 0,03% к общей толщине. Смещение происходит столь быстро, что на осциллограмме оно представлено в виде резких вертикальных нарушений непрерывности полос.

Сдвиг интерференционных полос указывает на приближение или отдаление отражающей поверхности волокон от оптической системы интерферометра, что может быть обусловлено упругими изменениями их объема.

При ритмическом раздражении нерва серией прямоугольных импульсов с частотой от 2 до 150 гц наблюдаются изменения интерференционной картины двух типов: небольшие быстрые колебания в ответ на каждый импульс и медленные изменения (см. рис. 2 б).

Величина пульсации поверхности нерва при частоте раздражения 4 гц составляет приблизительно $0,03 \mu$. Медленное смещение полос сначала нарастает в течение нескольких первых секунд раздражения, а затем постепенно прекращается. После выключения раздражения интерференционная картина частично восстанавливается. Расчет осциллограмм показывает, что скорость медленных смещений полос интерференции составляет $0,4 \mu$ /сек.

Эта медленная фаза обнаруживается и при раздражении седалищного нерва с сохраненной эпиневральной оболочкой (см. рис. 3), а также на соединительной комиссуре анодонты, однако быстрые колебания в этих случаях не выявляются.

* Отметка одиночного раздражения на движущейся пленке производилась при помощи неоновой лампочки. Вспышка лампочки при этом засвечивает сравнительно большой участок пленки.

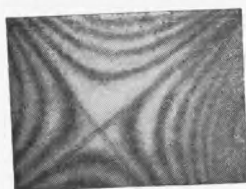


Рис. 1

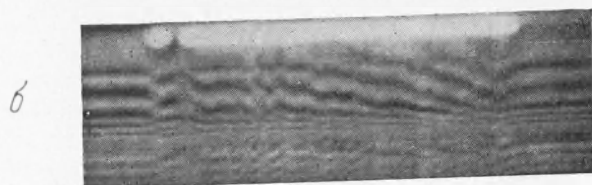
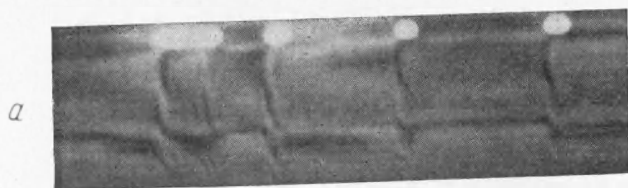


Рис. 2

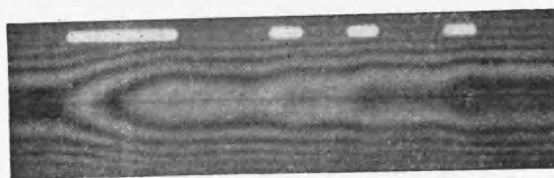


Рис. 3

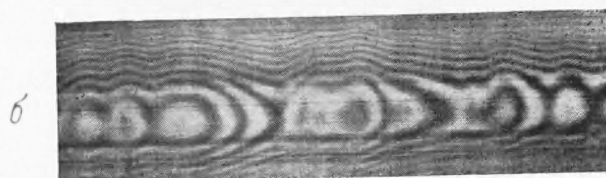
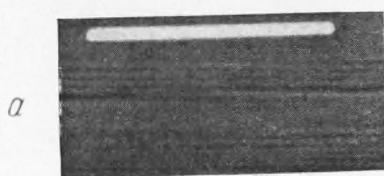


Рис. 4

Поверхность нерва остается неподвижной при раздражении его подпороговым током. При отравлении нерва аммиаком или хлороформом в первую очередь исчезают быстрые колебания, а затем и медленные изменения в ответ на раздражение (см. рис. 4 а).

Интерференционным методом впервые удалось зарегистрировать быстрое изменение поверхности нерва в момент раздражения.

Наблюдаемые изменения интерференции связаны с активностью нерва и отражают изменения его объемно-упругих свойств, распространяющихся вместе с возбуждением в виде серии отдельных волн.

В некоторых случаях наблюдались спонтанные колебания поверхности нерва. Эти колебания отмечались нами как на изолированном нерве, так и на нервно-мышечном препарате (см. рис. 4 б). Период этих колебаний изменяется от 20—100 мсек. до нескольких секунд. Электрическое раздражение нерва на этом фоне не изменяет характера колебаний. При отравлении наблюдаемого участка нерва аммиаком спонтанные колебания интерференционной картины исчезают. Это периодическое упруго-объемное изменение нервных проводников связано с их жизнедеятельностью. Однако причина появления спонтанных пульсаций для нас остается неясной. Можно предположить, что они возникают под влиянием перерезки нерва или действующего на нерв света.

Обнаруженные явления указывают, что в процесс проведения нервного импульса вовлекаются глубокие изменения структуры и что в проведении участвует вся система организации нерва. Полученные в настоящей работе данные позволяют объяснить наблюдавшиеся ранее эффекты изменения вязкостных свойств (1, 4) и светопропускания нерва (2, 3) при возбуждении как следствие объемно-упругих свойств волны возбуждения.

Тот факт, что объемно-упругие изменения наблюдались при возбуждении как миэлиновых, так и безмякотных волокон, позволяет предполагать, что они являются общим свойством всех типов нервов. С точки зрения настоящей работы особый интерес приобретают опыты, проведенные на мышце лягушки (7). В этом исследовании измерялись объемные изменения сокращающейся мышцы лягушки и было установлено, что они совершаются со значительно большей скоростью, чем механические процессы сокращения, приближаясь в этом отношении к токам действия.

Аналогия, существующая между быстрыми объемными изменениями в мышце и объемно-упругими изменениями в нерве при возбуждении, говорит о глубокой внутренней связи этих явлений в мышце и нерве. По всей вероятности, процессы проведения возбуждения в мышечных и нервных тканях имеют общую физико-химическую основу.

Институт биологической физики
Академии наук СССР

Поступило
3 I 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Е. В. Корнакова, Г. М. Франк, Л. Н. Штейнгауз, Физиол. журн. СССР, 33, 483 (1947). ² Р. Г. Людковская, Г. М. Франк, ДАН, 87, № 3, 389 (1952). ³ Р. Г. Людковская, ДАН, 87, № 5, 731 (1952). ⁴ Е. В. Корнакова, Г. М. Франк, ДАН, 87, № 4 (1952). ⁵ D. K. Hill, R. D. Keynes, J. Physiol., 108, 278 (1949); 111, 283 (1950); 111, 304 (1950). ⁶ S. H. Bryant, J. M. Tobias, J. Cell. and Comp. Physiol., 40, 199 (1952). ⁷ E. Ernst, J. Koczkaz, Pil. Arch., 235, 289 (1934).