

vity failed to appear, the animal was mechanisms are suggested to be responsible for delta-rhythm in the MMN.

большого мозга.—М.: Наука, 1969.—

головного мозга кошки.—В кн.: Сов. ЦНС.—Тбилиси: Мецниереба, 1972,

явлений в реакциях нейронов мозга, 1970, 20, № 4, с. 637—652.

0 с. пищевого поведения.—М.: Наука,

phase detection and averaging technique in the cat.—Exp. Neurol., 1963, 7, N 3, 127—140.

adréhaline sur le contrôle réticulaire (Paris), 1954, 46, N 2, p. 262—265. Irenaline: pharmacological consequences, 1962, 4, p. 701—702.

ithic, adréhaline et contrôle réticulaire, 599—618.

frequency components in the electing.—Ibid., 1967, 23, N 3, p. 225—

correlates of learning in subcortical activity.—In: The CNS and behavior physiology. Neurophysiology. Washington, 1967.

ical activity in arousal.—J. Neuro-

behavior following mammillo-thalamic 1967.

function and anatomical connectivit 19—337.

ization and experimentally produced europhysiol., 1968, 24, N 1, p. 42—

—Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago),

transfer of the hippocampal output by N 2, p. 269—278.

de rôle des structures mammillaires conditionnements instrumentaux.—J.

aphic study of the organization of Neurol., 1977, 172, N 1, p. 49—84.

of the distribution of the fornix

Ibid., 1959, 113, N 3, p. 337—364.

and the limbic system.—In: Short-

Cambridge: Univ. Press, 1970,

ferent parts of the central nervous

administration of drugs.—J. Physiol.

Поступила 17.12.82

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

УДК 612.832:612.81—001

И. Я. Сердюченко, П. И. Сябров, Е. А. Макий

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ОТВЕТЫ ПЕРЕДНИХ КОРЕШКОВ ПРИ СТИМУЛЯЦИИ БУЛЬБАРНЫХ ПИРАМИД И ЛАБИРИНТА У ЖИВОТНЫХ С ДЕНЕРВИРОВАННОЙ КОНЕЧНОСТЬЮ

Нейрофизиологические исследования изменений в центральной и периферической нервной системе в процессе восстановления координированных движений представляют значительный теоретический и практический интерес. Установлена ведущая роль влияний супраспинальных структур в компенсации нарушений движений, обусловленных травмами спинного мозга [1, 2, 3, 4]. Спинальные механизмы восстановления движения конечности в процессе регенерации поврежденного нерва специально не изучались. Вместе с тем при повреждении нерва существенные изменения, по-видимому, происходят как в супраспинальных структурах, так и в нейронном аппарате спинного мозга [5].

Мы изучали изменения рефлекторной деятельности спинного мозга при активации некоторых супраспинальных структур и афферентных входов в период восстановления двигательной функции конечности после перерезки и сшивания седалищного нерва.

Методика исследований

Опыты проводили на крысах линии Вистар массой 200—220 г. Предварительно, в стерильных условиях, производили перерезку и сшивание седалищного нерва в верхней трети бедра или аутоплантацию конечности. Через 40—60 дней после операции животных брали в острый опыт. Под эфирно-гексеналовым наркозом (50 мг/кг) производили ламинектомию в шести поясничных сегментах спинного мозга, вскрывали твердую оболочку и выделяли корешки в 4 и 5 поясничном сегменте.

Афферентные раздражения одиночными или сдвоенными стимулами амплитудой 1,5—2 порога наносили на центральные отрезки задних корешков либо на большеберцовый и малоберцовый нервы. Это составляло для задних корешков 2—2,5 мкА, для интактных нервов — 25—30 мкА, для регенерированных — 40—45 мкА. Раздражение бульбарных пирамид осуществляли коаксиальным электродом, который, подводили к отверстиям, просверленным по обе стороны гребешка основания затылочной кости. Наносили серию стимулов с частотой следования 200 имп/с, длительностью 25 мс, амплитудой 1,2—1,5 порога, что составляло 20—25 мкА. Раздражение круглого окна лабиринта осуществляли одиночными стимулами амплитудой 30—40 мкА, посредством коаксиального электрода, который подводили к круглому окну под операционным микроскопом. Отведение электрических ответов передних корешков начинали не ранее чем через 3 ч после ламинектомии, с применением листенона и искусственного дыхания.

Усиленные ответы передних корешков или первов фотографировали с экрана осциллографа С1-16. Всего проведено 12 серий экспериментов на 316 животных. Даные подвергнуты статистической обработке по Стьюарту и Вилкоксону.

Результаты исследований и их обсуждение

Эксперименты проводили на интактных животных, а также на животных через 60 дней после денервации конечности. Регистрировали ответы передних корешков на раздражение бульбарных пирамид, круглого окна лабиринта, задних корешков, а также первов сгибательных и разгибательных мышц задней конечности. Анализировали латентные периоды рефлекторных разрядов, их амплитуду. Исследовали также величину рефлекторных ответов при кондиционирующем раздражении кортико-спинальных путей (пирамидный тракт), вестибуло-спинальных путей при раздражении круглого окна лабиринта, а также при парном раздражении нервов или задних корешков.

Было обнаружено, что амплитуда рефлекторных разрядов передних корешков, вызванных стимуляцией регенерированных нервов, через 60 дней после операции составляла $359 \text{ мкВ} \pm 28 \text{ мкВ}$, в то же время как у интактных животных она равнялась $633 \text{ мкВ} \pm 55 \text{ мкВ}$ (рис. 1, A).

Латентный период ответов увеличивался с $3,37 \pm 0,23$ у интактных до $7,2 \text{ мс} \pm 0,4 \text{ мс}$ у оперированных животных. Латентный период рефлекторного ответа, вызванного раздражением заднего корешка и отведенного от переднего корешка L_5 , увеличился с $1,91 \pm 0,02$ до $2,9 \text{ мс} \pm 0,17 \text{ мс}$ ($p < 0,01$), а амплитуда рефлекторного разряда у оперированных животных составляла $423 \text{ мкВ} \pm 70 \text{ мкВ}$ (688 ± 55 у интактных животных).

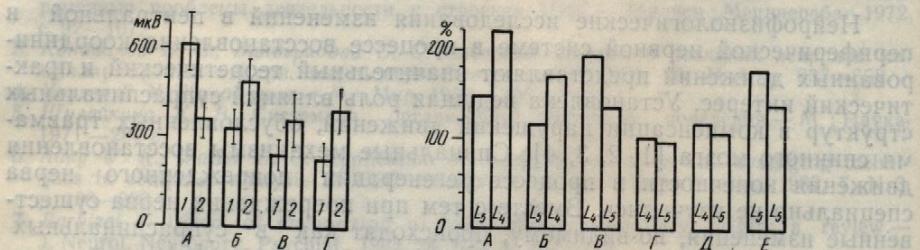


Рис. 1. Амплитуда переднекорешковых ответов сегмента L_4 , L_5 при раздражении большеберцового нерва, бульбарных пирамид и круглого окна лабиринта у интактных животных (1) и у животных через 2 мес после рассечения и сшивания седалищного нерва (2).

A — при раздражении большеберцового нерва, отведение от переднего корешка сегмента L_5 ; B — при раздражении бульбарных пирамид, отведение от переднего корешка сегмента L_4 ; C — L_4-L_5 ; Г — при раздражении круглого окна лабиринта, отведение от переднего корешка сегмента L_5 .

Рис. 2. Величина переднекорешковых ответов сегментов L_4 , L_5 (в % по отношению к амплитуде ответа на одиночное тестирующее раздражение) при парном раздражении малоберцового (A), большеберцового (B) нерва у интактных животных, через 2 мес после рассечения и сшивания седалищного нерва (Д), при предварительном раздражении бульбарных пирамид серией стимулов, амплитудой 1,2—1,5 порога и тестирующем раздражении через 4 мс от конца пачки большеберцового нерва у интактных животных (B) и у животных после рассечения и сшивания нерва (Г), при предварительном раздражении одиночными стимулами окна лабиринта и тестирующем раздражении с интервалом 2 мс (Е).

Левая диаграмма — у оперированных животных, правая — у интактных. A, B L_4-L_5 , $p < 0,01$; C L_4-L_5 , $p < 0,05$; D L_4 , $p < 0,01$; E L_4 , $p < 0,05$; F L_4 , $p < 0,01$.

Раздражение двигательной зоны или бульбарных пирамид пачкой стимулов у интактных животных приводило к появлению в переднем корешке разряда, состоящего из нескольких импульсов. Среднее значение амплитуды наиболее выраженного пика этой реакции, отведенной от L_4 и L_5 , составляло 343 ± 30 и 253 ± 26 , а у оперированных — $494 \pm 64,1$ и $377 \text{ мкВ} \pm 47,1 \text{ мкВ}$ соответственно (рис. 1, Б, Г).

Латентный период ответа, вызванного раздражением бульбарных пирамид у интактных животных, составлял $8 \pm 0,32$, а у оперированных $7,9 \text{ мс} \pm 0,4 \text{ мс}$, т. е. практически не изменялся. Раздражение круглого окна лабиринта у интактных животных вызывало в переднем корешке разряд, состоящий из двух пиков. Амплитуда первого компонента этого разряда составляла $237 \text{ мкВ} \pm 31 \text{ мкВ}$, а величина латентного периода $5,1 \text{ мс} \pm 0,25 \text{ мс}$. Через 60 дней после перерезки нерва амплитуда ответа, вызванного стимуляцией лабиринта, значительно увеличилась до $418 \text{ мкВ} \pm 37 \text{ мкВ}$, $p < 0,05$ (рис. 1, Г). Латентный период этого ответа у оперированных животных достоверно не изменился и составлял $4,17 \text{ мс} \pm 0,34 \text{ мс}$, $p < 0,05$. Величина облегчения переднекорешковых ответов у интактных животных больше выражена в сегменте L_4 при сдвоенном раздражении как малоберцового, так и большеберцового нервов (рис. 2, А, Б).

После кондиционирующего раздражения бульбарных пирамид отмечали более выраженное облегчение тех переднекорешковых разря-

дов, которые возникали на тельных или разгибательных. У предварительно оперированных разрядов на повторную стимуляцию после предварительного раздражения (рис. 2, Д, Г). В том случае, когда раздражение лабиринта, облегчавшее тестирующий раздражение, было у оперированных животных.

В экспериментах при сопоставлении интактных и опе-

рированных животных наблюдалось различие в величине облегчения. У интактных животных величина облегчения была выше, чем у оперированных, в 1,5 раза.

Рис. 3. Величина облегчения ответа на одиночное раздражение малоберцового (2) и большеберцового (1) нервов у интактных животных (A), у животных через 2 мес после рассечения и сшивания седалищного нерва (B) и у оперированных животных (Г).

A L_5 , 1—2, $p < 0,01$; A L_4 , 1—2, $p < 0,01$; B L_5 , 1—2, $p < 0,05$; Г L_5 , 1—2, $p < 0,01$.

У интактных животных величина облегчения ответа на раздражение малоберцового нерва была выше, чем на раздражение большеберцового нерва. Величина облегчения ответа на раздражение большеберцового нерва у интактных животных была выше, чем у оперированных животных.

При раздражении заднего корешка сегмента L_4 величина облегчения ответа на раздражение большеберцового нерва у интактных животных была выше, чем у оперированных животных.

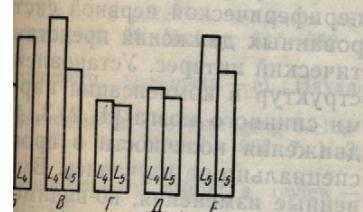
Предварительное раздражение задних корешков у интактных животных приводило к снижению ответов, величина которых у интактных животных была выше, чем у оперированных животных.

С целью выяснения механизма облегчения ответов на раздражение задних корешков у интактных животных проводились эксперименты на спинном мозге.

Было показано, что раздражение задних корешков приводит к снижению амплитуды ответа на раздражение передних корешков, величина которого у интактных животных была выше, чем у оперированных животных.

Таким образом, анализируя результаты экспериментов у животных с перерезкой нервов, можно заключить, что, во-первых, величина облегчения ответов на раздражение задних корешков при нанесении раздражения на передний корешок у интактных животных выше, чем у оперированных животных.

ректорных разрядов передних нервированных нервов, через $мкВ \pm 28 мкВ$, в то же время $633 мкВ \pm 55 мкВ$ (рис. 1, A). У интактных животных Латентный период рефлекса заднего корешка и отвелся с $1,91 \pm 0,02$ до $2,9 мс \pm$ ного разряда у оперированного (688 ± 55 у интактных жи-



ментов L_4 , L_5 при раздражении гло окна лабиринта у интактных животных и сшивания седалищного

переднего корешка сегмента L_6 ; B — переднего корешка сегмента L_4 ; B — L₅; C — от переднего корешка сегмента L_5 . нтов L_4 , L_5 (в % по отношению дражение) при парном раздражении у интактных животных, через (Д), при предварительном раздражении 1,2—1,5 порога и тестильшеберцового нерва у интактных животных (Г), при предварительном раздражении и тестирующем раздражении (Е).

— у интактных A, B L_4-L_5 , $p < 0,01$; $p < 0,05$; E лев. — прав., $p < 0,01$.

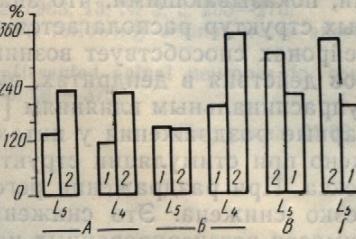
ульбарных пирамид пачкой о к появлению в переднем импульсов. Среднее значение этой реакции, отведенной оперированных — $494 \pm 64,1$ Б, В).

раздражением бульбарных $8 \pm 0,32$, а у оперированных 1. Раздражение круглого вывало в переднем корешке первого компонента этого чина латентного периода чи нерва амплитуда ответа,ительно увеличилась до итный период этого ответа изменился и составлял ия переднекорешковых от жена в сегменте L_4 при так и большеберцового бульбарных пирамид от переднекорешковых разря-

дов, которые возникали на тестирующее раздражение нервов сгибательных или разгибательных мышц и отводили в сегменте L_4 (рис. 2, B). У предварительно оперированных животных облегчение рефлекторных разрядов на повторную стимуляцию регенерированных нервов или после предварительного раздражения пирамид было заметно слабее (рис. 2, Д, Г). В том случае, когда производили предварительное раздражение лабиринта, облегчение моносинаптических ответов, выявленных тестирующим раздражением задних корешков, было более выражено у оперированных животных (рис. 2, Е).

В экспериментах при сдвоенном раздражении задних корешков у интактных животных наблюдалось выражение облегчение ответа в

Рис. 3. Величина облегчения ответов большеберцового (1) и малоберцового (2) нервов при сдвоенном раздражении с интервалом 2 мс, задних корешков сегментов L_4 , L_5 у интактных животных (A), у животных через 2 мес после операции (Б), при предварительном раздражении пирамид и тестирующем раздражении задних корешков у интактных животных (Г).
A L_5 1—2, $p < 0,01$; A L_4 1—2, $p < 0,01$; Б L_4 1—2, $p < 0,01$; Б L_5 1—2, $p < 0,05$; Г L_5 1—2, $p < 0,05$.



двигательных нервах. Величина облегчения при этом зависела от функциональной принадлежности нервов. В нервах сгибателей оно достигало 240 %, а в нервах разгибателей — 130 % (рис. 3, А). У оперированных животных величина облегчения ответа, отводимого от двигательных нервов, была различной при раздражении задних корешков сегментов L_4 и L_5 .

При раздражении заднего корешка сегмента L_5 она равнялась 140 % как в нервах сгибателей, так и разгибателей, при раздражении заднего корешка сегмента L_4 , величина облегчения зависела от функциональной принадлежности нерва, с которого регистрировался ответ. Облегчение ответа, регистрируемого с малоберцового нерва, достигало 360, с большеберцового — 200 % (рис. 3, Б).

Предварительное раздражение пирамид и тестирующее раздражение задних корешков у интактных животных сопровождалось облегчением ответов, величина которого в малоберцовых нервах составляла 310, в большеберцовых — 220 %. У животных после операции этот показатель был равен 350 и 200 % соответственно (рис. 3, В, Г). Таким образом, величина облегчения ответов была больше в нервах мышц сгибателей как у интактных, так и у опытных животных.

С целью выяснения состояния афферентной части рефлекторной дуги при регенерации пересеченного седалищного нерва в специальной серии экспериментов исследовали потенциал дорсальной поверхности спинного мозга в области вхождения задних корешков сегмента L_5 .

Было показано, что раздражение регенерированного участка седалищного нерва приводит к возникновению ПДП без афферентного пика, раздражение нерва выше рассечения сопровождается возникновением этого потенциала с резко уменьшенной амплитудой афферентного пика, а раздражение заднего корешка приводит к появлению ПДП с афферентным пиком, амплитуда которого достоверно снижена с 1037 ± 130 у интактных животных до $197 мкВ \pm 46 мкВ$ у опытных животных.

Таким образом, анализ электрической активности передних корешков у животных с перерезанным и сшитым нервом позволил нам показать, что, во-первых, значительно снижается амплитуда ответов передних корешков при нанесении афферентных раздражений, удлиняется их латентный период, резко уменьшается величина облегчения на повторные раздражения, а это приводит к исчезновению зависимости амплитуды

ды ответов при раздражении нервов от принадлежности передних корешков сегментам L_4 или L_5 . Эти изменения связаны с нарушением проведения возбуждения в афферентной части рефлекторной дуги, что подтверждается экспериментами с регистрацией афферентного пика ПДП, а также неизбирательной регенерацией афферентных волокон.

Иная картина отмечается при анализе ответов на супраспинальные раздражения. В этом случае амплитуда разрядов значительно увеличена как при раздражении пирамид, так и при раздражении круглого окна лабиринта. По-видимому это связано с тем, что частично деафферентированные мотонейроны приобретают повышенную чувствительность к супраспинальным стимулам. Это подтверждается исследованиями, показывающими, что значительная часть окончаний супраспинальных структур располагается на дендритах [7], а хроматолиз в мотонейронах способствует возникновению распространяющихся потенциалов действия в дендритах, вызывающих повышение их возбудимости к супраспинальным влияниям [6, 8]. Облегчение рефлекторных ответов на парные раздражения у интактных животных в большей степени выражено при стимуляции структур рефлекторной дуги сгибательного рефлекса. При раздражении регенерированных нервов величина суммации резко снижена. Это снижение обусловлено как уменьшением возбудимости регенерированных нервов, так и десинхронизацией аfferентного возбуждения, о чем свидетельствует резкое уменьшение амплитуды аfferентного пика ПДП при раздражении регенерированных нервов.

Резко выраженную величину облегчения рефлекторных ответов при раздражении задних корешков сегмента L_4 у оперированных животных можно, очевидно, объяснить увеличением количества мотонейронов в этом сегменте с подпороговым возбуждением как результат доминирования в иннервации мышц конечности нейронов сегмента L_5 .

Вместе с тем характер облегчения ответов при предварительном раздражении пирамид и пробном раздражении задних корешков у интактных животных и у животных после операции не изменялся.

Все это позволяет сделать вывод о том, что изменения рефлекторных ответов передних корешков, возникающих после стимуляции регенерированного нерва, обусловлены в большей степени изменениями сегментарного нейронного аппарата. Результаты проведенных экспериментов можно также рассматривать как доказательство того, что пирамидный и вестибуло-спинальный пути могут участвовать в формировании механизма, обуславливающего компенсацию нарушенных движений конечности после регенерации седалищного нерва.

I. Ya. Serdyuchenko, P. I. Svabro, E. A. Makiv

ELECTRIC RESPONSES OF ANTERIOR ROOTS TO BULBAR PYRAMID AND LABYRINTH STIMULATION IN ANIMALS WITH THE DENERVATED LIMB

Summary

Responses of anterior roots of segments L₄, L₅ and motor nerves to stimulation of the bulbar pyramids, round window of the labyrinth, muscle nerves of flexors and extensors, posterior roots were studied in intact animals and in animals who had sciatic nerve transection and suturing two months ago. It is found that the amplitude of the anterior root responses in operated animals to stimulation of the pyramid and round window of the labyrinth increased as compared with the responses of the intact animals.

The magnitude of the anterior root response simplification in operated animals to twin stimulations of the nerves or preliminary stimulation of the pyramids and test stimulation of the nerves was reduced and to twin stimulation of the posterior roots, preliminary stimulation of the pyramids or round window of the labyrinth and test stimulation of the posterior roots was increased.

Department of Normal Physiology,
Medical Institute, Dnepropetrovsk

1. Асратьян Э. А. Кора голо соврем. биологии, 1936, № 5
 2. Иванова С. Н. Механизмы гемисекции спинного мозга.
 3. Несмелянова Т. Н. Стимуляция мозга.— М.: Наука, 1971.—3
 4. Подачин В. П. Пластические 237 с.
 5. Сердюченко И. Я. Рефлексы тельной функции пересажен. с. 1151—1157.
 6. Шаповалов А. И., Гранты хроматолизированные мото
 7. Schemm G. W. The patterns of menses.— J. Neurosurg., 1961,
 8. Theasdell R., Stavsky G. Cospinal impulses.— J. Neuro

Каф. норм. физиологии
Днепропетров. мед. ин-т

СОКРАТИМОСТЬ

— Киев

три надлежности передних конечностей с нарушением про-
цесса рефлекторной дуги, что
тракцией афферентного пика
ищей афферентных волокон.
е ответов на супраспинальные
разряды значительно увели-
и при раздражении круглого
ю с тем, что частично деаф-
фильтрованную повышенную чувствительность подтверждается исследования
ются окончаний супраспиналь-
[7], а хроматолиз в мото-
пространяющихся потенциа-
ловование их возбудимости к
ение рефлекторных ответов на
ых в большей степени выражено
ной дуги сгибательного реф-
лектирующих нервов величина суммации
но как уменьшением возбуж-
дения синхронизацией афферент-
резкое уменьшение амплитуды
дражений регенерированных

я рефлекторных ответов при у оперированных животных количества мотонейронов в нем как результат доминированов сегмента L_5 .

что изменения нефлагелл

, что изменения рефлекторных после стимуляции регеющей степени изменениями ятты проведенных экспериментов свидетельство того, что пират участвовать в формированию нарушенных движений нерва.

bro, E. A. Makiv

ROOTS TO BULBAR RATION IN ANIMALS D LIMB

and motor nerves to stimulation with, muscle nerves of flexors and extensors and in animals who had sciatica. It is found that the amplitude of stimulation of the pyramid and with the responses of the intact

implication in operated animals.
ulation of the pyramids and test
imulation of the posterior roots,
dow of the labyrinth and test sti-

Электрические ответы

Список литературы

1. Асратьян Э. А. Кора головного мозга и пластичность нервной системы.— Успехи соврем. биологии, 1936, № 5, с. 803—823.
 2. Иванова С. Н. Механизмы компенсации двигательных функций после латеральной гемисекции спинного мозга.— М.: Наука, 1980.—195 с.
 3. Несмєянова Т. Н. Стимуляция восстановительных процессов при травме спинного мозга.— М.: Наука, 1971.—254 с.
 4. Подачин В. П. Пластические свойства афферентных систем.— М.: Наука, 1974.—237 с.
 5. Сердюченко И. Я. Рефлекторные реакции в ранний период восстановления двигательной функции пересаженной конечности.— Физиол. журн. СССР, 1976, 62, № 8, с. 1151—1157.
 6. Шаповалов А. И., Грантынь А. А. Надсегментальные синаптические влияния на хроматолизированные мотонейроны.— Биофизика, 1968, 13, № 2, с. 260—276.
 7. Schemm G. W. The pattern of cortical localisation following cranial nerve anastomoses.— J. Neurosurg., 1961, 18, N 5, p. 593—596.
 8. Theadsell R., Stavaky G. W. Responses of deafferented spinal neurones to corticospinal impulses.— J. Neurofisiol., 1953, 16, N 2, p. 367—375.

Каф. норм. физиологии
Днепропетров. мед. ин-та

Поступила 03.08.81

Мойбенко А. А., Казьмин С. Г.

СОКРАТИМОСТЬ МИОКАРДА И ТАМПОНАДА СЕРДЦА

— Київ: Наук. думка, 1984.— 1 р. 50 к.

В монографии представлены данные о природе и механизмах нарушения кардиодинамики и сократительной функции миокарда при тампонаде сердца. Проанализирована роль основных патогенетических факторов тампонады (уменьшения диастолического наполнения сердца и ограничения коронарного кровотока) в развитии нарушений кровообращения. Особое внимание уделено взаимоотношениям между основными механизмами регуляции сократительной функции сердца — механизмом Франка—Старлинга и инотропными влияниями на миокард.