

Г. А. ЕПРЕМЯН и Л. А. МАТИНЯН

ГИСТО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЕНСАТОРНЫХ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ У ЧЕРЕПАХ ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ЗАДНЕЙ ПОЛОВИНЫ СПИННОГО МОЗГА

Гисто-физиологическая характеристика компенсаторных приспособлений у животных, у которых впервые начинаются присущие млекопитающим морфологические дифференциации проводящих систем спинного мозга, является одной из очередных задач в проблеме пластичности нервной системы. К таким животным, как известно [2], относятся пресмыкающиеся, одним из представителей которых являются черепахи. Экспериментально разрешение этой задачи представляет интерес для понимания эволюции нервных механизмов компенсаторных приспособлений центральной нервной системы.

Опыты ставились на 16 взрослых и 4 молодых пресноводных черепахах (*Emmisa caspica caspica*). У всех животных перерезка задней половины спинного мозга производилась между VIII шейным и I грудным позвонками.

В целях изучения характера нарушений, вызванных указанной перерезкой спинного мозга, а также изучения динамики развития компенсаторных приспособлений был использован ряд тестов физиологических исследований (определение порога рефлекторной возбудимости конечностей, сила их сокращения и время расслабления, локомоция, рефлексы положения и т. д.). Последние проводились нами до операции на здоровых черепахах и после оперативного вмешательства.

У взрослых черепах поперечная перерезка задней половины спинного мозга вызывала не глубокие и сравнительно быстро проходящие нарушения чувствительных и двигательных функций организма, связанных с частью спинного мозга, находящейся ниже уровня перерезки. Картина нарушения функций и динамика их восстановления нижеследующая. При указанной перерезке спинного мозга резко повышается рефлекторная возбудимость нижней половины щита и задних лапок. Непосредственно после операции и в первые 3—8 дней после нее на малейшее механическое, электрическое и термическое воздействие (слабое сдавливание, укол лапки или хвоста, прикладывание пробирки с теплой водой 30—35°C, слабый индукционный ток), получается бурная двигательная реакция обеими задними лапками. Аналогичный эффект получается и в случае механического раздражения задней половины брюшной среднечувствительной линии. В первые 2—3 дня как при указанных, так и при более сильных раздражениях задних лапок черепахи слабо реагируют движениями передних лапок, головы. Наряду с повышением чувствительности зад-

них лапок наблюдается также и незначительное снижение силы их рефлекторного мышечного сокращения, ускорение времени их расслабления, расстройства локомоции. Оно выражается в том, что черепахи задние лапки часто кладут на землю не подошвенной, а тыльной стороной. При положении спиной вниз им не удастся осуществить рефлекса перевертывания, а плавание осуществляется лишь при помощи передних лапок. На 3—4 день операции восстанавливается проводимость спинного мозга снизу вверх. Раздражение задних лапок усиливает как их защитный рефлекс-флексию, так ифлексию передних лапок и головы, как это наблюдалось в норме.

В качестве примера в таблице 1 приводятся результаты опытов, полученных на взрослой черепахе. Как видно из таблицы, после поперечной перерезки задней половины спинного мозга повысился порог возбудимости задних лапок, несколько снизилась сила их рефлекторного мышечного сокращения и ускорилось время их расслабления. На 5 день после операции указанные расстройства компенсировались и получили нормальные величины. Со стороны передних лапок, как видно из этой таблицы, после операции заметных изменений не наблюдается.

У четырех молодых черепах после поперечной перерезки задней половины спинного мозга наблюдались слабо выраженные чувствительные и двигательные расстройства. В отличие от взрослых черепах эти расстройства, спустя 24—36 часов после операции, полностью компенсировались. По-видимому, это связано со слабой как функциональной, так и морфологической локализацией и дифференциацией структурных элементов спинного мозга молодых, растущих черепах, которые увеличиваются с возрастом, как это известно из нейрогистологии [2].

Интересно отметить, что у трех взрослых черепах, перенесших перелом панцыря (в области средних и поясничных позвонков) в естественных условиях их жизни и являющихся нормальным к моменту исследования, перерезка задней половины спинного мозга вызвала очень незначительные нарушения сенсорных и моторных функций. У таких черепах при прочих равных условиях имеющиеся нарушения проходили гораздо быстрее (спустя 1—2 дня), чем у взрослых оперированных черепах. Подобные факты наблюдались нами и раньше [3, 4]. По-видимому, у таких черепах развивающийся «механический иммунитет» (по И. П. Павлову [5]) после первичной травмы делает их центральную нервную систему более устойчивой к последующему повторному ее поражению в виде поперечной перерезки задней половины спинного мозга, чем у нормальных черепах, спинной мозг которых повреждается впервые.

Таким образом, проведенными исследованиями установлено, что в результате поперечной перерезки задней половины спинного мозга у взрослых черепах развивались неглубокие и сравнительно быстро проходящие нарушения (5—8 дней) чувствительных и двигательных функций организма. У лягушек, как известно, вырезывание задней половины спинного мозга на протяжении одного позвонка не вызывает заметных изменений в его рефлекторной деятельности [6].

Таблица 1

Величины порога рефлекторной возбудимости, рефлекторного сокращения и времени расслабления скелетных мышц черепахи в норме и после операции

Черепаша № 26, самец, вес — 800 г

Дата	Передние лапки						Задние лапки					
	правая			левая			правая			левая		
	Порог в см	Сила рефл. мышц. сокр. в г	Время расслаб. в сек.	Порог в см	Сила рефл. мышц. сокр. в г	Время расслаб. в сек.	Порог в см	Сила рефл. мышц. сокр. в г.	Время расслаб. в сек.	Порог в см	Сила рефл. мышц. сокр. в г	Время расслаб. в сек.
30.IX 1955 г.	13,5	800	49	13	800	54	14	1300	60	14,5	1300	64
1.X	13	800	46	13,5	800	50	14	1300	63	14	1300	67
3.X	13,5	800	50	13	800	48	14,5	1300	68	13,5	1200	59
3.X	Произведена поперечная перерезка задней половины спинного мозга между VIII шейным и I грудным позвонками											
4.X	12,5	800	45	12	800	41	16	1100	28	15,5	1000	27
5.X	13	800	47	12,5	800	43	15,5	1200	31	15,5	1100	35
6.X	13,5	850	40	13	800	36	16,5	1200	46	16	1200	50
7.X	13	800	45	12	700	40	15	1250	51	15,5	1300	53
8.X	12,5	750	39	13	800	49	14	1300	62	14,5	1300	60
10.X	13	800	52	12	750	53	14	1300	67	14	1300	55

Сказанное станет понятным, если учесть те прогрессивные изменения, которым подверглась центральная нервная система рептилий.

У рептилий мы имеем начало всех дифференцировок, какие наблюдаются в спинном мозгу млекопитающих. Отличие состоит лишь в том, что у рептилий все эти дифференцировки имеют еще несколько диффузный характер, почему и не выражены так отчетливо, как у млекопитающих. Спинной мозг рептилий цефализирован нисходящими пучками значительно сильнее, чем у амфибий, точно так же, как и фронтальная восходящая кумуляция его чувствительных путей у этих позвоночных более значительна. Впервые у рептилий задние чувствительные пучки оказываются цефализированными. У них отчетливо выделяются задние, боковые и передние столбы спинного мозга. Особенное внимание обращает на себя значительная дифференцировка серого вещества задних рогов и значительная локализация в них некоторых пучковых нейронов. Таким образом, у лягушки отсутствие изменений в рефлекторной деятельности спинного мозга после вырезывания его задней половины можно объяснить слабой морфологической специализацией и дифференциацией проводящих путей спинного мозга. У черепах же, в связи с формированием морфологической дифференциации и специализации центральной нервной системы, после перерезки задней половины спинного мозга наступают вышеуказанные чувствительные и моторные нарушения и уже требуется определенный промежуток времени для того, чтобы произошла «перестройка» путей и оставшаяся неповрежденной передняя половина спинного мозга проводила бы импульсы, которые до того шли через заднюю половину. Вслед за Э. А. Асратяном [1] «перестройку» спинальных путей мы рассматриваем как сложный интрацентральный процесс, имеющий многоступенчатый характер.

Зависимость восстановления функций от эффективности или выраженности пластических свойств нервной системы и от степени наносимого повреждения заставила нас выяснить — смогут ли высшие отделы центральной нервной системы черепах компенсировать нарушения, являющиеся результатом более глубоких повреждений спинного мозга, чем поперечная перерезка его задней половины? Для ответа на этот вопрос мы у трех взрослых черепах произвели больше половины перерезки спинного мозга. Однако на протяжении свыше четырех месяцев ни у одной из черепах нарушения моторики пораженных обеих задних конечностей не компенсировались. Хотя между задними и передними половинами существуют рефлекторные связи (импульсы передаются через оставшуюся часть спинного мозга), однако за такой длительный период компенсированные движения, которые могут обеспечить функцию стояния, не говоря о координации движений передних и задних лапок при ходьбе, все время отсутствуют. В морфологической литературе имеется указание, что восстановительная функция задерживается при одновременном поражении симпатических ганглиев и периферических нервов [8]. Для подтверждения наших физиологических наблюдений через определенный промежуток вре-

мени мы у 7 черепах проводили гистологические исследования спинного мозга.

Кусочки спинного мозга фиксировались в 10% нейтральном формалине. Срезы готовились замораживающим способом в пределах от 15—30 микрон толщиной. Окраска проводилась гематоксилин-эозином, а также и по Бильшовски-Грос модификацией Лаврентьева.

Микроскопические исследования препаратов от 3-х нормальных черепах без повреждения спинного мозга показало, что у черепах двигательные нервные клетки передних рогов спинного мозга удлиненной формы без сильной конфигурации тела нейрона. Отростки, отходящие от тела нейронов, малочисленные. Спинномозговой канал выстлан двурядно кубическими эпендимальными клетками (рис. 1, 2).



Рис. 1. Контроль. Поперечный срез спинного мозга. Видны клетки двурядной эпендимы. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

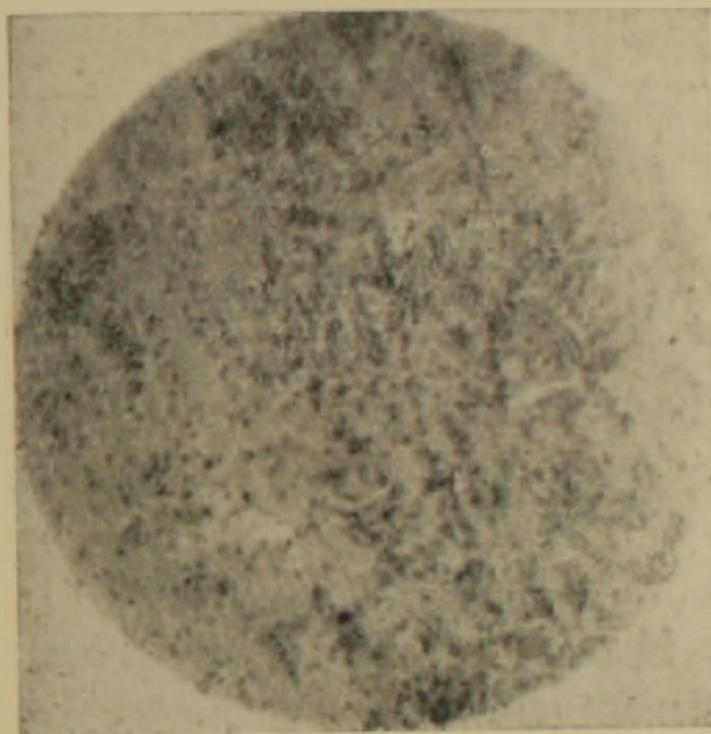


Рис. 2. Контроль. Продольный срез спинного мозга. Видны нейроны. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

Черепаша № 1, самка, весом 1100 г, 22 июля 1955 г. перерезана задняя половина спинного мозга на уровне 8 спинного позвонка (поясничное утолщение). Черепаша погибла 30.IX.1955 г., т. е. через 70 дней после операции. Микроскопически обнаружено утолщение пораженного участка спинного мозга со сращением с окружающей тканью позвоночного канала. Микроскопически на продольных срезах препаратов почти всю половину занимает бесструктурная масса с единичными клеточными элементами круглой или удлиненной формы. За указанной массой отмечается мощная полоска (рис. 3) в продольном направлении, состоящая из клеток удлиненно-веретенообразной формы с пучками нервных волокон, которые идут более густо, чем в неповрежденной половине спинного мозга. Выше и ниже указанного повреждения на расстоянии до 1 мм имеется место опустошения нейронов, размножение глиальных круглых клеток с зернистой протоплазмой, а также и клеток в виде перицитов кровеносных сосудов.

Черепаша № 17, самец, весом 1100 г, 19. VII. 1955 г. перерезана задняя половина спинного мозга между 8 шейным и 1-м грудным позвонком. 21 X 1955 г. черепаха погибла. Таким образом, через 90 дней спинной мозг был подвергнут гистологическому исследованию.

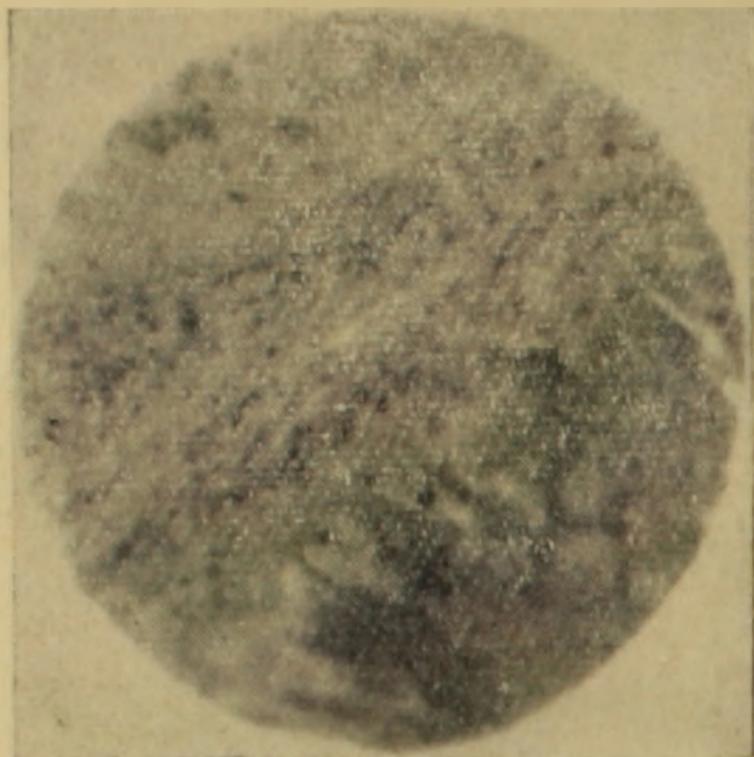


Рис. 3. Опыт. Продольный срез спинного мозга. За бесструктурной массой видна мощная полоска нервных волокон. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

(рис. 4). Передняя половина спинного мозга богата нервными волокнами. Спинномозговая ткань на расстоянии 1—2 мм от повреждения бедна нейронами, имеются явления гибели нейронов, а в передней половине спинного мозга нейроны как бы гипертрофированы (рис. 5).

Идентичность гистологических картин спинного мозга у 7 других подопытных черепах делает возможным не привести описания всех случаев, но их общая морфологическая характеристика сводится к следующему: в поврежденном сегменте спинного мозга встречались нейроны с зернистостью с конгломератами. В ряде случаев изменена конфигурация тела нейрона, границы их нечетки, отростки плохо выявляются. Встречались нейроны (ближе к повреждению) с вакуолизированной протоплазмой со смещением ядра к периферии тела клетки и кариорексисы. Вокруг распавшей некротической массы задней половины отмечалось значительное количество глиальных элементов с зернистой протоплазмой [7, 9].

Отмеченная морфологическая картина в сочетании с физиологическими исследованиями позволяет прийти к следующим выводам:

1. У взрослых черепах поперечная перерезка задней половины спинного мозга вызывает неглубокие и сравнительно быстро (5—8 дней) проходящие нарушения чувствительных и в особенности двигательных функций организма ниже уровня перерезки.

2. У молодых черепах указанная операция вызывает слабо выраженные чувствительные и двигательные нарушения ниже уровня перерезки. В отличие от взрослых черепах, эти расстройства у молодых компенсируются очень быстро (в течение 24—36 часов после операции).

3. У взрослых черепах перерезка задней половины спинного мозга, произведенная больше половины, вызывает глубокие, некомпенсиру-

Микроскопически пораженный участок спинного мозга утолщен сращением с тканью позвоночного канала. Микроскопические препараты сагитального разреза характеризовались тем, что поврежденная задняя половина отграничивалась клеточным ростом эпендимной глии в виде непрерывного тяжа со значительным врастанием в некротическую массу. Спинномозговой канал расширен дугообразно

щиеся нарушения чувствительных и моторных функций обеих задних конечностей. Этот факт позволяет считать, что пластичность центральной нервной системы черепах имеет свои пределы.

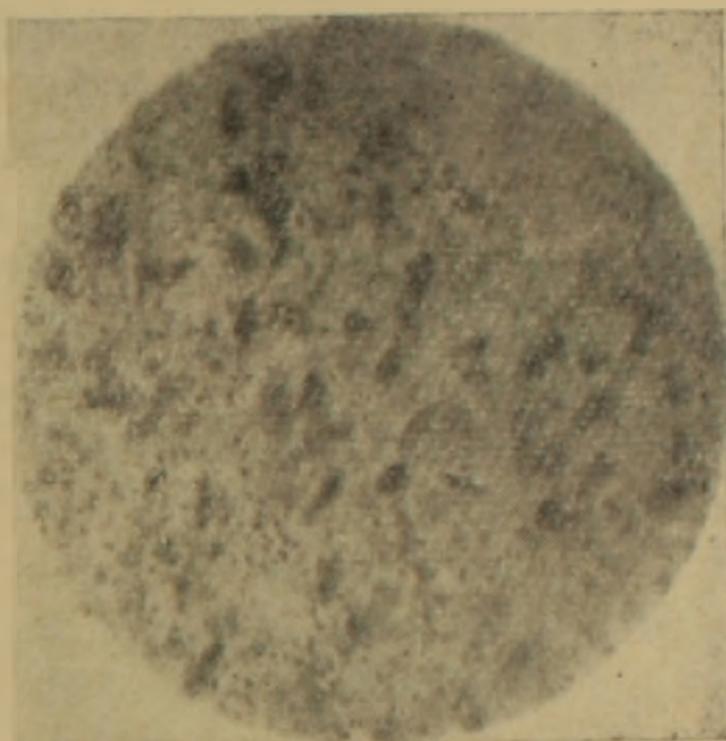


Рис. 4. Продольный срез спинного мозга. Видно дугообразное расширение спинномозгового канала, размножение эпендимарных клеток и увеличение нервных волокон. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

Рис. 5. Опыт. Продольный срез спинного мозга. Нейроны неповрежденного участка как бы гипертрофированы. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 2).

4. Восстановление нарушенных функций у взрослых черепах после перерезки задней половины спинного мозга обусловлено, с одной стороны, гипертрофией неповрежденных нейронов, а с другой, что самое главное, развитием, по-видимому, новых, межнейрональных связей в неповрежденной половине спинного мозга.

Кафедра гистологии Ереванского медицинского института и Институт физиологии Академии наук Армянской ССР

Поступило 25 X 1956

Գ. Հ. ԵՓՐԵՄՅԱՆ, Լ. Ա. ՄԱՏԻՆՅԱՆ

ԿՈՄՊԵՆՍԱՏՈՐ ՀԱՐՄԱՐՈՂԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՀԻՍՏՈՑԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԲՆՈՒԹԱԳՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ԿՐԻԱՆԵՐԻ ՄՈՏ ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ՀԵՏԻՆ ԿԵՍԻ ՀԱՏՈՒՄԻՅ ՀԵՏՈ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Կոմպենսատոր հարմարողականությունը հիստոֆիզիոլոգիական բնութագրությամբ կենդանիների մոտ, որոնց մոտ նոր է տեղի ունենում կաթնասուններին յուրահատուկ ողնուղեղի հաղորդչական ուղիների մորֆոլոգիական դիֆերենցիան, հանդիսանում է ներփայլին սխտեմի պլաստիկականությամբ հարթական խնդիրներից մեկը: Այդպիսի կենդանիներ են համարվում սողուն-

ները, որոնց թվին են պատկանում նաև կրիաները: Վերոհիշյալ հարցի էքսպերիմենտալ լուծումը իրենից ներկայացնում է կենտրոնական ներվալին սխտեմի մեխանիզմների կոմպենսատոր հարմարողականության էվոլյուցիոն զարգացման խնդիրը: Վերոհիշյալ առումով, հեղինակների կողմից փորձերը կատարվել են 16 հասակ առած և 4 երիտասարդ քաղցրահամ ջրալին կրիաների վրա: Բոլոր կենդանիների մոտ կատարվել է ողնուղեղի հետին կեսի հատում 8-րդ վզալին և առաջին կրծքալին ողների սահմանում:

Ֆիզիոլոգիական և մորֆոլոգիական հետազոտությունների հիման վրա հեղինակները հանգել են հետևյալ եզրակացություններին:

1. Հասակն առած կրիաների մոտ ողնուղեղի հետին կեսի հատումից հետո չեն առաջանում երկարատև խանգարումներ և համեմատաբար արագ (5—8 օրվա ընթացքում) հատումից դաժ օրգանիզմի զգայական և հատկապես շարժողական ֆունկցիաները վերականգնվում են:

2. Երիտասարդ կրիաների մոտ նշված օպերացիան օրգանիզմի հատումի ստորին մասում առաջացնում է թույլ զգայական և շարժողական խանգարումներ: Ի տարբերություն հասակն առած կրիաների, երիտասարդների մոտ ալը խանգարումները շատ արագ են կոմպենսացվում (օպերացիայից հետո 24—36 ժամվա ընթացքում):

3. Հասակն առած կրիաների մոտ ողնուղեղի հետին կեսից ավելի հատելու դեպքում առաջանում են խորը խանգարումներ, կոմպենսացիայի չենթարկվելով հետևի վերջույթների զգայական և շարժողական ֆունկցիաները: Այդ փաստը թույլ է տալիս ընդունելու, որ կրիաների կենտրոնական ներվալին սխտեմի պլաստիկականությունը իրեն սահմաններն ունի:

4. Հասակն առած կրիաների ֆունկցիաների խանգարման վերականգնումը ողնուղեղի հետին կեսի հատումից հետո պայմանավորվում է մի կողմից՝ չվնասված ներոնների հիպերտրոֆիայով, իսկ մյուս կողմից, որ ամենագլխավորն է, ըստ երևույթին ողնուղեղի չվնասված կեսում միջներոնալ նոր կապերի զարգացմամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. С. 19, 279, 1953.
2. Заварзин А. А. Избранные труды, т. III, стр. 167, 169, 1950.
3. Матинян Л. А. Научные труды Института физиологии Академии наук Армянской ССР, т. III, стр. 65, 1950.
4. Матинян Л. А. и Адамян Ф. А. Тезисы докладов 16 конференции, посвященной вопросам высшей нервной деятельности, 1953.
5. Павлов И. П. Полное собрание трудов, т. 3, стр. 446, 1949.
6. Сеченов И. М. Физиология нервных центров, 1952.
7. Голуб Ф. М. Значение периферического отрезка поврежденного нерва в развитии нервных дистрофий, 1944.
8. Мушегян Г. П., Епремян Г. А. и Адамян Ф. А. К вопросу о регистрации периферических нервов. Научные труды Института физиологии АН АрмССР, 1950.
9. Шияневский А. Я. Влияние уровня перерезки периферического нерва на скорость его регенерации. Дисс., 1956.