

Р. С. АРУТЮНЯН

### О РАЗВИТИИ ПОСТТЕТАНИЧЕСКОГО УСИЛЕНИЯ В МОНОСИНАПТИЧЕСКОЙ ДУГЕ СПИННОГО МОЗГА В ОНТОГЕНЕЗЕ

Посттетаническим усилением рефлекса называется повышенный постсинаптический ответ вслед за ортодромной активацией пресинаптических окончаний. Этот феномен исследован почти во всех частях нервной системы, но наиболее подробно он изучен в моносинаптической рефлекторной дуге спинного мозга.

Ллойдом [1] было показано, что после ритмического раздражения афферентных мышечных нервных волокон наблюдается длительное и значительное усиление всех рефлекторных ответов (как возбуждающих, так и тормозящих), вызванных раздражением этих волокон.

Этот феномен ограничивается в гомосинаптических рефлекторных путях. Поскольку посттетаническое усиление в моносинаптической дуге не связывается с повышенной возбудимостью мотонейронов, о чем свидетельствует отсутствие усиления при антидромной активации мотонейронов, то делается вывод, что этот феномен каким-то образом ограничивается в пресинаптических окончаниях, которые были подвергнуты тетанизации. Усиление же в полисинаптической дуге после предварительной тетанизации слабо выражено.

После работы Ллойда вышли серии работ [2,3,4,5,6,7,8,9,10], посвященные исследованию явления посттетанического усиления в моносинаптической рефлекторной дуге в иных методических условиях, в которых делались попытки более детального исследования феномена. Наличие ряда работ, выполненных на взрослых животных, и в то же время отсутствие работ по данному вопросу в онтогенезе побудили нас исследовать развитие посттетанического усиления в спинном мозгу в онтогенезе (работа проводилась под руководством проф. А. М. Александяна).

*Методика.* Опыты были поставлены на котятках от одного до 25-дневного возраста. Возрастное деление животных следующее:

Дни	1—3	4	5—8	9—12	12—15	15—20	20—25	Всего котят
Количество	7	4	4	6	5	4	5	35

Животные анестезировались внутрибрюшным введением раствора нембугала из расчета 4 мг на 100 г веса.

После вскрытия спинного мозга седьмой люмбальный или первый

сакральные корешки препарировались для регистрации рефлекторных ответов. Корешки перерезывались дистальнее отводящих электродов для предотвращения антидромного поступления импульсов в спинной мозг. Электроды располагались по мере возможности далеко от спинного мозга, чтобы избежать регистрации электротонических потенциалов. Рефлекторные реакции вызывались одиночными индукционными ударами по латеральному или медиальному икроножным нервам, перерезанным ниже раздражающих электродов. Потенциалы усиливались реостатно-емкостным усилителем и подавались на пластины катодного осциллографа со ждущей разверткой при одноразовом пробеге луча. Препарат заземлялся.

Опыты ставились во влажной экранированной камере по истечении 1—2 часов, когда возбудимость спинного мозга устанавливалась примерно на одном уровне. Как до, так и в ходе эксперимента животное обогревалось.

**Результаты опытов.** Наши опыты по выяснению посттетанического усиления в моносинаптической дуге у новорожденных котят начались с исследования этого феномена на взрослых животных.

На рис. 1 приведена первая осциллограмма—ответная реакция при раздражении латерального икроножного нерва. Интенсивность раздражающего тока выбрана такая, чтобы вызвать пороговую реакцию. После этого тот же нерв подвергался тетанизации с частотой 300 герц в сек. в течение 10 сек. с такой же силой, как и предварительное раздражение.

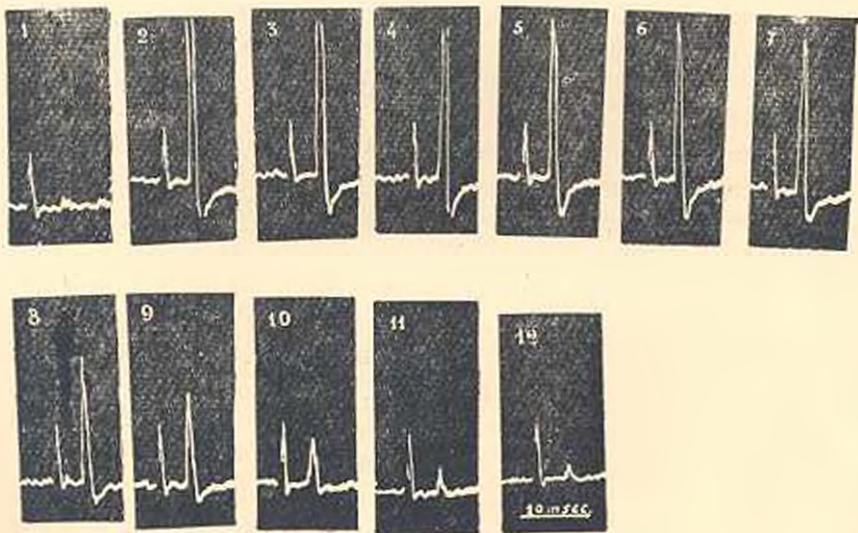


Рис. 1. Опыт на взрослой кошке. Объяснение в тексте.

После прекращения тетанизации первый пробный удар был нанесен через 5 сек. (рис. 2). На этой осциллограмме видно резкое усиление ответной реакции на раздражение, которое до опыта давало только пороговую реакцию.

Последующие осциллограммы (от 3 до 12) записаны соответственно через 15, 25, 35, 45, 60, 70, 80, 90, 100, 110, 120 сек. после тетанизации.

Как видно из осциллограмм, в этом опыте максимальное посттетаническое усиление имеет место в течение первых 45 сек. (пик осциллограммы выходит за пределы экрана), вслед за которым имеет место постепенное уменьшение посттетанического усиления, которое прекращается через 2 мин.

Следует отметить, что хотя изменения после длительной тетанизации были очень интенсивными, они наступают спустя значительный промежуток времени, ибо если пробное раздражение наносится сразу же после окончания тетануса в пределах до 100—150 мсек, никакого усиления не наблюдается [3,6].

Фенг [10], изучавший феномен посттетанического усиления на нервно-мышечном препарате, наблюдал после предварительной тетанизации депрессию, которая в некоторых опытах длилась до 30 сек. Для предварительной тетанизации нами использовались частоты 150, 85, 45 стимулов в сек.

При частоте 45 в сек. нам не удалось наблюдать посттетанического усиления моносинаптического рефлекса у взрослых животных.

На рис. 2 ось абсцисс—время в сек., ось ординат—степень усиления в кратных отношениях. Посттетанического усиления не наблюдается, если тетанизируется нерв синергист. Его также нет при антидромной активации мотонейронов.

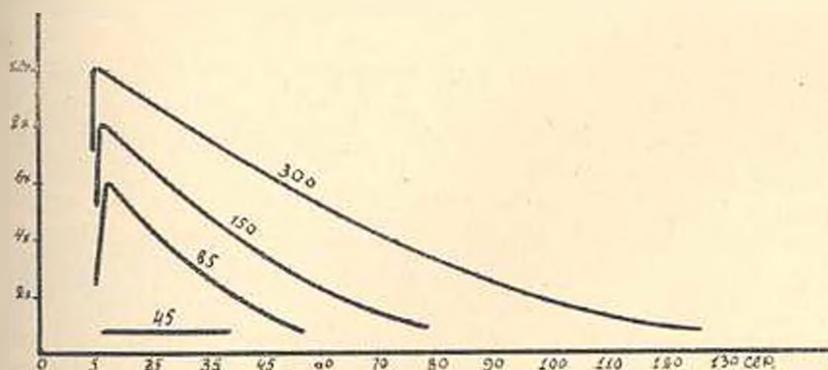


Рис. 2. Кривая течения посттетанического усиления в моносинаптической дуге спинного мозга. На оси абсцисс время в сек., на оси ординат усиление, выраженное в кратных отношениях. Опыт на взрослой кошке.

После того как нами были подтверждены уже хорошо известные факты, мы исследовали феномен посттетанического усиления у котят в возрасте от одного до 25 дней. Так же, как и на взрослых, частоты в 300, 150, 85, 45 и ниже использовались нами для предварительной тетанизации.

На первой осциллограмме (рис. 3) заснят рефлекс от одиночного предварительного раздражения медиального икроножного нерва. После этого нерв с той же силой тетанизировался с частотой 150 в сек. в течение

10 сек. После прекращения тетанизации вновь регистрировалась реакция на одиночное раздражение той же силы, причем пробные раздражения посылались через 5, 15, 25, 35, 45 сек. после прекращения тетанизации (соответственно—осциллограммы 2,3,4,5,6 рис. 3).

Как уже отмечалось [3,6], у взрослых в течение первых 100 мсек. наблюдается депрессия мотонейронов, после чего лишь наблюдается посттетаническое усиление. В этом опыте, проведенном на 5-дневном котенке, эта депрессия продолжается более 5 сек. (осц. 2, рис. 3). Эта депрессия видна и на последующих осциллограммах, когда нерв раздражался с другой частотой.

Как видно из приведенных осциллограмм, никакого посттетанического усиления рефлекса не наблюдается при частоте раздражения 150 в сек. На этом же котенке в качестве тетанического раздражения применялись также частоты в 85, 45, 15, 6, 2 в сек. Из представленных осциллограмм видно, что изменения рефлекса также не наблюдаются, если нерв тетанизируется указанными частотами.

Такие же отрицательные данные получены нами и на котятках от 1 до 8-дневного возраста, когда в качестве тетанического раздражения служили частоты от 300 в сек. и ниже (частоты выше 300 герц не применялись).

После того как на котятках до 9-дневного возраста нами были получены отрицательные результаты, мы исследовали влияние субсудорожных доз стрихнина на течение посттетанического усиления в моносинаптической дуге. Стрихнин вводился подкожно из расчета 0,2 мг на кг веса животного. После введения стрихнина опыт возобновлялся по истечении 10 мин. В качестве тетанического раздражения применялась частота от 300 и ниже, причем раздражения посылались как антидромно по переднему корешку, с которого регистрировались рефлекторные ответы, так и ортодромно, с икроножного нерва.

На рис. 4 представлены результаты опытов по влиянию стрихнина на посттетаническое усиление в дуге рефлекса растяжения. Первая осциллограмма (рис. 4А) — ответная реакция при раздражении только одного медиального икроножного нерва до введения стрихнина. После этого следовала тетанизация этого же нерва с частотой 300 в сек.

Последующие осциллограммы засняты соответственно через 5, 15, 25, 35, 45 сек. (осциллограммы 2, 3, 4, 5, 6 рис. 4). Как видно из кривых, как до введения стрихнина, так и после его введения (рис. 4Б) в указанной дозе посттетанического усиления реакции не наблюдается. При антидромной активации мотонейронов (рис. 4Б) также не наступает усиление рефлекса.

В последующих экспериментах нами было установлено, что в условиях наших опытов посттетаническое усиление моносинаптического рефлекса наблюдается у котят, начиная с 9—10 дня постнатальной жизни. Результаты опытов на девятидневном котенке представлены на рис. 5.

Первая и вторая осциллограммы рис. 5А—подпороговые ответы на предварительное раздражение медиального икроножного нерва. На ос-

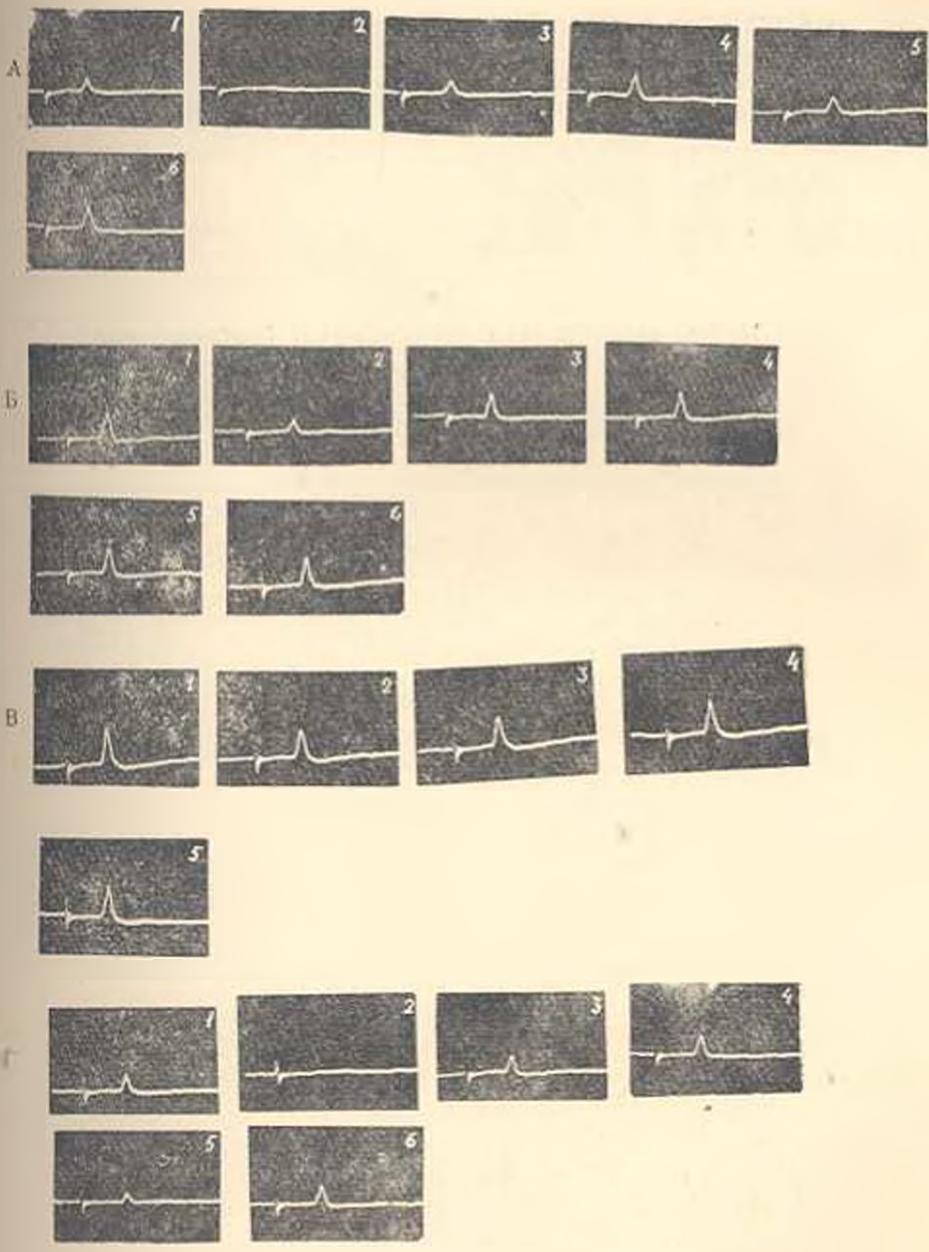


Рис. 3

Осциллограмме 3 заснята ответная реакция после предварительной тетанизации этого нерва с частотой 150 в сек. в течение 10 сек. и по истечении 5 сек. после прекращения тетанизации. На этой осциллограмме видно отчетливое усиление пробного ответа при раздражении икроножного нерва той же интенсивности. Последующие осциллограммы сняты соответственно через 15, 25, 35 и 45 сек. после прекращения тетанизации. Как видно из представленных осциллограмм, на 45 сек. усиление прекращается.

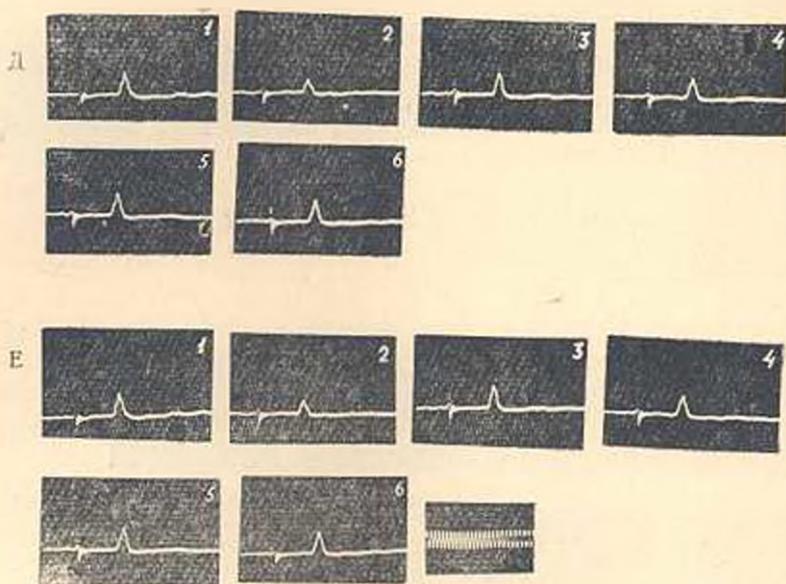


Рис. 3 (продолжение). Опыт на пятимесячном котенке. А—частота тетанизации 150 в сек., Б—частота тетанизации 95 в сек., В—частота тетанизации 45 в сек., Г—частота тетанизации—15 в сек., Д—частота тетанизации 6 в сек., Е—частота тетанизации 2 в сек.

На всех рис. осц. 1—ответная реакция при одиночном раздражении латерального икроножного нерва. Последующие осц. засняты через 5, 15, 25, 35, 45 сек. (соот. 2, 3, 4, 5, 6 осц.). Объяснение в тексте.

Время в мсек.

На рис. 5Б представлены осциллограммы после предварительной тетанизации нерва синергиста. В данном случае при тетанизации латерального икроножного нерва пробные раздражения посылались с медиального нерва.

Осциллограмма 1—ответная реакция на одно предварительное раздражение. Последующие осциллограммы—ответные реакции соответственно через 5, 15, 25, 35, 45 сек. после прекращения тетанизации. Как видно из рис. 5Б, предварительная тетанизация латерального икроножного нерва не приводит к усилению рефлекса в моносинаптической дуге, если пробное раздражение посылается в спинной мозг через медиальный икроножный нерв.

На рис. 5В представлены осциллограммы, полученные после предварительной тетанизации с частотой 85 в сек. Осциллограмма первая—ответная реакция на одно пробное раздражение медиального икроножного нерва. В промежутке между первой и второй осциллограммами нерв тетанизировался в течение 10 сек. с частотой 85 в сек. Вторая осциллограмма заснята через 5 сек. после прекращения тетанизации. Итак, как на этой, так и на последующих осциллограммах, заснятых соответственно через 15, 25, 35, 45 сек., никакого усиления не наблюдается.

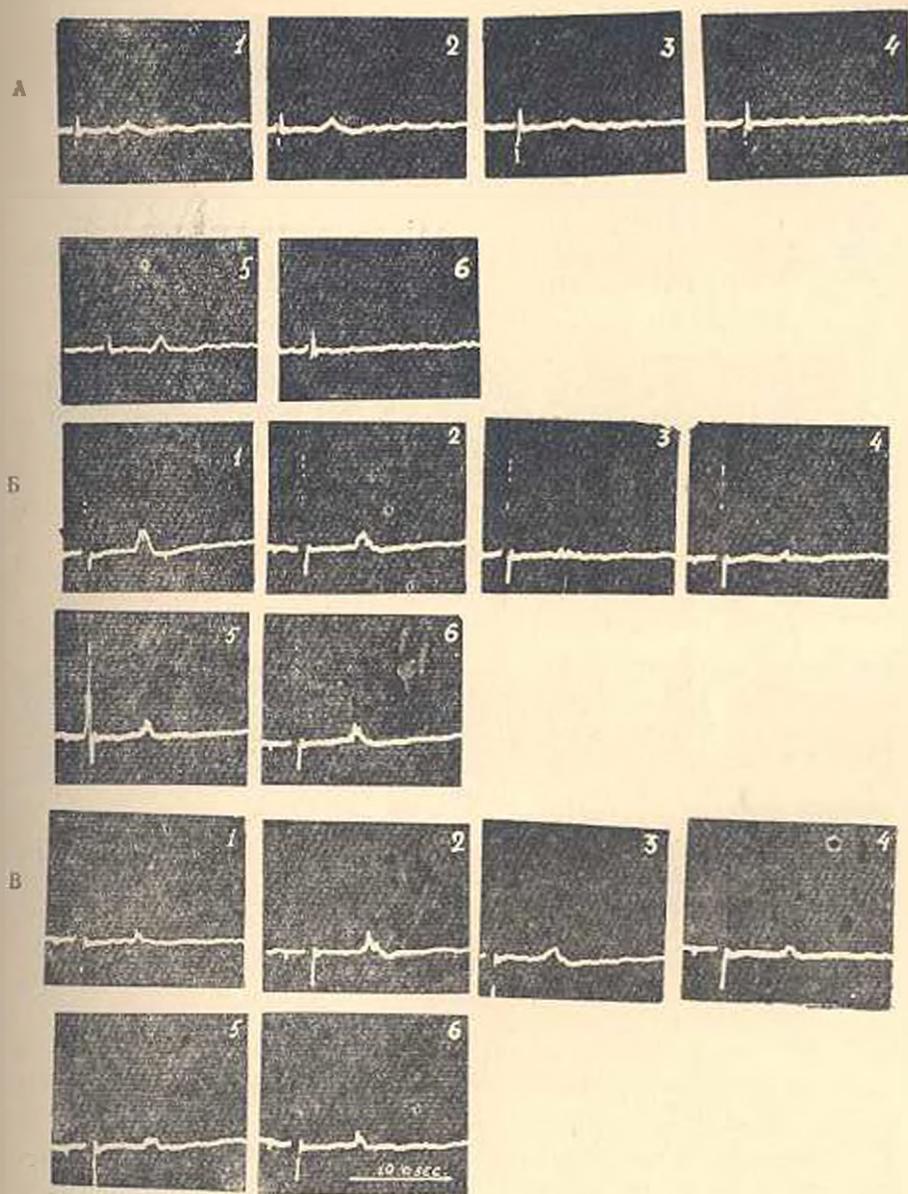


Рис. 4. Объяснение в тексте.

Таким образом, в этом опыте, выполненном на 9-дневном котенке, усиления в моносинаптической дуге не наблюдалось, если предварительная тетанизация производилась стимулами частотой 85 в сек. и ниже.

Последующие опыты по посттетаническому усилению моносинаптического рефлекса поставлены на 12, 18, 20 и 25-дневных котят, результаты которых представляются в виде кривой (рис. 6).

Согласно данным Ллойда [1], Экклса и Ролла [3] П. Г. Костюка [6], на взрослых кошках посттетаническое усиление в моносинаптической

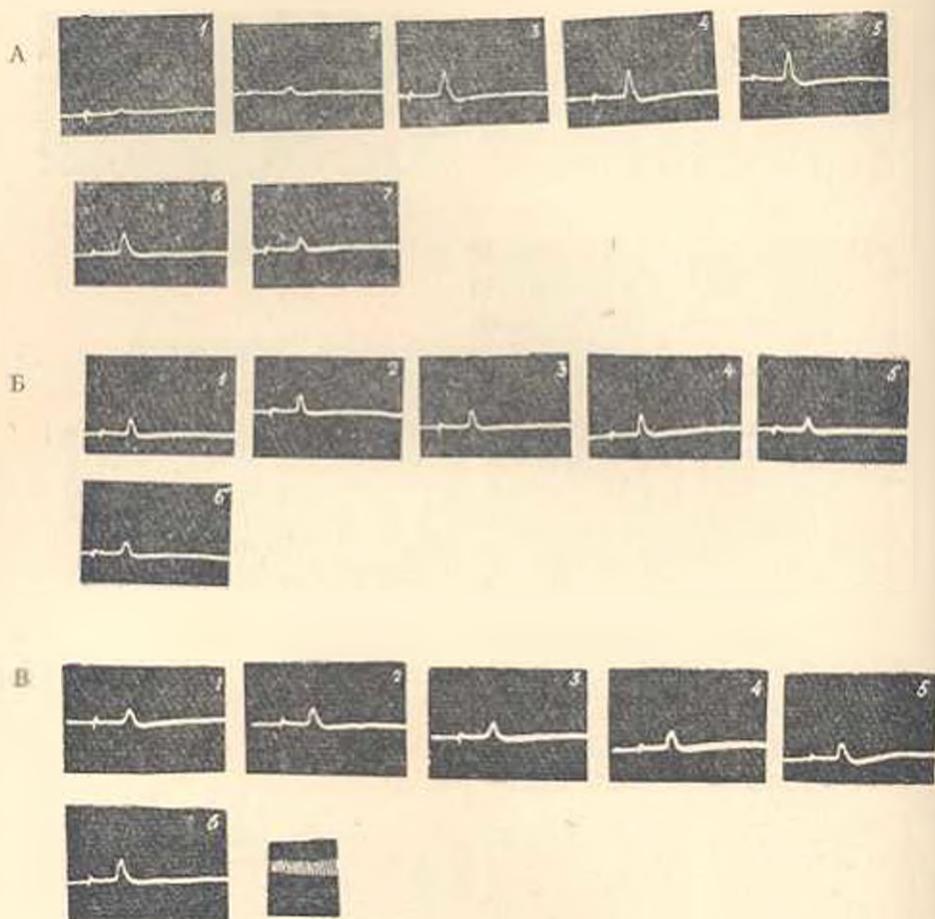


Рис. 5. Опыт на девятидневном котенке. Объяснение в тексте. Время в мсек.

дуге наступает после предварительной тетанизации того же самого нерва, с которого посылаются пробные раздражения.

Харбарт и Нэсс [2], также изучавшие этот вопрос, в противоположность вышеупомянутым авторам наблюдали феномен посттетанического усиления в некотором проценте случаев и при тетанизации нервов синергистов. Нам не удалось получить феномена посттетанического усиления моносинаптического рефлекса при раздражении нерва синергиста как у взрослых кошек, так и у котят.

В какой части рефлекторной дуги происходят вышеописанные изменения, лежащие в основе описанного явления? Опыты с антидромной активацией мотонейронов говорят о том, что это явление не обязано изменению функциональных свойств мотонейронов. По-видимому, причина этого явления лежит в таком месте рефлекторной дуги, которая недоступна для антидромных импульсов.

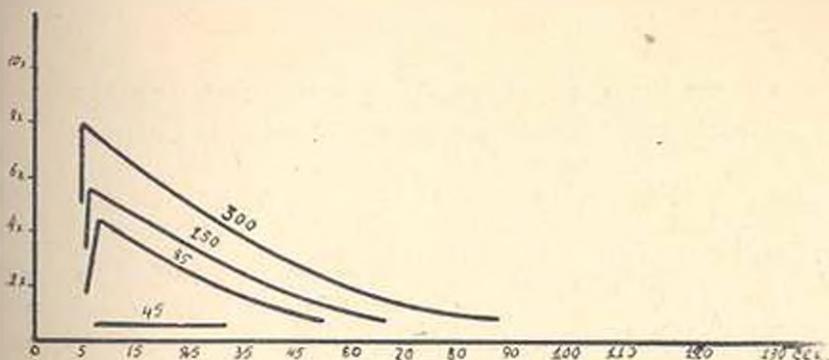


Рис. 6. Кривая течения посттетанического усиления в моносинаптической дуге спинного мозга у котят начиная с 12-дневного возраста и выше. На оси абсцисс время в секундах, на оси ординат усиление, выраженное в кратных отношениях.

### В ы в о д ы

1. На котятках в возрасте от одного до 25 дней было исследовано развитие феномена посттетанического усиления в моносинаптической дуге спинного мозга.

2. Опыты на котятках до 9-дневного возраста показали, что как ортодромные, так и анлидромные раздражения с частотой 300, 150, 85, 45, 15, 6 и 2 герца в течение 10 сек. не приводят к усилению пробного моносинаптического разряда. Этот феномен наблюдается у котят, начиная с 9-дневного возраста и выше.

3. Стрихнин в дозе 0,2 мгр/кг не оказывал никакого влияния на развитие посттетанического усиления в моносинаптической дуге у котят до 9-дневного возраста.

4. Опыты показали, что частота 85 в сек., которая регулярно вызывает усиление в моносинаптической дуге у котят, начиная с 11—12-дневного возраста является не эффективной у животных 9—10-дневного возраста.

5. Начиная с 12—13-дневного возраста, частоты 300, 150, 85 герц в секунду являются эффективными частотами для получения вышеописанного явления. Частота 45 в сек. как у взрослых, так и у котят исследованного возраста не способствует развитию усиления в моносинаптической дуге.

6. С возрастом увеличивается как длительность течения посттетанического усиления в моносинаптической рефлекторной дуге, так и амплитуда отдельных реакций.

Թ. Ս. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՑԱՆ.

ՍՆՏՈՒԿԵՆԵԶՈՒՄ ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ՄՈՆՈՍԻՆԱՊՏԻԿ ԱՂԵՂՈՒՄ  
ՊՈՍՏՏԵՏԱՆԻԿԱԿԱՆ ՈՒՎԵՂԱՑՄԱՆ ԶԱՐԿԱՑՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո մ

Ռեֆլեքսի պոստտետանիկական սաստկացում է կոչվում բարձրացած պոստսինապտիկ պաասախանը պրեսինապտիկ վերջույթների օրթոդրոմային ակտիվացիայից անմիջապես հետո: Այդ ֆենոմենը հետազոտված է նյարդային համակարգության համարյա թե բոլոր մասերում, բայց առավել մանրամասնությամբ ուսումնասիրված է ողնուղեղի մոնոսինապտիկ ռեֆլեկտոր աղեղում:

Հասակավոր կենդանիների վրա կատարված մի շարք աշխատանքների առկայությունը և ծնտոցնեկում տվյալ հարցի վերաբերյալ աշխատանքների բացակայությունը զրդեցին մեզ հետազոտելու ողնուղեղում պոստտետանիկական սաստկացման զարգացումը սնտոգենեզում:

Փորձերը զրվել են կատվի մեկից մինչև 25 օրական հասակի ձագերի վրա:

Եզրակացություններ

1. Կատվի մեկից մինչև 25 օրական հասակի ձագերի վրա հետազոտվել է պոստտետանիկական սաստկացման ֆենոմենի զարգացումը ողնուղեղի մոնոսինապտիկ աղեղում:

2. Կատվի մինչև 9 օրական հասակի ձագերի վրա զրված փորձերը ցույց տվեցին, որ 10 վայրկյանի ընթացքում 300, 150, 85, 45, 15, 6 և 2 հերց հաճախականությամբ թև՝ օրթոդրոմային և թև՝ անտիդրոմային զրդիոներ չեն առաջացնում փորձնական մոնոսինապտիկ լիցքահանման սաստկացում: Կատվի ձագերի մոտ այդ ֆենոմենը նկատվում է նրանց 9 և ավելի օրական հասակից սկսած:

3. Կատվի միջև 9 օրական ձագերի մոտ սարխիսինի 0,2 մգ/կգ զոզամ ոչ մի ազդեցություն չէր պարծում ողնուղեղի մոնոսինապտիկ աղեղում պոստտետանիկական սաստկացման զարգացման վրա:

4. Փորձերը ցույց տվեցին, որ վայրկյանում 85 հաճախականությամբ զրդիորը, որը կատվի ձագերի մոտ 11—12 օրական հասակից սկսած կանոնավորապես սաստկացում է առաջացնում ողնուղեղի մոնոսինապտիկ աղեղում, էֆեկտավոր չէ 9—10 օրական հասակի կենդանիների մոտ:

5. Ակսած կենդանիների 12—13 օրական հասակից, վայրկյանում 300, 150, 85 հաճախականությունները էֆեկտիվ են վերը նկարագրված երևույթն ստանալու համար: Վայրկյանում 45 հաճախականությունը ինչպես հասակավոր, այնպես էլ հետազոտված հասակի կատուների մոտ, չի նպաստում սաստկացման զարգացմանը մոնոսինապտիկ աղեղում:

6. Հասակին զուգընթաց մեծանում է ինչպես պոստտետանիկական սաստկացման ընթացքի տևողությունը մոնոսինապտիկ ռեֆլեկտոր աղեղում, այնպես էլ առանձին սեակցիաների ամպլիտուդան:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. D. P. C. Lloyd. Post-tetanic potentiation of response in monosynaptic reflex pathway of spinal cord. *J. Gen. Physiol.* Vol. 33, 2, 1949.
2. Karl Erik Hagbarth and Knut Naess. Reflex effects of tetanic stimulation of different fibre-systems in hind limb of the cat. *Acta physiol. scand.* Vol. 21, 4, 1950.
3. J. C. Eccles and W. Ra11. Effects induced in a monosynaptic reflex path by its activation. *J. Neurophysiol.* vol. XIV, 5, 1951.
4. G. Ström. Physiological significance of post-tetanic potentiation of the spinal monosynaptic reflex. *Acta physiol. Scand.* vol. 24, 1, 1951.
5. A. Jefferson and A. Benson. Some effects of post-tetanic potentiation of monosynaptic response of spinal cord of cat. *J. Neurophysiol.* Vol. XVI, 4, 1953.
6. П. Г. Костюк. Посттетанические изменения рефлекторных реакций двигательных клеток спинного мозга. *Вопросы физиологии.* 10. Изд. АН УССР, 1954.
7. R. Grant. Reflex rebound by post-tetanic potentiation. Temporal summation-spasticity. *J. Physiol.*, Vol. 131, 1, 1956.
8. P. D. Wall and A. R. Johnson. Changes associated with post-tetanic potentiation of monosynaptic reflex. *J. Neurophysiol.* vol. XXI, 2, 1958.
9. J. R. Hughes. Post-tetanic potentiation. *Physiol. rev.* Vol. 38, 1, 1958.
10. Feag. Цит. по J. R. Hughes.