

Особливості конвергенції різних аферентних імпульсів на окремі нейрони ретикулярної формації довгастого мозку

Ю. П. Лиманський

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

Дослідженнями ряду авторів встановлено, що діяльність нейронів ретикулярної формації стовбура головного мозку змінюється в залежності від подразнення різних периферичних або центральних структур нервової системи. Думка про широку, хоч і не безмежну конвергенцію аферентних імпульсів різної модальності на окремі ретикулярні нейрони (Баумгартен, Молліка, 1954; Моруцці, 1954) була потім в значній мірі змінена і детальніше розроблена М. Шейбель, А. Шейбель, Молліка, Моруцці (1954), які встановили, що ця конвергенція все ж обмежена та її характер широко варіює у різних ретикулярних нейронів. Ці автори, а також Палестіні, Россі, Цанкетті (1957) відзначали, що ретикулярні нейрони довгастого мозку і мосту найчастіше реагували на екстероцептивні та пропріоцептивні імпульси від кінцівок, тулуба і голови тварини. Палестіні, Россі, Цанкетті (1957) та Манча, Мекелз, Молліка (1957) виявили, що поряд з нейронами, які відповідають на різні аферентні імпульси, існує велика кількість нейронів (50% у варолієвому мості і 65% у середньому мозку), ритмічна активність яких не змінювалась при надходженні різного роду аферентної імпульсації.

Дослідження цих та інших авторів, проведені за допомогою позаклітинних відведень, дають певне уявлення про зв'язки ретикулярної формації стовбура мозку з іншими нервовими структурами. Проте за допомогою одних тільки позаклітинних відведень ці автори не мали змоги встановити, які саме синаптичні процеси, що відбуваються в клітинах, які не реагують на аферентну імпульсацію генерацією потенціалів дії, лежать в основі різниці конвергенції на окремі нейрони. Розроблена в нашій лабораторії методика внутріклітинних відведень потенціалів з окремих ретикулярних нейронів дозволила точно з'ясувати всі ці питання.

Методика досліджень

Досліди провадилися на кішках наркотизованих хлоралозою (50 мг/кг внутрієвно) і позбавлених можливості рухатися за допомогою флакседілу (2 мг/кг). Штучне дихання підтримували карбогеном або повітрям. Детальніше техніка операцій на стовбурі головного мозку і методика проведення дослідів описані раніше (Лиманський, 1961). Позаклітинні та внутріклітинні відведення здійснювали за допомогою скляних мікроелектродів, заповнених 3 М КСІ, з опором кінчиків від 8 до 20 мом. Мікроелектроди заглиблювали в ділянку ретикулярного гігантоклітинного ядра. Подразнюючі електроди накладали на плечові та сідничні нерви з обох боків, на моторну зону кори та передню частку черв'яка мозочка. Сітчатку ока подразнювали світлом за допомогою невеликої лампи. Наявність конвергенції аферентних імпульсів, викликаних стимуля-

цією усіх або певної частини цих утворень, служила критерієм для ідентифікації ретикулярних нейронів. Нерви подразнювали поштовхами струму тривалістю до 0,2 мсек та амплітудою до 10 в. Кору і мозочок стимулювали сталим струмом силою 0,5—1 ма і тривалістю 3—5 сек., причому додатній полюс розташовували на поверхні мозку, а від'ємний — на глибині 2 мм. Такий напрямок струму, за даними Баумгартена і Молліка (1954), збуджує елементи мозку, зв'язані з ретикулярною формацією. На рис. 1 зображено схему кола для подразнення ділянок мозку сталим струмом, будову електрода (а) та місця подразнення мозку (б).

Результати досліджень

Ми вивчали електричну активність у 569 нейронів ретикулярної формации, причому у 340 нейронів — за допомогою внутріклітинних відведень.

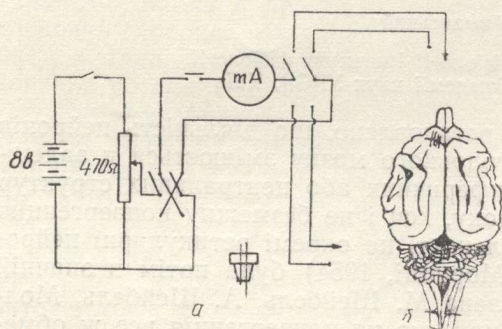


Рис. 1. Схема кола для подразнення ділянок мозку сталим струмом, будова електрода (а) та місця подразнення мозку (б).

Із загальної кількості (569) нейронів у 230 конвергенцію вивчали при подразненні нервів кінцівок та поляризації моторної зони кори і черв'яка мозочка, тоді як у інших 339 нейронів конвергенцію вивчали тільки при подразненнях плечових і сідничних нервів з обох боків.

Із 230 нейронів у 168, або 73%, змінювалась активність при всіх шести подразненнях. 18 нейронів, або 8%, відповідали на подразнення нервів кінцівок і поляризації моторної зони кори головного мозку, 28, або 12%, крім подразнення нервів кінцівок реагували на аферентну імпульсацію з мозочку; у 9 ретикулярних нейронів (4%) змінювалась активність тільки при подразненнях плечових і сідничних нервів і вони не відповідали на стимуляцію кори і мозочка. 7 нейронів, або 3%, реагували на подразнення передніх або задніх кінцівок тільки іпсилатерального або контралатерального боку. В медіальних ділянках ретикулярної формации довгастого мозку не виявлено нейронів, які б реагували на подразнення ока світлом.

Наші дані про конвергенцію аферентних імпульсів різної модальності на окремі ретикулярні нейрони узгоджуються з результатами досліджень інших авторів.

Застосування в наших дослідках внутріклітинних відведень дало можливість вивчити синаптичні процеси, які лежать в основі конвергенції різних аферентних імпульсів на окремі ретикулярні нейрони.

Із 340 нейронів ретикулярної формации, досліджених при внутріклітинних відведеннях, у 132 (40%) спостерігалися тільки потенціали дії без синаптичних потенціалів (можливо, відведення з аксонів), а у 208 нейронів (60%) потенціали дії супроводжувалися синаптичними коливаннями потенціалу спокою.

Зміни, викликані в цих ретикулярних нейронах імпульсами, що надходять, можна поділити на два типи залежно від стану нейрона. Встановлено, що одна частина нейронів перебуває в стані стійкої ритмічної активності та її змінює імпульсація, що надходить; інша частина нейронів, що знаходиться поза подразнюваною ділянкою, «мовчить» і не генерує потенціалів дії; імпульсація, що надходить, викликає більш або менш короткочасні розряди потенціалів дії (Баумгартен, Молліка.

Моруцці, 1954; Го Лиманський, 1961)

На рис. 2, А і нейрона під вплив чових (4, 5) нервів чликає почастишани брани і зменшення припинення ритмічної активності мембрани. Для ритмічної активності веденні. При цьому (гальмування) під лівого плечового нер осцилограмах 2, 3, 4 даному нейроні під ні з'являвся високоча групами потенціалів вання).

Якщо осцилограм ної активності, то на внутріклітинному від в неактивному стані. на подразнення сіднич дії супроводжувалися лами. Приклад конвер (3, 4) і задніх (1, 2) к ності наведено на рис.

На нейронах без ф особливості відповідей, що відповіді ретикулярних нервів правих і лів впливом стимулів одна величиною латентною п тривалістю і величиною Як і впливи аферент цівки, поляризація мозо зміни в ретикулярних не або неактивному стані.

В ритмічно активних мозочка приводила або д активності. Ці зміни в од канні, а в інших — тільки стерігалися також нейрон і розмиканні. На рис. 4 н активних і неактивних рет кори великих півкуль і мо фуванні променя осцилог кіноплівці. Різке відхилен зним з вмиканням та роз

Амплітуда потенціалів ред і після вмикання струм розмикання кола постійного кулярні нейрони. На осцил струм через кору черв'яка лосу на його поверхні, а від

Моруцці, 1954; Готьє, Молліка, Моруцці, 1956; Россі і Цанкетті, 1957; Лиманський, 1961).

На рис. 2, А показано зміну ритму (1) активного ретикулярного нейрона під впливом аферентних імпульсів із сідничних (2, 3) і плечових (4, 5) нервів. Надходження аферентних імпульсів спочатку викликає почастищення ритму, яке супроводжується деполяризацією мембрани і зменшенням амплітуди потенціалів дії. Далі настає раптове припинення ритмічної активності, яке супроводжується гіперполяризацією мембрани. Для порівняння на рис. 2, Б продемонстровані відповіді ритмічної активності ретикулярного нейрона при позаклітинному відведенні. При цьому реєструвалася тільки зміна частоти потенціалів дії (гальмування) під впливом аферентних імпульсів із сідничних (2, 3), лівого плечового нервів (4) та імпульсів з моторної зони кори (5). На осцилограмах 2, 3, 4 також видно, що в момент появи гальмування в даному нейроні під впливом аферентного імпульсу в сусідньому нейроні з'являвся високочастотний розряд потенціалів дії (він представлений групами потенціалів дії низької амплітуди перед розвитком гальмування).

Якщо осцилограми на рис. 2 демонструють зміни фонові ритмічної активності, то на рис. 3, А наведені осцилограми, одержані при внутріклітинному відведенні з ретикулярного нейрона, який перебуває в неактивному стані. Цей нейрон відповідав розрядами потенціалів дії на подразнення сідничних (1, 2) і плечових (3, 4) нервів. Потенціали дії супроводжувалися деполяризаційними постсинаптичними потенціалами. Приклад конвергенції аферентних імпульсів з нервів передніх (3, 4) і задніх (1, 2) кінцівок на нейрони без фонові ритмічної активності наведено на рис. 3, Б.

На нейронах без фонові активності можна краще проаналізувати особливості відповідей, викликаних різними імпульсами. Виявляється, що відповіді ретикулярного нейрона на аферентні імпульси з однойменних нервів правих і лівих кінцівок (навіть якщо вони з'являються під впливом стимулів однакової величини) відрізняються один від одного величиною латентного періоду, кількістю потенціалів дії, їх частотою, тривалістю і величиною синаптичної деполяризації (рис. 3, А і 3, Б).

Як і впливи аферентної імпульсації з нервів передніх і задніх кінцівок, поляризація мозочка і кори постійним струмом викликала різні зміни в ретикулярних нейронах, які перебували в ритмічно активному або неактивному стані.

В ритмічно активних ретикулярних нейронах поляризація кори і мозочка приводила або до почастищення, або до гальмування фонові активності. Ці зміни в одних випадках спостерігалися тільки при вмиканні, а в інших — тільки при розмиканні кола постійного струму. Спостерігалися також нейрони, активність яких змінювалась при вмиканні і розмиканні. На рис. 4 наведені деякі приклади зміни стану ритмічно активних і неактивних ретикулярних нейронів під впливом подразнення кори великих півкуль і мозочка. Осцилограми одержані при фотографуванні променя осцилографа з виключеною розгорткою на рухомій кіноплівці. Різке відхилення горизонтальної лінії є артефактом, пов'язаним з вмиканням та розмиканням кола поляризуючого струму.

Амплітуда потенціалів дії ретикулярних нейронів не змінюється перед і після вмикання струму, що свідчить про те, що таке вмикання і розмикання кола постійного струму безпосередньо не впливає на ретикулярні нейрони. На осцилограмі 1, рис. 4 видно, що поляризуючий струм через кору черв'яка мозочка (при розташуванні додатного полюсу на його поверхні, а від'ємного — на глибині 2 мм) викликав різке

збільшення фонові ритмічної активності. В момент вмикання струму, в нейроні, що відводиться, розвивалася тривала деполяризація, яка зумовила почастищення і зменшення амплітуди потенціалів дії. Ця деполяризація, очевидно, являє собою такий самий деполяризаційний постсинаптичний потенціал, як і той, що розвивається в ретикулярних нейронах при подразнюванні периферичних нервів. В іншому ритмічно активному нейроні (осцилограма 2, рис. 4) вмикання поляризуючого

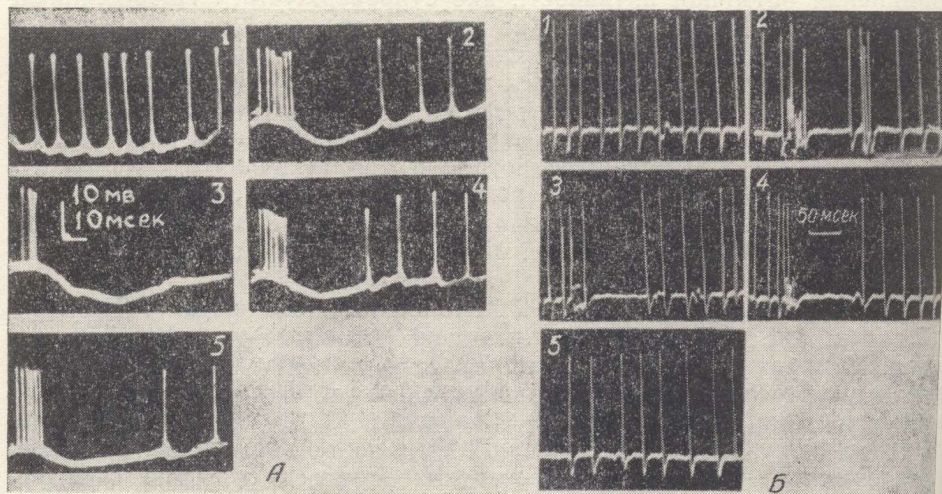


Рис. 2. Конвергенція аферентних імпульсів на ритмічно активні нейрони ретикулярної формації.

А — внутріклітинне відведення, Б — позаклітинне відведення.

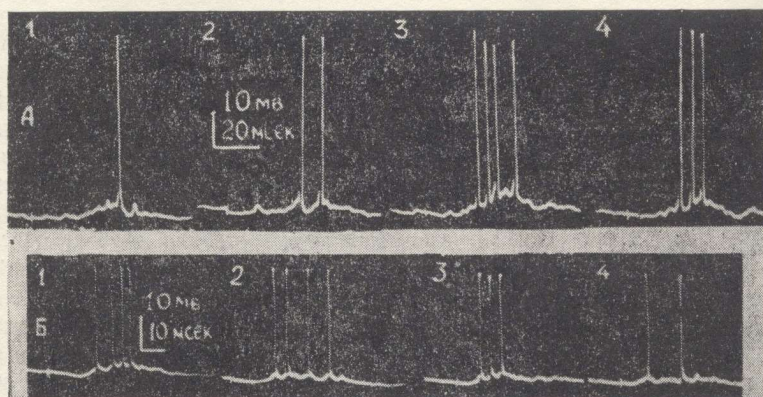


Рис. 3. Конвергенція аферентних імпульсів на два ретикулярні нейрони, які перебувають в неактивному стані.

струму через моторну зону кори великих півкуль привело до раптового припинення ритмічної активності.

В неактивних ретикулярних нейронах вмикання і розмикання кола постійного поляризуючого струму приводило до появи поодиноких потенціалів дії в момент вмикання і розмикання. Спостерігалися також такі нейрони, що генерували потенціали дії лише в момент розмикання струму.

Як і в раніше пр
ні в безпосередній с



Рис. 4. Вплив по
і мозочку на акти

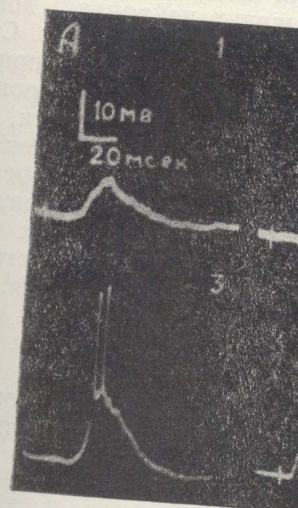


Рис. 5. Допороговий харак
них нейрон

сятків мікронів окремі рети
ність зовсім іншого характе
Іноді виявляються рети
вергенції аферентних імпуль

Як і в раніше приведених дослідах, ми спостерігали, що розташовані в безпосередній близькості один від одного на відстані кількох де-

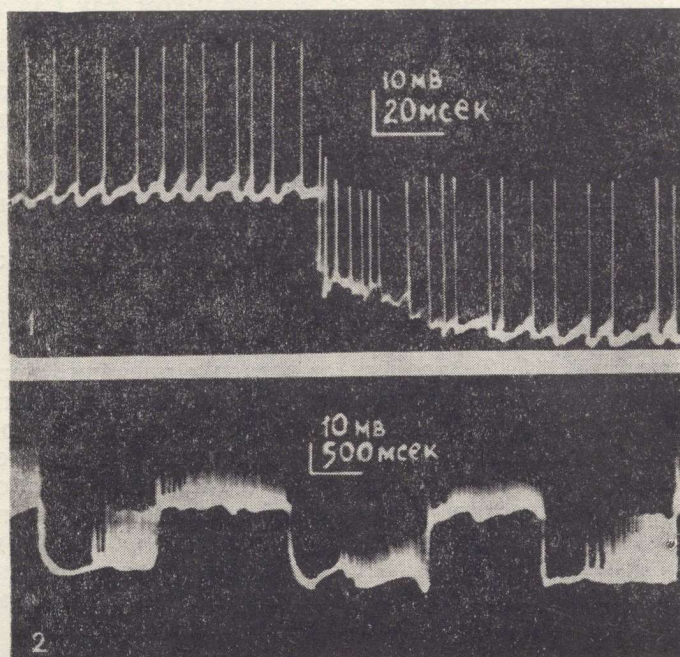


Рис. 4. Вплив поляризації сталим струмом моторної зони кори і мозочку на активність ретикулярних нейронів, які перебувають в ритмічно активному стані.

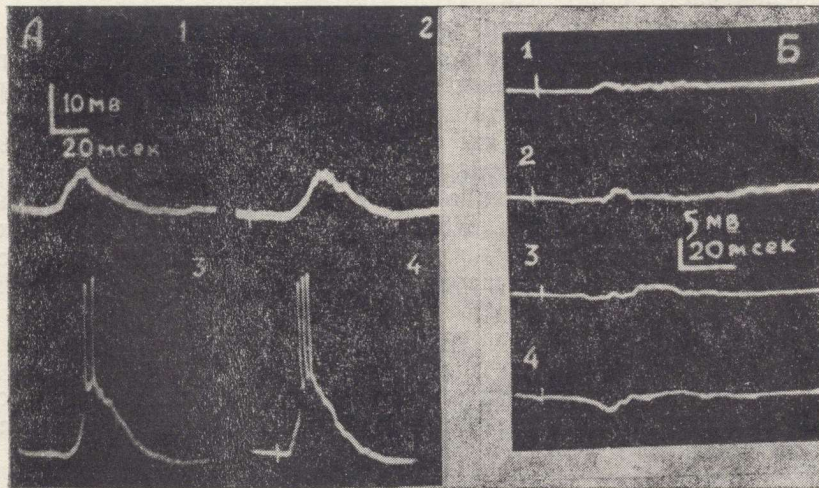


Рис. 5. Допороговий характер відповідей (А, 1, 2; Б 1—4) двох ретикулярних нейронів на різні аферентні імпульси.

сятків мікронів окремі ретикулярні нейрони можуть проявляти діяльність зовсім іншого характеру.

Іноді виявляються ретикулярні нейрони з обмеженим ступенем конвергенції аферентних імпульсів. В деяких випадках нейрони, які не

генерували потенціалів дії у відповідь на певний аферентний імпульс, реагували на нього появою постсинаптичних потенціалів. Такі постсинаптичні потенціали відрізнялися як за напрямком, так і за тривалістю. На рис. 5, А наведені відповіді ретикулярного нейрона, різний характер яких зумовлений місцем виникнення аферентного імпульсу. Подразнення сідничних нервів (1, 2) викликали в цьому нейроні деполяризаційний постсинаптичний потенціал без розвитку потенціалів дії, тоді як імпульсація з плечових нервів (3, 4) викликала також і розряд потенціалів дії. В ряді нейронів конвергенція аферентних імпульсів проявлялась тільки розвитком одних постсинаптичних потенціалів без потенціалів дії. При цьому постсинаптичні потенціали можуть бути або одного напрямку, або сполученнями різних напрямків. На рис. 5, Б показані постсинаптичні потенціали в одному ретикулярному нейроні, викликані аферентними імпульсами з різних нервів кінцівок. Подразнення обох сідничних нервів приводило до розвитку деполяризаційних постсинаптичних потенціалів (1, 2), тоді як стимуляція плечових нервів викликала складні постсинаптичні потенціали з деполяризаційними та гіперполяризаційними компонентами. Встановити будь-яку закономірність у послідовності постсинаптичних потенціалів нам не вдалося.

Одержані дані підтверджують думку деяких авторів про наявність широкої, але не безмежної конвергенції аферентних імпульсів різної модальності до окремих нейронів ретикулярної формації довгастого мозку. В ряді нейронів ступінь конвергенції варіює в широких межах.

Внутріклітинні відведення з ретикулярних нейронів показали, що конвергенція аферентних імпульсів базується на утворенні в ретикулярних нейронах постсинаптичних потенціалів — гіперполяризаційних, деполяризаційних та їх сполучень. Гіперполяризаційні постсинаптичні потенціали лежать в основі гальмування ретикулярних нейронів і супроводжуються порідшенням або повним припиненням ритмічної активності. Деполяризаційні постсинаптичні потенціали створюють умови для збільшення частоти ритму в активних ретикулярних нейронах і появи розрядів потенціалів дії різної тривалості в неактивних нейронах. Сполучення гіпер- і деполяризаційних постсинаптичних потенціалів приводять до складних змін ритміки в неактивних ретикулярних нейронах.

За допомогою внутріклітинних відведень вдалося встановити, що деякі ретикулярні нейрони (які були описані іншими авторами як «ті елементи, що мовчать», або нейрони з обмеженою конвергенцією) реагували на аферентну імпульсацію допороговими відповідями у вигляді постсинаптичних потенціалів. Допорогові відповіді ретикулярних нейронів вказують на те, що в діяльності ретикулярної формації істотну роль відіграють явища тимчасового і просторового підсумування.

Висновки

1. За допомогою внутріклітинних відведень була вивчена конвергенція різних аферентних імпульсів на окремі нейрони ретикулярної формації довгастого мозку.

2. В основі конвергенції лежать збуджувальні та гальмівні постсинаптичні потенціали, а також їх сполучення, які викликають впливом на мембрану ретикулярних нейронів відповідних синапсів. Виявлені ретикулярні нейрони, що відповідали на аферентну імпульсацію тільки допороговими відповідями.

3. Одержані дані свідчать про виражену функціональну гетерогенність ретикулярної формації.

Анохин П. К.
Лиманский
Baumgarde
Baumgarde
1954, 56.
Gauthier C.,
Mancia M.,
Moryzzi G.,
Palestini M.,
Scheibel M.,
ol., 18, 1955, 309.

Особенности кон на отдел

Лаборат
им. А

С помощью вн
ция различных аф
лярной формации п
возбуждающие и то
сочетания, которые
нейронов соответств
тикулярные нейроны
импульсацию только
Полученные дан
гетерогенность ретик

Peculiarities of the Neurons of the

Laboratory of general p
of the Aca

The convergence o
the reticular formation
cellular recordings. The
biting postsynaptic pot
induced by the action o
responding synapses. I
vered which responded
shold impulses.

ЛІТЕРАТУРА

- Анохин П. К., Журн. ВНД им. Павлова, 9, 4, 1959, с. 488.
Лиманский Ю. П., Физиол. журн. СССР, 47, 6, 1961, 671.
Baumgarten R., Mollica A., Arch. ges. Physiol., 259, 1954, s. 79.
Baumgarten R., Mollica A., Moruzzi G., Arch. ges. Physiol., 259, 1954, 56.
Gauthier C., Mollica A., Moruzzi G., J. Clin. Neurophysiol., 8, 1956.
Mancia M., Mechelse K., Mollica A., Arch. ital. Biol., 95, 1957, 110.
Moruzzi G., в кн.: Brain Mechanisms and Consciousness, Oxford, 1954, p. 21.
Palestini M., Rossi G., Lanchetti A., Arch. ital. Biol., 95, 1957, 97.
Scheibel M., Scheibel A., Mollica A., Moruzzi G., J. Neurophysiol., 18, 1955, 309.

Надійшла до редакції
12.X 1961 р.

**Особенности конвергенции различных афферентных импульсов
на отдельные нейроны ретикулярной формации
продолговатого мозга**

Ю. П. Лиманский

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

Резюме

С помощью внутриклеточных отведений была изучена конвергенция различных афферентных импульсов на отдельные нейроны ретикулярной формации продолговатого мозга. В основе конвергенции лежат возбуждающие и тормозные постсинаптические потенциалы, а также их сочетания, которые вызываются действием на мембрану ретикулярных нейронов соответствующих синапсов. В ряде случаев обнаружены ретикулярные нейроны, которые отвечали на приходящую афферентную импульсацию только допороговыми импульсами.

Полученные данные указывают на выраженную функциональную гетерогенность ретикулярной формации.

**Peculiarities of the Convergence of Various Afferent Impulses on
Neurons of the Reticular Formation of Medulla Oblongata**

Y. P. Limansky

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

Summary

The convergence of various afferent impulses on various neurons of the reticular formation of medulla oblongata was studied by means of intracellular recordings. The cause of the convergence is the exciting and inhibiting postsynaptic potentials, as well as their combinations which are induced by the action on the membrane of the reticular neurons of the corresponding synapses. In a number of cases reticular neurons were discovered which responded to incoming afferent impulsation only by subthreshold impulses.