

Послідовність активації різних спінальних нейронів руброспінальними впливами

О. І. Пілявський

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

Екстрапірамідна рухова система поряд з пірамідною є важливим механізмом координації рухової діяльності вищих тварин. Вплив цієї системи на спинний мозок здійснюється в основному через руброспінальний шлях, а тому дослідження його функцій має важливе значення для розуміння нейронних механізмів рухової діяльності. Щоб більш детально визначити характер синаптичної дії низхідних впливів червоного ядра на спинний мозок, треба знати, які клітинні групи його активуються впливами цього ядра та яка послідовність виникнення такої активації. Відомо, що імпульсація червоного ядра, яка виникає при його електричному подразненні, досить сильно впливає на рухові клітини поперекового відділу спинного мозку [4, 5, 6, 14, 16]. Виявлені в цих дослідках постсинаптичні потенціали мотонейронів були полісинаптичного характеру. Це вказує на те, що, очевидно, на шляху низхідної руброспінальної імпульсації знаходяться додаткові нейрони з передаточною функцією, але їх точне розташування досі не з'ясовано. Детальне дослідження руброспінального шляху необхідне ще й тому, що в літературі нема електрофізіологічних даних щодо волокон руброспінального тракту. Морфологічними дослідками показано, що він спускається аж у поперековий відділ спинного мозку, але точно не з'ясовано його розташування в білій речовині спинного мозку. Відсутні також дані мікроелектродних досліджень волокон цього тракту: тривалість потенціалів дії, швидкість нервового проведення в них, відтворення частоти подразнення, тощо.

Методика досліджень

Досліди провадилися на дорослих кішках вагою від 2,7 до 3,4 кг під хлоралозо-небуталовим наркозом (45 мг/кг хлоралози і 15 мг/кг небуталу).

Послідовність підготовки тварин до дослідів складалась з розкриття спинномозкового каналу в його поперековому відділі, фіксації тварин в станку для електрофізіологічних досліджень, трепанації черепа і введення подразного біполярного електрода в червоне ядро за координатами Хорслі — Кларка. Подразнення здійснювали серією стимулів тривалістю 0,1 мсек. Амплітуда подразних стимулів становила 9 в. У кожному досліді перерізали піраміди на рівні 7 за координатами Хорслі — Кларка для виключення низхідної імпульсації пірамідної системи.

Електричну активність реєстрували в VII поперековому сегменті спинного мозку мікроелектродами, заповненими 3 М розчином NaCl, опір яких становив близько 5 мом. Такі електроди, через відносно великий розмір кінчика, добре реєструють фокальну активність, не реєструючи розряд окремих клітин [3]. Відведення фокальних потенціалів здійснювали через кожні 200 мк на шляху занурення мікроелектродів в спинний мозок в дорсо-вентральному напрямку. Окремі траси занурення мікроелектродів були відда-

більшості волокон коливалась від 15 до 30 мв, але інколи досягала 60 мв. Латентний період цих реакцій коливався від 2,7 до 7,0 мсек, у середньому 4,7 мсек.

На рис. 2 наведені реакції окремих волокон руброспінального тракту, зареєстровані на різній глибині у боковому стовпі спинного мозку. Потенціали дії волокна А відведені з глибини 100 мк від поверхні мозку. Латентний період їх становив 2,7 мсек, а тривалість — близько 1,0 мсек. Як видно з рис. 2, це волокно досить добре відтворювало частоту, з якою подразнювали ядро (500/сек). Деяке зміщення послідовно виникаючих потенціалів дії щодо нульової лінії пов'язано з тим, що в цьому досліді використовували підсилювач змінного струму з малою постійною часу. Швидкість нервового проведення в цьому волокні становила при-

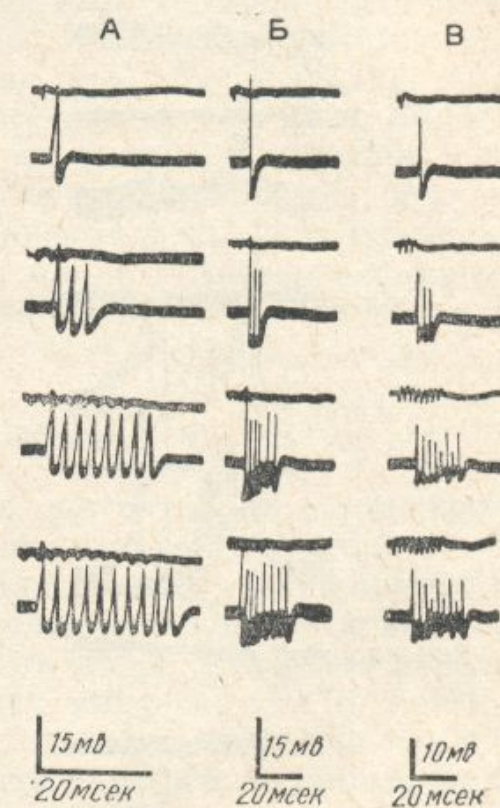


Рис. 2. Потенціали дії волокон руброспінального тракту, викликані подразненням червоного ядра.

Глибина розташування волокна А — 100 мк, волокна В — 400 мк, волокна В — 1400 мк. Подразнення здійснювали поодинокими стимулами та серією їх при частоті слідування в серії 450/сек. Латентність реакції волокна А — 2,7 мсек, волокна В — 7,8 мсек, волокна В — 12,0 мсек. Амплітуда потенціалів дії волокна А — 15,0 мв, волокна В — 17,3 мв, волокна В — 20,0 мв. По верхньому променю реєструється потенціал дорсальної поверхні спинного мозку.

близно 85 м/сек (відстань від червоного ядра до VII сегмента—23 см).

Потенціали дії волокна В відведені з глибини 400 мк. На відміну від інших волокон, при подразненні ядра серією з кількох стимулів в ньому виникала дещо більша кількість потенціалів дії. Ця особливість, очевидно, пов'язана з можливим послідовно виникаючим трансинаптичним збудженням клітин червоного ядра.

Значно повільніше проводить збудження волокно, зареєстроване на глибині 1500 мк (В). Як видно з рисунка, це волокно добре відтворювало частоту подразнення, але амплітуда деяких потенціалів дії була значно зменшена щодо амплітуди першого потенціалу дії. Таку зміну амплітуди можна пояснити явищем трансформації, яка виникає внаслідок збігу дальшого подразнення з фазою рефрактерності волокна, викликаного попереднім потенціалом дії. Швидкість нервового проведення по цьому волокну становила 35 м/сек.

Наступним за часом виникнення був фокус електронегативності, що добре виявлявся через 8 мсек (рис. 1, В) після подразнення ядра. Цей фокус чітко виникав лише при двох або більше стимулах у серії подразнень і був відсутній при поодинокому подразненні.

Як видно із схеми, його розташування збігається з латеральною частиною VII шару за Рекседом і не заходить у VI шар. Як показали морфологічні дослідження, проведені Ніберг-Хансеном і Бродалом [9], в цій ділянці знаходяться проміжні нейрони, на яких моносинаптично закінчуються аксоні клітин червоного ядра. Слід зазначити, що на відміну від розташування аналогічних проміжних нейронів пірамідної системи, локалізація проміжних нейронів руброспінальної системи зміщена помітно вентральніше. Максимум цієї активності в наших дослі-

Реєстрація постсинаптичних потенціалів окремих мотонейронів поперекового відділу спинного мозку виявила їх полісинаптичний характер. Як видно з рис. 4, ВПСП і ТПСП мотонейронів виникали тільки при подразненні ядра серією з кількох стимулів. Це вказує на необхідність сумації постсинаптичної активності на проміжних клітинах, які передають низхідні впливи на мотонейрони. Латентний період зареєстрованих збуджувальних постсинаптичних потенціалів мотонейронів перевищував 9,0 мсек (в середньому становив 10,10 мсек). Латентність гальмівних потенціалів була завжди більша, ніж збуджувальних ПСП і в мотонейронах розгиначів становила в середньому 11,5 мсек. Збуджувальні та гальмівні потенціали виникали як у нервах згиначів, так і розгиначів, але якщо у перших виникали збуджувальні ПСП, або змішані ПСП, які починались із фази збудження, то у клітинах розгиначів переважали гальмівні ПСП, або змішані, що починались гальмівною фазою. Тривалість ПСП мотонейронів коливалась від 20,0 до 40,0 мсек, інколи досягала 80,0 мсек.

Обговорення результатів досліджень

Проведені дослідження впевнено показують, що активації мотонейронів спинного мозку руброспінальними впливами передують активності, що виникає в руброспінальному тракті та спеціалізованому ядрі проміжних нейронів. Перший фокус позитивності, розташований в дорсальній частині бокового стовпа спинного мозку, досить добре збігається з розміщенням руброспінального тракту, виявленим морфологами [8, 9, 16].

Доцільно зазначити, що реєстрація позитивних коливань в місцях розташування руброспінального тракту узгоджується з даними інших авторів, які відводили аналогічну активність з ділянок спинного мозку, де спостерігається досить компактне розташування волокон, орієнтованих в одному напрямку. Так, такі позитивні коливання були зареєстровані в ділянці розташування аксонів мотонейронів поперекового відділу спинного мозку при їх антидромному збудженні [3] та в боковому стовпі його, де розміщується пірамідний тракт при електричному подразненні моторної кори [2]. Позитивний характер коливання може пояснюватись утворенням блоку проведення на шляху поширення збудження по волокнах до реєструючого електрода. Такий блок, можливо, утворюється внаслідок порушення цілісності волокон досить великим кінчиком мікроелектрода, або в результаті значного стиснення їх.

На представлених узагальнених схемах розподілу електричної активності видно, що латеральна межа першого фокуса позитивності зливається з поверхнею бокового стовпа спинного мозку. Це вказує на досить поверхневе розташування руброспінального тракту в цій ділянці. Про таке розташування свідчать також зареєстровані в наших дослідках потенціали дії окремих волокон, розташованих близько від поверхні спинного мозку. Одержані дані узгоджуються з результатами морфологічних досліджень Ферхарта, за якими руброспінальний тракт значно зміщується до поверхні спинного мозку в його поперекових сегментах.

Другий фокус позитивності розташований вентро-медіально від першого. Виникнення позитивності в цьому місці може бути пов'язане з розташуванням у цій ділянці відгалуженої частини руброспінального тракту, або з частковою активацією ретикулоспінального тракту.

Як показують морфологічні дані [16], руброспінальний тракт у поперековому відділі спинного мозку є менш компактним, ніж у його верхніх відділах. Тому можна припустити, що хоч основна його частина розташована в дорсо-латеральній ділянці бокового стовпа, деяка части-

на волокон відгалужується більш вентрально. Менш імовірним було б пов'язати виникнення такої активності з активацією ретикулярної формації середнього мозку. Незважаючи на значну швидкість нервового проведення по волокнах ретикулоспінального шляху [7], активність у ньому має виникати пізніше, ніж у руброспінальному тракті, оскільки відсутні прямі зв'язки ретикулярної формації середнього мозку з спинним мозком. Такий зв'язок може відбуватися лише через ретикулярну формацію мосту та довгастого мозку. Крім того, положення другого фокуса позитивності не збігається з розташуванням ретикулоспінального тракту в спинному мозку. Численними морфологічними дослідженнями, проведеними Папцом [10], Пітцом, Ринвік [13] та Бродалом [1], встановлено, що ретроградне переродження в ретикулярній формації стовбура мозку спостерігається лише після перерізання вентро-латеральної частини спинного мозку. Маньї та ін. [7], досліджуючи внутріклітинні реакції ретикулярних нейронів стовбура мозку, викликані електричним подразненням їх аксонів на різних рівнях спинного мозку, показали, що ці реакції можуть бути викликані подразненням попереково-куприкового відділу його. Здійснюючи перерізання різних частин спинного мозку, вони виявили, що антидромне збудження ретикулярних нейронів можливе лише при зберіганні цілісності вентральної частини спинного мозку. Отже, наведені фізіологічні та морфологічні дані дають змогу заключити, що в наших дослідженнях не було подразнення ретикулярної формації середнього мозку, а тому виникнення другого фокуса позитивності пов'язане лише з надходженням руброспінальної імпульсації.

Реєстрація потенціалів дії від окремих волокон руброспінального тракту виявила досить велику швидкість нервового проведення, більшу, ніж у волокнах пірамідного шляху. Ці дані вказують на наявність у руброспінальному тракті волокон більшого діаметра, ніж у пірамідному. На користь цього свідчить і досить велика частота відтворення потенціалів дії волокнами руброспінального тракту при їх подразненні.

Реєстрація реакцій волокон із значно меншою швидкістю нервового проведення підтверджує дані морфологічних досліджень Помпеяно та Бродала про наявність у руброспінальному тракті також більш тонких волокон, які є аксонами малих клітин червоного ядра [11].

Значна електронегативність, що виникає в латеральній частині VII шару за Рекседом, очевидно, пов'язана з активністю розташованих тут проміжних нейронів руброспінальної системи. Латентний період фокальних потенціалів, зареєстрованих у цій ділянці, в середньому становить 6,4 мсек. Якщо взяти до уваги, що активність у цій зоні виникає лише при сумарній впливі не менш як двох стимулів, то це цілком узгоджується з можливістю моносинаптичної активації цих нейронів. Латентності реакцій окремих проміжних нейронів, відведених з глибини 2,4—2,6 мм, досить точно збігаються з латентностями фокальних потенціалів. Крім того, відсутність активації таких нейронів при подразненні периферичних нервів вказує на те, що ці інтернейрони дійсно належать до руброспінальної системи і є проміжною ланкою на шляху низхідної руброспінальної імпульсації до мотонейронів. Розташування фокуса електронегативності виключно в VII шарі не збігається з даними морфологічних досліджень Нібер-Хансен, Бродала [9], де показано, що руброспінальний тракт закінчується як у VII, так частково і в VI шарах спинного мозку.

Дослідження нейронної організації спинного відділу пірамідної системи [2] виявили дві відокремлені групи інтернейронів, на яких моносинаптично закінчуються аксони пірамідних нейронів кори головного

мозку. Центри обох груп Рекседом, причому одна а друга — в латеральній. нейронів цих груп дозво групи відповідальні за п тернейрони латеральної

В наших дослідах не тивувались червоним ядр VII шару.

На наявність промі зують також і дані вну кового відділу спинного мотонейронів у відповідь латентний період. Таку в з даних швидкості проведен тентних періодів розряді тичної затримки передач латентність ПСП вказуе ного тракту на мотонейро чених інтернейронів. Та у проміжній зоні сірої р відомо, що серед мотоней Інколи ж реєструвались (7,0 мсек), яка цілком по на у цьому ланцюжку (

Викладені дані свід способом група інтернейр ваних інтернейронів, що системи на мотонейрони і в пірамідній системі [2] спінальний та пірамідний) проміжних нейронів, то п ція впливів цих систем ві нів. Але щоб зробити та можливість наявності ко цифічних проміжних нейр

1. Досліджували пос електричному подразнен лу фокальних електрични мента спинного мозку.

2. Самим раннім за позитивності, що знаходи ший фокус збігається руброспінального тракту, першого.

3. Наступним за часо у латеральній частині сір гається з розташуванням ся руброспінальними впл

4. Значне поширення ного мозку пов'язане з п нейронах.

мозку. Центри обох груп розташовані в шостому шарі сірої речовини за Рекседом, причому одна з них розміщена в його медіальній частині, а друга — в латеральній. Мікроелектродне дослідження реакцій окремих нейронів цих груп дозволило припустити, що інтернейрони медіальної групи відповідають за передачу тонічних впливів на мотонейрони, а інтернейрони латеральної групи передають фазні впливи на них.

В наших дослідках не виявлено інших груп інтернейронів, які б активувались червоним ядром, крім розташованої в латеральній частині VII шару.

На наявність проміжних нейронів в руброспінальній системі вказують також і дані внутріклітинних досліджень мотонейронів поперечного відділу спинного мозку. Одержані постсинаптичні потенціали мотонейронів у відповідь на подразнення червоного ядра мали значний латентний період. Таку величину латентності можна пояснити, виходячи з даних швидкості проведення по волокнах руброспінального тракту, латентних періодів розрядів проміжних нейронів та величини моносинаптичної затримки передачі збудження на мотонейрон. Крім цього така латентність ПСП вказує на те, що в передачі впливів з руброспінального тракту на мотонейрони може брати участь кілька послідовно включених інтернейронів. Такі інтернейрони можуть бути розташовані як у проміжній зоні сірої речовини, так і в вентральному розі, оскільки відомо, що серед мотонейронів є значна кількість проміжних нейронів. Інколи ж реєструвались ПСП з такою величиною латентного періоду (7,0 мсек), яка цілком пояснюється наявністю лише одного проміжнейрона у цьому ланцюжку (дисинаптичний зв'язок).

Викладені дані свідчать про те, що виявлена електрофізіологічним способом група інтернейронів сьомого шару складається із спеціалізованих інтернейронів, що передають виключно впливи руброспінальної системи на мотонейрони спинного мозку. Подібні нейрони існують і в пірамідній системі [2]. Отже, оскільки в цих двох системах (руброспінальній та пірамідній) існують самостійні, тільки їм властиві групи проміжних нейронів, то природно висловити припущення, що конвергенція впливів цих систем відбувається, можливо, лише на рівні мотонейронів. Але щоб зробити такий висновок необхідно детально дослідити можливість наявності конвергенції впливів з цих двох систем на неспецифічних проміжних нейронах.

Висновки

1. Досліджували послідовність активації спінальних нейронів при електричному подразненні червоного ядра шляхом реєстрації розподілу фокальних електричних потенціалів по поперечному розрізу VII сегмента спинного мозку.

2. Самим раннім за часом виникнення були два фокуси електропозитивності, що знаходились у боковому стовпі спинного мозку. Перший фокус збігається з морфологічно визначеним положенням руброспінального тракту, другий розташований вентро-медіально від першого.

3. Наступним за часом виникнення був фокус електронегативності у латеральній частині сірої речовини (VII шар за Рекседом), що збігається з розташуванням інтернейронів, які моносинаптично активуються руброспінальними впливами.

4. Значне поширення електронегативності у вентральний ріг спинного мозку пов'язане з послідовно виникаючою активністю в рухових нейронах.

5. При микрелектродному дослідженні фокусів активності в боковому стовпі були зареєстровані потенціали дії окремих волокон рубро-спінального тракту. Латентний період потенціалів дії коливався від 2,7 до 7,0 мсек. Тривалість їх коливалась від 0,45 до 0,9 мсек.

6. З фокуса електронегативності, розташованого в VII шарі сірої речовини за Рекседом, відведені реакції окремих інтернейронів, які активувались лише руброспінальними впливами.

7. Одержані ПСП мотонейронів поперекового відділу спинного мозку при активації червоного ядра були полісинаптичного характеру. Латентний період ВПСП згиначів становив у середньому 10,10 мсек, а для ТПСП мотонейронів розгиначів — 11,5 мсек.

Література

1. Бродал А.—Ретикулярная формация мозгового ствола, Медгиз, М., 1960.
2. Василенко Д. А. и Костюк П. Г.—Журн. высшей нервной деят., 1965, 15, 695.
3. Костюк П. Г.—Микроэлектродная техника, АН УССР, 1960.
4. Костюк П. Г. и Пилявский А. И.—Журн. высшей нервной деят., 1967, 17.
5. Шаповалов А. И.—Современные проблемы физиол. и патол. нервной системы, М., 1965, 47.
6. Hongo T., Jancowska E. a. Lundberg A.—Experientia, 1965, 21, 525.
7. Magni F., Willis W. D.—Arch. ital. Biol., 1963, 101, 681.
8. Niberg-Hansen R.—Functional Organization of Descending Supraspinal Fibre Systems to the Spinal Cord, Berlin — Heidelberg — New York, 1966.
9. Niberg-Hansen R. a. Brodal A.—J. Anat., 1964, 98, 235.
10. Papez J. a. Stotler W. A.—Arch. Neurol. Psychiat., 1940, 74, 776.
11. Pompeiano O. a. Brodal A.—J. Comp. Neurol., 1957, 108, 225.
12. Rexed B.—Progress in Brain Research, 1964, 11, 58.
13. Rinwick E. a. Walberg F.—J. Comp. Neurol., 1963, 120, 393.
14. Sasaki A., Namikawa A. a. Hashiramoto S.—Jap. J. Physiol., 1960, 10, 303.
15. Shapovalov A. I.—In Nobel symposium I, Muscular afferents a. Motor control, 1966, 331.
16. Verhaart W. I. C.—Acta Anat., 1953, 18, 88.

Надійшла до редакції
12.II 1967 р.

Последовательность активации различных спинальных нейронов руброспинальными влияниями

А. И. Пилявский

Лаборатория общей физиологии Института физиологии
им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Резюме

Изучали последовательность активации различных спинальных нейронов люмбального отдела спинного мозга при раздражении красного ядра серией из нескольких стимулов и частотой следования в серии 500/сек. На основании отводимых фокальных потенциалов строились схематические карты распределения спинальной активности через 6; 8 и 20 мсек от начала раздражения красного ядра.

Показано, что самыми ранними по времени возникновения являются два фокуса положительной активности в боковом столбе спинного мозга (рис. 1, а). Один из них расположен в дорсальной части и совпадает с положением руброспинального пути, показанным морфологическими исследованиями. Второй — располагается более вентрально и медиально от первого. Обсуждается возможная причина возникновения этого фокуса. Проведенные микрелектродные отведения реакций отдельных волокон из этих фокусов обнаружили, что частота возникновения потенциалов очень четко отвечает

частоте раздражения красн
7,0 мсек.

Следующей по времен
части VII слоя (рис. 1, б).
2,6 мм. Как показали морф
области расположены интер
тенность реакций отдельн
фокуса, совпадает с латент
тавляет 9,00 мсек (5,0—13,3
начала раздражения ядра
части VII слоя по Рекседу,
и в передний рог спинного

Исследованы постсинап
ного мозга, вызываемые раз
сорных мотонейронов состав
ронов — 11,5 мсек. Сравнен
нального тракта, скрытых
промежуточных нейронах и
связей между клетками кра
го мозга.

Обнаруженная группа
циализированных нейронов,
ния на мотонейроны.

Чтобы решить вопрос,
только на мотонейронах, не
цифических промнейронах.

The spatial distribution
lation of the red nucleus was
vity connected with activity
intervals (6 msec) after stim
lateral column, the second one

At 8 msec after stimula
ral part of the grey matter in
this region which could be ac
ding of the negativity on the
observed at 20 msec after st
interneurones and motoneuron

Data are presented on
interneurones and motoneuron

частоте раздражения красного ядра. Латентность этих реакций колеблется от 2,7 до 7,0 мсек.

Следующей по времени возникновения является отрицательность в латеральной части VII слоя (рис. 1, б). Максимум этой активности приходится на глубину 2,4—2,6 мм. Как показали морфологические и электрофизиологические исследования, в этой области расположены интернейроны, активируемые руброспинальными влияниями. Латентность реакций отдельных промежуточных нейронов, зарегистрированных от этого фокуса, совпадает с латентностью отводимых из него фокальных потенциалов и составляет 9,00 мсек (5,0—13,3 мсек). Анализ фокальных потенциалов через 20 мсек после начала раздражения ядра выявил увеличение фокуса отрицательности в латеральной части VII слоя по Рекседу, расширение ее на промежуточную часть серого вещества и в передний рог спинного мозга, места расположения двигательных клеток.

Исследованы постсинаптические реакции мотонейронов люмбального отдела спинного мозга, вызываемые раздражением красного ядра. Латентный период ВПСП флексорных мотонейронов составлял в среднем 10,10 мсек, а ТПСР экстензорных мотонейронов — 11,5 мсек. Сравнение скорости нервного проведения по волокнам руброспинального тракта, скрытых периодов возникновения постсинаптических потенциалов в промежуточных нейронах и мотонейронах указывает на отсутствие моносинаптических связей между клетками красного ядра и мотонейронами поясничного отдела спинного мозга.

Обнаруженная группа промнейронов в VII слое серого вещества состоит из специализированных нейронов, которые передают исключительно руброспинальные влияния на мотонейроны.

Чтобы решить вопрос, происходит ли конвергенция влияний из обеих этих систем только на мотонейронах, необходимо подробно исследовать возможность ее на неспецифических промнейронах.

Sequence of Activation of Different Spinal Neurons by Rubrospinal Influences

A. I. Pilyavsky

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

Summary

The spatial distribution of the spinal activity in the 7th lumbar segment after stimulation of the red nucleus was studied by microelectrode recoding. Two maxima of positivity connected with activity of the rubrospinal tract could be determined at the shortest intervals (6 msec) after stimulation. The first of them was located in dorsal part of the lateral column, the second one — in more ventro-medial part of it.

At 8 msec after stimulation a maximum of negativity could be determined in lateral part of the grey matter in lamina VII by Rexed. Specific interneurons were found in this region which could be activated exclusively by the rubro-spinal influences. The spreading of the negativity on the intermediate nucleus of Cajal and ventral horn was well observed at 20 msec after stimulation and was connected with activation of nonspecific interneurons and motoneurons.

Data are presented on activity of single fibres of the rubro-spinal tract, PSP'S in interneurons and motoneurons after stimulation of the nucleus ruber.