

Про потенціал перероджуваного заднього спинномозкового корінця кішки

Т. М. Мамонець

Лабораторія електрофізіології Інституту фізіології
ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР, Київ

На підставі того, що електротонічний потенціал (ЕТП) дорзального корінця зникав через 120—144 год. після його перерізання, коли майже всі аферентні волокна переродились, був зроблений висновок, що цей потенціал виникає в аферентних волокнах дорзального корінця (Мамонець, 1961). В еферентних волокнах, що проходять у тому ж корінці, цей потенціал не генерується.

Отже, клітини спинного мозку, відростки яких виходять з мозку через задні корінці, не мають ніякого відношення до створення ЕТП дорзального корінця.

Численні дослідники на підставі оклюзії ЕТП, а також ми на основі гальмування ЕТП прийшли до висновку, що джерелом ЕТП заднього корінця є проміжні клітини спинного мозку (Гассер і Грем, 1933; Бонне і Бремер, 1938, 1942; Бернгард, 1952; Берітов і Ройтбак, 1947; Ллойд, 1952; Костюк, 1956; Мамонець, 1960, 1961).

Отже, механізм дії проміжних клітин на аферентні волокна заднього корінця залишається невідомим.

З літератури відомо, що аферентні волокна двох сусідніх задніх корінців конвергують на тих самих проміжних клітинах (Колмодін і Скоглунд, 1954, 1958; Скоглунд, 1955; Колмодін, 1957). Коли ці проміжні клітини збуджуються через аферентні закінчення одного корінця, то якимсь чином аферентні волокна сусіднього корінця, які мають зв'язок з цими збудженими клітинами, але через які аферентний імпульс не проходить, деполяризуються, що й позначається на ЕТП.

В розв'язанні цього питання може допомогти вивчення ЕТП перероджуваного заднього корінця в той час, коли змінюється і зникає провідність імпульсів у дегенеруючій рефлекторній дузі, через 48—72 год. після перерізання корінця. Провідність же зникає внаслідок порушення нормального функціонування термінальних закінчень аферентних волокон заднього корінця. Дослідження, проведене з метою більш детального вивчення цього питання, дасть можливість з'ясувати, із зруйнуванням якої саме частини аксона чутливої клітини пов'язане зникнення ЕТП заднього корінця.

Методика досліджень

У кішок в асептичних умовах під нембуталовим наркозом перерізували 7-й або 6-й люмбальний задній корінець між спинним мозком і спинномозковим ганглієм. Через 48—72 год. після операції під нембуталовим або хлоралозним наркозом розтинали мозок на рівні люмбальних і сакральних сегментів. У рану наливали вазелінове масло

(37—38°) для забезпечення мозку від висихання і охолодження. Температуру тіла (в межах 37—38°) підтримували на протязі всього досліду. ЕТП відводили від дегенеруючого заднього корінця та від однойменного корінця протилежного боку (які під час відведення потенціалів перебували в повітрі) у відповідь на поодинокі подразнення сусіднього корінця. Відвідні електроди (срібні хлоровані) розташовували так, що проксимальний відвідний електрод був на відстані 2—3 мм від мозку, а дистальний — в 20—30 мм від проксимального. Потенціали реєстрували електронним осцилографом, який мав підсилювач перемінного струму із симетричним входом і постійною часу в 4 сек.

Результати досліджень

Майже завжди у відповідь на подразнення сусіднього корінця або нервів задньої кінцівки на задньому корінці виникає електрична реакція, яка складається з швидких змін потенціалу, що тривають 10—

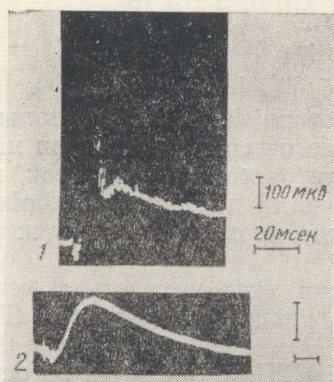


Рис. 1.

Осцилограма 1 — ЕТП 7-го люмбального заднього корінця, відведений в 3 мм від мозку при відстані між відвідними електродами 15 мм, у відповідь на подразнення 6-го сусіднього заднього корінця. Тварина перебуває під хлоралозним наркозом. Осцилограма 2 — ЕТП такого ж корінця, відведений при таких самих умовах у відповідь на подразнення малогомілкового нерва. Тварина перебуває під глибоким нембуталовим наркозом.

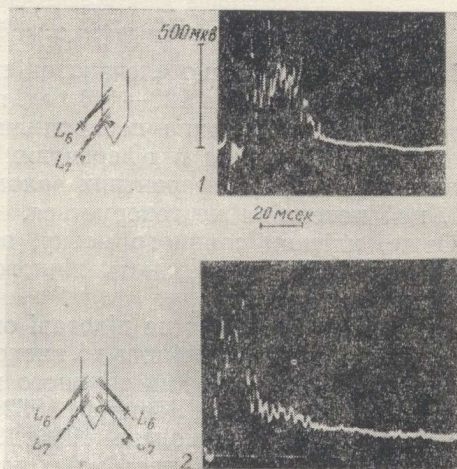


Рис. 2. Кішка під хлоралозним наркозом.

Осцилограма 1 — ЕТП перероджуваного 7-го заднього люмбального корінця (50 год після перерізання) при подразненні 6-го сусіднього корінця. Осцилограма 2 — ЕТП корінця неоперованого боку, однойменного з перероджуванним, при подразненні 6-го сусіднього.

20 мсек і виникають з латентним періодом 2—3 мсек, а також з повільних змін потенціалу власне ЕТП (100—200 мсек). Напруження швидких змін потенціалу досягає більшої величини, ніж повільних (рис. 1, осцилограма).

Іноді при глибокому наркозі відводяться тільки повільні зміни з незначними швидкими коливаннями (рис. 1, осцилограма).

Через 48 год. після операції ЕТП 7-го люмбального перероджуваного заднього корінця у відповідь на подразнення 6-го сусіднього завжди був майже таким, як ЕТП однойменного корінця неоперованого боку. Можна сказати, що в ці строки дегенерації не відзначалось майже ніяких змін у потенціалі перерізаного корінця у порівнянні з нормою.

Подразнення корінця, що зазнає переродження, викликало на сусідньому 6-ому корінці ЕТП такого ж напруження і тривалості, як і на 6-ому люмбальному корінці протилежного боку під впливом подразнення однойменного корінця з тим, що перероджується.

Через 50—52 від ЕТП контроль він виникав після протягом 40—60 мціалу, але збільшували і повільними Напруження такої Перед виникли подразнення, виникли дії зворотних Швидкі коливання волокон, чітко пр

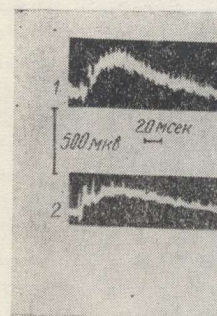


Рис. 3. ЕТП задніх

Осцилограма 1 — ЕТП перероджуваного сусіднього 7-го перероджуваного корінця. Осцилограма 2 — ЕТП 6-го люмбального корінця, однойменного з перероджуванним.

тому, що в цей час збільшується швидкість струму дії (Розенблюм).

На рис. 3 наведено ЕТП 7-го корінця правої неоперованої кінцівки. У відповідь на подразнення 6-го сусіднього корінця виникав потенціал, який і на 6-ому задньому корінці однойменного боку відрізнявся від ЕТП 7-го корінця.

У відповідь на подразнення 6-го сусіднього корінця виникав потенціал, який і на 6-ому задньому корінці однойменного боку відрізнявся від ЕТП 7-го корінця. На рис. 3 наведено ЕТП 7-го корінця правої неоперованої кінцівки. У відповідь на подразнення 6-го сусіднього корінця виникав потенціал, який і на 6-ому задньому корінці однойменного боку відрізнявся від ЕТП 7-го корінця.

В даному випадку у попередньому дослідженні швидкі зміни потенціалу перероджуваного корінця повільних коливань.

Через 50—52 год. ЕТП перероджуваного корінця уже відрізнявся від ЕТП контрольного корінця тим, що зменшувалась його амплітуда; він виникав після тривалого латентного періоду і реєструвався тільки протягом 40—60 мсек. Зменшувалась тривалість повільних змін потенціалу, але збільшувалась тривалість швидких змін. Границя між швидкими і повільними змінами потенціалу ставала малопомітною (рис. 2). Напруження такого потенціалу становило близько 500 мкв.

Перед виникненням ЕТП дегенеруючого корінця, негайно після подразнення, виникала група розрядів, які, мабуть, являють собою струми дії зворотних волокон (рис. 2, осцилограма 1).

Швидкі коливання, які складають зворотні розряди в аферентних волокнах, чітко проявлялись через 48 год. після операції найімовірніше

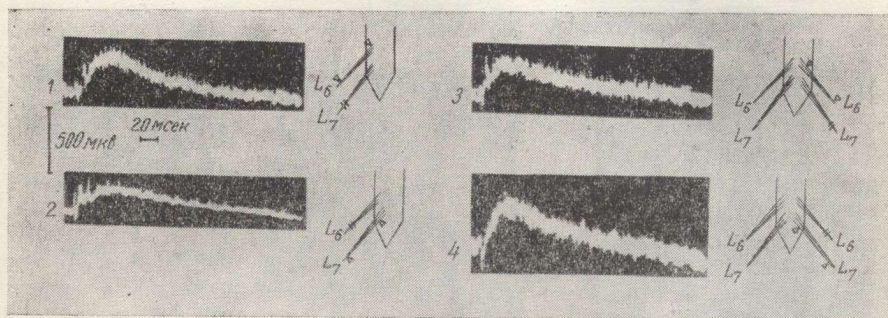


Рис. 3. ЕТП задніх люмбальних корінців при глибокому нембуталовому наркозі.

Осцилограма 1 — ЕТП 6-го люмбального корінця у відповідь на подразнення 7-го перероджуваного сусіднього корінця (50 год. після перерізання). Осцилограма 2 — ЕТП 7-го перероджуваного люмбального корінця при подразненні 6-го сусіднього. Осцилограма 3 — ЕТП 6-го люмбального корінця у відповідь на подразнення 7-го сусіднього, однойменного з перероджуванним. Осцилограма 4 — ЕТП корінця однойменного з перероджуванним при подразненні 6-го сусіднього.

тому, що в цей час підвищується збудливість дегенеруючих волокон, збільшується швидкість проведення збудження в них, посилюється їх струм дії (Розенблют і Демпсі, 1939).

На рис. 3 наведені осцилограми, що відображають ЕТП 6-го і 7-го люмбальних задніх корінців лівої оперованої (осцилограми 1, 2) і правої неоперованої (осцилограми 3, 4) сторін при глибокому наркозі. У відповідь на подразнення 7-го люмбального корінця, що перероджується (через 50 год. після перерізання), на 6-ому сусідньому з ним корінці виникав потенціал майже такого самого напруження і тривалості, як і на 6-ому задньому корінці протилежного боку при подразнюванні корінця однойменного з перероджуванним (порівняти осцилограми 1 і 3).

ЕТП 7-го корінця у відповідь на подразнення 6-го корінця цього ж боку відрізнявся від потенціалу однойменного корінця неоперованого боку, викликаного подразненням 6-го сусіднього з ним (порівняти осцилограми 2 і 4). Подразненням корінця, що перероджується, у своїй початковій частині складався з швидких змін, тимчасом як від однойменного з ним корінця швидкі коливання не відводились, а повільні зміни були більшими за напруженням.

В даному випадку чітко проявляється та сама закономірність, що й у попередньому досліді під час застосування слабкого наркозу (рис. 2), коли швидкі зміни потенціалу набули великого напруження; зміна потенціалу перероджуваного корінця починалась із зменшення напруження повільних коливань і появи швидких.

пруження відповідало нормі. Але ніколи не спостерігались потенціали такого великого напруження, як через 120—144 год. після денервації клітин. У цей час особливо збільшувались тривалість і напруження швидких змін потенціалу; останнє досягало 3—4 мв.

Якщо тварина перебувала під глибоким нембуталовим наркозом, то через 72 год. після перерізання заднього корінця від нього не відводились будь-які коливання потенціалу, а на однойменному контрольному корінці виникали повільні зміни потенціалу. Швидкі зміни потенціалу зовсім були відсутні (рис. 4, Б, осцилограма 3).

В ці строки після операції подразнення перероджуваного 7-го люмбального корінця не викликало ніякого потенціалу на сусідньому 6-ому люмбальному корінці.

Отже, проведені дослідження показали, що ЕТП перероджуваного корінця через 48 год. після його перерізання майже не змінювався у порівнянні з ЕТП в нормі або з ЕТП однойменного з ним корінця протилежного боку. Подразнення перероджуваного корінця викликало на сусідньому корінці звичайний негативний потенціал. В період між 50 і 72 годинами після перерізання спостерігалася зміна електричних реакцій перероджуваного корінця, яка починалася із зменшення напруження повільних коливань потенціалу. Тривалість повільних коливань зменшувалась, а тривалість швидких змін збільшувалась. Через 70—73 год. ЕТП перероджуваного корінця зникав. На його місці залишалась невелика група двофазних короткочасних струмів дії, що виникають після тривалого латентного періоду, або синхронізований двофазний струм дії. Такі потенціали можна було спостерігати через 120—144 год. на дегенеруючому корінці; вони виникали після латентного періоду тривалістю 2—5 мсек, що свідчить про їх рефлекторне походження.

Обговорення результатів дослідження

Зникнення ЕТП через 72 год. після операції можна пояснити такими фактами. Фізіологи, а також гістологи встановили, що при перерізаннях нервових волокон дегенерація периферичного відрізка аксона починається в терміналях і термінальних кінцях.

Так, фізіологи Розенблют і Демпсі (1939) показали, що через 48 год. після перерізання маломілкового нерва його струм дії збільшувався до 137%, а швидкість проведення збудження підвищувалась до 115%. І тільки через 80—100 год. залишалось 30% від звичайного струму дії, а швидкість поширення збудження зменшувалась до 90%.

Вера і Луко (1958) встановили, що всі ці зміни характерні і для перероджуваних волокон дорзального корінця.

Лішшак, Демпсі і Розенблют (1939) показали, що вже через 48 год. після операції передача імпульсів через нервово-м'язові синапси ослаблюється, а через 72 год. вона зовсім припиняється.

Коусей і Стретман (1954) через 30 год. після перерізання нерва, що йде до литкового м'яза кролика, спостерігали майже повне припинення проведення імпульсів через синапси, тимчасом як струм дії нерва майже не змінювався. Отже, в умовах, коли майже не змінювався або трохи зменшувався струм дії нерва, передача через синапси вже зникала.

Вера і Луко (1958); Костюк і Савоськіна (1959) описали фізіологічні зміни в синаптичній передачі під час дегенерації волокон дорзального корінця через 48—72 год. після операції. Першим авторам вдалося встановити, що моносинаптичні відповіді через 50 год. після перерізання заднього корінця поступово зменшувались і через 80—90 год.

зникали. Полісинаптичні відповіді збільшувались до 60 год. після операції, а потім зменшувались і могли бути зареєстровані ще до 80—100 год. після операції.

В дослідах Костюка і Савоськіної зникнення провідності спостерігалось трохи раніше. Це можна пояснити різною глибиною наркозу тварин. Так, моносинаптичні реакції від подразнення перероджуваного корінця не змінювались або навіть трохи посилювались у перші 24 год. після операції, а потім вони починають слабшати і через 48 год. звичайно зникали. Полісинаптичні реакції були трохи посилені протягом 48 год., потім вони також зменшувались і через 72 год. після операції зникали.

Описані цими дослідниками зміни в рефлекторних відповідях через 24 год. безумовно зв'язані із змінами в синаптичних утвореннях, оскільки при такій тривалості дегенерації провідність і збудливість нервових волокон ще не змінюються.

Гістологи встановили, що під час дегенерації зруйнування тонких мієлінізованих волокон відбуваються швидше, ніж товстих, тоді як немієлінізовані волокна дегенерують скоріше, ніж ті і другі (Гут, 1956, с. 443). Оскільки терміналі не містять мієліну, то вони мають зазнати дегенерації раніше, ніж інші частини волокна. Відомо, що через 48 год. синаптичні бляшки (термінальні кінці) набувають неправильної варикозної форми, через 72 год. вони перетворюються у безформну масу, а на шостий і сьомий день закінчується розпад закінчень, вони повністю зникають (Джібсон, 1937; Пчеліна, 1951).

Де Робертс (1956) за допомогою електронного мікроскопа виявив, що перші зміни в аксоні, викликані його перерізанням, виникають саме в термінальних кінцях.

Отже, на підставі літературних даних можна сказати, що через 50—60 год. після операції мієлінізована частина аферентних волокон дорзального корінця має зберегти майже нормальну збудливість і провідність, тоді як у терміналях і термінальних кінцях має вже відбуватись серйозне порушення цих процесів. У цей період дегенерації спостерігається значне зменшення напруження ЕТП перероджуваного корінця.

Оскільки термінальні кінці першими реагують на перерізання волокна і вже через 72 год. перетворюються у безформну масу, а в цей час ще має зберегтись до 40% струму дії корінця, то звідси впливає, що в ці строки дегенерації зникнення провідності в дегенеруючій полісинаптичній рефлекторній дузі, а поряд з цим припинення розвитку ЕТП на задньому корінці пов'язані з порушенням цілісності цієї дуги, яка переривається у термінальних кінцях.

Внаслідок того, що для відведення ЕТП дорзального корінця необхідне нормальне функціонування термінальних кінців, треба зробити висновок, що саме на останні здійснюють свій вплив проміжні нейрони, які створюють ЕТП дорзального корінця.

ЛІТЕРАТУРА

- Беритов И. С., Ройтбак А., Труды Ин-та физиол. АН Груз. ССР, 7, 1, 1948; 7, 69, 1948.
 Костюк П. Г., Физиол. журн. СССР, 42, 303, 1956; 42, 1956, с. 800.
 Костюк П. Г. і Савоськіна Л. О., Физиол. журн. АН УРСР, 5, 1959, с. 719.
 Мамонець Т. М., Физиол. журн. АН УРСР, т. 2, 1960, с. 173; Физиол. журн. СССР, т. 47, 1961, с. 367.
 Пчеліна Л. А., Уч. зап. 2-го ММИ АМН СССР, т. II, 1951, с. 203.
 Bernhard C., Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol., 17, 1952, p. 221.

- Bonnet V.
 Bremer P.
 De Robert
 a. Lucco.
 Gasser H.
 Gibson W.
 Guth L., Phy
 Kolmodin
 Kolmodin
 scand., 44, II, 1958.
 Lissak K.,
 45, 1939.
 Lloyd D. P.
 Rosenbluet
 Skoglund
 versity Lectures in Ph
 Toennies J.
 Vera C. a. L

У кошек в асе
 перерезали 7-й или 6
 гом и спинномозго
 72 часа после опе
 дающегося корешк
 ЭТП перерожд
 вет на раздражени
 всегда почти таким
 стороны.

Через 50—52 ч
 ЭТП контрольного
 никал он с большим
 протяжении 40—60

Через 72 часа п
 Если он в некоторы
 жения и вскоре исче

На основании л
 50—60 часов после о
 локон дорзального
 будимости и проводи
 ных концев должн
 цессов. В этот перис
 ние напряжения ЭТ
 минальные концы пр
 время должно сохр
 дит к прекращению
 кой рефлекторной ду
 решка в эти сроки де
 дуги, которая прерыв

- Bonnet V., et Bremer F., C. R. Soc. Biol. Paris, 127, 1938, p. 806.
Bremer P. et Bonnet V., Archiv Intern. Physiol., v. LII, Fasc. 2, 153, 1942.
De Robertis E., J. biophys. biochem. Cytol., 2, 1956, p. 503, цит. за Vera a. Lucio.
Gasser H. a. Graham H., Amer. J. Physiol., 103, 303, 1933.
Gibson W., Arch. Neurol. and Psychiatry, 38, 1937, p. 1145.
Guth L., Physiol. Rev., 36, 1956, p. 441.
Kolmodin G., Acta physiol. scand., v. 40, Suppl. 139, 1957.
Kolmodin G., a. Skoglund C., Experientia, 10, 505, 1954; Acta physiol. scand., 44, II, 1958.
Lissak K., Dempsey E., a. Rosenblueth A., Amer. J. Physiol., 128, 45, 1939.
Lloyd D. P. C., Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol., 17, 203, 1952.
Rosenblueth A. a. Dempsey E., Amer. J. Physiol., 128, 19, 1939.
Skoglund C., The functional organisation of spinal interneurons, Special University Lectures in Physiology, 1955.
Toennies J., J. Neurophysiol., 1, 378, 1938; 2, 515, 1939.
Vera C. a. Lucio J., J. Neurophysiol., 21, 334, 1958.

Надійшла до редакції
15.X 1961 р.

О потенциале перерождающегося заднего спинномозгового корешка кошки

Т. М. Мамонец

Лаборатория электрофизиологии Института физиологии
им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

Резюме

У кошек в асептических условиях под нембуталовым наркозом перерезали 7-й или 6-й люмбальный задний корешок между спинным мозгом и спинномозговым ганглием (в 2 мм от последнего). Через 48—72 часа после операции исследовали электрические реакции перерождающегося корешка.

ЭТП перерождающегося 7-го люмбального заднего корешка в ответ на раздражение 6-го соседнего через 48 часов после операции был всегда почти таким, как ЭТП одноименного корешка неоперированной стороны.

Через 50—52 часа ЭТП перерезанного корешка уже отличался от ЭТП контрольного корешка тем, что амплитуда его уменьшалась, возникал он с большим латентным периодом и регистрировался только на протяжении 40—60 мсек.

Через 72 часа после операции этот потенциал почти совсем исчезал. Если он в некоторых случаях и наблюдался, то был небольшого напряжения и вскоре исчезал. Иногда он исчезал уже через 60 часов.

На основании литературных данных можно сказать, что через 50—60 часов после операции миелинизированная часть афферентных волокон дорзального корешка должна сохранять почти нормальную возбудимость и проводимость, в то время как в терминалях и терминальных концах должно уже наблюдаться серьезное нарушение этих процессов. В этот период дегенерации отмечается значительное уменьшение напряжения ЭТП перерождающегося корешка. Через 72 часа терминальные концы превращаются в бесформенную массу (однако в это время должно сохраняться до 40% тока действия корешка), что приводит к прекращению проводимости в дегенерирующей полисинаптической рефлекторной дуге. Таким образом, исчезновение ЭТП заднего корешка в эти сроки дегенерации связано с нарушением целостности этой дуги, которая прерывается в терминальных концах.

Сделан вывод, что для отведения ЭТП дорзального корешка необходимо нормальное функционирование терминальных концов; промежуточные нейроны — источник ЭТП заднего корешка — каким-то образом оказывают свое действие на терминальные концы афферентных волокон, в которых регистрируются ЭТП.

On the Potential of the Degenerating Posterior Cerebrospinal Root of the Cat

T. M. Mamonets

Laboratory of electrophysiology of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology of the Academy of Sciences of Ukrainian SSR, Kiev

Summary

The 7th or 6th lumbar posterior root between the spinal cord and the cerebrospinal ganglion (2 mm from the latter) was severed in cats under aseptic conditions under numbutal narcosis. Within 48—72 hours after the operation the electric reactions of the degenerating root were investigated.

The electrotonic potential (ETP) of the degenerating 7th lumbar posterior root in response to stimulation of the sixth neighbouring one was, 48 hours after the operation, always almost the same as the ETP of the corresponding root of the unoperated side.

Within 50—52 hours the ETP of the severed root already differs from that of the control root by the fact that its amplitude decreases, that it appears with a long latent period and is recorded only during 40—60 msec.

Within 72 hours after the operation this potential disappears almost altogether.

On the basis of the data in the literature it may be stated that 50—60 hours after the operation the myelinated part of the afferent fibres of the dorsal root should retain almost normal excitability and conductivity, while in the terminals and terminal endings a grave disturbance of these process should already be noted.

The conclusion was drawn that for leading off the ETP of the dorsal root, normal functioning of the terminal endings is necessary. The intermediate neurons — the source of the ETP of the posterior root — somehow affect the terminal endings of the afferent fibres in which the ETP was recorded.

Вивчення біоеле
ребувають на різни
ним рівнем розвитку
по-перше, для з'ясу
корковими утворенн
ритмів електроенцеф
В зв'язку з цим
ності та електричних
Дослідження Т.
(1957, 1958), Л. Г. В
ряд особливостей в е
крема відсутність рег
і Юнг, 1937; Уінкл і К
наявність регулярних
ку жаби та ящірки, то
нижче птахів.

Завдання даного д
тивності різних відділі
під впливом аферентн

Дослідження проведені
в спеціальному станку. Під
трепанували його в лобно-ті
отвори вставляли сталі гол
міжного середнього мозку біо
отвори заглибними біполярни
станню в 1 мм.

Запис провадили на дво
балансними підсилювачами н
енцефалографі фірми «Альвар

В електрокортикогра
швидкі компоненти елект
кортикограми посідають і
700 мсек і амплітудою ві
200 мсек об'єднуються в о
вони нашаровуються на б