

Функціональні зв'язки рухових і проміжних нейронів ядра під'язикового нерва кішки

Ю. П. Лиманський, О. В. Зав'ялов

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

В ембріологічному розвитку під'язиковий нерв (XII пара черепно-мозкових нервів) рівноцінний руховим нервам спинного мозку, тому що його ядро є ростральним продовженням стовпа вентральних клітин спинного мозку. Проте, на відміну від них, під'язиковий нерв не має заднього корінця. Чутлива іннервація язика здійснюється через язиковий нерв (гілка V пари черепномозкових нервів).

Під'язиковий нерв відрізняється від інших соматичних нервів, які йдуть до поперечносмугастої мускулатури, і рядом інших особливостей. За морфологічними дослідженнями Кахала [3] і Лоренте де Но [8], аксони мотонейронів під'язикового нерва не мають зворотних колатералей. Немає єдиної думки щодо існування в ньому пропріоцептивних волокон. Дані Лангворта [7] і Таркхана [10] про наявність у язика рецепторів розтягування (м'язових веретен) не узгоджуються з дослідженням Блома [2]. У під'язиковому нерві є деякі аферентні волокна, оскільки відомо, що електрична стимуляція центрального кінця під'язикового нерва викликає розширення зіниці та підвищення артеріального тиску [11, 12]. Як показав Блом [2], між під'язиковим і язиковим нервами існують анастомози. Можливо, що через них частина аферентних волокон залишає язиковий нерв. Є також дані про те, що чутливі волокна XII нерва входять у мозок через IX і X пари черепномозкових нервів.

Ці неясні питання функцій ядра під'язикового нерва можна розв'язати з допомогою мікроелектродної техніки. Внутріклітинні відведення з мотонейронів під'язикового нерва [6] показали, що ці мотонейрони за своїми основними характеристиками (потенціали спокою, потенціали дії) майже не відрізняються від мотонейронів спинного мозку. Грін і Негіші [6] виявили, що подразнення під'язикового нерва викликає появу постсинаптичних потенціалів на мотонейронах цього ядра і синаптичну активацію проміжних нейронів цієї ділянки стовбура мозку.

Метою дослідження було далі з'ясування функціональних зв'язків рухових і проміжних нейронів ядра під'язикового нерва при активації ряду аферентних та еферентних нервів.

Методика досліджень

Експерименти проводились на кішках вагою від 2 до 4 кг. Тварин наркотизували внутрібрюшинним введенням суміші хлоралоци (45 мг/кг) і нембуталу (15 мг/кг). Потім відпрепаровували під'язикові, язикові та радіальні нерви з обох боків. На них на-

рис. 2, А3, А4, Б3, Б4). На місці антидромного піка в цьому випадку генерувався фокальний потенціал, створений збудженням інших мотонейронів.

Подразнення під'язикового нерва викликає на мембрані мотонейрона також і синаптичну дію. Результат синаптичної активації можна бачити на рис. 2, А1. В цьому випадку на нисхідній фазі антидромного потенціалу дії є коливання, які особливо добре помітні при блокаді антидромно викликаного потенціалу дії (рис. 2, А2, Б1, Б2). Прихований період постсинаптичних процесів, викликаних подразненням під'язикового нерва, становить 2—5 мсек. За своїм напрямком такі постсинаптичні потенціали переважно деполяризаційні.

Мотонейрони ядра під'язикового нерва реагували на подразнення чутливих язикових нервів з обох боків (рис. 2, А3, А4, Б3, Б4). Прихований період відповідей на ортодромну імпульсацію колювався в межах від 1,7 до 3,6 мсек (середнє значення 2,2 мсек). При цьому відповідь на ортодромну активацію з боку контралатерального нерва виникала на 0,2—0,4 мсек пізніше, ніж відповідь того ж нейрона на аферентний імпульс іпселатерального боку.

Викликані аферентною імпульсацією потенціали дії мотонейронів ядра під'язикового нерва виникали на фоні значно вираженого ЗПСР. Тривалість піка при цьому була звичайно більша, ніж при антидромній відповіді. Часто у відповідь на синаптичну деполяризацію мотонейрони генерували не один, а два потенціали дії. В таких випадках між першим і другим потенціалами дії слідова гіперполяризація не відзначалась і розвивалась тільки після закінчення такого групового розряду. В деяких мотонейронах потенціали дії ЗПСР виникали не кожного разу, навіть при надпороговій силі подразнення. Звичайно після першого імпульсу виникав лише синаптичний потенціал, а дальший — з інтервалом 1—2 сек викликав генерацію потенціалу дії. Конвергенція аферентних впливів на мотонейрони з різних шляхів є, можливо, досить широкою. Крім відповідей на іпсе- і контралатеральні подразнення язикових нервів деякі мотонейрони ядра під'язикового нерва відповідали також і на подразнення радіальних нервів обох боків. Прихований період відповідей при цьому дорівнював 5,0—5,5 мсек. Проте спостерігалися також мотонейрони ядра під'язикового нерва, які реагували тільки на подразнення язикових нервів, а деякі, навіть, на подразнення чутливого нерва з іпселатерального боку.

З ядра під'язикового нерва відводилась активність проміжних нейронів, тобто тих, які не збуджувались антидромно. Деякі з них мали ритмічну активність без подразнення аферентних нервів (рис. 3, А), інші перебували в неактивному стані, але у відповідь на аферентну стимуляцію генерували групи потенціалів дії. Ритмічно активні проміжні нейрони у відповідь на аферентну стимуляцію реагували почасти- шанням ритму. Проміжні нейрони, які не були в стані ритмічної актив-

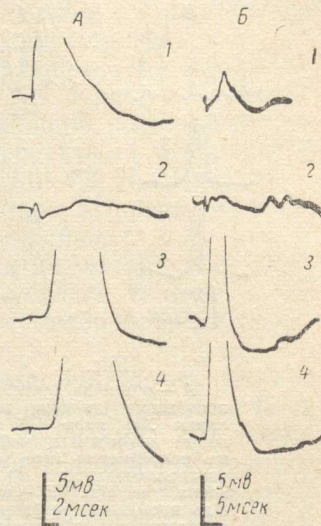


Рис. 2. Відповіді мотонейрона під'язикового ядра на подразнення під'язикового нерва (1, 2), іпселатерального (3) і контралатерального (4) язикових нервів. Осцилограми зареєстровані від однієї клітини з різною швидкістю розгортки (А, Б). Внутрішньоклітинні відведення.

ності, завжди відповідали на подразнення нервів (рис. 3, A2, A3), але для активації цих нейронів потрібна була значно менша сила подразнення порівняно з мотонейронами цього ядра.

Латентний період відповідей проміжних нейронів на подразнення язикових нервів варіював у широких межах від 1,7 до 8,7 мсек.

В ряді випадків нами були зареєстровані нейрони з своєрідною зубчатою тривалою і великою (до 20 мВ) синаптичною деполяризацією. Деполяризація в таких нейронах виникала під впливом імпульсів

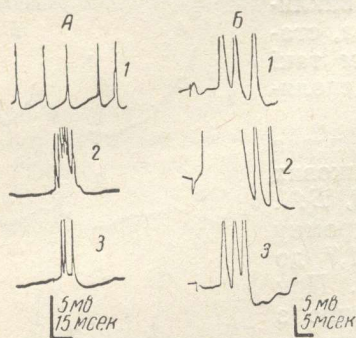


Рис. 3.

А — ритмічна активність проміжного нейрона з ділянки XII ядра (1). Відповіді проміжного нейрона на подразнення іпсе- (2) і контралатерального (3) язикових нервів. Б — відповідь проміжного нейрона на подразнення під'язикового (1), язикового (2) і радіального (3) нервів.

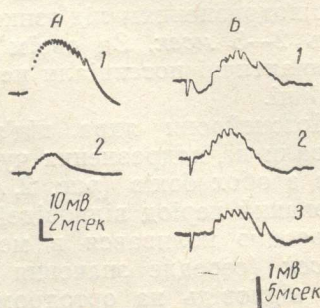


Рис. 4.

А — тривала синаптична деполяризація в проміжному нейроні з ділянки XII ядра у відповідь на подразнення язикового (1) і під'язикового (2) нервів. Б — відповідь проміжного нейрона на подразнення під'язикового (1), язикового (2) і радіального (3) нервів.

як з язикових (рис. 4, A1), так і під'язикових нервів (рис. 4, A2), але подразнення під'язикових нервів давало значно меншу деполяризацію, якій передувало невелике відхилення променя вниз — фокальний потенціал у відповідь на антидромну стимуляцію мотонейронів (рис. 4, A2). Прихований період виникнення синаптичної деполяризації у таких нейронів варіював у межах від 1,7 до 6,7 мсек.

Як і на мотонейронах, на проміжних нейронах ділянки ядра під'язикового нерва спостерігається значна конвергенція аферентних впливів при подразненні різних нервів. На рис. 3, Б і 4, Б показані відповіді таких нейронів на подразнення під'язикового (1), язикового (2) і радіального (3) нервів.

Обговорення результатів досліджень

Антидромна стимуляція аксонів мотонейронів ядра під'язикового нерва показує, що ці нейрони дуже близькі за своїми властивостями до мотонейронів спинного мозку [1, 4]. Морфологічні дослідження [2] показали, що близько 70% волокон під'язикового нерва мають діаметр від 5 до 7 мк, а найтовстіші волокна (5%) не перевищують 10 мк. В наших дослідженнях довжина під'язикового нерва становила 30 мм, а латентний період антидромної відповіді 0,9 мсек. Отже, швидкість проведення збудження в під'язиковому нерві досягала 30 м/сек, що за даними Гассера і Грундфеста [5] відповідає швидкості проведення у волокнах з діаметром 5—6 мк.

Наші дані показують, що у стовбурі під'язикового нерва є аферентні волокна, які можуть чинити синаптичну дію на мотонейрони. Проте

ще невідомо, від яких будуть це не м'язові вер 2000 зрізів мускулатури [9] описали в м'язах я проте розмір цих ре а їх волокна проходять

На відміну від Г всього трійчастого нер синаптичні потенціали мотонейронах XII ядр ще ЗПСР. ГПСР в 2

В наших дослідж мотонейронів, так і п ся тільки полісинапти раніше ніж через 1,5 жодному випадку оз

Наші дані свідча гує більша кількість в

Крім активації м язикових та язикови пульсами від контра дали також і на подра

Необхідно відзн викликали в мотоней що спостерігалася на Вивчені нами проміж неннях як під'язико боків, причому на ві проміжні нейрони за дії. Діяльність цих п фактором у процесі

З метою дослід міжних нейронів ядр роелектродів були в нервів.

Подразнення п пари черепномозков Мікроелектрод, що дромно викликаний 0,9 мсек. Порогове 1 кликало в мотонейр подразнення виника 3,6 мсек. При подра ваний період тривав нерва активуються ний період таких від спостерігати синапт рентного) нерва.

Проміжні нейроувались при подра також проміжні не відповідь на подра відповіді змінював

ще невідомо, від яких типів рецепторних закінчень вони походять. Мабуть це не м'язові веретена, тому що Блом [2] при дослідженні близько 2000 зрізів мускулатури язика не виявив м'язових веретен. Інші автори [9] описали в м'язах язика спіралевидні закінчення, вміщені в капсули, проте розмір цих рецепторів у десять разів менше м'язових веретен, а їх волокна проходять, можливо, в язиковому нерві.

На відміну від Гріна і Негіші [6], які при подразненні стовбура всього трійчастого нерва одержали складні гальмівні й збуджуючі постсинаптичні потенціали на нейронах XII ядра, в наших дослідженнях у мотонейронах XII ядра на подразнення язикових нервів з'являлися лише ЗПСП. ГПСП в жодному випадку не були зареєстровані.

В наших дослідках було встановлено, що ортодромна активація як мотонейронів, так і проміжних нейронів з ядра XII нерва, здійснюється тільки полісинаптичним шляхом. Відповіді нейронів розвивалися не раніше ніж через 1,5 мсек після виникнення аферентного імпульса, в жодному випадку ознак моносинаптичної активації не виявлено.

Наші дані свідчать про те, що на нейронах ядра XII нерва конвергує більша кількість воколон від різних аферентних систем.

Крім активації мотонейронів на подразнення іпселатеральних під'язикових та язикових нервів деякі з них активувались такими ж імпульсами від контралатерального боку, а окремі мотонейрони відповідали також і на подразнення радіальних нервів.

Необхідно відзначити, що аферентні імпульси від різних джерел викликали в мотонейронах значно меншу активацію порівняно з тією, що спостерігалася на проміжних нейронах з ділянки ядра XII нерва. Вивчені нами проміжні нейрони дуже легко активувалися при подразненні як під'язикових, так і язикових та радіальних нервів з обох боків, причому на відміну від мотонейронів ядра під'язикового нерва проміжні нейрони завжди генерували множинні розряди потенціалів дії. Діяльність цих проміжних нейронів являється, можливо, важливим фактором у процесі координації діяльності мускулатури язика.

Висновки

З метою дослідження функціональних зв'язків мотонейронів і проміжних нейронів ядра під'язикового нерва за допомогою скляних мікроелектродів були вивчені нейрони ядра XII пари черепномозкових нервів.

Подразнення під'язикового нерва викликало в ділянці ядра XII пари черепномозкових нервів чітко виражені фокальні потенціали. Мікроелектрод, що проник всередину мотонейрона, реєстрував антидромно викликаний потенціал дії, який виникав з прихованим періодом 0,9 мсек. Порогове подразнення іпселатерального язикового нерва викликало в мотонейроні синаптичну активацію, а при збільшенні сили подразнення виникали потенціали дії з прихованим періодом від 1,7 до 3,6 мсек. При подразненні контралатерального язикового нерва прихований період тривав до 0,2—0,3 мсек. Мотонейрони ядра під'язикового нерва активуються також при подразненні радіальних нервів. Латентний період таких відповідей 5—5,5 мсек. У деяких мотонейронів можна спостерігати синаптичні процеси при подразненні під'язикового (еферентного) нерва.

Проміжні нейрони з ділянки ядра під'язикового нерва легко активувались при подразненні язикових і радіальних нервів. Зареєстровані також проміжні нейрони, у яких синаптична активація виникала у відповідь на подразнення під'язикових нервів. Латентний період таких відповідей змінювався від 1,5 до 8,5 мсек.

Широка конвергенція аферентних впливів на проміжних та рухових нейронах свідчать про складні взаємовідношення між нейронами ядра під'язикового нерва і різними аферентними системами.

Література

1. Костюк П. Г.— Физиол. журн. СССР, 1960, 46, 1, 9.
2. Blom S.— Acta physiol. scand., 1960, 170, 49.
3. Cajal S. R.— Histologie du systeme nerveux de l'Homme et des Vertebres, Paris, 1909.
4. Eccles J. C.— The Physiology of Nerve Cells, Baltimore, 1957.
5. Gasser H. S. and Grundfest H.— Amer. J. Physiol., 1939, 127, 2, 393.
6. Green J. D. and Negishi K.— J. Neurophysiol., 1963, 24, 6, 835.
7. Langworthy O. R.— J. Comp. Neurol., 1924, 36, 273.
8. Lorente de No— J. Cell. Comp. Physiol., 1947, 29, 207.
9. Law M. E.— Nature, 1954, 174, 1107.
10. Tarkhan A. A.— Arch. Psychiat. Nervenkr., 1936, 105, 475.
11. Tarkhan A. A. and Abou-el-Naga J.— J. Anat., 1947, 81, 23.
12. Weddell G., Harpman J. A., Lambley D. G., Young L.— J. Anat., 1940, 74, 255.

Надійшла до редакції
3.I 1966 р.

Функциональные связи двигательных и промежуточных нейронов ядра подъязычного нерва кошки

Ю. П. Лиманский, А. В. Завьялов

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

Резюме

С целью исследования функциональных связей мотонейронов и промежуточных нейронов ядра подъязычного нерва с помощью стеклянных микроэлементов были изучены нейроны ядра XII пары черепномозговых нервов.

Раздражение подъязычного нерва вызывало в области XII пары черепномозговых нервов выраженные фокальные потенциалы. Микроэлектрод, проникший внутрь мотонейрона, регистрировал антидромно вызванный потенциал действия, возникавший со скрытым периодом 0,9 мсек. Пороговое раздражение ипсилатерального язычного нерва вызывало в мотонейроне синаптическую активацию; при увеличении силы раздражения в мотонейронах возникали потенциалы действия со скрытым периодом от 1,7 до 3,6 мсек. При раздражении контралатерального язычного нерва скрытый период удлинялся до 0,2—0,3 мсек. Мотонейроны ядра подъязычного нерва активировались при раздражении лучевых нервов со скрытым периодом 5,0—5,5 мсек. Ортодромная активация мотонейронов ядра XII нерва всегда осуществлялась только полисинаптическим путем; признаков моносинаптической активации ни в одном случае не было обнаружено.

В стволе подъязычного нерва существуют также афферентные волокна, которые могли вызывать синаптическую деполяризацию на мотонейронах со скрытым периодом 2—5 мсек.

Промежуточные нейроны из области ядра подъязычного нерва легко активировались при раздражении язычных нервов с латентным периодом от 1,7 до 8,7 мсек. Такие промежуточные нейроны, кроме того, реагировали на раздражения лучевых нервов. У некоторых межучасточных нейронов синаптическая активация возникала в ответ на раздражение подъязычных нервов с латентным периодом от 1,5 до 8,5 мсек. В ряде случаев наблюдались нейроны со своеобразной зубчатой, продолжительной и большой по амплитуде (до 20 мВ) синаптической деполяризацией, возникавшей под влиянием

импульсов как из языч
до 6,7 мсек.

Полученные нами
конвергирует большое
этом афферентные имп
чительно меньшую акти
промежуточных нейрона
нейроны очень легко а
вых нервов с обеих ст
нерва, промежуточные
циалов действия. Широ
двигательные нейроны с
ядра подъязычного нер

Functional Relations of the I

Laboratory of general
Acad

Glass microelectrode
intermediate neurons of the
of the motor nerve evoked
motor neurons. Synaptic
lingual nerves appeared
tralateral lingual nerve p
motor neurons also set in
stimulation. Orthodromic
stem of the hypoglossal
tic activation of motor n
region of the hypoglossal
lingual and radial nerves.
The extensive convergence
indicate complex interrelat
various afferent systems.

импульсов как из язычных, так и подъязычных нервов со скрытым периодом от 1,7 до 6,7 мсек.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что на нейронах ядра XII нерва конвергирует большое количество волокон от различных афферентных систем. При этом афферентные импульсы из различных источников вызывают в мотонейронах значительно меньшую активацию по сравнению с той активацией, которая наблюдалась на промежуточных нейронах из области ядра XII нерва. Изученные нами промежуточные нейроны очень легко активировать при раздражениях подъязычных, язычных и лучевых нервов с обеих сторон, причем в отличие от мотонейронов ядра подъязычного нерва, промежуточные нейроны всегда генерировали множественные разряды потенциалов действия. Широкая конвергенция афферентных влияний на промежуточные и двигательные нейроны свидетельствует о сложных взаимоотношениях между нейронами ядра подъязычного нерва и различными афферентными системами.

Functional Relations of the Motor and Intermediate Neurons of the Hypoglossal Nerve Nucleus in the Cat

Y. P. Limansky, A. V. Zavyalov

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

Summary

Glass microelectrodes were used to study the functional relations of motor and intermediate neurons of the hypoglossal nerve nucleus in the cat. Antidromic stimulation of the motor nerve evoked responses with a latent period of about 0.9 msec in the nuclear motor neurons. Synaptic activation of these motor neurons during stimulation of the lingual nerves appeared with a latent period of 1.7 to 3.6 msec. Stimulation of the contralateral lingual nerve prolonged the latent period to 0.2–0.3 msec. Activation of the motor neurons also set in on stimulation of the radial nerves within 5–5.5 msec after stimulation. Orthodromic activation of the motor neurons is always polysynaptic. In the stem of the hypoglossal nerve afferent fibres were discovered which could evoke synaptic activation of motor neurons within 2–5 msec. The intermediate neurons from the region of the hypoglossal nerve are readily activated on stimulating the hypoglossal, lingual and radial nerves. The latent period of such responses varied from 1.5 to 8.5 msec. The extensive convergence of afferent influences on the intermediate and motor neurons indicate complex interrelations between the neurons of the hypoglossal nerve nucleus and various afferent systems.