

Е. А. ХУДОЯН

## ПОСТТЕТАНИЧЕСКАЯ ПОТЕНЦИАЦИЯ СПИНАЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПОСЛЕ ПОЛНОЙ ПОПЕРЕЧНОЙ ПЕРЕРЕЗКИ СПИННОГО МОЗГА

Явление посттетанической потенциации первоначально было обнаружено при передаче возбуждения в синапсах вегетативной нервной системы и в нервно-мышечном соединении; в настоящее время этот феномен хорошо изучен при синаптическом проведении возбуждения в спинном мозгу. Ряд исследователей [4, 5, 8, 9, 10] показал, что после кратковременной тетанизации афферентного нерва (или одного из задних корешков спинного мозга) одиночное раздражение того же нерва вызывает усиление рефлекторной электрической реакции переднего корешка спинного мозга. Причем феномен посттетанической потенциации изучался преимущественно на моносинаптических рефлекторных реакциях [5, 7, 8]. Сравнительно мало изучено это явление в отношении полисинаптических рефлексов [2, 11]. Ллойд [8] вообще считал маловероятной какую-либо заметную посттетаническую потенциацию в полисинаптических рефлекторных путях.

Физиологическая природа посттетанической потенциации рефлекторных реакций еще не вполне выяснена; некоторые авторы явление посттетанического усиления связывают с гиперполяризацией окончания пресинаптического нервного волокна в спинном мозгу [6, 9]. Исследования процесса посттетанической потенциации не использовались для характеристики синаптического проведения возбуждения в спинном мозгу при различных его повреждениях [1, 3, 6].

В задачу данной работы входило изучение особенностей проведения возбуждения в моносинаптических, а также и в полисинаптических рефлекторных путях спинного мозга после нанесения травматического раздражения на спинной мозг. Делается попытка электрофизиологического изучения последствия одного из видов повреждения спинного мозга (его полной поперечной перерезки). С этой целью были использованы наблюдения над течением процесса посттетанического облегчения рефлекторных реакций, полученных с передних корешков спинного мозга кошки.

**Методика.** Опыты произведены на неваркотизированных кошках. Операция (ламинэктомия, препарирование корешков спинного мозга) производилась под эфиром. Через 1,5—2 ч. когда действие эфира проходило, животные обездвигивались тубокурарином, либо прокурарином и переводились на искусственное дыхание. Регистрировались электрические ответы передних корешков спинного мозга при раздражении ipsilateralного периферического нерва п. *gastrocnemius*, в норме, и после

полной поперечной перерезки (с аппликацией новокаина в участке перерезки) спинного мозга в области T<sub>12</sub>.

Тетанизирующее (кондиционирующее) раздражение периферического нерва осуществлялось импульсами частотой 300 в 1 сек., в течение 10 сек. Одноичное, тестирующее раздражение наносилось через разные промежутки времени после тетанического раздражения: так, первый тестирующий стимул наносился через 15—20 сек. после выключения тетанизирующего раздражения, остальные пробные раздражения на 35", 50", 80", 2, 3, 5 мин. Для тетанизирующего и тестирующего раздражений использовались биполярные серебряные электроды. Регистрация электрической активности передних корешков спинного мозга производилась на однолучевом катодном осциллографе.

**Результаты опытов.** В 15 опытах изучалось развитие посттетанической потенциации рефлекторных реакций нормального и поврежденного спинного мозга. Через разные промежутки времени (сразу после перерезки, через 20, 30, 40 мин., 1 и 2 ч.). Результат одного из таких опытов представлен на рис. 1. Осц. 1, рис. 1А изображает электрический ответ

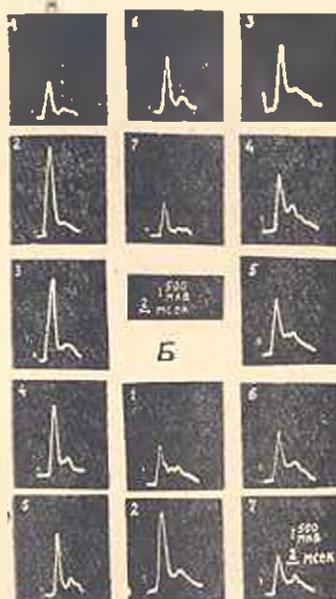


Рис. 1. Развитие посттетанического усиления электрических рефлекторных реакций передних корешков спинного мозга. В данном опыте рефлекторная реакция переднего корешка VRS<sub>1</sub> представлена в виде моно- и полисинхронического компонента. А — рефлекторные электрические реакции VRS<sub>1</sub> при нанесении тетанизирующего и тестирующего раздражений на п. *gastrocnemius* и порье. Б — рефлекторные электрические реакции VRS<sub>2</sub> при нанесении тетанизирующего и тестирующего раздражений на п. *gastrocnemius* после повреждения спинного мозга. Осциллограммы 1 как на А, так и на Б — электрический ответ VRS<sub>1</sub> при однократном раздражении п. *gastrocnemius* до нанесения тетанизирующего раздражения; осциллограмма 2 (А и Б) — рефлекторный ответ VRS<sub>1</sub> через 20 сек после прекращения тетанизирующего раздражения периферического нерва; осциллограммы 3, 4, 5, 6, 7, 8 (А и Б) — рефлекторные ответы VRS<sub>1</sub>, зарегистрированные через 35, 50, 80 сек., 2, 3, 5 мин. после прекращения тетанизации.

переднего корешка 1-го сакрального сегмента ( $S_1$ ) на одиночное раздражение п. *gastrocnemius*. На осциллограмме можно видеть хорошо выраженный моносинаптический потенциал; полисинаптический же компонент слабо выражен. Осц. 2 представляет рефлекторный ответ, зарегистрированный спустя 20 сек. после прекращения кондиционирующего ритмического раздражения. Как видно из этой осциллограммы, здесь имеет место сильное облегчение моносинаптического потенциала (на 270%).

Далее представлены осциллограммы, зарегистрированные соответственно на 35", 50", 80", 2', 3' мин. после прекращения тетанизации. На всех этих электрограммах видно постепенное ослабление моносинаптического потенциала действия переднего корешка, полисинаптический же потенциал не претерпевает заметных изменений.

Начиная с 3-й мин. после прекращения тетанизации (осц. 6), электрический ответ переднего корешка, вызванный раздражением п. *gastrocnemius*, приближается к его исходной величине и только на последней осциллограмме (7) он полностью восстанавливает свой исходный уровень.

В ряду Б, рис. 1 представлены данные, полученные в тех же условиях того же опыта, но уже после полной поперечной перерезки спинного мозга в области  $T_{12}$ . Осц. (1) рис. Б зарегистрирована до нанесения тетанического раздражения. Как видим, на этой осциллограмме перерезка спинного мозга в данном случае не произвела особо заметных изменений в амплитуде моносинаптического потенциала, и то время как полисинаптический компонент по сравнению с нормой несколько усилился. Первое тестирующее раздражение после прекращения тетанизации дало сильное облегчение моносинаптического ответа и относительную неизменность полисинаптической реакции (осц. 2), зарегистрированных на 20 сек. после тетанизации; далее электрический ответ переднего корешка, вызванный пробным раздражением через 35 сек. после прекращения тетанизации (осц. 3), уже показывает заметное уменьшение амплитуды моносинаптического потенциала. На последующих осциллограммах (осц. 4—7) видно постепенное уменьшение рефлекторного ответа переднего корешка в ответ на одиночное раздражение п. *gastrocnemius*. Амплитуда моносинаптического потенциала доходит до своего исходного уровня на 3-й мин. после прекращения тетанизации. При сравнении кривых в норме с кривыми после перерезки бросается в глаза тот факт, что в норме амплитуда моносинаптического потенциала после нанесения тетанизирующего раздражения позже восстанавливает свой исходный уровень, чем это имеет место после перерезки.

В другом опыте, представленном на рис. 2А, рефлекторный ответ переднего корешка  $L_7$  как в норме, так и после перерезки спинного мозга был выражен как моно-, так и полисинаптическим компонентами. Осциллограмма (1) зарегистрирована до нанесения тетанического раздражения. На последующих осциллограммах (осц. 2—5) ясно виден эффект посттетанического облегчения моносинаптического потенциала действия и некоторое угнетение полисинаптического компонента (осц. 2—3),

который уже на 50 секунде (осц. 4) восстановил свой исходный уровень. Что же касается моносинаптического потенциала действия, то как это видно на осц. (2—7), он лишь постепенно приходит к исходной амплитуде и только на 5 мин. после прекращения тетанического раздражения оказался тождественным ответу до кондиционирующего раздражения. Осциллограммы рис. 2 Б. представляют запись электрических ответов переднего корешка L7 в ответ на одиночное пороговое раздражение периферического афферентного нерва и *gastrocnemius* после нанесения травматического повреждения на спинной мозг. Осц. (1) рис. 2 Б зарегистрирована до нанесения ритмического раздражения, спустя 5—7 мин. после нанесения травмы на спинной мозг. Как видно на электрограмме (1, 5 рис. 2), сама перерезка спинного мозга выливалась в данном опыте некоторые изменения в рефлекторном ответе переднего корешка спинного мозга. Последнее выражается в том, что наступило некоторое угнетение моносинаптического компонента по сравнению с нормой (осц. 1, рис. 2 А), полисинаптический же потенциал в свою очередь также претерпел некоторые изменения, и именно, в его составе появилось небольшое количество четко выраженных дополнительных волн (осц. 1, рис. 2 Б).

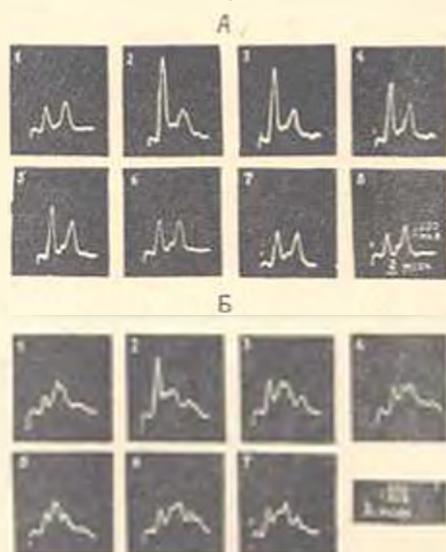


Рис. 2. Посттетаническая потенциация рефлекторных ответов передних корешков спинного мозга. В данном опыте рефлекторная реакция переднего корешка VRS, представлена как моно-, так и полисинаптическим ответом. А — норма, Б — после повреждения спинного мозга. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Такое быстрое восстановление исходного уровня потенциала в данном опыте мы склонны объяснить функциональным состоянием препарата.

На рис. 3 дана графическая иллюстрация результатов двух опытов, выражающих процесс посттетанической потенциации электрических ре-

Далее, осц. (2) представляет запись через 20 сек. после прекращения тетанического раздражения. На ней хорошо выражено облегчение моносинаптического потенциала, и некоторые нечеткие изменения в полисинаптических ответах. На следующей осциллограмме (3) представлена запись, сделанная на 35 сек. после прекращения кондиционирующего раздражения. На этой электрограмме моносинаптический потенциал по своей амплитуде начинает приближаться к исходной величине; на осциллограмме (4), которая изображает 50 секунду после прекращения тетанического раздражения — рефлекторный ответ переднего корешка равен своей амплитудой исходному уровню, т. е. до нанесения тетануса. Та-

акция передних корешков у нормальных животных и после полной поперечной перерезки спинного мозга в области  $T_{12}$ .

Кривые 1 и 3 показывают изменение амплитуды моносинаптической реакции переднего корешка спинного мозга нормальной кошки. Можно видеть, что максимальное усиление этой реакции достигалось на 20 сек. после прекращения тетанизации, затем ответ переднего корешка на тестирующее раздражение несколько ослабевал и к концу 3 мин. только достигал исходной величины.

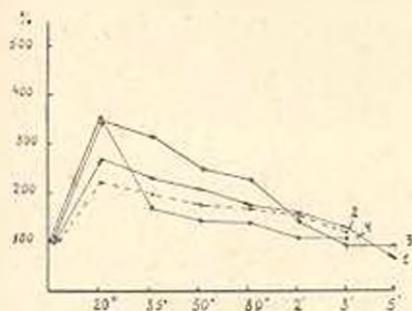


Рис. 3. График изменения амплитуды моносинаптического компонента рефлекторной электрической реакции передних корешков спинного мозга после тетанического раздражения п. gastrocnemius в норме после полной перерезки спинного мозга. На оси абсцисс — время после прекращения тетанизации; на оси ординат — величина моносинаптической реакции (в % к ее максимальному значению до тетанизации). Кривые 1 и 2 — изменения амплитуды моносинаптической рефлекторной реакции переднего корешка 1-го сакрального сегмента при тетанизирующем и тестирующем раздражении п. gastrocnemius в норме (кривая 1) и после перерезки спинного мозга (кривая 2). Кривые 3, 4 — изменения моносинаптического ответа переднего корешка 7-го люмбального сегмента в норме (кривая 3) и после перерезки (кривая 4).

Кривые же 2 и 4 дают картину течения посттетанической потенциации после повреждения спинного мозга. Как видим на кривой 4, здесь имеет место резкое падение амплитуды моносинаптического потенциала (до 150%), которое наступает на 35 сек. после прекращения тетанического раздражения, и затем медленно, к концу 3 мин., доходит исходного уровня.

На рис. 4 представлены результаты одного из опытов, где мы пробовали давать тетанизирующее раздражение с частотой 70 в секунду, в то время как во всех остальных опытах, как уже отмечалось, применялось раздражение с частотой 300 в 1 сек. Как видно из этого рисунка, здесь имеется четко выраженный моносинаптический компонент рефлекторного ответа спинного мозга, который не осложнен какими-либо полисинаптическими реакциями (оса. 1, рис. 4 А). Последующие осциллограммы (2—8) представляют рефлекторный ответ переднего корешка  $S_1$ , после прекращения ритмического раздражения, зарегистрированные соответственно на 20'', 35'', 50'', 80'', 2', 3', 5' — минутах. Результаты данного опыта показывают, что тетаническое раздражение в 70 гц не вызывает эффекта посттетанической потенциации.

Рис. 4 Б изображает испытание тех же 70 гц, которым раздражается ритмически *n. gastrocnemius*, после перерезки спинного мозга. (Осц. 1) — рефлекторная реакция переднего корешка, до нанесения кондиционирующего раздражения (на ней видно появление полисинаптического по-

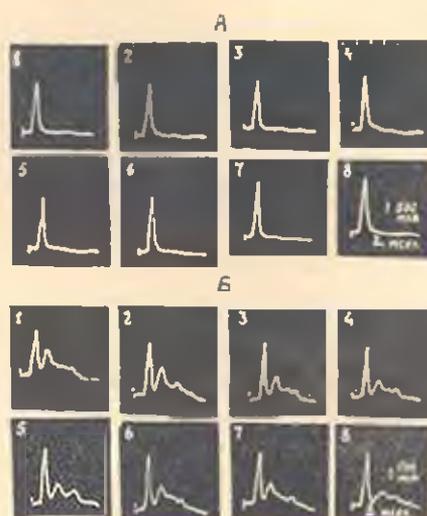


Рис. 4. Испытание низкочастотного тетанического раздражения периферического нерва. А — регистрация рефлекторных реакций  $VRS_1$  при тестирующем и тетаническом раздражении *n. gastrocnemius* (норма). Б — регистрация рефлекторных реакций  $VRS_1$  (после перерезки спинного мозга).

тенциала). На осц. (2), записанной после дачи тетанического раздражения, видно незначительное облегчение моносинаптического ответа. Из следующих электрограмм (3—8) ясно видно стойкое сохранение этого уровня рефлекторного ответа переднего корешка спинного мозга (как моносинаптического, так и полисинаптического). Таким образом, на основании данного опыта можно говорить, что ритмическое раздражение с частотой в 70 гц не может вызвать сколько-нибудь заметного эффекта посттетанического облегчения в дуге моносинаптического рефлекса как в норме, так и после повреждения спинного мозга.

Далее, в этом же опыте, до перерезки, мы опять применили раздражение высокой частоты (300 в сек.) для сравнения характера течения посттетанической потенциации как в норме, так и после повреждения спинного мозга (рис. 5). Осц. (1) рис. 5 А представляет запись с переднего корешка спинного мозга и ответ на одиночное раздражение периферического нерва. Она выражена в виде чистого моносинаптического ответа. Осц. (2) зарегистрирована после нанесения кондиционирующего раздражения (спустя 15 сек. после прекращения этого раздражения). Тетаническое раздражение вызвало появление полисинаптического потенциала и облегчение моносинаптического ответа. Вплоть до 2 мин., как это видно на осц. (6) рис. 5 А, полисинаптический компонент созра-

вился. Эффект тетанического раздражения, произведенного после перерезки, был следующим: после прекращения тетанического раздражения тестирующее раздражение показало эффект облегчения как моно-, так и полисинаптического ответов рефлекторной дуги спинного мозга, осц. (2) рис. 5 Б. Наиболее заметное усиление претерпевал моносинаптический компонент общего рефлекторного ответа переднего корешка спинного мозга, как это видно из электрограмм рис. 5 Б. Важно отметить, однако, что помимо усиления моносинаптического ответа, в данном опыте определенные изменения претерпевали также и полисинаптические реакции передних корешков после нанесения травматического поражения на спинной мозг, и как говорилось выше, тетанизирующее раздражение в норме также вызвало появление полисинаптического ответа, который до тетанизации отсутствовал.

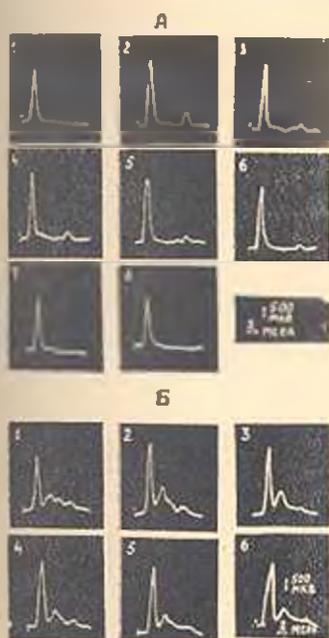


Рис. 5. Посттетаническое усиление моно- и полисинаптических рефлекторных реакций спинного мозга при одиночном и тетанизирующем раздражении периферического нерва. А — норма. Б — после перерезки. Остальные объяснения в тексте.

На осц. (2—6) видно, что полисинаптический потенциал, появившийся после перерезки спинного мозга (осц. 4 рис. 5 Б), облегчается и это облегчение полисинаптических ответов сохраняется вплоть до 2 мин. (осц. 6, рис. 5 Б). Моносинаптический же потенциал так же, как и в прежних опытах восстанавливал свою амплитуду после тетанизации раньше, чем это имело место в норме, т. е. до нанесения травмы на спинной мозг.

Следует отметить, что при сравнении процента посттетанического облегчения моносинаптического ответа в норме и после перерезки оказывается, что в большинстве опытов потенциация в норме выражена слабее, чем после перерезки.

**Обсуждение результатов.** Изложенные выше данные дают представление об особенностях протекания посттетанической потенциации рефлекторных реакций спинного мозга при травматическом повреждении последнего. Наблюдения за процессами потенциации показали, что ритмические раздражения веточек икроножной мышцы вызывают усиление не только моносинаптических, но и полисинаптических реакций передних корешков спинного мозга.

В некоторых опытах тетанизация периферического нерва вызывала появление полисинаптического ответа в случае его отсутствия до тетанизации в норме. Сама же перерезка спинного мозга вызывает обычно появление или облегчение полисинаптических ответов.

Таким образом, можно сделать заключение, что появление полисинаптических компонентов после нанесения тетанического раздражения у нормальных животных, а также их облегчение после перерезки объясняется выключением супраспинальных тормозных влияний на вставочные нейроны полисинаптической рефлекторной дуги. Что же касается потенциации моносинаптических рефлексов, то последнее гораздо сильнее выражено как по длительности, так и по степени увеличения рефлекторных ответов по сравнению с полисинаптическими потенциалами. Кроме того, для потенциации моносинаптических рефлексов требовалась более высокочастотная обуславливающая тетанизация, чем для полисинаптических.

Быстрое прохождение эффекта посттетанического облегчения моносинаптических потенциалов после повреждения спинного мозга по сравнению с нормой указывает на изменение функционального состояния пресинаптических терминалей, поляризации которых ответственна за возникновение феномена посттетанической потенциации.

### В ы в о д ы

1. После травматического поражения спинного мозга кошки в области последнего грудного сегмента процессе посттетанического облегчения электрических рефлекторных реакций отличался от последнего в норме.

2. Потенциация рефлекторных ответов в норме выражена слабее, чем после перерезки.

3. Амплитуда моносинаптического потенциала после потенциации приходит к норме (после перерезки) гораздо раньше (на 2—3'), чем это имеет место в норме, т. е. до перерезки (5—6'). Иначе, эффект потенциации в норме гораздо растянут по времени.

4. Перерезка спинного мозга вызывает облегчение полисинаптических компонентов.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели  
АН АрмянСР

Получено 22.VII 1965 г.

Խ. Ա. ԽՈՒԴՅԱՆ

ՈՂՆՈՒՂԵՂԱՅԻՆ ՈՒՅՆԼԻՔՄԵՐԻ ՇԵՏՏԵՏԱՆԻՔԻ ՈՒՆԵՂԱՅՈՒՄԸ ԱՂՆՈՒՂԱԾ  
ՎՐԻՎ ՀԱՏՈՒՄԻՑ ՇԵՏՈ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. լ. մ.

Տվյալ հետազոտության նպատակն է եղել էլեկտրոֆիզիոլոգիական մեթոդով ուսումնասիրել վնասված ողնուղեղի սեֆյեկտոր պորժունները: Այդ նպատակով արվեստ քույանիչ վերջվել է ողնուղեղային սեֆյերաների հետախուսանիկ ուժեղացումը նորմալ և վնասված ողնուղեղի դեպքում:

Փորձերը զրվել են կատունների վրա: Օպերացիան կատալել է էֆիրալին նարկոզի պայմաններում, որից հետո կենդանիները անշարժեցվել են պրոկուրանով կամ տուրոկուրարինով և նրանց տրվել է արհեստական շնչառություն:

Մենո-և պոլիսինապտիկ պոտենցիալները զրանցվել են ողնուղեղի առաջնային արմատիկներին, իսկ զրգոման համար ծառայել է պերիֆերիկ ներվը:

Փորձերի արդյունքները ցույց են տվել հետևյալը. ողնուղեղի հատումից հետո վերջին կրծքային սեղմենտի շրջանում, պոստտետանիկ ուժեղացման անոդությունը որոշակիորեն կարճանում է համեմատած նորմայի հետ: Ողնուղեղի հատումը ի հայտ է բերում պոլիսինապտիկ կոմպոնենտի առաջացում, կամ էթն վերջինը նորմալում արդեն կար, ապա նա մեծանում է իր ամպլիտուդով:

Այս երևույթը կարելի է բացատրել զլխուղեղից հեղու արգելակող պրոցեսների վերացմամբ, որը տեղի է ունենում ողնուղեղի լրիվ հատումից հետո:

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Лекции по некоторым вопросам нейрофизиологии. М., 1959.
2. Антошкина Е. Д. и Надежкин Л. В. Физ. журнал СССР, т. LI, 4, 1965.
3. Вебер Н. В. Физ. журнал СССР, т. XLVIII, 8, 10, 1962.
4. Костюк П. Г. Двухнейронная рефлекторная дуга. Медгиз, М., 1959.
5. Eccles J. C., W. Rall. Journ. Neurophysiol., 14, 5, 353, 1951.
6. Eccles J. C., K. Krnjevic, Journ. Physiol., 119, 2, 271, 1959.
7. Hughes J. R. Physiol. rev., 38, 1, 91, 1958.
8. Lloyd D. P. C. Journ. Gen. Physiol., 33, 2, 147, 1949.
9. Lloyd D. P. C. Journ. Gen. Physiol., 42, 3, 1959.
10. Wayner Jr. Experimental. neurol., 8, 6, 1963.
11. Woolsey C. N., M. G. Larrabee. Am. Journ. Physiol., 129, 2, 501, 1940.