

ФИЗИОЛОГИЯ

Б. А. Арутюнян

Эффект раздражения некоторых ядер экстрапирамидной системы на активность нейронов спинного мозга

(Представлено академиком АН Армянской ССР С. К. Карапетяном 25/II 1966)

Раздражая отдельные ядра экстрапирамидной системы, Пикок, Ходс и др. (^{1, 2}) обнаружили изменения рефлекторных ответов спинного мозга. При этом наблюдалось как облегчение, так и торможение мышечного сокращения, вызванного раздражением коры или периферических нервов. Еще раньше Уоллер (³) заметил у кошек возникновение прогрессирующих движений при раздражении *n. Subthalamicus*. Электрофизиологическим методом Сегундо Малиаро и др. (⁴) исследовали эффекты раздражения стриарной системы (*n. Caudatus L. Putamen, gl. Pallidus*) и установили большей частью облегчающее влияние супраспинальной импульсации на вентральнокорешковые ответы.

В настоящей работе делается попытка исследовать супраспинальные экстрапирамидные влияния на двигательные элементы спинного мозга при помощи микроэлектродной методики. Эффекты на спинномозговые нейроны при раздражении различных ядер экстрапирамидной системы хорошо выражены от *n. Caudatus*, *n. Subthalamicus*, *gl. Pallidus*.

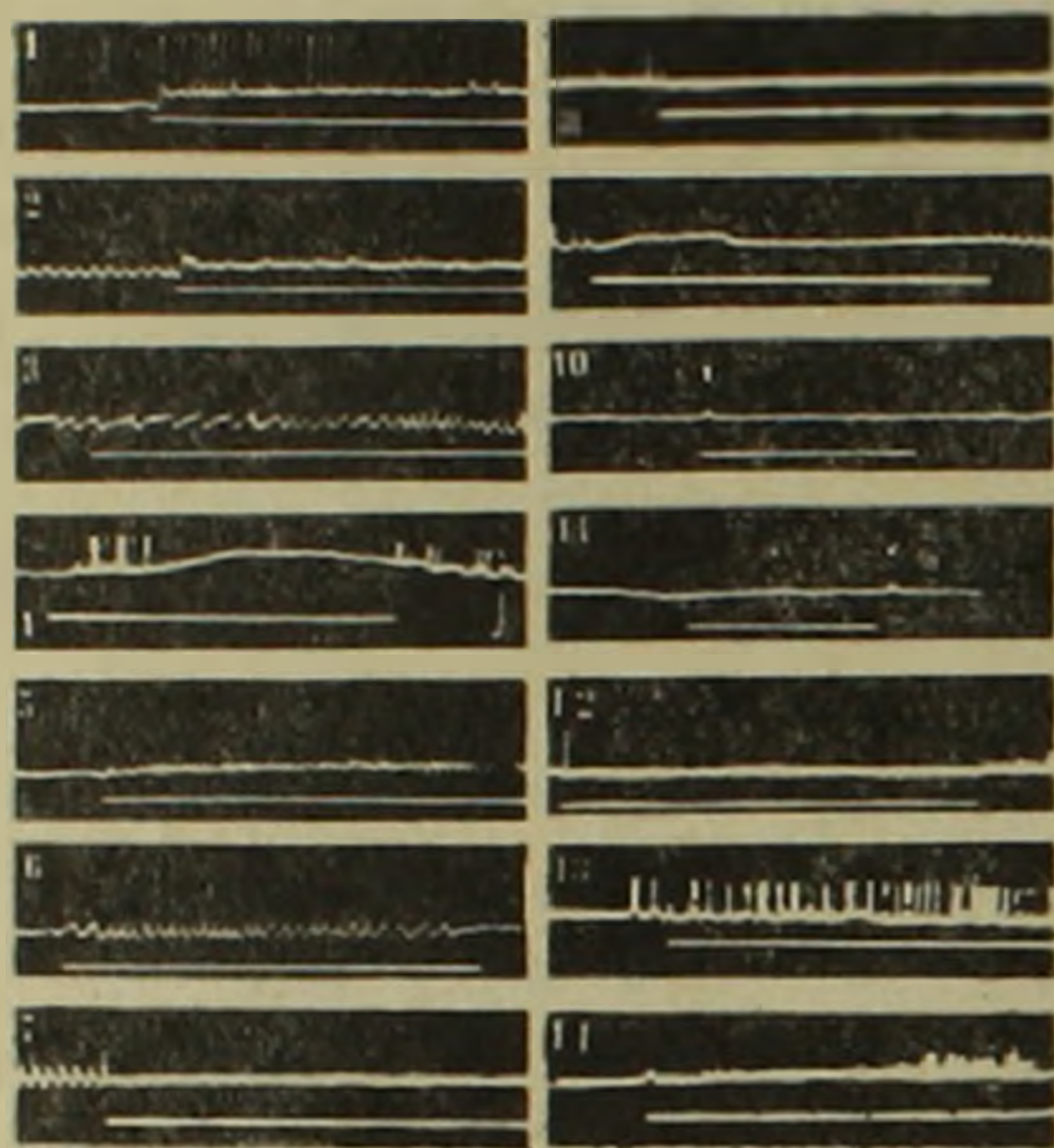
Опыты были поставлены на 12 кошках. Ламинэктомия и перерезка задних корешков от $L_5 - S_1$ производилась под эфирным наркозом. Опыт начинали через 2 часа после прекращения эфира. Обездвиживание животного производилось миорелаксантами дитилин (10 опытов) и тубокурарин (2 опыта).

Раздражение подкорковых образований осуществлялось монополярно, стальным электродом диаметром 80 мк, прямоугольными импульсами частотой в пределах от 5 до 300 гц, напряжением 2—8 вольт. Электрод вводился в нужное образование при помощи стереотактического прибора. После каждого опыта производилась гистологическая проверка местоположения кончика электрода.

Отведение внутриклеточных потенциалов осуществлялось при помощи стеклянных микроэлектродов с диаметром кончика 0,5—1,5 мк. Усиление биопотенциалов производилось посредством усилителя

постоянного тока через катодный повторитель. Регистрация электрической активности производилась на шлейфном осциллографе.

Эффект раздражения *gl. Pallidus*. Исследовались эффекты раздражения *gl. Pallidus* на мотонейроны и межучточные нейроны передних рогов спинного мозга. Электрод вводился в супраспинальное ядро по следующим координатам стереотаксического атласа Джаспера $A = 15$, $h = -1,5$, $l = \pm 7$.



Фиг. 1. Эффект раздражения *gl. Pallidus* на мотонейроны и межучточные нейроны спинного мозга, при различных частотах раздражения.

1 — 50 гц; 2 — 100 гц; 3 — 150 гц; 4 — 10 гц; 5 — 5 гц; 6 — 50 гц; 7 — 200 гц; 8 — 150 гц; 9 — 200 гц; 10 — 100 гц; 11 — 200 гц; 12 — 100 гц; 13 — 150 гц; 14 — 50 гц. Напряжение раздражения во всех случаях 3 в. Калибровка 50 мв, 20 мсек.

На фиг. 1 представлены изменения внутриклеточной электрической активности мотонейрона и межучточного нейрона, от раздражения бледного шара. Эффекты можно разделить на две группы — возбуждающие и тормозящие.

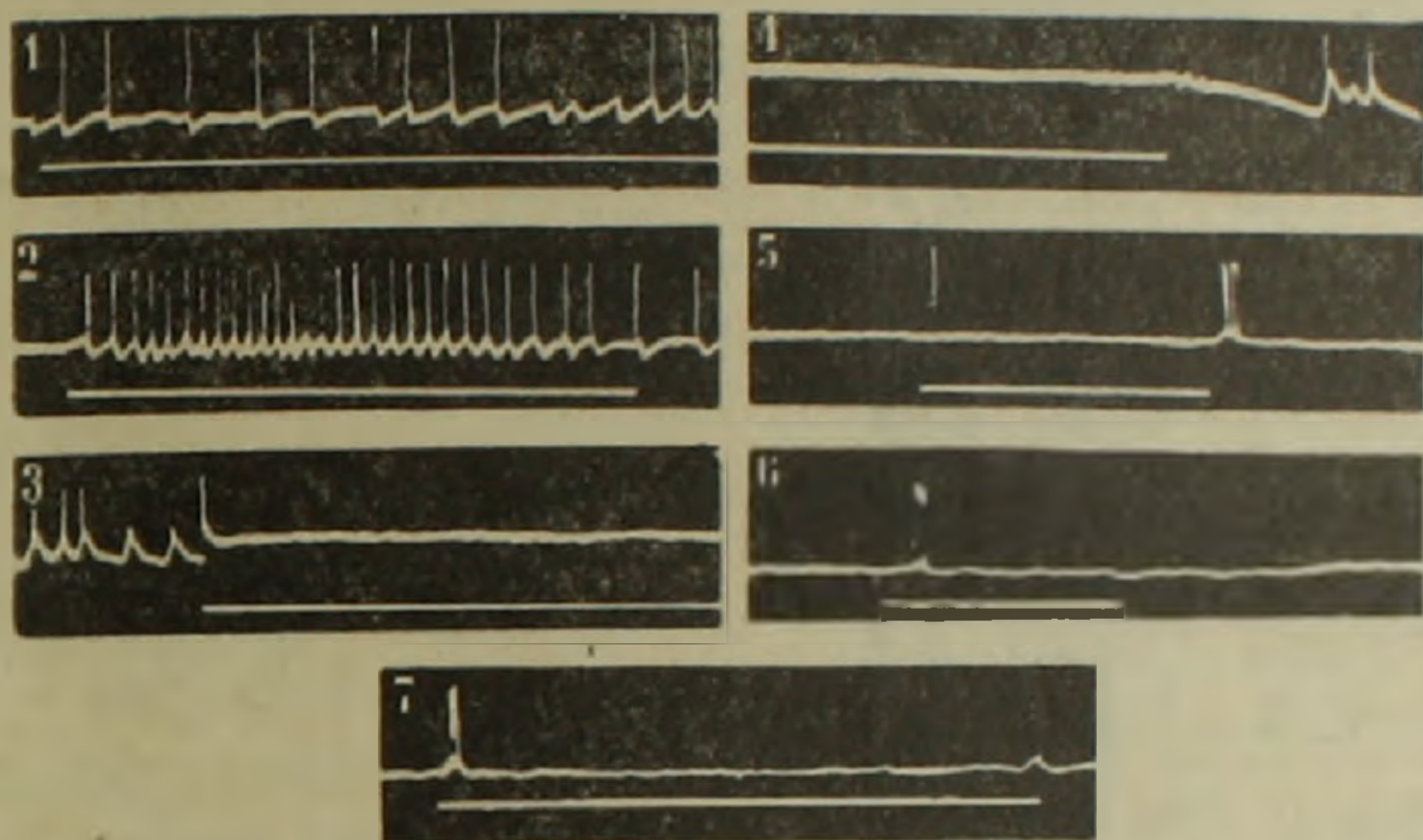
Возбуждающее действие выражается в возникновении деполяризации в клетке, в виде ВПСП, которые часто сливаются, образуя деполяризационное плато величиной 12—16 мв, и длящейся за все время раздражения. Обычно ВПСП, достигая критического уровня деполяризации (20—25 мв), дают возникновение потенциалу действия. Большинство возбуждающих эффектов имело латентный период 20—30 мсек (фиг. 1, 1, 2, 6). Это сравнительно коротколатентные ответы. После прохождения этого интервала в мотонейроне возникал ритмический разряд импульсов частотой от 40—150 гц в течение

всего времени раздражения. При увеличении силы супраспинального раздражения увеличивалась и частота клеточного разряда. Оптимальная частота для вызова ритмической активности спокойного до этого мотонейрона лежит в пределах 100 гц (напряжение 4 в), фиг. 1, 2. Порог вызова разрядов — 10 гц. При еще большем уменьшении частоты стимуляции возникает один начальный разряд мотонейрона, а потом следует только ВПСП. Таким образом, пороговая частота раздражения для вызова ВПСП в мотонейроне — 5 гц. От одиночного раздражения эффект не наблюдался. Раздражение *gl. Pallidus* вызывало ответы в мотонейронах также сложной формы. На фоне ритмической активности клетки, супраспинальное раздражение приводит сначала к замедлению ритма, а потом к его облегчению (фиг. 1, 3). Латентный период облегчения около 400 мсек. Или наоборот, после длительного латентного периода (50 мсек) наблюдается сначала об-

легчение разрядов, а потом торможение их (фиг. 1, 4). Однако такой смешанный тип эффекта наблюдался редко (5 клеток из 70 исследованных).

Возбуждающий эффект бледного шара выражался также на межучочных нейронах спинного мозга (фиг. 1, 13, 14). Ритмически активный межучочный нейрон отвечал учащением своих разрядов на раздражение *gl. Pallidus*. Самое странное, что наблюдалось при этом, это то, что латентный период облегчающего влияния некоторых межучочных нейронов бывал довольно длинный (фиг. 1, 13—220 мсек). В некоторых же случаях вначале возникал один разряд с латенцией

Б



Фиг. 2. Эффект раздражения н. Subthalamicus на нейроны спинного мозга.

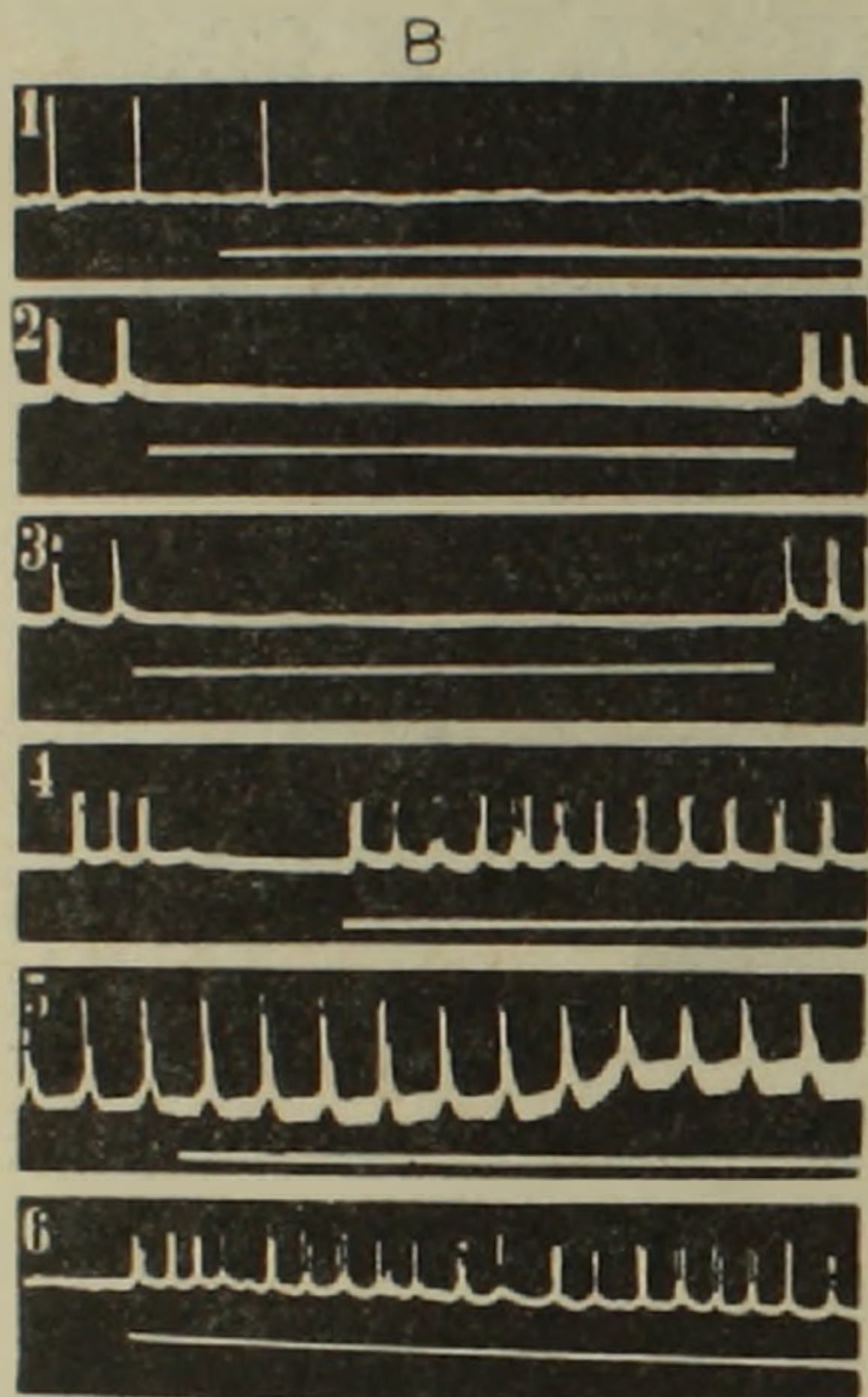
1 — 200 гц; 2 — 100 гц; 3 — 200 гц; 4 — 50 гц; 5 — 100 гц; 6 — 20 гц; 7 — 10 гц. Напряжение раздражения 2 в. Калибровка 50 мв, 200 мсек.

10 мсек, и лишь после 120—150 мсек следовал учащенный разряд клетки (фиг. 1, 14). Наряду с такими эффектами были наблюдаемы межучочные нейроны с типом „on“ и „off“ ответов (фиг. 1, 10, 11). Таких нейронов было обнаружено 2. Интересно заметить, что один и тот же нейрон, дающий „on“ и „off“ ответ на стимуляцию *gl. Pallidus*, таким же образом отвечал на стимуляцию н. Subthalamicus. „On“ ответ получался раздражением 100 гц. При увеличении частоты раздражения — 200 гц и более эта же клетка давала „off“ ответ.

Наряду с облегчающими эффектами на мотонейроны и межучочные нейроны спинного мозга *gl. Pallidus* оказывает также тормозящее влияние на эти нейронные элементы (фиг. 1, 7, 8, 9, 12). Однако тормозящее влияние проявлялось сравнительно меньше (20 кл из 70). Латентный период тормозного действия на мотонейроны оказался несколько короче возбуждающего действия. Приблизительно, в среднем, 25 мсек. Торможение мотонейрона полное, с исчезновением ритмических спонтанных разрядов в течение всего времени раздражения. Гиперполяризации не наблюдалось. Иногда наблюдалось возникновение маленького плато деполяризации, амплитудой 15 мв. Однако разряды не появились (фиг. 1, 9).

Межуточный нейрон тормозится через 12—15 мсек после начала раздражения (фиг. 1, 12). Иногда наблюдалось незначительное отклонение внутриклеточного потенциала в сторону гиперполяризации (порядка 2—3 мв).

Характер изменений внутриклеточного потенциала нейронов дает основание полагать, что тормозной эффект от *gl. Pallidus* скорее осуществляется прекращением возбуждающей импульсации на мотонейроны, чем активированием прямых тормозных путей к общему пути.



Фиг. 3. Эффект раздражения *n. Caudatus* на межуточные нейроны и мотонейроны спинного мозга.

1 — 50 гц; 2 — 150 гц; 3 — 300 гц;
4 — 50 гц; 5 — 150 гц; 6 — 100 гц.
Напряжение раздражения 5 в. Кали-
бровка 50 мв, 20 мсек.

Тормозящее действие *n. Subthalamicus* в отличие от *gl. Pallidus* выражалось в развитии деполяризационного плато, амплитудой около 30 мв, которое постепенно уменьшалось с прекращением раздражения и доходило до уровня мембранного потенциала в течение 250 мсек после раздражения (фиг. 2, 3, 4). Очевидно механизм торможения мотонейрона от *n. Subthalamicus* носит характер катодической депрессии. Оптимальная частота для вызова торможения лежит в пределах 150—200 гц. Были изучены 2 межуточные клетки, которые давали „on“ и „off“ ответ на стимуляцию *n. Subthalamicus*. Одна и та же клетка отвечала как „on“, так и „off“ ответом в зависимости от изменения частоты раздражения (фиг. 1, 5, 6, 7).

Эффекты от *n. Subthalamicus*. Это ядро также имеет двоякое действие на мотонейроны, как облегчающее, так и тормозящее. Фиг. 2, 2 представляет собой картину облегчения разрядов в мотонейроне при раздражении *n. Subthalamicus* частотой 100 гц. Это оптимальная для этого ядра частота раздражения, вызывающего эффект облегчения. Латентный период ответа приблизительно 40—45 мсек. В отличие от эффектов *gl. Pallidus* в этом случае не возникает плато деполяризации и более выражено проявляется следовая гиперполяризация после потенциала действия, что значительно снижает частоту разрядов.

Фиг. 2, 1 изображает эффект раздражения частотой 200 гц. Характер эффекта аналогичен эффекту от *gl. Pallidus*. Сначала наблюдается торможение спонтанных ответов в виде замедления ритма разрядов, а потом (через 720 мсек) постепенно увеличивающееся облегчение.

Эффекты от хвостатого ядра. От хвостатого ядра эффекты на мотонейроны большей частью тормозящие (фиг. 3, 1). Латентный период торможения больше 100 мсек. Частота 50 гц уже вызывает полное торможение спонтанных разрядов мотонейрона и является пороговой для данного эффекта. Было наблюено также торможение межучочных нейронов (фиг. 3, 2, 3). Спонтанные групповые разряды межучочных нейронов полностью исчезали с началом раздражения и возобновлялись только при его прекращении.

Облегчающий эффект на мотонейрон от хвостатого ядра был наблюден в 10 клетках из 30. При этом может возникнуть ритмический разряд импульсов в молчащей клетке, с латентным периодом 20 мсек и длящейся все время раздражения (фиг. 3, 6).

На межучочные нейроны облегчающее влияние проявилось приблизительно через 20 мсек после включения раздражения (фиг. 3, 4). Разряды клетки на раздражение носили строго ритмичный характер. В одном случае с включением раздражения через 440 мсек возникало деполяризационное плато, на фоне которого разряды нейрона угнетались (фиг. 3, 5). Амплитуда плато достигала 30 мв и больше. Очевидно, в случае раздражения хвостатого ядра также имеет место в некоторых случаях развитие катодической депрессии на мембране нейрона.

З а к л ю ч е н и е. Описанные эффекты подтверждают существование выраженного воздействия со стороны экстрапиримидной системы на нейронные элементы спинного мозга. Вызванное таким путем изменение возбудимости конечного общего пути может привести к модулированию конечной информации к эффектору и таким образом к координации движения.

Пути, по которым могут осуществляться различные эффекты стриопаллидарной системы, изучены многими авторами (5-7). Установлено, что часть волокон из *gl. Pallidus* направляется в *n. Subtholamicus*, откуда волокна нисходят в средний мозг в составе тракта *Saplo* или как паллидосуббрубральный тракт. Эти волокна оканчиваются в *tegmentum* среднего мозга, откуда согласно Гасслеру и Юнгу (8) активность может направляться каудально через ретикулоспинальные пути. Очевидно, эффекты на спинальные нейроны, описанные нами, можно объяснить проведением активности по этим путям.

Относительно хвостатого ядра известно, что часть волокон, выходящих от него, заканчивается в *gl. Pallidus*, но большая часть в *Subst. Nigra* (5, 8). Отсюда активность может проводиться в нисходящем направлении к спинному мозгу.

Институт физиологии им. акад. Л. А. Орбели
Академии наук Армянской ССР

Էֆստրապիրամիդալ համակարգության մի ֆանի կորիզների զբոսան
ազդեցությունը ողնուղեղի նեյրոնների ակտիվության վրա

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս էքստրապիրամիդալին համակարգության արտա-
հայտված ազդեցությունը ողնուղեղի նեյրոնային էլեմենտների վրա: Վերջնային ընդհանուր
ուղու զբոսականության փոփոխությունը այս ճանապարհով էֆեկտորեն կարող է բերել վերջնա-
յին հաղորդման փոփոխությանը և այսպիսով կանոնավորել շարժումները: Ուղիները, որոնցով
կարող են իրագործվել ստորիոպալիդար համակարգի տարրեր էֆեկտները հաստատված են
բազմաթիվ հեղինակների կողմից (5-7):

Հաստատված է, որ ներկա թելերի մի մասը *gl. Pallidus*-ից ուղղվում է դեպի *n. Subthalami-*
cus: որտեղից նրանք իջնում են միջին ուղեղ *Sano*-ի համակարգի կազմում, կամ էլ որպես
պալիդոստորուրրալ համակարգ:

Այդ ներկա թելերը վերջանում են միջին ուղեղի *tegmen-*ում, որտեղից համաձայն Հա-
լերի և Յունգի (8) ակտիվությունը կարող է դնալ կաուդալ, թետիկուլո-ողնուղեղային ուղիների
միջոցով: Մեր կողմից նկարագրված տվյալները ողնուղեղային նեյրոնների վերաբերյալ կարելի է
բացատրել այդ ուղիներով ակտիվության հաղորդմամբ: Հայտնի է, պոչավոր կորիզի վերաբե-
րյալ, որ նրանից դուրս եկող ներկա թելերի մի մասը վերջանում են *gl. Pallidus*-ում, բայց մեկ
մասը *Subst. Nigra*-յում (5, 8):

Այստեղից ակտիվությունը, կարող է տարածվել վար (ցած) դեպի ողնուղեղ:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

- ¹ С. М. Пукоч, Р. Ходс, J. Comp. Neurol., 94, 3, 409—426, 1951. ² Р. Ходс,
С. М. Пукоч, Р. Хит, J. Comp. Neurol., 94, 3, 381—408, 1951. ³ У. Г. Уоллер, J.
Neurophys., 3, 4, 300—307, 1940. ⁴ И. П. Сегундо, Э. Ф. Малуаро, И. А. Роуз, J.
Neurophys., 21, 4, 391—399, 1958. ⁵ И. Шабо, Exptl. Neurology, 5, 21—36, 1962.
⁶ И. С. Берхарм, J. Comp. Neurol. 93, 3, 425—440, 1950. ⁷ И. Р. Уитер, Ф. А. Мем-
лер, J. Comp. Neurol. 90, 281, 319, 1949. ⁸ Р. Юнг, Р. Гасслер, Handbook of Physiolo-
gy. VII, 863—927.

