

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 червоно-го 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 дослідах 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 дослідами 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 провадились на дорослих кішках вагою від 2,7 до 3,4 кг під хлоралозо-нембуталовим наркозом (45 мг/кг хлоралози і 15 мг/кг нембуталу).

Послідовність підготовки тварин до досліду складалась з розкриття спинномозкового каналу в його поперековому відділі, фіксації тварин в станку для електрофізіологічних досліджень, трепанації черепа і введення подразного біополярного 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-центральному напрямку. Okremi trasy занурення мікроелектродів були відда-

лені одна від одної на 500 мк. Після закінчення досліду тонку частину мікроелектрода відрізали і залишали в спинному мозку, а досліджуваний сегмент мозку виділяли і занурювали в 10%-ний розчин формаліну для фіксації. Шлях занурення електрода в спинний мозок визначався на гістологічних зразках. До аналізу електричної активності входило визначення амплітуди, фази та латентності реакції через окремі інтервали від початку подразнення ядра. На основі одержаних даних при аналізі електричної активності спинного мозку будували схематичні карти розподілу її через 6, 8, 20 мсек від початку подразнення червоного ядра. Місця розташування визначали порівнянням схематичних карт розподілу фокусів електричної активності і схематичних карт цитоархітектонічної будови VII поперекового сегмента спинного мозку, одержаних Рекседом [12].

Дальші відведення реакцій з окремих клітин спинного мозку здійснювались мікроелектродами, заповненими 3 *M* розчином NaCl або 0,6 *M* розчином K₂SO₄ за загальноприйнятою методикою. Діаметр кінчика таких мікроелектродів становив 0,5 мк, а опір не перевищував 30 мегом.

Результати досліджень

На рис. 1 представлени узагальнені схеми чотирьох максимальних фокусів спінальної активності, виникнення яких тісно пов'язано з можливою морфологічною організацією спінального відділу руброспіналь-

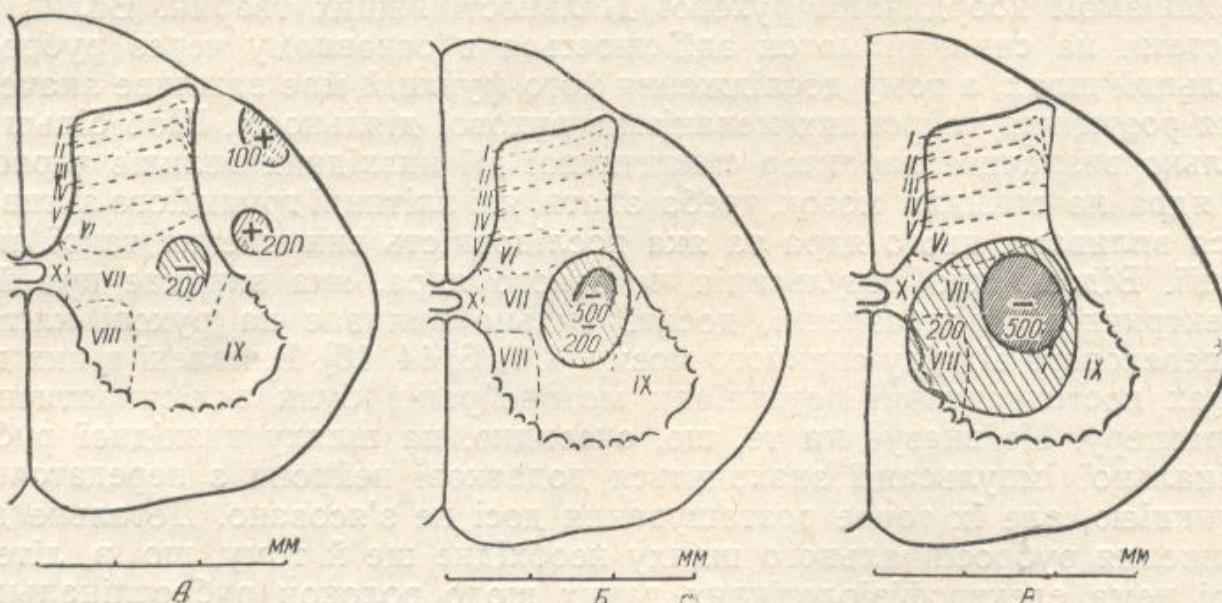


Рис. 1. Узагальнені схеми розподілу електричної активності по поперечнику спинного мозку при подразненні червоного ядра:
 А — через 6 мсек від початку подразнення ядра, Б — через 8 мсек, В — через 20 мсек.

ної системи. В найкоротший інтервал (через 6 мсек) виявляються два виражених фокуси позитивності в боковому стовпі спинного мозку, один з яких розташований у його дорсальній частині, а другий зміщений вентро-медіально (рис. 1, A).

При порівнянні одержаного розподілу позитивності з морфологічними дослідженнями низхідної дегенерації аксонів клітин червоного ядра при його порушенні виявляється, що перший фокус позитивності добре збігається з положенням руброспінального тракту [8, 9, 16]. Другий фокус позитивності можливо пов'язаний з дифузним розташуванням у цій ділянці певної частини волокон руброспінального тракту, або з результатом деякої активації ретикулоспінального шляху внаслідок одночасного подразнення ретикулярної формaciї середнього мозку.

В наведених фокусах нами було проведено мікроелектродне дослідження окремих волокон руброспінального тракту. Слід зазначити, що для мікроелектродної реєстрації потенціалів дії від окремих волокон слід готувати жорсткі мікроелектроди, щоб довжина тонкої частини у них не перевищувала 2 мм. Амплітуда зафікованих потенціалів дії

більшості волокон коли-
60 мв. Латентний період
передньому 4,7 мсек.

На рис. 2 наведені ре-
ту, зареєстровані на різних
Потенціали дії волокна А.
Латентний період їх ста-
а тривалість — близько 1
но з рис. 2, це волокно
відтворювало частоту, з
нювали ядро (500/сек).
послідовно виникаючих
щодо нульової лінії пов'ї-
в цьому досліді викорис-
лювач змінного струму:
ною часу. Швидкість на-
дення в цьому волокні

Рис. 2. Потенціали дії вороного тракту, викликані червоного яда.

Глибина розташування волокна на $B - 400 \text{ мк}$, волокна $B - 140 \text{ мк}$ здійснювали поодинокими стисненнями при частоті слідування в середньому 10 Гц . Інтенсивність реакції волокна $A - 2,7$, $7,8 \text{ мсек}$, волокна $B - 12,0 \text{ мсек}$. Відповідь на центральні елементи дії волокна $A - 15,0$, $17,3 \text{ мв}$, волокна $B - 20,0 \text{ мв}$, меню реєструється потенціал дії спинного мозку.

блізко 85 м/сек (відстань

Потенціали дії волокон від інших волокон, при цьому в новому виникала дещо вість, очевидно, пов'язана з наптичним збудженням к

Значно повільніше при
глибині 1500 мк (В). Як
ло частоту подразнення,
значно зменшена щодо а-
амплітуди можна пояснити
док збігу дального подра-
зникаю попереднім пото-
по цьому волокну становищем

Наступним за часом
що добре виявляється через
Цей фокус чітко виникає
подразнень і був відсутній

Як видно із схеми, частиною VII шару за Роморфологічні дослідження в цій ділянці знаходяться закінчуються аксоні кліті міну від розташування астеми, локалізація проміщена помітно вентральні

атрода
мали і
вода в
еності
чи від
актив-
жк від
нянням
цито-
Рексе-

з мік-
шагаль-
з опір

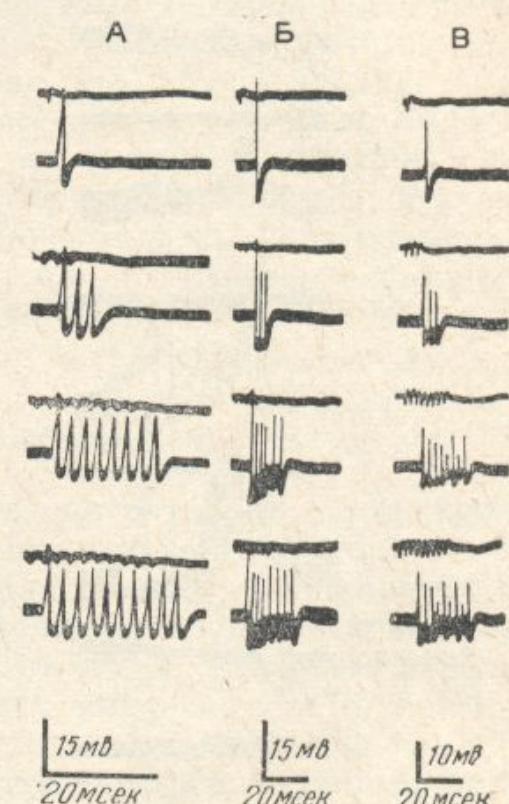
ельних
мож-
спіналь-

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



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

Потенціали дії волокна Б 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 транссинаптичним 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 дального подразнення з фазою рефрактерності волокна, викликаною 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, Б) 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 аксони 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 дослідів

дах був зареєстрований на глибині 2,4—2,6 мм від дорсальної поверхні в VII поперековому сегменті спинного мозку. Латентність фокальних потенціалів, відведених із зазначеного фокуса активності, становила 6,4 мсек (5,7—7,6 мсек), а максимум — через 11,5—13,6 мсек.

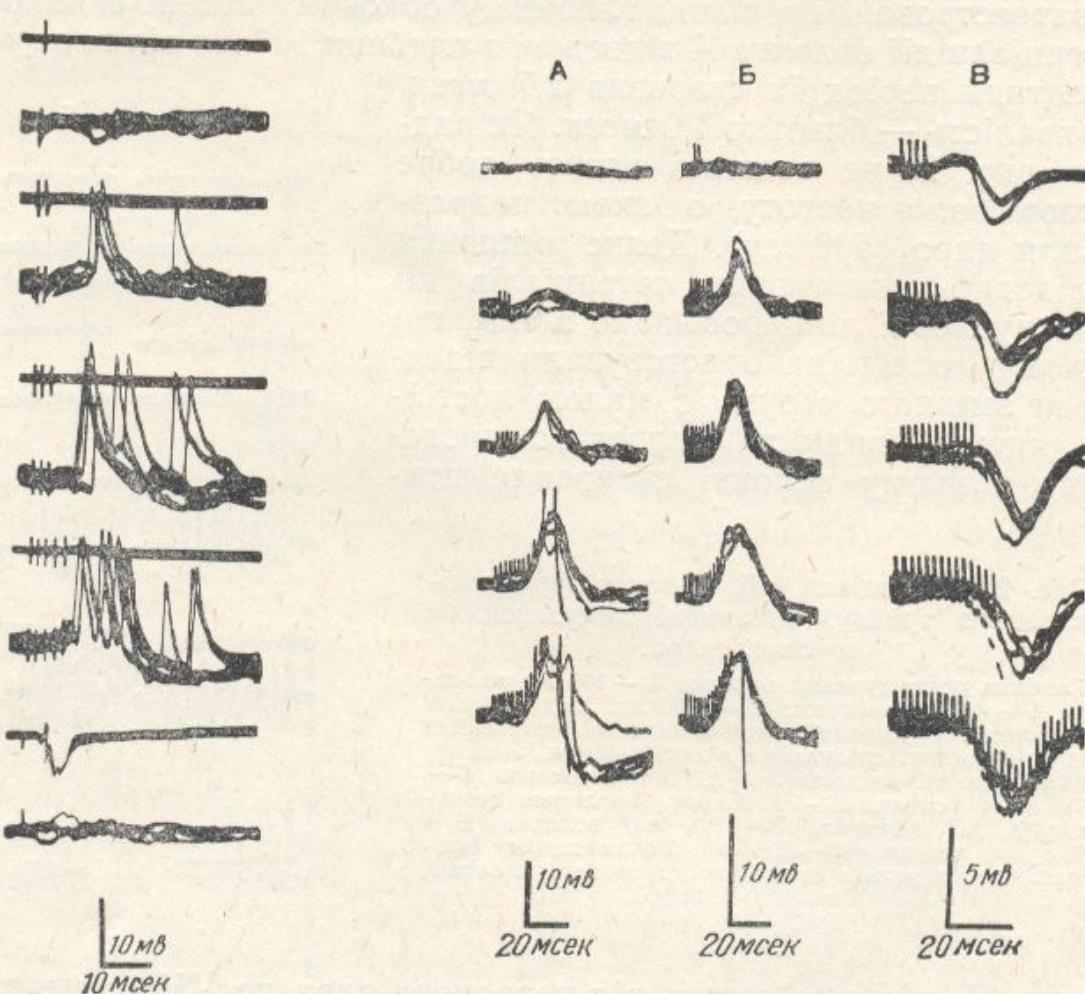


Рис. 3. Потенціали дії проміжного нейрона, викликані подразненням червоного ядра.

Глибина розташування нейрона — 2600 мк. Латентність реакції — 7,0 мсек. Середня амплітуда піків — 20,0 мв. По верхньому променю реєструється потенціал дорсальної поверхні спинного мозку.

Рис. 4. Постсинаптичні реакції мотонейронів поперекового відділу спинного мозку, викликані подразненням червоного ядра.

A і *B* — збуджувальні постсинаптичні по-
тенціали мотонейронів, що переходять у
пік. *B* — гальмівний постсинаптичний по-
тенціал мотонейрона.

Нами проведені мікроелектродні дослідження реакцій окремих промнейронів, розташованих у цьому фокусі. У першу чергу слід відзначити, що ці нейрони активувалися тільки руброспінальними впливами і не відповідали на подразнення периферичних нервів. Латентність їх відповіді коливалась від 5,0 до 13,3 мсек, у середньому становила 9,00 мсек.

На рис. 3 наведено приклад відповіді одного з нейронів, зареєстрований в цьому фокусі на глибині 2600 мк. Як видно з рисунка, латентність його відповіді становила 7,0 мсек, а частота потенціалів дії підвищувалась при збільшенні кількості стимулів в серії подразнень. Остання осцилограмма зареєстрована при подразненні p. tibialis communis.

Якщо простежити характер зміни фокальних потенціалів через 20 мсек від початку подразнення ядра, то виявляється деяке збільшення фокуса електронегативності в ділянці VII шару, значне поширення його на проміжну речовину сірої речовини та у вентральний ріг спинного мозку — місце розташування рухових клітин (рис. 1.В).

Обзор

Проведені досліди спинного мозку руброспіника є в руброспінальних нейронів. Перший фокус тині бокового стовпа спіщенням руброспінально-

Доцільно зазначити розташування руброспінальної системи у спинному мозку при стовпі його, де розміщені разні моторні кори. Ясноюється утворенням джлення по волокнах до утворюється внаслідок кінчиком мікроелектрода.

На представлених у тивності видно, що латєвається з поверхнею бодосить поверхневе розташування. Про таке розташування потенціали дії окремих спинного мозку. Одержані гічних досліджень Ферх зміщається до поверхні

Другий фокус позитивного. Виникнення позитиву з розташуванням у цій тракту, або з частковою

Як показують морфперековому відділі спинних відділах. Тому може розташована в дорсо-лат.

поверхні
них по-
новила

Реєстрація постсинаптичних потенціалів окремих мотонейронів по-перекового 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 досліди впевнено показують, що активації мотонейронів спинного мозку руброспінальними впливами передує активність, 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 дослідах 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 формaciї 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 формaciї середнього мозку з спинним мозком. Такий зв'язок може відбуватися лише через ретикулярну формaciю мосту та довгастого мозку. Крім того, положення другого фокуса позитивності не збігається з розташуванням ретикулоспінального тракту в спинному мозку. Численними морфологічними дослідженнями, проведеними Папецом [10], Пітцом, Рінвік [13] та Бродалом [1], встановлено, що ретроградне переродження в ретикулярній формaciї стовбура мозку спостерігається лише після перерізання вентро-латеральної частини спинного мозку. Мані 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 формaciї 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 Помпеля 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 сумації впливів не менш як двох стимулів, то це цілком узгоджується з можливістю моносинаптичної активації цих нейронів. Латентності реакцій окремих проміжних нейронів, відведеніх 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 дозволяють групи відповідальні за передачу інтернейронів латеральної

В наших дослідах не тивувались червоним ядром VII шару.

На наявність проміжних зуто також і дані внутрішнього відділу спинного мотонейронів у відповідь на латентний період. Таку відповідь з даних швидкості проведення тентних періодів розрядів тичної затримки передачи латентності ПСП вказує на того тракту на мотонейронів інтернейронів. Також у проміжній зоні сірої речовини відомо, що серед мотонейронів Інколи ж реєструвались (7,0 мсек), яка цілком поєднується на у цьому ланцюжку (Ліннелл, 1960).

Викладені дані свідчать про способом група інтернейронів відповідних інтернейронів, що системи на мотонейронів і в пірамідній системі [2], спінальні та пірамідні проміжних нейронів, то під час цієї впливів цих систем відбувається. Але щоб зробити таку можливість наявності конкретичних проміжних нейронів.

1. Досліджували поєднання електричному подразненню лу фокальних електричних потенціалів спинного мозку.

2. Самим раннім за позитивності, що знаходить фокус збігається з руброспінального тракту, першого.

3. Наступним за часом у латеральній частині сірої речовини з розташуваннямся руброспінальними впливами.

4. Значне поширенням чого мозку пов'язане з інтернейронах.

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 відповідальні за передачу тонічних впливів на мотонейрони, а інтернейрони латеральної групи передають фазні впливи на них.

В наших дослідах 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 поперекового 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 центральному 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 проміжного у цьому ланцюжку (дисинаптичний зв'язок).

Викладені дані свідчать про те, що виявлено 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 центральній ріг спинного мозку пов'язане з послідовно виникаючою активністю в рухових нейронах.

5. При мікроелектродному дослідженні фокусів активності в боковому стовпі були зареєстровані потенціали дії окремих волокон руброспінального 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. Rinck E. a. Walberg F.—J. Comp. Neurol., 1963, 120, 393.
14. Sasaki A., Namikawa A. a. Hashimoto 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 лумбального 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 центрально и медиально от первого. Обсуждается возможная причина возникновения этого фокуса. Проведенные микроэлектродные отведения реакций отдельных волокон из этих фокусов обнаружили, что частота возникновения потенциалов очень четко отвечает

частоте раздражения красного ядра 7,0 мсек.

Следующей по времени части VII слоя (рис. 1, б). 2,6 мм. Как показали морфологические исследования, эти области расположены интэрнейронами. Частота активности реакций отдельных волокон из этого фокуса, совпадает с латентным периодом 9,00 мсек (5,0—13,3 мсек). Начала раздражения ядра в части VII слоя по Рекседу, и в передний рог спинного мозга.

Исследованы постсинаптические мозга, вызываемые раздражениями мотонейронов составляют — 11,5 мсек. Сравнение с дорсальной части VII слоя (рис. 1, в). 2,6 мм. Как показали морфологические исследования, эти области расположены интэрнейронами. Частота активности реакций отдельных волокон из этого фокуса, совпадает с латентным периодом 9,00 мсек (5,0—13,3 мсек). Начала раздражения ядра в части VII слоя по Рекседу, и в передний рог спинного мозга.

Обнаруженная группа специализированных нейронов, находящихся на мотонейронах.

Чтобы решить вопрос, почему эти реакции ограничиваются только на мотонейронах, необходимо исследовать цитохимических промежуточных нейронах.

Sequence Neuro

Laboratory of
Institute of

The spatial distribution of the red nucleus was studied. The first activity connected with activity of the red nucleus appeared 6 msec after stimulation. The second one appeared 8 msec after stimulation. The third one appeared 20 msec after stimulation. The spatial distribution of the red nucleus was studied. The first activity connected with activity of the red nucleus appeared 6 msec after stimulation. The second one appeared 8 msec after stimulation. The third one appeared 20 msec after stimulation.

At 8 msec after stimulation, two foci of positive activity were observed in the dorsal part of the grey matter in the lumbar enlargement. These foci correspond to the position of the rubrospinal tract, indicated by morphological studies. At 20 msec after stimulation, a third focus of activity was observed in the ventral part of the grey matter, more centrally and medially than the first one. This focus corresponds to the position of the corticospinal tract, indicated by morphological studies. The frequency of appearance of potentials in these foci corresponds to the frequency of stimulation (500/sec).

Data are presented on the frequency of appearance of potentials in the interneurones and motoneurones.

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 лумбального отдела спинного мозга, вызываемые раздражением красного ядра. Латентный период ВПСП флексорных мотонейронов составлял в среднем 10,10 мсек, а ТПСП экстензорных мотонейронов — 11,5 мсек. Сравнение скорости первого 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 recording. 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 interneurones and motoneurones.

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