

О. Г. БАКЛАВАДЖЯН, А. А. ОГАНЕСЯН

ЭЛЕКТРОСПИННОГРАММА (ЭСГ) СОБАКИ*

Исследования по физиологии спинного мозга как в прежние времена, так и теперь направлены на разрешение того, что происходит в спинном мозгу при рефлекторной деятельности? До 30-х годов нашего столетия рефлекторная деятельность спинного мозга изучалась на основании механографических записей сокращений скелетных мышц и биотоков последних. После работ Гассера и Граама [1] начался новый период в изучении рефлекторной деятельности спинного мозга. За все это время природу рефлекса стремятся истолковать на основании ответных потенциалов спинного мозга. Хотя механографический и электрографический методы дали много ценного экспериментального материала, тем не менее основной вопрос физиологии спинного мозга, а именно вопрос о природе рефлекса еще не выяснен. Трудность экспериментального разрешения заключается не только в сложности предмета, но и в отсутствии точных и адекватных методик исследования.

Нельзя не подчеркнуть, что рефлекторная деятельность спинного мозга изучалась и ныне изучается большей частью в условиях острого эксперимента.

Среди многих методик изучения рефлекторной деятельности спинного мозга отсутствовала методика вживления электродов в спинной мозг, т. е. электроспиннографическая методика. Сперва на кроликах, затем на собаках, нам удалось разработать методику вживления электродов в спинной мозг и получить большое количество животных с хроническими электродами. Присутствие последних в спинном мозгу не влияло на локомоторную функцию животных, что имело важное методическое значение. Пользуясь электроспиннографической методикой, мы имели возможность получить некоторые новые факты, характеризующие рефлекторную деятельность спинного мозга практически здоровых животных в условиях свободного поведения.

В электрофизиологических исследованиях последнего двадцатилетия широко применяется метод вживления электродов в различные области головного мозга в целях хронического отведения потенциалов этих областей.

Первая попытка в этом направлении была сделана А. Б. Коганом [2] для изучения потенциалов коры и подкорковых областей. После него ряд советских и зару-

* Из доклада на научной сессии, посвященной 40-ой годовщине Великой Октябрьской социалистической революции.

бежных авторов приживляли биполярные электроды в различные области коры. Нами сделана первая попытка вживления электродов в спинной мозг собаки и кролика в целях хронического отведения электромиограммы.

После откусывания остистых отростков в середине подготовленной таким образом гладкой площади на теле позвоночной кости делались резьбовые отверстия, куда ввинчивались плексиглазовые электродные держатели с электродами. Мы пользовались электродами двух типов: эпидуральными и игольчатыми (погружными). Погружные электроды покрывались лаком за исключением кончика, диаметр которого равнялся 0,1—0,2 мм. Эпидуральные электроды покрывались лаком за исключением нижней поверхности электрода. Потенциалы отводились как при большом (ок. 2—3 см), так и при малом межэлектродном расстоянии (ок. 2 мм).

Форма электродов и способ их фиксации в позвонках показаны на рис. 1.

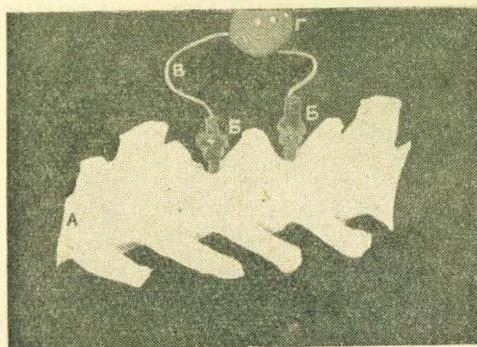


Рис. 1. Форма электродов и их фиксация в позвонках. А — поясничные позвонки, Б — электродные держатели с электродами, В — провода от электродов, Г — втулка, которая выводится на кожу.

Свободные концы электродов монтировались в плексиглазовую втулку и вместе с ней выводились на кожную поверхность. После зашивания раны накладывался марлевый валик, который снимался через неделю. В послеоперационный период в течение одной недели животные получали пенициллин.

ЭСГ записывалась: 1) в позе спокойного лежания при полном расслаблении мышц конечностей и шеи, 2) в позе сидения на боку и на животе при согнутых конечностях, 3) в позе, когда собака сидит на тазе и опирается на передние конечности, 4) во время стойки, ходьбы, 5) при афферентных раздражениях и т. д. Перед опытом записывалась нулевая линия при открытом входе усилителей или при замыкании через 80 000 л. Сердечный артефакт присутствовал не во всех записях. Он везде отмечен

крестиками. Потенциалы усиливались с помощью 4-каскадного усилителя переменного тока с симметричным входом. Регистрация потенциалов производилась с экрана трубки 2-лучевого катодного осциллографа на киноплёнку.



Рис. 2. Собака с вживленными в спинной мозг электродами. Белый круг на спине—штулка, выведенная на кожу. Два отверстия на наружной поверхности штулки служат для соединения электродов с регистрирующей установкой.

В работе с вживленными электродами важное значение имеет учет степени повреждения ткани вокруг электродов и артефакты от разряда повреждения. А. Б. Коган [3] утверждает, что вживленные электроды не вызывают значительных разрушений мозговой ткани. В последнее время Делгадо [4] также утверждает, что вживленный в головной мозг электрод не меняет возбудимости нейронов. Кроме незначительной глимальной реакции под экстрадуральными электродами других гистологических изменений не было отмечено.

Н. И. Арлашенко и Г. М. Эрдман [5] на основании измерения хронаксии двигательной зоны коры и периферической хронаксии утверждают, что вживленные электроды изменяют возбудимость коры. И. С. Беритов и А. И. Ройтбак [6] указывают, что игольчатый электрод при вкалывании в спинной мозг лягушки вызывает лишь мимолетный разряд, иногда разряд длится долго и постепенно затухает. После исчезновения разряда (повреждения от первого прокола) он более не возобновляется, его можно было вызвать лишь новым проколом соседнего сегмента.

Электроды вживлялись в спинной мозг 15 собакам, из которых оказались годными для регистрации нормальной ЭСГ 8 собак. У 5 собак отмечались компрессионные явления, 2 собаки были выключены из опытов ввиду нагноения раны.

1. Собаке Белая весом в 20 кг была вживлена пара эпидуральных электродов в I_3 — I_4 сегменты. Никаких компрессионных явлений не было отмечено. При облизывании раны собака не перегрызла свободные концы электродов, выведенных с втулкой на кожу спины. Как с методической точки зрения, так и по существу было важно выяснить возможность регистрации нормальной ЭСГ через твердую мозговую оболочку, т. е. в условиях, когда отводящие электроды только касаются твердой оболочки. ЭСГ была бы нормальной в том случае, если бы отводящие электроды не вызывали сдавление мозговой ткани, нарушения кровообращения и ликворообращения. У собаки Белая после вживления эпидуральных электродов и в течение всего периода наблюдений не было отмечено никаких моторных, сенсорных и вегетативных нарушений. Это свидетельствовало о том, что условия для отведения нормальной ЭСГ у данной собаки были соблюдены.

Так как при вживлении электродов животному наносится травма, было интересно проследить за электрической активностью отводимых участков, начиная с первых дней после операции. У этой собаки первая запись ЭСГ была сделана через 15 часов после вживления электродов. Собака была вялая, по-видимому, вследствие остаточных влияний наркоза (морфий 1 мл. 1% на 1 кг веса и хлорангидрат 0,45 на 1 кг веса).

В спокойном лежании ЭСГ была слабо выражена. Только во время вдоха отмечалось некоторое повышение амплитуды потенциалов (рис. 3 А). В сидячем положении регистрировалась значительная электрическая активность. ЭСГ в этой позе состоит из хорошо выраженных медленных потенциалов, идущих в регулярном ритме с частотой около 20—40 в сек. Кроме медленных потенциалов в ЭСГ регистрируются также низкоамплитудные быстрые потенциалы, наподобие бета колебаний ЭЭГ. Нередко встречаются и отдельные высоковольтные потенциалы, похожие на обычные аксонные потенциалы нервных стволов (рис. 3 Б). Во время стойки на 4 конечностях в различные моменты стойки ЭСГ имела различный вид. В один момент стойки регистрируются исключительно высоковольтные аксонные потенциалы, в другой момент стойки видны аксонные потенциалы средней амплитуды с частотой 100—200 в сек (рис. 3 В), в третий момент — видны преимущественно низкоамплитудные потенциалы частого ритма, идущие на фоне медленных потенциалов или без них (рис. 3 Г).

Во время наиболее спокойного стояния на 4 конечностях регистрировалась небольшая активность (рис. 4 Д). Здесь имеется слабый фон низкоамплитудных потенциалов, усиливающихся во время вдоха.

Появление в ЭСГ синхронных с вдохом потенциалов не могло быть артефактом, связанным с попаданием биотоков дыхательных мышц под электроды, так как последние тщательно изолировались от окружающих тканей. Дыхательные колебания ЭСГ следует считать физиологическим феноменом, обусловленным иррадиацией активности дыхательного центра на поясничный отдел спинного мозга.

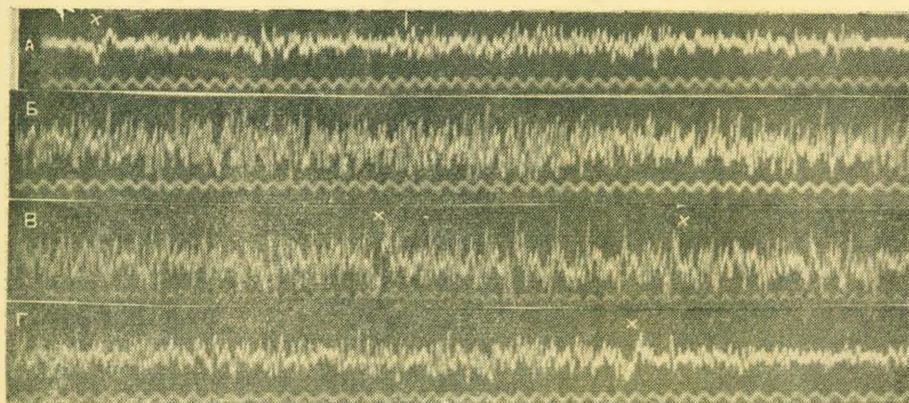


Рис. 3. ЭСГ собаки Белая. Через 15 часов после вживления эпидуральных электродов в $I_3 - I_4$ сегменты. Стрелка—начало вдоха, крестиками обозначен артефакт от ЭКГ, время в 0,02 сек.

Флексорный рефлекс, вызванный механическим раздражением (пощипыванием) пальцев задней конечности, сопровождался усилением аксонных потенциалов (рис. 4 А). На высоте рефлекса частота спаек достигала 200 в сек., а амплитуда превышала норму в два раза (рис. 4 Б). В конце рефлекса аксонные потенциалы становились слабее и исчезали на ЭСГ (рис. 4 В). Ответные изменения в ЭСГ при флексорном рефлексе исчезали не сразу, а затухали в течение нескольких секунд после прекращения раздражения (рис. 4 В). Хотя само механическое раздражение длилось не дольше секунды, его эффект в ЭСГ удерживается в течение нескольких секунд.

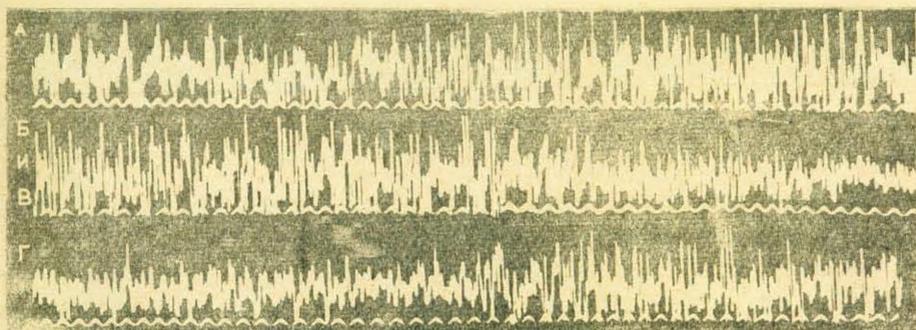


Рис. 4. ЭСГ собаки Белая. Третий день после вживления эпидуральных электродов. Стрелка—момент раздражения. В является продолжением Б с пропуском в 1 сек. Г—собака стоит на 4 конечностях, стрелкой показан момент пассивного поднятия одной из передних конечностей, время в 0,02 сек.

Усиление аксонных потенциалов при флексорном рефлексе тем выразительнее, чем больше сила и длительность механического раздражения. В случаях, когда в ответ на щипок не возникала двигательная реакция, изменения в ЭСГ ограничивались некоторым повышением амплитуды и частоты потенциалов фона. Если поднять одну из передних ко-

нечностей и таким образом заставить собаку стоять на 3 конечностях, то, как показывает рис. 4 Г, повышается частота и амплитуда аксонных потенциалов. Эффект удерживается все время, пока собака стоит на 3 конечностях и исчезает когда пассивно поднятая конечность опущена на пол. Пассивное поднятие одной из задних конечностей вызывало более сильный эффект, чем это наблюдалось при поднятии передней конечности.

На 8-й день после вживления электродов и в течение последующих дней изменения ЭСГ на различные воздействия носили стандартный характер: во всех случаях в условиях спокойного лежания регистрировались медленные потенциалы с хорошо выраженной бета активностью, в позе сидения на тазе — разночастотные спайки, во время рефлекса стойки — разночастотные и разноамплитудные потенциалы.

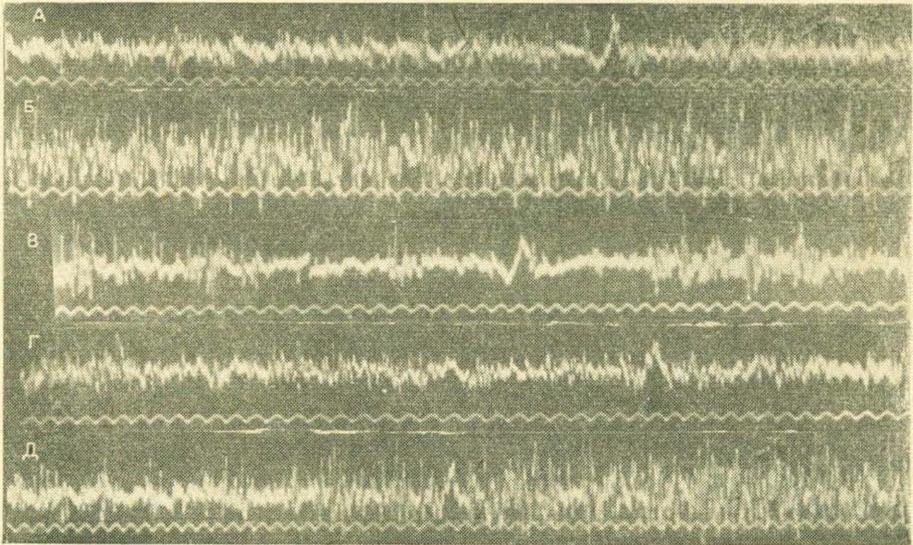


Рис. 5. ЭСГ собаки Белая на 8-й день после вживления электродов. Крестиками обозначен артефакт от ЭКГ, время в 0,02 сек.

Во время спокойного лежания при расслабленных мышцах конечностей и шеи регистрируются медленные потенциалы и хорошо выраженные быстрые потенциалы (рис. 5 А). Если животное сидит на тазе и опирается на передние конечности, аксонные потенциалы резко усиливаются (рис. 5 Б) и такая высокая аксонная активность удерживается все время, пока животное сохраняет позу сидения. Поскольку в этой позе собака опирается на передние конечности, голова поднята, позвоночник выпрямлен, то наблюдаемая высокая электрическая активность, должно быть, связана с этим моментом. Парадоксальной кажется ЭСГ во время стойки. Как в первые дни, так и на 8-й день после вживления электродов ЭСГ в различные моменты стойки имеет разный вид: то она оказывается насыщенной разноамплитудными потенциалами, то, напротив, резко упрощается, как это показано на рис. 5 В. На этом рисунке спра-

ва и слева видны аксонные потенциалы, а между ними — слабые нерегулярные колебания. В другой момент стойки регистрируются более или менее однообразные медленные и быстрые волны (рис. 5 Г). На рис. 5 Д уловлен момент, когда собака сделала попытку произвольно поднять одну из задних конечностей. Это привело к появлению частого ритма аксонных потенциалов.

Таким образом, на 8-й день вживления электродов, когда миновали первичные эффекты раздражения, связанные с операцией вживления, ЭСГ при различных познотических рефлексах сохраняла те же основные свойства, какие наблюдались в первые дни после операции.

Насыщение ЭСГ аксонными потенциалами в позе сидения (рис. 5 Б) едва ли связано с улучшением условий отведения. Напротив, в этой позе условия отведения ЭСГ должны ухудшаться ввиду возможного скопления спинномозговой жидкости и шунтировки ею электрической активности. Как ниже будет показано, ЭСГ, регистрируемая погруженными электродами в позе сидения, не отличается от только что описанной картины. Отсюда следует, что усиление аксонных потенциалов в позе сидения отражает действительную картину активности и связано с деятельностью нервных элементов, обеспечивающих эту позу. В определенной степени ЭСГ в позе сидения на тазе отражает активность центров мышц спины и в меньшей мере — центров мышц задних конечностей. Значительная часть аксонных потенциалов, по-видимому, принадлежит вышележащим центрам и является нисходящими от них импульсами.

Как уже говорилось, методика отведения ЭСГ позволяла регистрировать ее в условиях свободного поведения животного. Многочисленные записи ЭСГ, полученные при стойке и ходьбе, при переходах от одной позы к другой, показали, что фазные движения и статический тонус имеют различную электрическую картину: во время фазных движений ЭСГ состоит из высокоамплитудных потенциалов, идущих в частом ритме (100—300 в сек.), при статическом тонусе (напр., стояние при локомоции) ЭСГ состоит из низкоамплитудных разночастотных потенциалов.

На рис. 6 А, Б показана ЭСГ во время ходьбы, причем Б является непосредственным продолжением А. На рис. 6 А слева видна группа аксонных потенциалов, которая соответствует поднятию правой задней конечности. Через небольшой интервал времени следует вторая группа потенциалов, вдвое более продолжительная, чем первая. Эта группа потенциалов соответствует поднятию левой задней конечности и опусканию правой. Дальше собака перестала ходить: она неподвижно стоит на столе. Этому положению соответствует конец кривой 6 Б. Принятие лежачего положения приводит к дальнейшему ослаблению и упрощению ЭСГ (рис. 6 В). Как видно из рис. 6 В, в позе спокойного лежания регистрируются низкоамплитудные частые потенциалы и нерегулярные слабые медленные потенциалы.

Таким образом, эпидуральное отведение ЭСГ в условиях хронического эксперимента оправдывает себя. Факты, полученные с помощью

таких электродов, доступны анализу. Остается непонятным, почему во время рефлекса стойки аксонные потенциалы часто исчезают из ЭСГ; или этот факт обусловлен формой отведения, или же мы должны считать с мыслью, что электрические проявления фазных движений и ста-

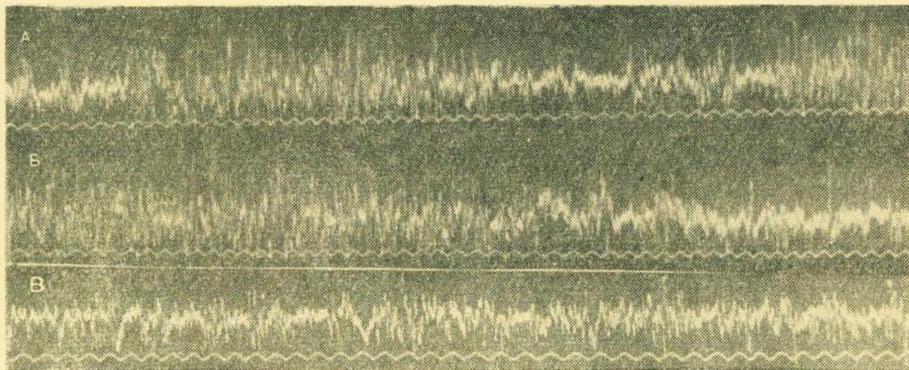


Рис. 6. ЭСГ собаки Белая через 24 дня после вживления электродов во время ходьбы (А, Б) и лежания (В). Время в 0,02 сек.

тического (позного) тонуса различны. Чтобы найти объяснение этому парадоксальному исчезновению аксонных потенциалов из ЭСГ во время стойки, мы применили другие формы отведения, в частности, были использованы погружные электроды.

2. Собаке Серая весом в 17 кг под морфинным наркозом была вживлена пара погружных серебряных электродов в I_2-I_3 сегменты. Электроды, пройдя через задние столбы, своим кончиком касались задних рогов. Внутримозговая часть электродов была свободна от изоляционного лака, что позволяло регистрировать суммарную активность задних столбов и задних рогов одновременно. После вживления электродов собака ходила и бегала нормально, никаких компрессионных явлений не отмечалось.

На второй день после вживления электродов в спокойном лежачем положении (лежит на боку) ЭСГ состояла из трех видов потенциалов: медленных, быстрых, типа бета волн и высокоамплитудных аксонных потенциалов. Медленные потенциалы не всегда четко видны, часто видны их контуры, а сами медленные потенциалы оказываются изрезанными разноамплитудными потенциалами, частота которых достигает 150 в сек. и более. Аксонные потенциалы идут группами, отделенными друг от друга ровными интервалами. Получается впечатление, что каждая такая группа появляется в том месте, где должен быть виден медленный потенциал. Малейшее движение задних конечностей вызывает усиление аксонных потенциалов ЭСГ и появление их, если до того они отсутствовали.

Если ориентировочная реакция локальна, ограничивается только движением ушей и обращением глаз в сторону источника раздражения, то изменений в ЭСГ обычно не наступает. Но если ориентировочная

реакция оказывается более или менее общей, то всегда наступают изменения в ЭСГ. Эти изменения выражаются в исчезновении медленных волн и повышении частоты и амплитуды аксонных потенциалов.

Картина ЭСГ, наблюдавшаяся в первые дни после вживления погруженных игольчатых электродов, в основных чертах сохранялась в течение всего периода дальнейших наблюдений за этой собакой. В позе лежания регистрируются слабые, медленные и быстрые потенциалы, в позе сидения на тазе с разогнутыми передними конечностями — большие и частые потенциалы, в позе стойки — различную активность в различные моменты стойки. Например, на 6-й день после вживления электродов ЭСГ, регистрируемая в различных позах животного, имела вид, показанный на рис. 7. В позе лежания на боку при согнутых конечностях регистрировались слабые, медленные и быстрые потенциалы (рис. 7 А). Когда собака садилась на таз и опиралась на передние конечности регистрировались большие и частые аксонные потенциалы (рис. 7 Б). Во время стойки на всех 4 конечностях регистрировались различные картины в разные моменты стойки. В одних случаях ЭСГ состояла из мощных и частых аксонных потенциалов, идущих в ритме до 200 в сек. (рис. 7 В), в другие моменты стойки регистрировалась более слабая электрическая активность (рис. 7 Г).

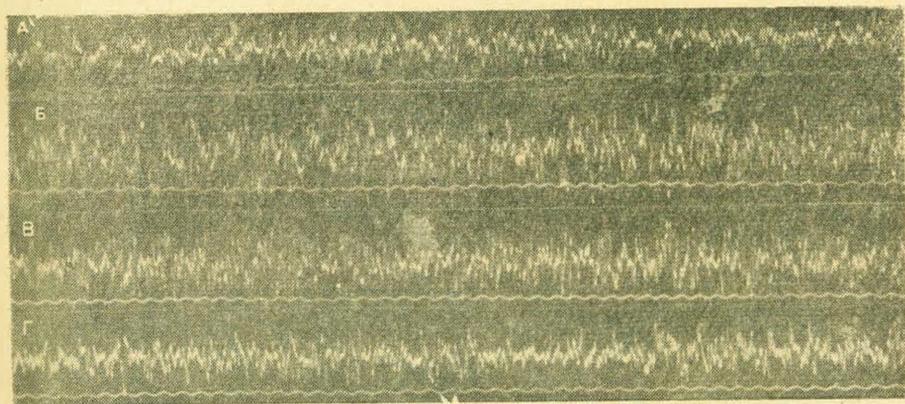


Рис. 7. ЭСГ собаки Серая на 6-й день вживления игольчатых электродов.
Объяснения в тексте.

В позе сидения (рис. 7 Б) потенциалы имеют три различных амплитуды. Самые большие потенциалы идут в редком ритме и частота их не превышает 10—15 в секунду.

Потенциалы средней амплитуды идут в более частом ритме — 20—40 в секунду. Потенциалы низкой амплитуды имеют наибольшую частоту — ок. 300 в сек. Они идут группами — явление, характерное для

падают с показаниями эпидуральных электродов. На 6-й день вживления электродов, когда эффекты раздражения, связанные с операцией вживления, исчезают, ЭСГ, снятая в различных позах животного, не отличалась от записей, полученных в первые дни.

Если собака стоит на 4 конечностях и экспериментатор производит пассивное наклонение головы собаки в разные стороны, то при наличии сопротивления к наклонению в ЭСГ появляются высокоамплитудные аксонные потенциалы, идущие в частом ритме. Каждому наклонению головы соответствует группа мощных аксонных потенциалов. Если животное поставлено на задние конечности (при помощи экспериментатора), то сейчас же ЭСГ обогащается высокоамплитудными аксонными потенциалами; последние сохраняются в ЭСГ во время стояния на задних конечностях. Если опустить передние конечности на пол, то в ЭСГ регистрируются потенциалы средней амплитуды или разночастотные низкоамплитудные потенциалы. Интересно отметить, что чем дольше стоит собака на задних конечностях, тем слабее была ЭСГ в первый момент стойки на 4 конечностях. Иначе говоря, чем мощнее предыдущая активность, тем слабее последующая. Через несколько секунд после опускания передних лап на стол угнетение ЭСГ проходило.

К коже бедра одной из задних конечностей прикреплялась касалка для кожитактильных раздражений. Раздражение касалкой производилось во время спокойного стояния на 4 конечностях, когда имелся однообразный фон электрической активности. Тактильное раздражение вызывало отчетливое повышение амплитуды и частоты аксонных потенциалов. Первое раздражение касалкой вызывало более сильный эффект (рис. 8 А), чем второе раздражение (8 Б). Раздражение в третий раз через такой же одноминутный интервал времени давало слабый эффект (рис. 8 В), а последующие раздражения не вызывали изменений в ЭСГ.

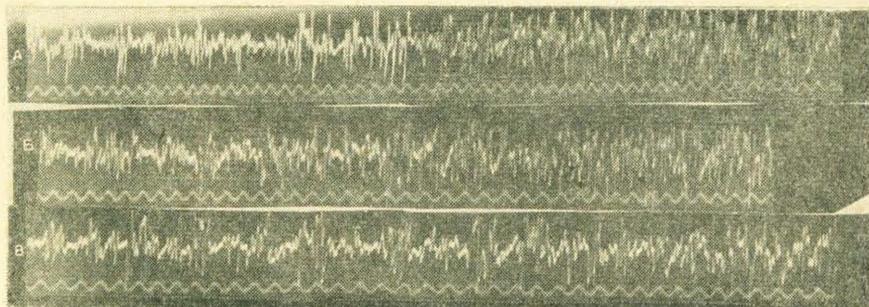


Рис. 8. ЭСГ собаки Серая во время тактильного раздражения касалкой. Стрелками обозначен момент раздражения. А—первый раз, Б—второй раз, В—третий раз. Интервал между раздражениями 1 мин.

Таким образом, не только при эпидуральном отведении, но и при интраспинальном, ЭСГ во время стойки лишается аксонных потенциалов. Это парадоксальное явление требует дальнейшего анализа. Стойка, как проприоцептивный рефлекс, должна была сопровождаться хорошо вы-

раженной аксоной активностью. Электроды, находясь в задних столбах и задних рогах, соответственно, должны были легко уловить электрическую активность этих элементов, не говоря об активности далеко лежащих элементов.

Причинами этого парадоксального явления могли быть следующие моменты: 1) во время стойки на 4 конечностях условия отведения ЭСГ ухудшаются — а) благодаря тому, что активные элементы удаляются от отводящих электродов; б) в межэлектродном пространстве накапливается спинномозговая жидкость, которая шумит возникающие биотоки; 2) во время рефлекса стойки активные элементы задних столбов и задних рогов функционируют не непрерывно, а с перерывами, т. е. одни и те же элементы в данный момент функционируют, в следующий момент отдыхают. Соответственно этому при функционировании элементов, окружающих отводящие электроды, мы регистрируем в ЭСГ наличие аксонных потенциалов, при их отдыхе они исчезают из ЭСГ; 3) Стойка осуществляется небольшим числом первых элементов, электрическая активность которых, в силу их отдаленности, не регистрируется; 4) существует особый, тонический механизм стойки, не обнаруживаемый нашей методикой. Не исключены и другие причины.

Наиболее вероятной причиной указанного явления это режим работы задних стволов и задних рогов. Допустимо, что соответствующие элементы этих образований во время рефлекса стойки функционируют не все время, а с перерывами. Произведя много записей ЭСГ, мы могли убедиться, что аксонные потенциалы в ЭСГ идут не сплошным потоком, а отдельными группами. Не является ли это показателем режима работы нейронов? Групповой характер аксонных потенциалов мы наблюдали во многих позитонических установках, но особенно отчетливо во время режима стойки. На рис. 9 приведена ЭСГ собаки Серая, записанная во время рефлекса стойки.

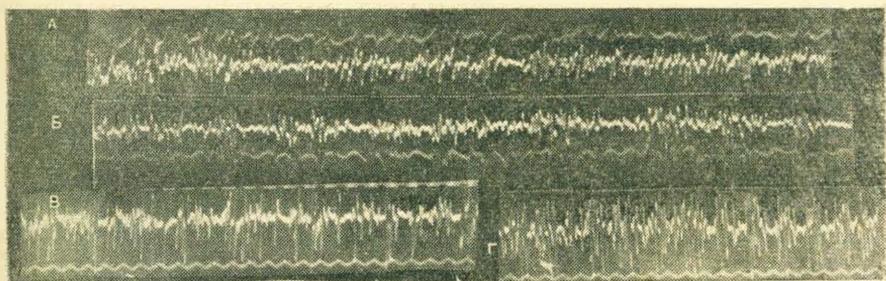


Рис. 9. Собака, Серая. ЭСГ отводилась погружными электродами при рефлексе стойки. Внизу время в 0,02 сек.

Как видно из рис. 9 аксонные потенциалы идут группами, отделенными друг от друга более или менее равными интервалами. В интервалах между группами аксонных потенциалов видны низкоамплитудные потенциалы, частота которых равна ок. 150—250 в сек. Частота высоко-

амплитудных потенциалов также высокая — около 250 в сек. Отсутствие сходства между группами указывает на то, что они выражают активность различных единиц. На этом основании можно считать вероятным предположение, что в спинном мозгу, подобно периферическому нервно-мышечному аппарату, существуют функциональные единицы, которые смотря по силе раздражения, могут то функционировать, то отдыхать. Одновременная регистрация ЭСГ и электромиограммы (ЭМГ) 4-главой мышцы бедра во время стойки показала, что такой феномен в действительности имеет место.

Наши данные по ЭСГ собаки, полученные при регистрации через твердую мозговую оболочку, или непосредственно из задних столбов вживленными электродами является лишь первой попыткой электрофизиологического анализа механизмов рефлекторной деятельности спинного мозга у практически здорового животного.

Согласно современным представлениям рефлекторный разряд в мотонейроне возникает или непосредственно под влиянием заднекорешкового импульса с очень короткой синаптической задержкой или же посредством медленного потенциала мотонейрона. Медленные потенциалы и разряд в мотонейронах наблюдаются не только при периферическом раздражении, но и при раздражении вышележающих отделов центральной нервной системы. И, как показал Д. С. Воронцов [7], электрический ответ спинного мозга при обоих источниках раздражения (периферический или центральный), одинаковый. В наших хронических опытах мы наблюдали, что при афферентном раздражении (флексорный рефлекс) медленные потенциалы ЭСГ сильно обрастают быстрыми потенциалами и при достаточной силе раздражения появляются спайки. Во время появления быстрых и спайковых потенциалов медленные потенциалы исчезают при произвольных движениях. Из этих опытов следует, что в механизме рефлекторной деятельности спинного мозга интактного организма медленные потенциалы играют определенную роль.

Вместе с тем наши данные показывают, что рефлекторная деятельность спинного мозга интактного организма имеет более сложную природу, чем это вытекает из данных острых опытов. В спинном мозгу хронического животного не наблюдается таких картин, какую описали Гезел, Гунтер и Лили [8], изучая потенциалы передних корешков при изменении силы дыхания. В наших опытах уже незначительные движения вызывали исчезновение медленных потенциалов. Даже вне движений в условиях спокойного лежания редко удается регистрировать хорошо выраженные медленные потенциалы; они всегда осложнены быстрыми потенциалами, амплитуда которых варьирует в довольно широких пределах. Поэтому и нам кажется, что в механизме рефлекторной деятельности спинного мозга медленные потенциалы не играют такой роли, какую им приписывают на основании острых опытов.

Поскольку в наших опытах отводящие электроды находились над задними столбами или внутри их, то естественно думать, что регистрируемые при рефлекторных реакциях потенциалы, отчасти, выражают ак-

тивность задних столбов и задних рогов. Судя по некоторым признакам задним столбам принадлежат низкоамплитудные спайки. Высокоамплитудные спайки выражают активность, по-видимому, нисходящих волокон и мотонейронов, о чем можно судить на основании записей ЭСГ при компрессии и гемисекции спинного мозга. В обоих случаях ЭСГ участка, расположенного ниже места гемисекции или сдавливания, не показывает изменений в ответ на раздражения, идущие сверху. Например, ЭСГ ниже места поражения не содержит спайковых потенциалов при ориентировочных реакциях, или, например, при стойке и ходьбе. Эти факты показывают, что высоковольтные потенциалы, регистрируемые в ЭСГ, связаны с деятельностью нисходящих волокон. Другая часть спаек выражает активность мотонейронов, о чем можно судить на основании опытов с одновременной регистрацией ЭСГ и ЭМГ. В этих опытах часто можно было наблюдать одновременные разряды в спинном мозгу и в разгибателе бедра во время рефлекса стойки. Интересно, что совпадение активностей является более строгим в отношении больших спаек. Этот факт в свою очередь также указывает, что большие спайки ЭСГ во время рефлекторных реакций исходят из мотонейронов.

Основной механизм рефлекса связан, по-видимому, с непосредственным возбуждением мотонейронов заднекорешковыми импульсами или нисходящими импульсами по типу детонаторной реакции. Рефлекторный разряд мотонейрона через медленный потенциал скорее является запасным, второстепенным механизмом.

Отсутствие потенциала во время рефлекса стойки не означает, что стойка есть безимпульсный процесс. Это парадоксальное явление можно понять, если допустить, что нервные элементы, осуществляющие стойку, функционируют не непрерывно, а с перерывами (поочередно). Не исключены и другие объяснения. Требуются дальнейшие исследования, в частности необходимо изучить ЭСГ передней половины спинного мозга, чтобы понять, почему во время фазных движений ЭСГ показывает большие и частые спайки, а во время стойки они в ЭСГ присутствуют не всегда.

По своему характеру ответные изменения в ЭСГ при тактильном раздражении напоминают изменения, наблюдаемые при ориентировочных реакциях, вызванных, например, звуковым раздражением. У нас сложилось впечатление, что когда тактильное раздражение вызывает ориентировочную реакцию, оно отражается в ЭСГ. Когда тактильное раздражение перестает вызывать ориентировочную реакцию, т. е. когда последняя угасает, изменений в ЭСГ не наблюдается.

Полученные при тактильном раздражении записи позволяют прийти к заключению, что 1) задние столбы обладают способностью проводить тактильное чувство, 2) возникающие при тактильном раздражении спайки адаптируются к раздражению, 3) при многократном раздражении с небольшими интервалами ответные изменения в ЭСГ на тактильное раздражение угасают.

Представляет интерес факт усиления спайковых потенциалов при вынужденной стойке на 3 конечностях (при пассивном поднятии одной

из передних или задних конечностей). Этот факт связан, очевидно, с тем, что центры работающей конечности берут на себя функцию не работающей симметричной конечности (той, которая пассивно поднята и не участвует в рефлексе стойки). Появление в ЭСГ высокоамплитудных и частых спаек означает, что при стойке на 3 конечностях количество активных нейронов увеличивается и в реакцию вовлекаются новые нейроны, ранее не принимавшие участия в рефлексе стойки. Изменения в ЭСГ при стойке на 3 конечностях являются по существу электрическим выражением замещения функции не работающей мышцы. Появление больших и частых спаек наблюдается тотчас же при пассивном поднятии одной из задних конечностей, что свидетельствует о быстрой перестройке центров.

Наличие в ЭСГ поясничного отдела спинного мозга синхронных с вдохом колебаний дает основание считать, что в нормальных условиях имеет место иррадиация активности дыхательного центра на спинномозговые центры. Эта иррадиация может усиливаться в определенных условиях, как например, при деафферентации конечностей (Л. А. Орбелн и К. М. Кунстман, [9]). однако в слабой форме она должна быть признана нормальным физиологическим явлением.

Институт физиологии
Академии наук Армянской ССР

Поступило 5 X 1957

Ն. Գ. ԲԱԿԼԱՎԱԺՅԱՆ, Ա. Ա. ՕՂԱՆԵՍՅԱՆ

ՇԱՆ ԷԼԵԿՏՐՈՍՊԻՆՈԳՐԱՄՄԱՆ (ԷՍԳ)

Ա մ փ ո փ ու մ

Տվյալ աշխատության մեջ առաջին անգամ փորձարկվել է մշտական էլեկտրոդների միջոցով շան ողնուղեղի էլեկտրական հոսանքների գրանցումը: Նրոնիկ պարմաններում ցույց է տվել, որ այդ կարելի է անել ինչպես էպիդուրալ էլեկտրոդների, այնպես էլ խորասույզ (ասեղնաձև) էլեկտրոդների միջոցով, ստանց ֆիքսելու շանը:

Տարբեր առանցիկ սեֆերկատոր գործունեության հետ միասին փոփոխվում է նաև ողնուղեղի գոտկային հատվածից ստացված էլեկտրոգրամման: էլեկտրոսպինոգրամման բաղկացած է 1 դանդաղ, 2 արագ, բայց ցածրալիք և 3 բարձրալիք պոտենցիալներից (պոտենցիոլ կամ ակտոն պոտենցիալներ):

Պատկած վիճակում, երբ վերջավորությունների և վզի մկանները լարված չեն, էլեկտրոսպինոգրամման հիմնականում բաղկացած է դանդաղ պոտենցիալներից, որոնց վրա վերադրված են արագ պոտենցիալներ, նման պիտուդեղի բնառ ալիքներին. երբեմն հանդիպում են նաև առանձին ակտոն պոտենցիալներ: Դանդաղ պոտենցիալները չունեն խիստ սիմետրիկ բնույթ:

Այն դեպքերում, երբ նրանք հանդես են գալիս կանոնավոր սիմետրիկ, նրանց հաճախականությունը մեկ վայրկյանում հավասար է 20—40-ի: Արագ

պտանցիալների հաճախականությունը մեկ վայրկյանում հավասար է 50—100-ի:

Նստած վիճակում հանդես են գալիս մեծ քանակությամբ բարձրալիք պտանցիալներ, մեկ վայրկյանում 10—200 հաճախականությամբ: Կանգնած վիճակում շան մոտ հանդես են գալիս ցածրալիք անկանոն պտանցիալներ կամ տարբեր հաճախականության բարձրալիք պտանցիալներ, երբ շունը փորձարկողի կողմից կանգնեցվում է երեք կամ երկու ոտքի վրա, էլեկտրասպինոգրամմալում զլխավորապես հանդես են գալիս բարձրակատար պտանցիալներ: Ինչ վերաբերում է ակտոնային պտանցիալներին, դրանք բացակայում են:

Քաջի ընթացքում շան էլեկտրասպինոգրամման հարստանում է բարձրալիք պտանցիալներով՝ մեկ վայրկյանում մոտ 300 հաճախականությամբ: Ցավալին զրգիւր առաջացնելով կծկման սեֆլեքս, ոչնչացնում է պանդաղ պտանցիալները, որոնց փոխարեն հանդես են գալիս ակտոն պտանցիալները: Այս երևույթը պահպանվում է նաև զրգուի դադարեցումից հետո: Ազդրի մաշկի զրգուումը շոշափիչով՝ առաջացնում է ակտոն պտանցիալներ, որոնք զրգիւր կրկնելու վեպքում անհետանում են: Միաժամանակ ողնուղեղի և մկանների բիոտոկերի գրանցման վեպքում հալանարևրվել են սինխրոն լիցքեր, որոնք հաստատում են այն միտքը, թե բարձրալիք պտանցիալներն առաջանում են ողնուղեղի մոտոնյւրոններում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Gasser H. S. and Graham H. T. Amer. J. Physiol., 103, 303, 1933.
2. Коган А. Б. Физиол. жур. СССР, т. XXII, в. 2, 1937.
3. Коган А. Б. Электрофизиологическое исследование центральных механизмов некоторых сложных рефлексов, изд. АМН СССР, М., 1949.
4. Delgado J. Electroencephalography and cl. Neurophysiology, № 7, 637—644, 1955.
5. Арлашенко Н. И. и Эрдман Г. М. Физиол. жур. СССР, т. XLIII, 1, 1957.
6. Беритов И. С. и Ройтбак А. И. Физиол. жур. СССР, т. XXXIII, 1, стр. 29, 1947.
7. Воронцов Д. С. Труды Научно-иссл. института физиологии животных, Тбилиси, т. V, стр. 5, 1950.
8. Geseell R., Hunter J. a. Lillie R. Amer. J. Physiol., 1959, 15—28, 1949.
9. Орбели Л. А. и Кунстман К. М. Русский физиол. жур., т. IV, стр. 253, 1926.

