

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ РАЗДРАЖЕНИЯ ПРОПРИОЦЕПТОРОВ МЫШЦ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ НА ЭКОГ КРОЛИКОВ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Известно, что проприоцепторы мышц конечностей у кроликов достигают морфологической зрелости к концу периода эмбриогенеза [27]. Показано, что мышечные веретена способны реагировать на растяжение уже у новорожденных животных [5, 19]. Известно также, что периферические воспринимающие мышечные аппараты и сегментарные нервные структуры спинного мозга функционально проявляют себя на ранних этапах онтогенеза [25]. Однако у новорожденных целостный локомоторный акт еще не совершенен, окончательное его становление в онтогенезе происходит к трем-четырем неделям жизни и связан с функциональным созреванием высших отделов центральной нервной системы [2, 9].

Данные о представительстве проприоцепторов на различных уровнях центральной нервной системы и их способности на определенных этапах онтогенеза активировать нервные элементы корковых и подкорковых структур немногочисленны. Обнаружено, что вызванные потенциалы в моторной коре кроликов регистрируются на адекватное раздражение проприоцепторов мышц передних конечностей и на электрическое раздражение проприоцептивных волокон смешанного (плечевого) нерва с момента рождения. Проекция же мышечных и кожных афферентов с задних конечностей в моторной коре формируются позднее, с конца первой недели жизни [6, 7, 10, 13, 18]. Исследовано также значение активации различных групп мышечных афферентов передних конечностей в формировании вызванных потенциалов в моторной коре кроликов в постнатальном онтогенезе [10]. Показано, что созревание центральных звеньев системы высокопороговых мышечных афферентов (группа II, по Ллойду [21]) происходит раньше, чем низкопороговых (группа I). Полагают, что только со второй недели постнатального развития кроликов возрастает эффективность проведения афферентной импульсации по проприоцептивному пути к коре головного мозга.

За редким исключением [3, 4] приведенные исследования выполнены под нембуталовым наркозом. Из работ, проведенных на взрослых животных, известно, что механизм наркотического действия нембутала состоит в блокаде восходящих активирующих влияний среднемозговой ретикулярной формации (РФ) на неокортекс, проявляющейся на ЭЭГ в угнетении реакции десинхронизации в ответ на различные афферентные стимулы. Уретан, напротив, не блокирует неспецифические активирующие влияния на неокортекс. Например, многие виды афферентной активации, сопровождающие болевое раздражение, голод, гипоксию, действуя на ствол и среднемозговую РФ, а также на задние отделы гипоталамуса, способны вызывать на ЭЭГ реакцию десинхронизации [11, 12].

Определенный интерес представляет исследование влияния проприоцептивной афферентации, в частности проприоцепторов мышц задних конечностей, на суммарную биоэлектрическую активность коры головного мозга кроликов в процессе их постнатального онтогенеза в условиях действия двух видов наркоза, различающихся по своему механизму. Последнее обстоятельство может помочь более полному раскрытию особенностей проприоцептивного воздействия на ЭЭГ неокортекса кроликов раннего возраста. Задачей настоящей работы явилось исследование влияния адекватного раздражения проприоцепторов трехглавой мышцы голени и электрического раздражения афферентных волокон седалищного и большеберцового нервов

на ЭКоГ кроликов в постнатальном онтогенезе в условиях действия нембуталового и уретанового наркоза.

Методика. Острые опыты выполнены на 50 кроликах в возрасте 2—60 дней. Проведены две серии опытов: I серия — под уретановым наркозом, II — под нембуталовым. Наркотические вещества — нембутал в дозе 25—35 мг/кг, и уретан в дозе 0,8—1,2 г/кг — вводили внутривенно. Глубина наркоза при этом не превышала обычно второй стадии и не сопровождалась депрессией корковой биоэлектрической активности.

Отведение суммарных потенциалов коры осуществляли би-или монополярно при помощи игольчатых электродов с межэлектродным расстоянием 0,2—0,3 мм, которые вкалывали в кости черепа эпидурально. Установка и монтаж корковых электродов на черепе с последующим отведением ЭЭГ коры на 16-канальном электроэнцефалографе осуществляли по [8]. ЭЭГ отводили от сенсомоторной (пре- и постцентральной), височной и затылочной областей коры.

Для раздражения проприоцепторов мышц задних конечностей использовали трехглавую мышцу голени, которую под местной анестезией (0,5 % раствор новокаина) отпрепаровывали вместе с ахилловым сухожилием, а также седалищный и большеберцовый нервы. Применяли как адекватное раздражение проприоцепторов, для чего мышцу быстро растягивали гири массой от 5 до 100 г, так и электрическое раздражение центральных концов перерезанных седалищного или большеберцового нервов. Электрическое раздражение осуществляли прямоугольными стимулами длительностью 0,5 мс, напряжением — 1—15 В и частотой — 1—40 Гц. Длительность раздражения составляла обычно 20—30 с.

Во время опыта животное находилось в специальном станке, приспособленном для фиксации кабеля от корковых электродов, а также нижней конечности, используемой в опыте. Конечность фиксировали иглами, вкалываемыми в головку бедренной кости и в нижний эпифиз большеберцовой кости. Животное обогревали грелками, мышцу смазывали теплым вазелиновым маслом. Опыт начинали через 30—40 мин после операции.

Результаты и обсуждение. Результаты исследования показали, что влияние раздражения проприоцепторов мышц задних конечностей на электрическую активность коры головного мозга кроликов зависит как от вида наркоза, так и от возраста животного.

В условиях уретанового наркоза у крольчат первых двух недель жизни адекватное раздражение проприоцепторов трехглавой мышцы голени любой интенсивности не вызывало в большинстве случаев значительных изменений электрической активности неокортекса. В некоторых опытах на ЭЭГ наблюдался слабый синхронизирующий эффект. С 14—15 дней жизни кроликов и старше адекватное раздражение проприоцепторов трехглавой мышцы голени вызывало на ЭЭГ появление реакции десинхронизации (рис. 1, А). Реакция десинхронизации зависела от интенсивности раздражения (нагрузка 100 г была более эффективна, чем 20—50 г) и обнаруживалась легче всего в сенсомоторной области коры.

Под уретановым наркозом у крольчат первых десяти дней жизни электрическое раздражение преимущественно седалищного нерва вызывало на ЭКоГ синхронизирующий эффект. С 10—12 дней жизни кроликов и старше электрическое раздражение афферентных волокон как седалищного, так и большеберцового нервов сопровождалось на ЭЭГ появлением реакции десинхронизации (рис. 1, Б). В условиях уретанового наркоза реакции в корне как на растяжение трехглавой мышцы голени, так и на электрическое раздражение седалищного и большеберцового нервов сопровождались длительным последствием, с постепенным восстановлением энцефалографических кривых к исходному фону в течение 2—4 мин после окончания раздражения. Следует отметить также, что под уретановым наркозом с 10—12 дней жизни кроликов в фоновых энцефалограммах наблюдалась спонтанная десинхронизация, не отличавшаяся по характеру проявления от вызванной реакции десинхронизации.

Адекватное раздражение проприоцепторов трехглавой мышцы голени в условиях нембуталового наркоза не вызывало значительных выраженных изменений электрической активности коры у кроликов любого возраста. Однако электрическое раздражение афферентных волокон седалищного и большеберцового нервов сопровождалось на ЭЭГ реакцией, характер которой зависел от возраста животного.

С 4—5 сут постнатальной жизни крольчат электрическое раздражение афферентных волокон седалищного нерва (большеберцового нерва — с 7—8 сут жизни) вызывало в коре преимущественно синхронизирующий эффект (рис. 2, А). С 10 суток жизни кроликов и старше электрическое раздражение седалищного и большеберцового нервов сопровождалось появлением на ЭЭГ в большинстве отведе-

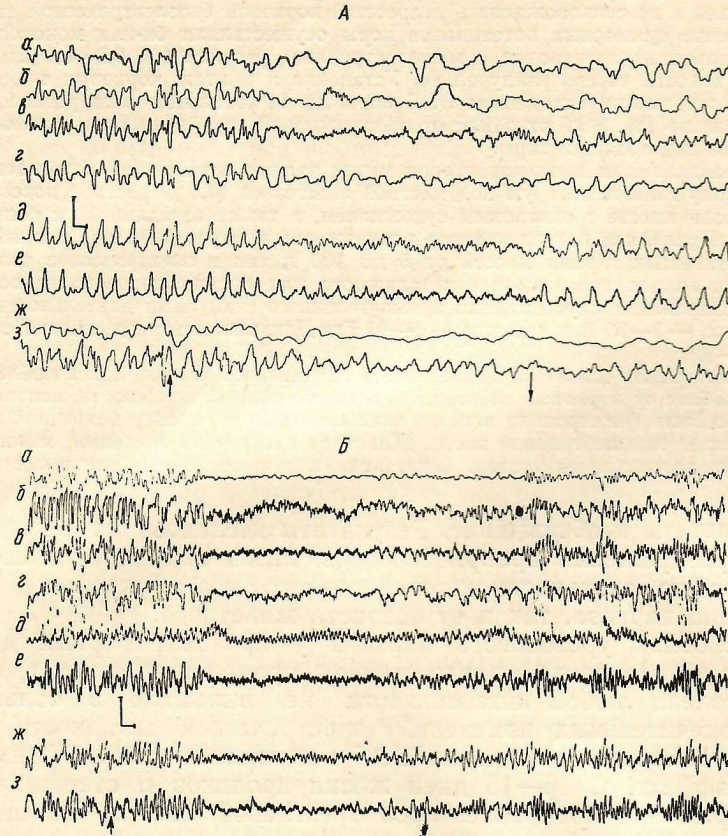


Рис. 1. Влияние адекватного раздражения проприоцепторов трехглавой мышцы голени (А) и электрического раздражения афферентных волокон большеберцового нерва на ЭЭГ кроликов под уретановым наркозом.

А — растяжение правой трехглавой мышцы голени (груз — 50 г) кролика 14-дневного возраста. Б — электрическое раздражение правого большеберцового нерва (1,2 В, 0,5 мс, 3 Гц) кролика 12-дневного возраста. На этом и на последующих рисунках: стрелка вверх — начало раздражения, стрелка вниз — окончание раздражения. а, б — прецентральная сенсомоторная область слева и справа, в, г — постцентральная сенсомоторная область слева и справа, д, е — затылочная область слева и справа, ж, з — височная область слева и справа. Калибровка: 100 мкВ, 1 с.

ний реакции десинхронизации (рис. 2, Б, В). При этом нембуталовые веретена, регистрируемые на ЭЭГ со второй недели жизни кроликов, исчезали. Реакции в коре под нембуталовым наркозом зависели от интенсивности и длительности раздражения и обычно не имели последствий.

Как уже упоминалось ранее, РФ головного мозга не блокируется уретаном и остается функционально активной. Однако в наших опытах под уретановым наркозом адекватное раздражение проприоцепторов мышц задних конечностей у кроликов первых двух недель жизни существенно не изменяло характера электрической активности коры. И только начиная с третьей недели постнатальной жизни кроликов адекватное раздражение проприоцепторов становится эффективным по своему влиянию на неокортекс, вызывая реакцию десинхронизации. В этой связи следует напомнить, что в своих экспериментальных исследованиях, выполненных на свободноподвижных взрослых кошках [23], а также в обзорной статье [24] О. Помпеяно

приходит к заключению, что раздражение мышечных афферентов I группы, самых быстрых и низкороговых, происходящих от первичных окончаний мышечных веретен, не влияет на восходящую активирующую систему мозга и тем самым не вызывает никаких изменений на ЭЭГ бодрствующих или сонных животных. Показано также, что только раздражение II и III групп афферентных волокон,

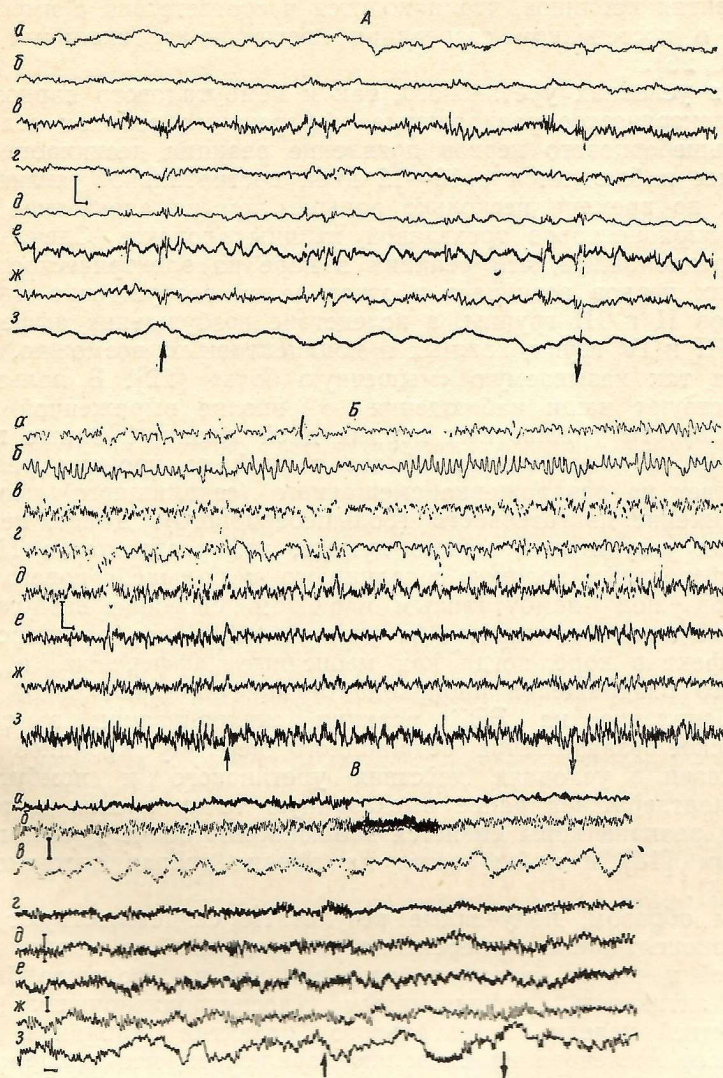


Рис. 2. Влияние электрического раздражения афферентных волокон седалищного и большеберцового нервов на ЭЭГ кроликов под нембуталовым наркозом.

А — раздражение правого седалищного нерва (1 В, 0,5 мс, 1 Гц) кролика 5-дневного возраста, Б — раздражение правого большеберцового нерва (1,3 В, 0,5 мс, 3 Гц) кролика 10-дневного возраста, В — раздражение правого седалищного нерва (0,8 В, 0,5 мс, 3 Гц) кролика 18-дневного возраста. Обозначения как на рис. 1.

высокопороговых мышечных и кожных, вызывает на ЭЭГ изменение в виде реакции десинхронизации. Если иметь в виду приведенные данные О. Помпеяно, а также результаты указанных ранее онтогенетических исследований [10, 18], то в наших экспериментах на кроликах под уретановым наркозом реакция коры на адекватное раздражение проприоцепторов трехглавой мышцы голени возникает, по всей вероятности, вследствие возбуждения мышечных афферентов II и III групп. Очевидно также, что реакция десинхронизации в коре в этом случае осуществляется при участии РФ мозга, активирующее влияние которой на неокортекс начинает проявляться дефинитивно только с 10—12 сут постнатальной жизни кроликов, а у некоторых кро-

ликов и старше, судя по появлению в эти сроки в фоновых энцефалограммах спонтанной десинхронизации. Спонтанная десинхронизация считается показателем сохранения восходящих активирующих влияний РФ мозга [15, 17]. Полученные данные свидетельствуют также о том, что реакция десинхронизации существует не с момента рождения животных, а формируется на второй неделе постнатального развития кроликов, что находится в соответствии с имеющимися данными о постепенном созревании ретикуло-кортикальных связей [14, 16, 20, 26].

Как в условиях уретанового, так и нембуталового наркоза в ответ на электрическое раздражение афферентных волокон седалищного и большеберцового нервов появление реакции десинхронизации в неокортексе наблюдается с 10—12 дней постнатальной жизни кроликов, т. е. по времени несколько раньше, чем на адекватное раздражение проприоцепторов трехглавой мышцы голени. Следовательно, можно предположить, что реакция в коре на электрическое раздражение этих нервов возникает в ответ не на возбуждение мышечных афферентов II и III группы, а вследствие возбуждения афферентных волокон III и IV групп, кожных и ноцицептивных, возможно, ответственных за так называемую «мышечную боль» [22]. В пользу этого свидетельствуют наши наблюдения о вполне выраженной болевой чувствительности у животных первых дней жизни, а также полученные данные о возникновении более ранней по времени реакции в коре в ответ на раздражение смешанного (седалищного) нерва, чем на раздражение двигательного (большеберцового). Далее, исходя из полученных результатов, можно думать, что раздражение III и IV групп афферентных волокон седалищного и большеберцового нервов у кроликов под нембуталовым наркозом способно возбудить РФ мозга с 10-дневного возраста и вызвать через нее десинхронизирующий эффект в коре, тогда как мышечные афференты в случае адекватного раздражения проприоцепторов не обладают такой способностью. Появление на ЭЭГ реакции синхронизации в ответ на электрическое раздражение седалищного нерва у кроликов первых 10 сут жизни в условиях действия уретанового и нембуталового наркоза подтверждает ранее высказанную точку зрения о том, что такой вид реакции коры является эволюционно более древним и универсальным [14] и наблюдается на ранних этапах онтогенеза животных [4].

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что проприоцептивная афферентная импульсация с мышц задних конечностей начинает оказывать свое влияние на корковую биоэлектрическую активность дефинитивным (десинхронизирующим) образом с третьей недели постнатального развития кроликов. Данные проведенного исследования позволяют заключить, что проприоцептивное афферентное возбуждение проявляет активирующее влияние на неокортекс позднее по сравнению с болевым и кожным афферентным возбуждениями, что находится в соответствии с представлением о гетерохронном созревании различных систем мозга [1].

Выводы. В условиях уретанового наркоза начиная с 14—15 дней постнатального развития кроликов и старше адекватное раздражение проприоцепторов трехглавой мышцы голени сопровождается появлением на ЭЭГ неокортекса реакции десинхронизации. У кроликов более раннего возраста адекватное раздражение проприоцепторов мышц задних конечностей существенно не изменяет характера корковой биоэлектрической активности.

В условиях нембуталового наркоза адекватное раздражение проприоцепторов мышц задних конечностей не вызывает значительно выраженных изменений в биоэлектрической активности коры у кроликов любого возраста.

Как в условиях уретанового, так и нембуталового наркоза электрическое раздражение афферентных волокон седалищного и

большеберцового нервов вызывает на ЭЭГ неокортекса появление реакции десинхронизации, начиная с 10—12-ти дней постнатальной жизни кроликов и старше. В более раннем возрасте крольчат раздражение афферентных волокон седалищного и большеберцового нервов сопровождается появлением на ЭЭГ преимущественно синхронизирующего эффекта.

Е. М. Клименко

CONCERNING THE EFFECT OF THE HINDLIMB MUSCULAR PROPRIOCEPTOR STIMULATION ON THE ECoG OF RABBITS IN THE POSTNATAL ONTOGENESIS

The influence of adequate stimulation of the hindlimb (*m. triceps surea*) muscular proprioceptors and electrical stimulation of the afferent fibres of sciatic and tibial nerves on the ECoG was studied in urethan- and nembutal-anesthetized rabbits in the postnatal ontogenesis. Results of the carried investigation showed that the proprioceptive afferentation may exert its influence on the bioelectrical activity of the neocortex definitively (with the reaction of desynchronization) from the third week of the postnatal age of rabbits.

Institute of Cytology,
Academy of Sciences of the USSR, Leningrad

Список литературы

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса.— М.: Медицина, 1968.— 203 с.
2. Аршавский И. А. Очерки по возрастной физиологии.— М.: Медицина, 1967.— 165 с.
3. Ата-Мурадова Ф. А. О развитии активирующего действия ретикулярной формации в постнатальный период.— В кн.: Эволюция физиологических функций. М.: Наука, 1960, с. 123—128.
4. Ата-Мурадова Ф. А. Развивающийся мозг: системный анализ.— М.: Медицина, 1980.— 295 с.
5. Бурсиан А. В. Формирование рефлекса на растяжение у крысят.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1973, 9, № 6, с. 600—605.
6. Василевский Н. Н. Постнатальный онтогенез рецептивных полей фоновой вызванной активности у отдельных нейронов в соматосенсорной зоне коры кроликов. Тез. докл. IV науч. совещ. по эволюц. физиологии, посвящ. памяти Л. А. Орбели. Л., 1965, с. 54—55.
7. Васильева Л. А., Ленков Д. Н. Формирование гетеротопических соматических входов в сенсомоторную область коры у котят.— Физиол. журн. СССР, 1974, 60, № 10, с. 1501—1507.
8. Войно-Ясенецкий А. В., Дмитриева Л. Е. Метод введения электродов в глубинные структуры мозга кроликов ранних стадий онтогенеза.— Физиол. журн. СССР, 1971, 57, № 7, с. 1070—1073.
9. Волохов А. А. Очерки по физиологии нервной системы в раннем онтогенезе.— Л.: Медицина, 1968.— 235 с.
10. Волохов А. А., Шимко И. А. Значение активации различных групп мышечных афферентов в формировании вызванных потенциалов в моторной коре кроликов в онтогенезе.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1972, 22, вып. 1, с. 126—135.
11. Дарбинян Т. М., Головчинский В. Б. Механизмы наркоза.— М.: Медицина, 1972.— 126 с.
12. Дурина Р. А., Гланц В. Л., Рабин А. Г. Нейрофизиологические механизмы действия барбитуратов на проекционные системы мозга.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1971, 21, вып. 6, с. 1256—1260.
13. Егиазарян Г. Г. Сравнительный анализ созревания периферических путей проведения афферентного импульса от мышечных и кожных рецепторов к сенсомоторной коре в раннем онтогенезе кроликов.— В кн.: Структурно-функциональные закономерности системогенеза. М.: Медицина, 1976, с. 25—26.
14. Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных.— Л.: Наука, 1976.— 256 с.
15. Нарикашвили С. П. Таламокортикальные отношения при спонтанной и вызванной ритмической активности головного мозга.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1975, 25, вып. 3, с. 562—567.
16. Розанова В. Д. Очерки по экспериментальной возрастной фармакологии.— Л.: Медицина, 1968.— 224 с.
17. Шевченко Д. Г. Взаимодействия коры больших полушарий, гипоталамуса и ретикулярной формации при формировании ответной электрической реакции.— Физиол. журн. СССР, 1966, 52, № 4, с. 329—336.
18. Шимко И. А. Эволюция вызванных ответов в моторной коре на раздражение проприоцепторов мышц конечностей в раннем онтогенезе у кроликов.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1970, 20, вып. 1, с. 144—152.
19. Шипова Н. В. О свойствах рецепторов растяжения трехглавой мышцы голени кошки в раннем постнатальном онтогенезе.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1974, 10, № 4, с. 367—374.