

Э. Э. СИМОНЯН, А. А. ОГАНИСЯН

## ХАРАКТЕР ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ АФФЕРЕНТОВ ЗАДНИХ СТОЛБОВ И СПИНОЦЕРВИКАЛЬНОГО ТРАКТА В КОРКОВОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВЕ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ КОШЕК

Хорошо известно, что афферентные нервные волокна задних конечностей проецируются в кору головного мозга и активируют ее с короткой латентностью посредством двух сенсорных трактов: задних столбов (ЗС) и спиноцervикального тракта (СЦТ). Согласно анатомическим и физиологическим исследованиям многих авторов, имеются существенные различия в снабжении коры мозга сенсорной информацией упомянутыми трактами. Установлено, что через ЗС проецируются в кору мозга от задних конечностей низкопороговые кожные и суставные афферентные волокна [2, 4, 7—9, 11, 14]. Представительство веретенных и сухожильных рецепторов от задних конечностей в соматосензорной коре не всеми признается [3, 15]. Подробные сведения о функциональной организации ЗС и СЦТ можно найти в книге Оганисяна [1].

На уровне таламуса проекции ЗС и СЦТ для задних конечностей характеризуются значительной конвергенцией. Многие релейные нейроны в вентральном постериолатеральном ядре таламуса активируются как через ЗС, так и СЦТ [2]. Проекция этих трактов для задних конечностей на уровне коры недостаточно изучены. Целью данной работы является изучение характера взаимодействия афферентных импульсов, идущих в кору больших полушарий головного мозга от задних конечностей через ЗС и СЦТ.

*Методика.* Работа выполнена на 25 кошках, наркотизированных этаминалом натрия (40 мг/кг) и обездвиженных тубокурарином, в условиях искусственного дыхания. Спинной мозг вскрывался в области средних и нижних грудных сегментов, ЗС и СЦТ осторожным движением вылущивались на протяжении около 6 см. Для приготовления полоски из ЗС последние перерезали ножницами на уровне последнего грудного сегмента, затем, захватив пинцетом проксимальный конец перерезанных ЗС, вынимали их из спинного мозга. Таким же образом вылущивали дорзальную часть латеральных столбов, в которых проходит СЦТ. Диаметр полоски ЗС у крупных кошек равнялся 2 мм, СЦТ—1 мм.

В наших опытах анатомической границей между ЗС и СЦТ служили: кровеносные сосуды, локализованные между этими трактами; линия вхождения задних корешков в спинной мозг и исчезновение возвышенности в дорзолатеральной части мозга, где ЗС переходят в дорзолатеральные столбы. Кроме этих анатомических ориентиров, точность вылущивания определялась методом антидромного раздражения: антидромное раздражение ЗС, как правило, вызывало появление токов действия в кожном нерве голени—

в п. suralis; при антидромном раздражении СЦТ в упомянутом нерве токи действия отсутствовали.

Свободные проксимальные концы полосок ЗС и СЦТ раздражались биполярно серебряными электродами; вызванные потенциалы регистрировались монополярно в соматосензорной проекции задних конечностей, индифферентный электрод вводился в кость черепа. Ответы усреднялись путем наложения 8 пробегов луча катодного осциллографа. Длительность стимулов равнялась 0,05—0,1 мсек, интенсивность их изменялась в широких пределах в зависимости от конкретных задач исследования. Температура животных поддерживалась в пределах нормы, полоски ЗС и СЦТ и нетронутая часть спинного мозга заливались теплым минеральным маслом.

**Результаты.** Для изучения характера взаимодействия афферентов ЗС и СЦТ в корковом представительстве задних конечностей применялся метод сочетанного раздражения: ответ коры на раздражение одного из трактов тестировался в различные интервалы времени после кондиционирующего раздражения афферентов другого тракта. На рис. 1 приведены результаты одного из опытов; потенциалы отводились от точки с координатами: 5 мм латерально от средней линии и 5 мм кзади от крестовидной борозды. В этой точке проекции задних конечностей кондиционирующее раздражение афферентов СЦТ вызывает лишь умеренное угнете-

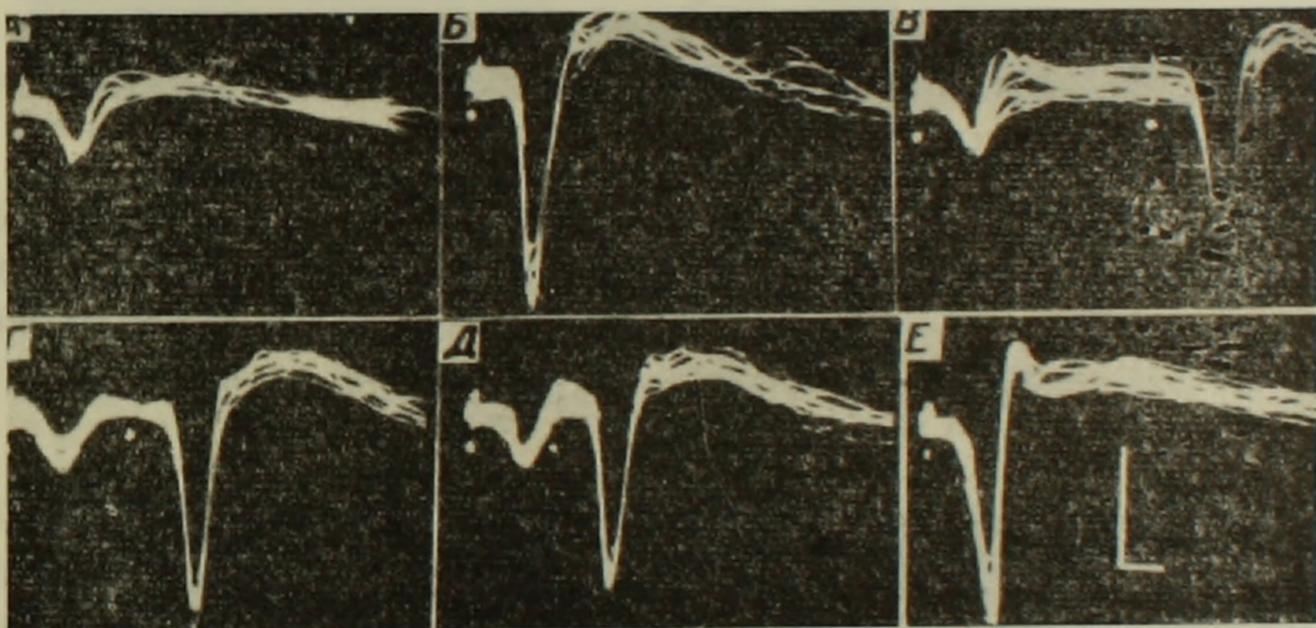


Рис. 1. Вызванные потенциалы коры при раздражении задних столбов (ЗС) и спиноцервикального тракта (СЦТ). А—ответы коры на раздражение СЦТ, Б—на раздражение ЗС, В—интервал между стимулами 50 мсек, Г—25 мсек, Д—17 мсек, Е—совпадение стимулов. Калибровка: 100 мкв, 10 мсек. Точки—момент раздражения.

ние корковых ответов на раздражение афферентов ЗС. При интервале между кондиционирующим и тестирующим стимулами, равном 50 мсек, ответы коры на раздражение ЗС не угнетаются (осц. В). Уменьшение интервала между стимулами до 25 мсек приводит к депрессии ответов лишь на 20% (осц. Д); при нулевом интервале амплитуда общего ответа (осц. Е) почти равна амплитуде ответов, вызванных раздражением афферентов ЗС (осц. Б).

При обратном порядке раздражения полосок, т. е. когда кондиционирующий стимул прикладывается к афферентам ЗС и тестируются ответы на раздражение афферентов СЦТ, наблюдается сильное угнетение

(рис. 2). Например, в точке корковой проекции задних конечностей с координатами 2 мм латерально от средней линии и 1 мм кзади от крестовидной борозды кондиционирующее раздражение афферентов ЗС резко угнетает ответы коры, вызываемые тестирующим раздражением афферентов СЦТ. В интервале между стимулами 50 мсек предварительное раздражение афферентов ЗС угнетает ответы, вызванные раздражением афферентов СЦТ, на 80% (осц. В). Как правило, чем короче интервал между стимулами, тем больше угнетаются ответы на раздражение полоски СЦТ; при совпадении стимулов наблюдается полная депрессия, при которой один ответ полностью уничтожает другой (осц. Е).



Рис. 2. Влияние кондиционирующего раздражения афферентов ЗС на ответы коры, вызванные пробным раздражением афферентов СЦТ. А—ответы коры на раздражение ЗС, Б—на раздражение СЦТ, В—при интервале 50 мсек, Г—20 мсек, Д—5 мсек, Е—2 мсек. Точки—стимулы. Калибровка: 100 мкв и 10 мсек.

На рис. 3 показано взаимодействие афферентов ЗС и СЦТ при интервале между стимулами в 50 мсек в ядерной зоне проекции задних конечностей. Координаты отведения: 3 мм латерально от средней линии и 2 мм кзади от крестовидной борозды. Видна полная депрессия ответов

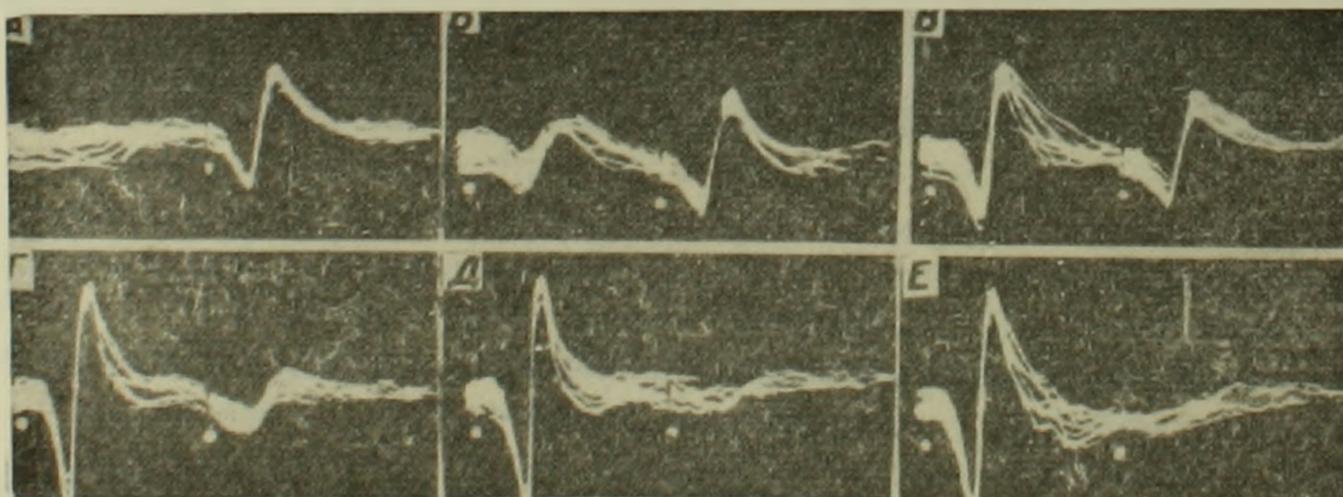


Рис. 3. Взаимодействие афферентов ЗС и СЦТ при постоянном интервале между стимулами, равном 50 мсек. А—ответы коры на раздражение СЦТ, Б—включается кондиционирующее раздражение ЗС. Интенсивность раздражения для СЦТ максимальная — 6 в. В—Е—ответы на раздражение тестируются в интервале 50 мсек после кондиционирующего раздражения ЗС. С интенсивностью стимулов—2; 4,2; 7,2 и 10 порогов. Точки—стимулы. Калибровка: 100 мкв и 10 мсек.

на раздражение афферентов СЦТ после кондиционирующего раздражения афферентов ЗС интенсивностью стимула в 7 порогов (осц. Д). Очевидно, предварительное раздражение афферентов ЗС активирует почти

все нейроны в данном проекционном пункте коры и поэтому последующее раздражение афферентов СЦТ оказывается неэффективным. Такое объяснение, однако, только отчасти является правильным. Афференты ЗС угнетают ответы коры на раздражение афферентов СЦТ не только благодаря рефрактерности центральных нейронов проекционной области; имеется и другой путь депрессии, о чем свидетельствуют записи, представленные на рис. 4. В этом опыте первоначально раздражались аф-

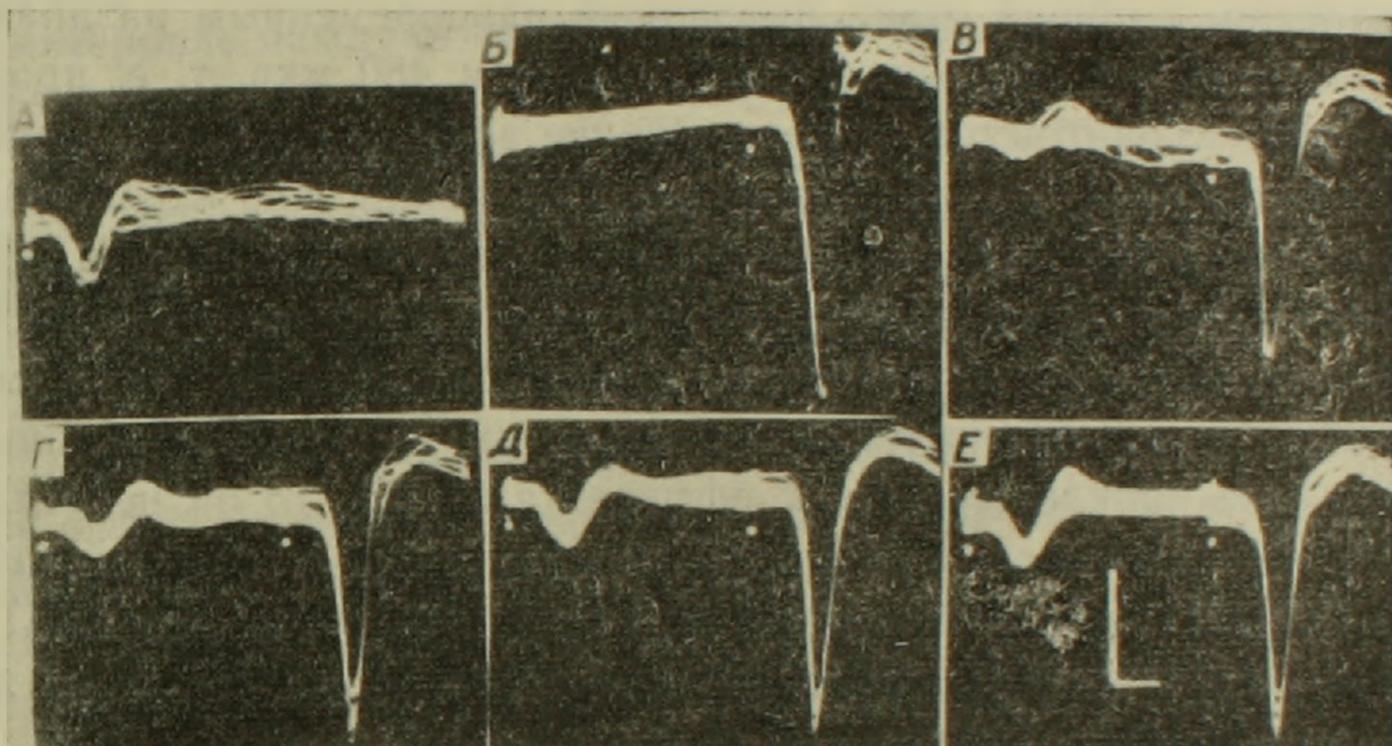


Рис. 4. Выраженное тормозящее влияние кондиционирующего раздражения афферентов ЗС на ответы коры, вызванные тестирующим раздражением афферентов СЦТ. А—ответ коры на раздражение СЦТ при максимальном стимуле—6 в. Б—Е—спереди ответы на раздражение ЗС, интенсивность стимулов—1; 2; 4; 7; 9,5 порога. Показана полная депрессия ответов на пробное раздражение СЦТ. Точки — стимулы. Калибровка: 100 мкв и 10 мсек.

ференты СЦТ и в интервале 50 мсек тестировались корковые ответы, вызванные раздражением ЗС. Как видно из записей, возникает небольшой тормозной эффект, который наступает при стимулах, превышающих порог в 2 раза (осц. В). Увеличение интенсивности раздражения полоски до 10 порогов не усиливает депрессию ответов (осц. Г, Д, Е), несмотря на значительное увеличение амплитуды корковых ответов, вызванных раздражением СЦТ. По-видимому, высокопороговые афференты СЦТ не способны тормозить корковые ответы, вызванные раздражением афферентов ЗС; такой способностью обладают только низкопороговые афференты этого тракта. Депрессия ответов (осц. В), вероятно, связана с рефрактерностью, вызванной низкопороговыми афферентами СЦТ.

В некоторых опытах была обнаружена разница в характере взаимодействия афферентов изучаемых нами трактов в зависимости от места отведения ответов: оказалось, что в периферической зоне проекции взаимные влияния афферентов ЗС и СЦТ выражены слабее, чем в ядерной зоне. Так, например, в одном из опытов в точке коры с координатами 6 мм латерально от средней линии и 3 мм кзади от крестовидной борозды раздражение афферентов ЗС и СЦТ вызывало ответы в коре с амплитудой 300 и 150 мкв соответственно; при одновременном же раздражении

общий ответ имел амплитуду 400 мкв, что лишь на 20% меньше суммы ответов, вызванных раздражением афферентов этих трактов порознь. Однако в большей части опытов разница между ядерной зоной и периферией отсутствовала; в обеих зонах предварительное раздражение афферентов ЗС тормозило ответы коры на тестирующее раздражение афферентов СЦТ. Так, например, в точке с координатами 8 мм латерально от средней линии и 4 мм кзади от крестовидной борозды амплитуда корковых ответов на раздражение ЗС и СЦТ была равна 480 и 450 мкв соответственно, а общий ответ, вызванный одновременным раздражением афферентов обоих трактов, оказался равным 480 мкв, т. е. произошла полная депрессия ответов на раздражение афферентов СЦТ. Наши многочисленные измерения величин ответов выявили тормозящее влияние афферентов ЗС на корковые ответы, вызванные раздражением афферентов СЦТ по всей поверхности проекции коры для задних конечностей.

Что касается характера взаимодействия афферентов изучаемых нами трактов в периферической зоне проекции, когда кондиционирующее раздражение прикладывается к афферентам СЦТ, то он не отличается от того, что имеет место в ядерной зоне. Например, в передней латеральной извилине кондиционирующее раздражение афферентов СЦТ почти не тормозит или же вызывает слабое торможение ответов коры, вызванных тестирующим раздражением афферентов ЗС.

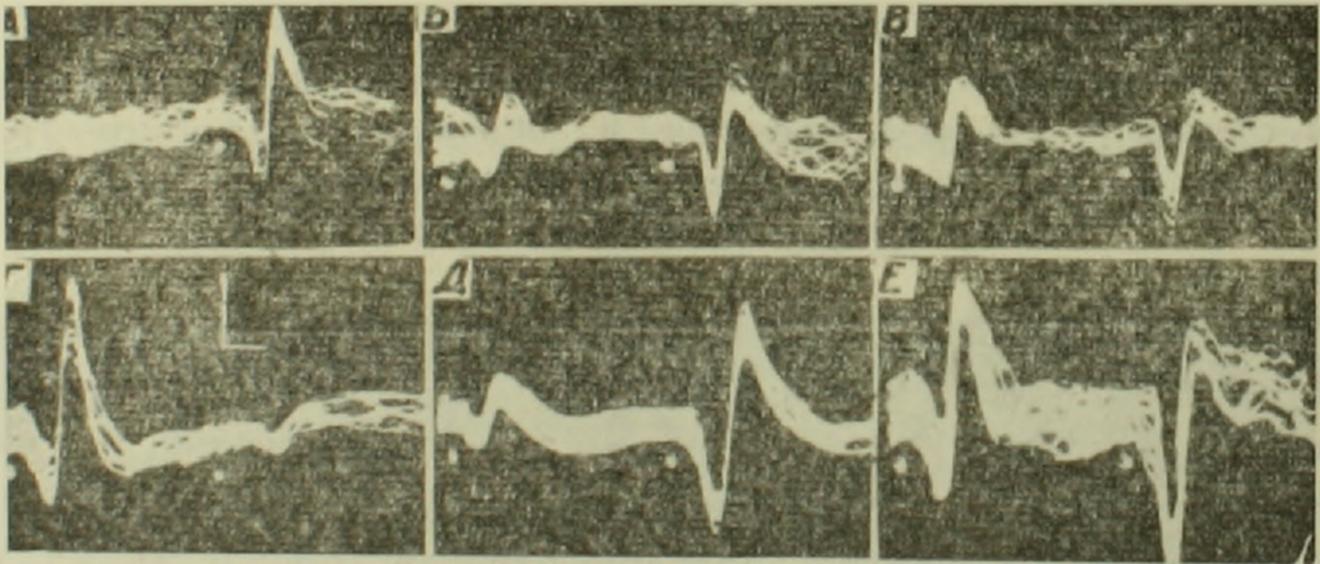


Рис. 5. Феномены рефрактерности и истинного торможения при парном раздражении одних ЗС или ЗС и СЦТ. А—вызванные потенциалы коры на раздражение проксимального участка полоски ЗС; Б и В—то же, но после кондиционирующего раздражения дистального участка полоски ЗС, с интенсивностью стимула 4 и 7 порогов; Г—ответы коры, вызванные раздражением СЦТ, тестируются после кондиционирующего раздражения ЗС (показано тормозное действие ЗС); Д—ответы коры, вызванные раздражением ЗС, тестируются после кондиционирующего раздражения СЦТ (показано отсутствие тормозного эффекта); Е—ответы коры, вызванные раздражением проксимального участка полоски ЗС (запись справа), почти не тормозятся при раздражении дистального участка той же полоски.

Везде интервал между стимулами—50 мсек. Калибровка: 100 мкв и 10 мсек.

Возникает вопрос о природе депрессии, оказываемой кондиционирующим раздражением афферентов ЗС на корковые ответы, вызванные тестирующим раздражением афферентов СЦТ. Можно предложить два

объяснения: или депрессия выражает окклюзию и связана с рефрактерностью, или она основана на истинном торможении. Для выяснения значения окклюзии (рефрактерности) в возникновении депрессии в специальных опытах полоску ЗС раздражали в двух точках на расстоянии 3 см друг от друга. Как показано на рис. 5, кондиционирующее раздражение дистального участка полоски ЗС при интервале между стимулами в 50 мсек тормозит корковые ответы, вызванные раздражением проксимального участка той же полоски,  $\approx$  на 30% (осц. Б, В). Отсюда следует, что в интервале между стимулами в 50 мсек нейроны в корковой проекции ЗС находятся в состоянии умеренной рефрактерности, что и обуславливает небольшую депрессию ответов. Сравнивая осциллограммы Г, Д с Е, Б, В, можно видеть, что при таком же интервале предварительное раздражение полоски ЗС почти полностью тормозит корковые ответы на раздражение полоски СЦТ (осц. Г); предварительное раздражение полоски СЦТ не тормозит корковые ответы на раздражение полоски ЗС. Отсюда следует, что угнетающее влияние кондиционирующего раздражения афферентов ЗС основано не только на феномене рефрактерности, но и на истинном торможении.

*Обсуждение.* В данной работе мы задались целью выяснить характер взаимодействия афферентов ЗС и СЦТ в корковом представительстве задних конечностей у кошек. Изучая цикл восстановления возбудимости, мы видели, что кондиционирующее раздражение афферентов ЗС резко тормозит корковые ответы на раздражение афферентов СЦТ, чего не наблюдается при обратном порядке раздражения. На этом основании мы допускаем два типа взаимодействия в проекции ЗС и СЦТ в коре: окклюзию и торможение. Есть основание предполагать, что тормозящее действие афферентов ЗС на корковые ответы, вызванные раздражением афферентов СЦТ, связано с наличием в задних столбах афферентных волокон от тормозных зон кожи. Исследуя ответы сенсорной коры на слабое механическое раздражение кожи, Маунткасл [12] выявил реципрокные отношения между различными участками кожи предплечья: раздражение кожи, покрывающей сгибатели, вызывало разряды корковых нейронов, раздражение же кожи, покрывающей разгибатели, вызывало торможение разрядов этих нейронов и возбуждение других нейронов. Мы думаем, что афферентные волокна от тормозных зон кожи проецируются в сенсорную кору в основном через ЗС и тормозят корковые ответы на раздражение афферентов СЦТ. Возможно, тормозящее влияние кондиционирующего раздражения афферентов ЗС отчасти обусловлено рефрактерностью: нейроны, активированные афферентами ЗС, впадают в состояние рефрактерности и вследствие этого не отвечают на тестирующие стимулы, приложенные к афферентам СЦТ.

Известно, что если данный афферентный путь или его центральная проекция приведены в активное состояние, то дополнительное активирование вызывает окклюзию ответов. Окклюзия основана на конвергенции двух и более возбуждающих влияний на нейронах. Уменьшение общего ответа, вызванного одновременным раздражением афферентов

обоих трактов, можно рассматривать как доказательство конвергенции в корковой проекции этих трактов. В соответствии с этим можно считать, что нейроны, активированные предварительным раздражением афферентов ЗС, рефрактерны к афферентам СЦТ и наоборот. В наших опытах общий ответ, вызванный одновременным раздражением ЗС и СЦТ, был меньше, чем сумма ответов, вызванных раздражением этих трактов порознь, что свидетельствует о конвергенции афферентов трактов на нейронах корковой проекции. Несмотря на это, у нас нет достаточных оснований считать окклюзию основной причиной депрессии корковых ответов. Если бы взаимодействие афферентов ЗС и СЦТ в сенсорной проекции задних конечностей носило характер только окклюзии, т. е. было бы основано только на рефрактерности, то порядок раздражения афферентов этих трактов не имел бы никакого значения для конечного эффекта. В действительности же конечный результат сочетанного раздражения в очень большой степени зависит от того, какой тракт раздражается первым и какой—вторым. Как было показано, предварительное раздражение афферентов СЦТ оказывает лишь небольшое тормозное влияние на корковые ответы, вызванные тестирующим раздражением афферентов ЗС, тогда как предварительное раздражение афферентов ЗС полностью тормозит корковые ответы, вызванные тестирующим раздражением афферентов СЦТ.

В литературе имеется указание, что кондиционирующее раздражение ЗС тормозит корковые ответы на раздражение нервов передних конечностей, а такое же раздражение дорзолатерального столба, в котором проходит СЦТ, не тормозит ответы, вызванные раздражением нервов тех же конечностей [19]. Отсюда следует, что заднестолбовые афференты оказывают тормозящее влияние, распространяемое широко; этим влиянием охватываются не только проекция СЦТ, но и таковая передних конечностей. ЗС, по-видимому, являются основным сенсорным трактом, посредством которого осуществляется афферентное торможение.

Депрессия корковых ответов, вызванных раздражением СЦТ, наблюдаемая после кондиционирующего раздражения афферентов ЗС, может быть следствием не только окклюзии, но и истинного торможения. В связи с этим можно утверждать, что представление об окклюзии может правильно отражать процесс конвергенции в том случае, если конвергирующие афференты по своей природе являются возбуждающими. Если в одном из конвергирующих трактов имеются тормозящие волокна, величина депрессии не может быть мерилom конвергенции, ибо в подобных случаях величина вызванных потенциалов коры определяется не только количеством общих для обоих трактов нейронов в их корковой проекции, но и величиной тормозящей конвергенции.

Как показали наши опыты, после кондиционирующего раздражения афферентов СЦТ корковые ответы, вызванные раздражением афферентов ЗС, уменьшаются незначительно. Эта небольшая депрессия, возможно, является реакцией типа окклюзии, т. е. связана с тем, что в корковом представительстве задних конечностей афференты ЗС и СЦТ конверги-

руют на одних и тех же нейронах. В литературе имеется указание о конвергенции на уровне таламуса афферентов ЗС, СЦТ и кожных нервов передних конечностей [2]. Конвергенцию афферентов ЗС и СЦТ мы видим и на уровне коры.

Для понимания физиологического значения конвергенции афферентов ЗС и СЦТ на корковом уровне необходимо учитывать данные о функции этих трактов. Известно, что низкопороговые суставные афференты задних конечностей, играющие роль в возникновении чувства положения, движения и направления движения, проецируются в кору мозга через ЗС; медленно адаптирующиеся суставные афференты, ответственные за возникновение боли, не вступают в ЗС. Афференты, проводящие чувства давления, идут в кору мозга через СЦТ, чувства вибрации и прикосновения—идут в кору мозга в составе обоих трактов [5, 6, 13, 16]. В корковой проекции конвергенция существует, по-видимому, для высокопороговых афферентов, ответственных за возникновение чувства давления и боли; конвергенции нет для низкопороговых афферентов, ответственных за возникновение чувства прикосновения и положения суставов. В наших опытах субмаксимальное раздражение (2—3 порога) афферентов ЗС не вызывало депрессии ответов коры, вызванных раздражением афферентов СЦТ, или же вызывало слабую депрессию. Этот факт, описание которого будет дано в следующем сообщении, проливает свет на физиологическое значение конвергенции афферентов ЗС и СЦТ в корковой проекции задних конечностей.

Резюмируя изложенное, можно прийти к следующему заключению. Кондиционирующее раздражение афферентов ЗС вызывает депрессию корковых ответов на раздражение афферентов СЦТ. При интервале между стимулами в 50 мсек депрессия выражена слабо, с уменьшением его депрессия усиливается; при нулевом интервале между стимулами один ответ почти полностью уничтожает другой. Депрессия наблюдается не только в ядерной зоне проекции, но и в периферической зоне.

Кондиционирующее раздражение афферентов СЦТ вызывает слабую депрессию корковых ответов на тестирующее раздражение афферентов ЗС. Характер реакции одинаков как в ядерной зоне проекции, так и в ее периферической зоне. Афференты ЗС вызывают депрессию ответов, вызванных раздражением СЦТ, посредством двух механизмов: окклюзии и торможения. Высказывается предположение, что угнетающее влияние афферентов ЗС на корковые ответы, вызванные раздражением СЦТ, отчасти связано с наличием в ЗС афферентных волокон от тормозных зон кожи. Задние столбы, вероятно, являются основным сенсорным трактом для осуществления афферентного торможения.

Наличие конвергенции в корковом представительстве задних конечностей, по-видимому, имеет важное физиологическое значение: можно думать, что благодаря ей обеспечивается взаимозаменяемость ЗС и СЦТ в случае повреждения одного из этих сенсорных трактов.

Է. Է. ՍԻՄՈՆՅԱՆ, Ա. Ա. ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ

ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ԵՏԻՆ ՍՅՈՒՆԵՐՈՒՄ ԵՎ ՍՊԻՆՈՑԵՐՎԻԿԱԼ ՏՐԱԿՏՈՒՄ  
ԵՏԻՆ ՎԵՐՋԱՎՈՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻՑ ԳԼԵՈՒՂԵՂԻ ԿԵՂԵՎԸ ԳՆԱՑՈՂ  
ՉԳԱՑՈՂ ՆԵՐՎԱԹԵԼԵՐԻ ՓՈՆԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ԲՆՈՒՅԹԸ

## Ա մ փ ո փ ու մ

Կատունների վրա սուր փորձում կրծքային ողերի սահմաններում, ողնուղեղի ետին սյուները և սպինոցերվիկալ ուղին 4—6 սմ երկարությամբ մեկուսացնելուց հետո, նրանց ազատ ծայրամասերը ենթարկվել են էլեկտրական գրգռման, որոշ հաջորդականությամբ: Փորձերը ցույց տվին, որ եթե սկզբում գրգռել ետին սյուները, հետո սպինոցերվիկալ ուղին, ապա վերջինիս գրգռման հետևանքով ուղեղի կեղևում առաջացած պոտենցիալները ուժեղ անկման (դեպրեսիայի) են ենթարկվում: Ուրիշ պատկեր է դիտվում, երբ սկզբում գրգռվում է սպինոցերվիկալ ուղին և հետո ետին սյուները: Այս դեպքում վերջինիս գրգռման հետևանքով ուղեղի կեղևում առաջացած պոտենցիալները թույլ շափով են նվազում:

Վերը նկարագրած երևույթները տեղի ունեն ինչպես զգացող ուղիների կեղևային կենտրոնների կորիզային մասում, այնպես էլ նրանց ծայրամասում:

Ստացված արդյունքները թույլ են տալիս եզրակացնելու, որ ուղեղի կեղևում ողնուղեղի վերոհիշյալ զգացող ուղիների կենտրոնները մասամբ իրար ծածկում են և որ դա կոնվերգենցիայի բնույթ ունի: Կոնվերգենցիայի առկայությունը հավանաբար կարևոր ֆիզիոլոգիական նշանակություն ունի: Մենք ենթադրում ենք, որ կոնվերգենցիայի շնորհիվ ետին սյուները և սպինոցերվիկալ ուղին կարող են իրար փոխարինել, երբ նրանցից մեկը վնասված է:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Оганисян А. А. Электрофизиология проводящих путей спинного мозга, Изд-во «Наука», М., 1970.
2. Andersen P., Andersson S. A., Landgren S. Acta physiol. Scand., v. 68, 72 — 83, 1966.
3. Bourossa C. M., Swett J. E. J. Neurophysiol., v. 30, 515 — 524, 1967.
4. Catalano J. V., Lamarche G. Am. J. Physiol., v. 189, 141 — 144, 1957.
5. Gardner E., Noer R. Am. J. Physiol., v. 168, 437 — 441, 1952.
6. Gardner E., Haddad B. Am. J. Physiol., v. 172, 475 — 486, 1953.
7. Landgren S., Silfvenius H. J. Physiol., v. 200, 353—372, 1969.
8. Lundberg A. in. „Physiology of spinal neurons“, El ssevier, 1964.
9. Mallart A. J. Physiol., v. 196, 337 — 353, 1968.
10. Mc Intyre A. J. Physiol., v. 163, 46 — 60, 1962.
11. Morin F. Am. J. Physiol., v. 183, 245 — 252, 1955.
12. Mountcastle V. B. in: Sensory communication, New York, 1961.
13. Norrsell U., Wolpow E. Acta Physiol. Scand., v. 66, 19 — 33, 1966.
14. Oscarsson O., Rosen J. J. Physiol., v. 169, 924 — 945, 1963.
15. Pompelano O., Swett J. E. Aech. Ital. Biol., v. 100, 342 — 380, 1962.
16. Rugest P. P., Claek F. S. J. Physiol., v. 203, 301—315, 1969.
17. Whitehorn D., Borse R. W., Towe A. H. Expt. Neurol. v. 125, 349 — 364, 1969.