

Л. А. МАТИНЯН

## СОСТОЯНИЕ ПЛАСТИЧНОСТИ ПРИ ОДНОМОМЕНТНОЙ ДОРСАЛЬНОЙ И ВЕНТРАЛЬНОЙ ГЕМИСЕКЦИЯХ СПИННОГО МОЗГА НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ У АМФИБИЙ, РЕПТИЛИЙ, ПТИЦ И ГРЫЗУНОВ

В работе приведены результаты исследования состояния пластичности организма у взрослых амфибий, рептилий, птиц, грызунов при одномоментной дорсовентральной гемисекции спинного мозга на разных уровнях грудных сегментов, с использованием электрофизиологических и гистоморфологических методик.

Исследуя по предложению Э. А. Асратяна сравнительно-физиологические особенности пластичности при повреждениях центральной нервной системы (ЦНС) и имея ввиду зависимость восстановления функций от эффективности пластических свойств нервной системы и от степени наносимого повреждения, мы направили наше внимание на выяснение состояния компенсации нарушений, функционально-структурной картины спинного мозга (СМ) при его глубоких повреждениях. Животным, находящимся на разных этапах филогенетического развития, наносились такие тяжелые поражения проводящих путей СМ, как одномоментные перерезки передней и задней половины СМ на разных уровнях грудных сегментов. В рассматриваемом аспекте при отмеченных поражениях СМ литература отсутствует, за исключением лишь работ на собаках [8, 9], которые проводились параллельно с нашими исследованиями [3—6] в аспекте филогенетической эволюции.

Опыты, поставленные на 20 лягушках, показали, что после одномоментной перерезки дорсальной половины под шейным утолщением СМ (на уровне 3-го спинномозгового нерва), а вентральной половины перед поясничным утолщением (на уровне 8-го спинномозгового нерва) у них наступают тяжелые двигательные, чувствительные, трофические нарушения в задних конечностях, а также в тазовых органах (нарушение мочеиспускания, акта дефекации). Эти нарушения не компенсировались в течение 8 месяцев.

Исключение составляли нарушения функций тазовых органов, которые прошли в течение 10—15 дней. Гистоморфологические исследования СМ подтвердили правильность операций. Место перерезок почти свободно от рубцовой ткани даже спустя 4 месяца. На препаратах выше участка дорсальной гемисекции были видны сохранившиеся нейроны. Изредка они бывали укрупненные. Наблюдались измененные, пикнотичные нервные клетки в мостике между гемисекциями.

Таким образом, несмотря на наличие между гемисекциями 5-ти сегментов, а также почти что отсутствие мозговой рубцовой ткани, у лягушек не компенсируются сенсомоторные и трофические нарушения, что говорит о слабой приспособляемости и реактивности их организма к столь серьезным поражениям.

Опыты на 25 черепахах, подвергнутых аналогичной операции, показали, что у них лучше выражена пластичность, поскольку восстанавливаются не только вегетативные, но и чувствительные и трофические функции (в течение 4—5 месяцев), однако двигательные расстройства сохраняются даже в течение 1 года. После этой операции у черепахах повышается рефлекторная возбудимость СМ, в особенности участка, находящегося каудальнее от места перерезки, появляется рефлекс, названный нами рефлексом длительного тонического разгибания задних конечностей. Электромиограммы (ЭМГ) таких тонически напряженных мышц характеризуются ритмически повторяющимися «залпами» высокоамплитудных (234—312 мкв), низкочастотных (5—9 кол/сек) потенциалов, отличных от нормы (25—111 мкв; 9/22 кол/сек). На этом фоне отмечаются и более низковольтные (140—156 мкв) и частные (12—14 кол/сек) колебания потенциалов, что свойственно ЭМГ, наблюдаемой при гиперкинезе и мышечной ригидности. В наших опытах, хотя визуально и не улавливалось дрожания, ЭМГ отражали характерные для тремора «залпы» колебаний. Повышение рефлекторной возбудимости каудального отрезка СМ и мышечного тонуса может быть связано с исключением в результате операции тормозных влияний, поступающих из головного мозга в сегментарный аппарат.

Гистоморфологическое изучение СМ черепахах (спустя 4—6 месяцев после операции) показало, что у них были полностью перерезаны дорсальная и вентральная половины. Макроскопически перерезанные участки СМ были сращены с тканью позвоночного канала. Микроскопические препараты характеризовались тем, что поврежденные половины отграничивались клеточным ростом эпендимной глии и разросшимся соединительнотканым рубцом. Спинномозговая ткань на расстоянии 1—2 мм от повреждений, в особенности в «мостике» между гемисекциями, бедна нейронами, встречаются нейроны с зернистостью, вакуолизацией протоплазмы, отмечаются пикиотические изменения. Наблюдалось также изменение конфигурации тела нейрона, нечеткость границ. В то же время краниальнее первой, т. е. дорсальной гемисекции, в неповрежденной части СМ отмечались хорошо сохранившиеся нервные клетки, некоторые из них были укрупнены.

Таким образом, у черепахах при наличии между гемисекциями массы мозгового вещества длиной в 4 сегмента и относительно высокой реактивности, выражающейся в образовании мозговой рубцовой ткани, лучше выражены пластические свойства, по сравнению с лягушками, поскольку проходят не только вегетативные, но также чувствительные и трофические нарушения. Однако, подобно лягушкам, двигательные нарушения не проходят. В задней половине СМ имеются двигательные

пути, которые перерезаются при дорсальной гемисекции, а в передней половине СМ при вентральной гемисекции. Очевидно, двойная перерезка моторных путей у черепах является слишком тяжелым повреждением, которое приводит к некомпенсирующейся потере моторных функций. Это говорит о низкой способности организма черепах к компенсации столь тяжелых повреждений СМ.

Опыты, поставленные на 20 птицах (куры, голуби), показали, что при дорсовентральной гемисекции СМ, при наличии также четырех сегментов между перерезками, сенсомоторные нарушения гораздо лучше компенсируются, чем у черепах, и морфологически обнаруживают гипертрофию нейронов, расположенных в «мостике» между перерезками, чего не замечалось у черепах.

У голубей при аналогичной спинальной операции сенсомоторные нарушения компенсируются быстрее и лучше, чем у кур. У голубей и кур обнаружена связь между частотами и амплитудами потенциалов и состоянием локомоторного аппарата: при более сильных нарушениях функций наступает большее урежение потенциалов и уменьшение их амплитуд. По мере восстановления функций нарастает частота и амплитуда потенциалов, причем это у голубей происходит намного быстрее и лучше, чем у кур. Все это говорит о том, что подобное поражение СМ не является для голубей пределом.

Гистоморфологическое изучение СМ птиц после завершения физиологических опытов (спустя 3—9 месяцев после операции) показало, что у них были полностью перерезаны дорсальные половины под шейным, а вентральные перед поясничным утолщениями. Макроскопически перерезанные половины СМ у голубей, в отличие от кур, не были утолщены, были слабо сращены с окружающей тканью позвоночного канала. Микроскопически на срезах препаратов СМ в поврежденных частях наблюдалась слабовыраженная рубцовая ткань. Проксимальнее и дистальнее перерезок у голубей, в отличие от кур, было менее выраженное разрушение нервных клеток. Как у голубей, так и у кур в «мостике» между гемисекциями, а также выше дорсальной перерезки в неповрежденной части СМ наблюдались не только сохранившиеся нейроны, но часто среди них встречались укрупненные, гиперхромные нервные клетки. В участке же каудальнее вентральной (второй) гемисекции встречались единичные нервные клетки.

Были поставлены опыты также на 58 взрослых белых крысах. У них производили перерезку дорсальной половины СМ под шейным, а вентральной над поясничным утолщениями. Кроме того, производили дорсовентральные гемисекции СМ на уровнях Т<sub>4</sub> и Т<sub>7</sub>, а также Т<sub>4</sub>—Т<sub>5</sub> сегментов. Проведенные исследования показали, что перерезка вызывала у животных тяжелые нарушения двигательных, чувствительных и вегетативных функций (моченеспускание, акт дефекации, температура) организма. Причем, чем более сближены были уровни перерезок, тем тяжелее была картина нарушений. Она сильнее всего была выражена при перерезках с сохранением одного сегмента. Возникшие вегетативные нару-

шения проходили в течение 2—4 недель, затем постепенно в течение 1,5—2 месяцев восстанавливались двигательные и чувствительные функции организма. Следовательно, наиболее высокой пластичностью обладает ЦНС крыс, так как компенсация функций у них происходит даже при наличии одного сегмента между перерезками. В то же время параметры вызванных потенциалов и скорость проведения афферентных импульсов отличались от нормы. Так, у крыс спустя 115—264 дня после дорсовентральных гемисекций на разных уровнях ( $T_4-T_5$ ,  $T_4-T_7$ ,  $T_2-T_7$ ; внешне по своему поведению и реакциям эти крысы не отличались от интактных) отмечается статистически достоверное по сравнению с интактными различие в отношении замедления скорости проведения возбуждения ( $M=6,8$  м/сек  $\pm \sigma=2,09$  м/сек,  $P<0,001$ ), удлинения латентного периода ( $M=28,8$  мсек  $\pm \sigma=10,6$  мсек,  $P<0,001$ ) и длительности положительной фазы потенциала ( $M=16,3$  мсек  $\pm \sigma=5,97$  мсек,  $P<0,01$ ), уменьшения амплитуд положительного ( $M=295,4$  мкв  $\pm \sigma=123,1$  мкв,  $P<0,001$ ) и отрицательного ( $M=328,7$  мкв  $\pm \sigma=175,3$  мкв,  $P<0,001$ ) кортикального ответов, вызываемых раздражением нерва, находящегося ниже уровня операции (седалищный нерв). При раздражении же нерва выше уровня операции (лучевой нерв) отклонений от нормы не наблюдалось. Следовательно, отмеченная разница в сравнении с нормой связана с поврежденным отделом СМ. Проводимость эфферентных импульсов у таких животных оказалась нормальной, как показали опыты с регистрацией ЭМГ при раздражении моторной зоны коры большого полушария головного мозга. Все это свидетельствует о нормальном состоянии эфферентных путей и достаточно полноценном восстановлении афферентных проводников, по-видимому, вследствие их большей уязвимости при травмах СМ. Гистоморфологическое изучение СМ крыс (спустя 115—264 дня после гемисекций) показало, что у них были полностью перерезаны дорсальные и вентральные половины на разных уровнях грудного отдела. Макроскопически перерезанные половины СМ у крыс, в отличие от кур и особенно голубей, были довольно утолщены и сильно сращены с окружающей тканью позвоночного канала. Микроскопически на срезах СМ поврежденные половины занимала сильно выраженная грубая рубцовая ткань, с коллагеновыми волокнами, клеточными элементами фибробластического ряда и глиальными клетками. Нервных волокон в рубце не обнаружилось. Проксимальнее и дистальнее перерезок, в особенности каудальнее вентральной гемисекции, отмечалась деструкция мозговой ткани, разрушение нейронов, их пикнотическое изменение. Однако нейроны, находящиеся за пределами поражений, а также в «мостике» между гемисекциями, были укрупненные, типерхромные.

Итак, изложенные данные, полученные на амфибиях, рептилиях, птицах и грызунах при дорсовентральной гемисекции, свидетельствуют о том, что пластичность у низших позвоночных при указанных повреждениях СМ выражена плохо, в то время как у более высокоорганизованных животных (птицы, млекопитающие) она представлена гораздо луч-

ше. Следовательно, пластические свойства ЦНС совершенствуются в процессе филогенетического развития, внутривидовой эволюции, достигая у представителей млекопитающих высокого уровня, что гармонирует с выдвинутым Э. А. Асратяном [1] положением о пластичности нервной системы.

Мерой пластичности может быть количество мозгового вещества, необходимого для восстановления нарушенных функций. Однако этого недостаточно, поэтому под мерой пластичности следует понимать способность образования новых связей при малом расстоянии между перерезками. Результаты наших исследований показывают, что у лягушек, черепах, кур, голубей, крыс как после дорсальной, так и после дорсовентральной гемисекции СМ восстановление функций происходит не за счет регенерации поврежденных путей. Мы думаем, что оно происходит прежде всего благодаря образованию новых морфологических связей в неповрежденной половине СМ. Они предсуществуют в норме и, по-видимому, могут возникать в СМ у животных с более высокоразвитой нервной системой (у теплокровных, в особенности у млекопитающих), чем менее развитой (амфибии, рептилии). Усиленное же функционирование этих «резервных» путей начинается после повреждения основных. Повреждение основных путей стимулирует образование новых за счет отдачи коллатералей от уцелевших образований. Благодаря химическим или физико-химическим свойствам растущих волокон, обеспечивающим избирательное контактное направление движения, эти волокна достигают цели—участков, соответствующих их функции [10]. Благодаря этому устанавливаются связи с соответствующими волокнами. По-видимому, играют роль и межсегментарные и межнейрональные анатомические связи, обеспечивающие, как известно [2, 7], функциональную пластичность СМ при различных его повреждениях.

Итак, компенсаторные процессы осуществляются как путем образования новых морфологических связей, основанных на способности нервных окончаний отдавать коллатерали, так и усилением предсуществующих связей, которые являются физиологическим процессом (рекрутирование, уменьшение подпороговой каймы, облегчение и др.).

Вследствие повышенной, сравнительно с нормой, нагрузки и усиленной деятельности уцелевших структур происходят пластические изменения, которые приводят к утолщению нервных волокон, их новообразованию, увеличению нейронов, их гипертрофии, гиперхромности, многоотростчатости. Можно предположить, что увеличение размеров нейронов влечет за собой увеличение диаметра их аксонов, увеличение синаптических контактов. Это предположение подкрепляется данными [12], свидетельствующими о появлении коллатеральных ветвлений мотонейронов СМ кошек при их парциальной денервации.

Наконец, одним из важных факторов восстановления функций является состояние временного повышения возбудимости неразрушенных структур, которое может служить физиологической основой их повышенной рефлекторной активности. Длительное повышенное функциони-

рование нейронов, характеризующееся усилением метаболических процессов, приводит к его рабочей гипертрофии. Увеличение размеров клеток влечет за собой увеличение диаметра аксона [11]. Последнее в свою очередь, очевидно, вызывает увеличение скорости проведения, количества коллатералей и т. д. В результате нейроны оказываются связанными со значительно большим количеством клеток.

Итак, по-видимому, приведенный механизм и регулирующее влияние вышележащих отделов ЦНС играют важную роль в восстановлении функций при рассмотренных органических поражениях СМ.

Институт физиологии  
им. Л. А. Орбели АН АрмССР

### Լ. Ա. ՄԱՏԻՆՅԱՆ

ԵՐԿԿԵՆՑԱՂՆԵՐԻ, ՍՈՂՈՒՆՆԵՐԻ, ԹՌՉՈՒՆՆԵՐԻ ԵՎ ԿՐԾՈՂՆԵՐԻ ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ  
ՏԱՐԲԵՐ ՄԱԿԱՐԻԱԿՆԵՐԻ ՄԻԱԺԱՄԱՆԱԿՅԱ ՄԵՋՔԱՅԻՆ ԵՎ ՓՈՐԱՅԻՆ  
ԿԻՍԱՀԱՏՈՒՄՆԵՐԻ ՊԼԱՍՏԻԿՈՒԹՅԱՆ ՎԻՃԱԿԸ

### Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ծրկկենցաղների, սողունների, թռչունների և կրծողների ողնուղեղի մեջքա-փորային կիսահատումների պլաստիկության վիճակի ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս, որ ինչքան ցածր է կենդանիների ֆիլոգենետիկ զարգացման մակարդակը, այնքան թույլ են արտահայտված վեգետո-մարմնական ֆունկցիաների խանգարումները, քայքայման և սպիացման պրոցեսները:

Համեմատաբար բարձր նյարդային համակարգ ունեցող կենդանիների մոտ (տաքարյուններ, հատկապես կաթնասուններ) վերականգնման աստիճանը ավելի կատարյալ է, պլաստիկությունն ավելի բարձր և ավելի է արտահայտված փոխհատուցման ձևաբանական պատկերը:

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 363, 1953.
2. Жукова Г. П. Архив анатомии, гистологии, эмбриологии, 6, 43, 1958.
3. Матинян Л. А. Сб. Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Л., 102, 1956.
4. Матинян Л. А. Сб. научн. тр. Арм. гос. пед. ин-та. Ереван, 7, 67, 1960.
5. Матинян Л. А. Сб. Электрофизиология центральной нервной системы. Тбилиси, 203, 1966.
6. Матинян Л. А. Сравнительно-физиологические и онтогенетические особенности компенсаторных приспособлений при органических повреждениях спинного мозга. Докт. дисс., Ереван, 1970.
7. Пчелина Л. А. Интраспинальные связи заднего корешка. Канд. дисс., М., 1948.
8. Урганджян Т. Г. Бюлл. эксп. биол. и медицины, 42, 12, 22, 1956.
9. Урганджян Т. Г. Возрастные особенности компенсаторных приспособлений при комбинированной гемисекции вентральной и дорсальной половин спинного мозга. Докт. дисс., Ереван, 1967.
10. Экклс Дж. Физиология синапсов. М., 300, 1966.
11. Edds M. V. J. Compar. Neurol. 93, 2, 259, 1950.
12. Llu C.—N., W. W. Chamber S. Anat. Rec. 124, 327, 1956.