

удк 612.76

ФИЗИОЛОГИЯ

В. В. Фанарджян, Д. С. Саркисян

### К электрофизиологической характеристике рубро-спинальных нейронов красного ядра кошки

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР С. А. Бакунцем 18/V1968)

Аксоны нейронов преимущественно крупноклеточной части красного ядра составляют основу рубро-спинального тракта (<sup>1</sup>). Достаточно хорошо изучено их влияние на нейронные механизмы спинного мозга (<sup>2-6</sup>). Наряду с этим имеется мало данных, касающихся функциональных особенностей рубро-спинальных нейронов (<sup>7,8</sup>). Последние изучались нами методом антидромной активации, что не только дало возможность идентифицировать эту группу клеток красного ядра, но и выявить ряд характерных особенностей их возбуждения.

Опыты проводились на взрослых кошках, наркотизированных нембуталом (40 — 50 мг/кг внутрибрюшинно). Электрическая активность клеточных элементов отводилась стеклянными микроэлектродами, заполненными электролитом, которые вводились через передние бугры четверохолмия в область красного ядра. Антидромное возбуждение рубро-спинальных нейронов осуществлялось посредством раздражения контралатерального рубро-спинального тракта на уровне второго шейного позвонка (С<sub>2</sub>). Потенциалы, отведенные микроэлектродом, подавались на вход усилителей постоянного и переменного (постоянная времени 0,1 или 1,0 сек) тока с компенсированной входной емкостью.

Рубро-спинальные нейроны идентифицировались преимущественно на глубине 7,5 — 10,5 мм от поверхности передних бугров четверохолмия (рис. 1 Б). Внутриклеточно зарегистрированные потенциалы действия, возникающие на раздражение С<sub>2</sub>, характеризовались амплитудой в 45—93 мв. Часто на восходящем колене потенциала действия наблюдалась выемка на уровне 25 — 35 мв, что составляло 24,6 — 60% (39,3 ± 9,5%) от общей амплитуды спайка (рис. 1 А). Нисходящая фаза потенциала действия переходила в следовую гиперполяризацию (рис. 1 В — 1). При нанесении двух последовательных антидромных стимулов, разделенных короткими интервалами времени, выемка на восходящем колене второго спайка становилась более выраженной, увеличивалась продолжительность второго спайка. При уменьшении

интервала между стимулами наблюдалась блокада второго спайка: вместо него регистрировалось небольшое положительное отклонение с амплитудой 1—3 мв. Реже блокада второго спайка наступала на уровне выемки (рис. 1, В—2—4).

Вышеперечисленные особенности антидромной активации рубро-спинальных нейронов сходны с теми, которые были описаны для мотонейронов спинного мозга (<sup>9, 10</sup>). Они говорят о том, что в рубро-спинальных нейронах также могут быть выделены три последовательных компонента антидромной активации: потенциал, генерируемый мя-

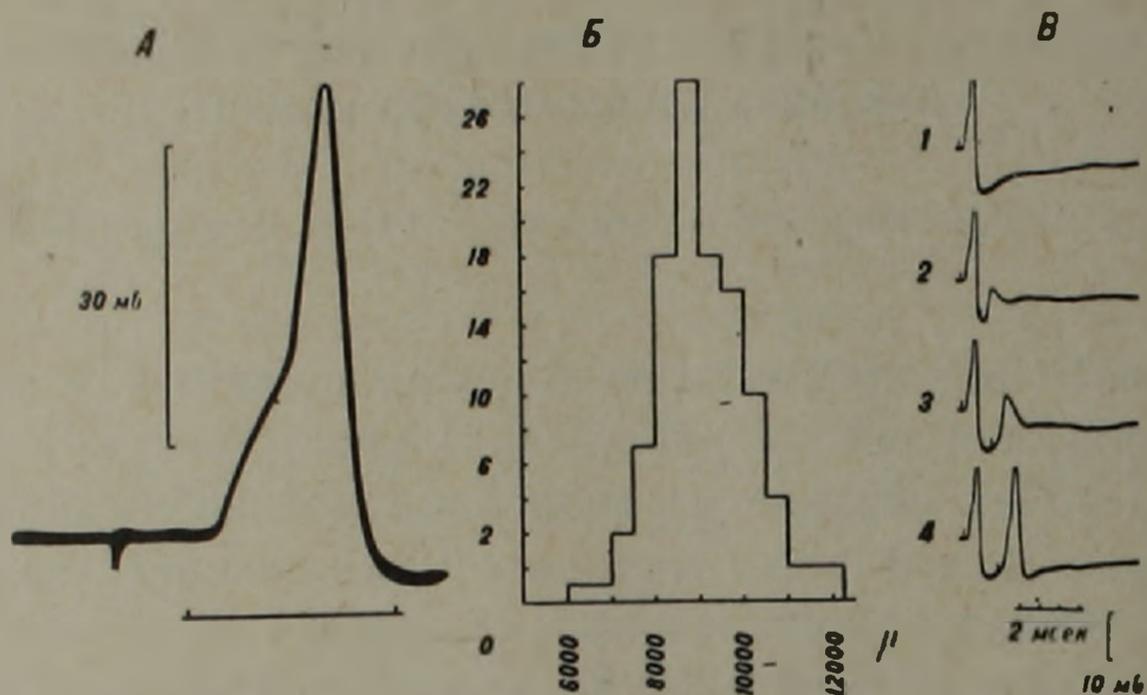


Рис. 1. Антидромная активация нейронов красного ядра. А—внутриклеточно зарегистрированный антидромный потенциал действия рубро-спинального нейрона на раздражение  $C_2$ ; Б—гистограмма распределения рубро-спинальных нейронов по вертикали переднего бугра четверохолмия. По оси ординат—количество вне- и внутриклеточно зарегистрированных нейронов. По оси абсцисс—глубина отведения от поверхности переднего бугра четверохолмия. В—(1)—гиперполяризация, следующая за антидромно вызванным потенциалом действия; (2—4)—различные стадии блокирования антидромного пикового потенциала на тестирующий стимул в зависимости от времени его испытания после предварительного антидромного раздражения. Выявление НС (3) и М (2) компонентов. Внутриклеточное отведение. Отметка времени для А—2 мсек.

котной частью аксона (М), потенциал начального сегмента аксона (НС) и сома-дендритный потенциал (СД). Однако, в отличие от мотонейронов, нанесение двух последовательных раздражений более часто приводит к блокаде между М и НС, чем между НС и СД компонентами антидромного спайка рубро-спинальных нейронов.

Нередко потенциал действия из области красного ядра регистрировался без выемки на восходящем колене и следовой гиперполяризации, а также осложнялся деполяризационным холмиком на нисходящем колене. Очевидно, часть этих наблюдений можно объяснить записью активности из аксонов и электротоническим распространением СД потенциала в область регистрации, как это было показано на примере мотонейронов спинного мозга (<sup>10</sup>). Однако во многих осталь-

ных случаях отведение осуществлялось из сомы нейрона, так как ранее не обнаруживаемая выемка на восходящем колене пикового потенциала выявлялась при ухудшении функционального состояния исследуемой клетки. Следовательно, в этих рубро-спинальных нейронах имеется очень короткая задержка при переходе возбуждения из начального сегмента аксона в область сома-дендритной мембраны, что нивелирует выемку на восходящем колене потенциала действия и, тем самым, может имитировать регистрацию из области аксона.

Проведенные опыты показали, что по временному течению потенциала действия рубро-спинальные нейроны значительно быстрее мотонейронов спинного мозга. Длительность восходящей фазы их СД компонента колебалась в пределах  $0,1 - 0,35$  мсек ( $0,2 \pm 0,074$  мсек); в мотонейронах она равна  $0,33 - 0,43$  и  $0,4 - 0,45$  мсек<sup>(11)</sup>. Длительность нисходящей фазы СД компонента рубро-спинальных нейронов исчислялась  $0,1 - 0,6$  мсек ( $0,37 \pm 0,16$  мсек), тогда как в мотонейронах она равна  $0,84 - 0,95$  и  $1,06 - 1,17$  мсек<sup>(11)</sup> или в среднем  $0,67$  и  $0,9$  мсек<sup>(12)</sup>. Общая длительность следовой гиперполяризации рубро-спинальных нейронов в среднем была равна  $40$  мсек; в мотонейронах она составляет  $77 - 88$  и  $152 - 177$  мсек<sup>(11)</sup>. Кроме того, при нанесении двух последовательных импульсов с короткими интервалами в рубро-спинальных нейронах не было обнаружено суммации следовой гиперполяризации, как в случае мотонейронов спинного мозга<sup>(13)</sup>.

Как известно, на основании измерения длительности восходящей и нисходящей фаз СД компонента, а также следовой гиперполяризации альфа-мотонейроны спинного мозга были разделены на группы быстрых и медленных<sup>(11,12)</sup>, что подтвердило ранее описанный факт наличия в спинном мозгу фазически и тонически разряжающихся мотонейронов<sup>(14)</sup>. По указанным параметрам рубро-спинальные нейроны могут быть классифицированы как нейроны чрезвычайно быстрого типа. Однако, как было показано Экклсом и сотр.<sup>(11,15)</sup>, для полного определения типа нейрона важно также знание следующих его характеристик: скорости аксонального проведения, частоты фоновой активности и выраженности возвратного торможения. Ниже приводятся данные по изучению этих показателей у рубро-спинальных нейронов.

Скорость проведения возбуждения по аксонам рубро-спинальных нейронов определялась на основании вычисления отношения расстояния ( $d$ ) (между  $S_2$  и красным ядром) к скрытому периоду ( $t$ ) антидромной активации рубро-спинальных нейронов. Последний в наших экспериментах колебался в широких пределах от  $0,56$  до  $1,82$  мсек. Расстояние между  $S_2$  и красным ядром, измеренное по вентральной поверхности мозга, составило в среднем  $55$  мм. Однако скорость проведения ( $d/t$ ) не могла быть точно вычислена на основании приведенных величин, так как при примененном нами способе ее измерения должны были быть учтены еще три дополнительных фактора: 1) скрытый период возникновения распространяющегося возбуждения под раздражающими электродами<sup>(16)</sup>; 2) замедление скорости проведения

при вхождении нервного импульса в сому нейрона из-за падения фактора надежности проведения в этом участке (<sup>9,10</sup>); 3) удлинение пути прохождения нервного импульса из-за перекреста рубро-спи-

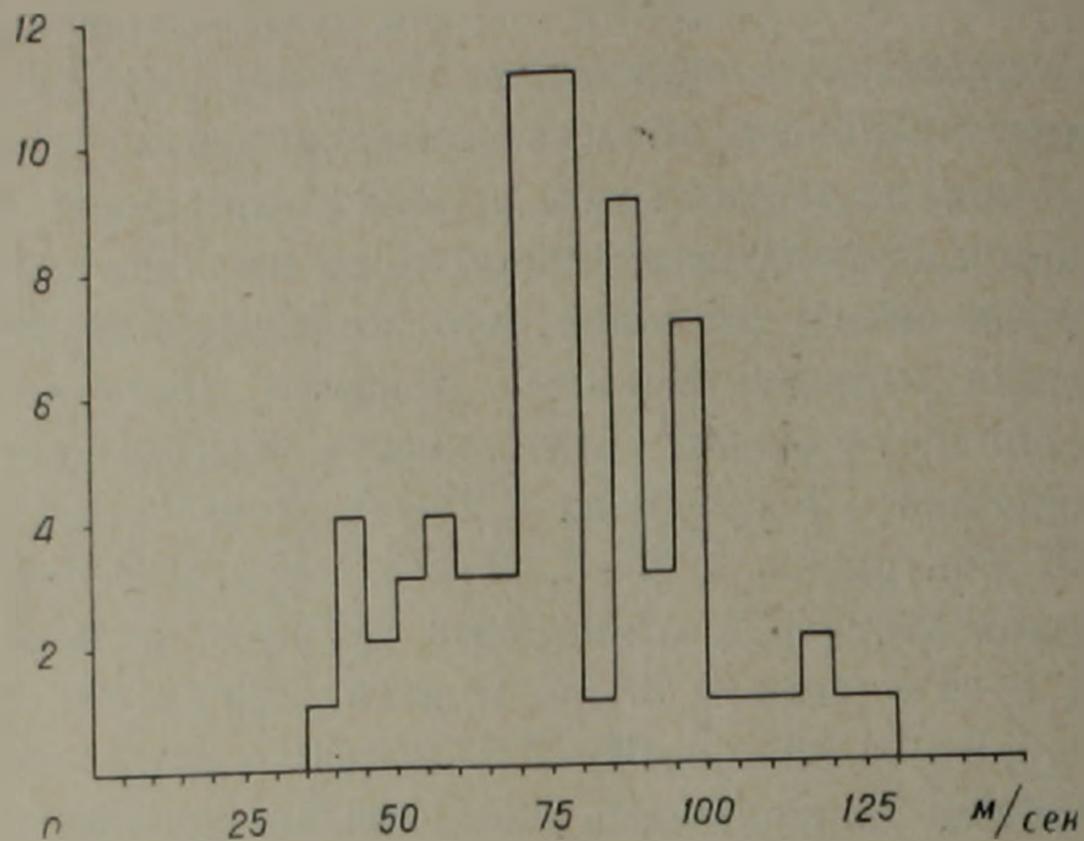


Рис. 2. Гистограмма скорости проведения по аксонам рубро-спинальных нейронов.

По оси ординат—количество внутриклеточно зарегистрированных нейронов. По оси абсцисс—скорость проведения возбуждения по их аксонам.

нального тракта и его вентрального отклонения в области красного ядра.

Согласно данным литературы (<sup>17</sup>), первые два фактора составляют примерно 15% задержки скорости проведения. По нашим подсчетам путь между  $S_2$  и красным ядром в результате вышеотмеченных его отклонений удлиняется также на 15%. Следовательно, скорость проведения возбуждения по аксонам рубро-спинальных нейронов должна быть на 30% выше значения, вычисленного согласно отношению ( $d/t$ ) известных величин. Она оказалась равной 39—127 м/сек. Как видно из гистограммы (рис. 2), пик частоты распределения скорости проведения приходится на 70—100 м/сек. В соответствии с пропорцией, существующей между скоростью проведения и диаметром волокна (<sup>18</sup>), калибр аксонов рубро-спинальных нейронов равен 6,5—21,1 мк, что подтверждает данные литературы (<sup>8</sup>).

Величина пика частоты скорости проведения для аксонов рубро-спинальных нейронов дает основание причислить их к типу быстрых нейронов, поскольку скорость проведения по аксонам медленных альфа-мотонейронов не превышает 70 м/сек (<sup>11,15</sup>). Наряду с этим, как видно из гистограммы, имеются широкие колебания в скорости проведения. Этот факт соответствует морфологическим данным о больших различиях диаметра волокон рубро-спинального тракта, являющихся аксонами крупных и мелких клеток красного ядра (<sup>1</sup>).

Частота фоновой активности рубро-спинальных нейронов достаточно высокая. У некоторых клеток она достигала 100—150 имп./сек.

Стойкая ритмическая активность из некоторых нейронов могла быть отведена в течение длительного времени, при этом нередко отмечалось изменение частоты фоновой ритмики (рис. 3). Согласно данным Экклса и сотр. (11), частота импульсации медленных альфа-мотонейронов, в отличие от быстрых, никогда не превышает 40 *имп/сек*. Следовательно по этому показателю рубро-спинальные нейроны также могут быть классифицированы как нейроны быстрого типа.

Основным фактором, определяющим частоту фоновой ритмики клетки является продолжительность следовой гиперполяризации, которая, как было показано, очень короткая у рубро-спинальных нейронов. Однако в случае красного ядра имеется дополнительный механизм, создающий условия для высокой ритмической активности его нейронов — стойкая постсинаптическая деполяризация последних, возни-

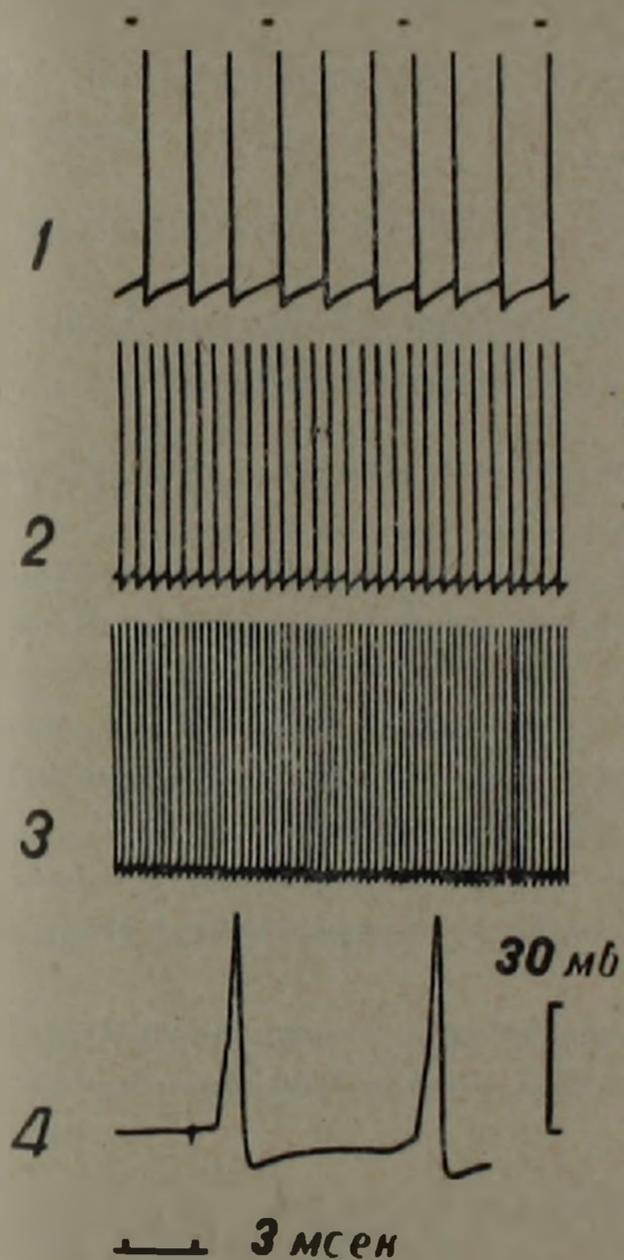


Рис. 3. Фоновая активность рубро-спинального нейрона (1—3); антидромная активация того же нейрона на фоне его редкой ритмической активности (4). Отметка времени для (1—3) — 100 *мсек* (показана точками). Внутриклеточное отведение.

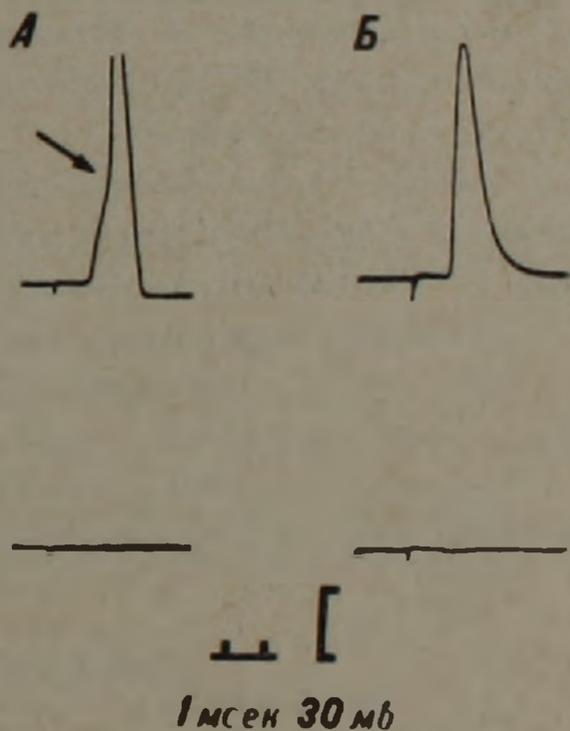


Рис. 4. Эффекты порогового (верхние записи) и подпорогового (нижние записи) раздражения аксонов двух рубро-спинальных нейронов (А, Б). Внутриклеточное отведение.

кающая благодаря поступлению постоянной афферентной импульсации из промежуточного ядра мозжечка (18).

Наличие возвратного торможения в рубро-спинальных нейронах определялось посредством применения подпороговых и строго пороговых антидромных стимулов. Во всех испытаниях минимальное ос-

лабление порогового стимула для аксона данного нейрона приводило к полному исчезновению антидромного потенциала действия, без каких-либо признаков возникновения тормозящего постсинаптического потенциала (рис. 4). Последнее говорит об отсутствии или слабой выраженности возвратного торможения в нейронах красного ядра при раздражении рubro-спинального тракта. Зависимость, обнаруженная при исследовании мотонейронов спинного мозга (<sup>12,15</sup>), согласно которой сила возвратного торможения уменьшается с укорочением длительности следовой гиперполяризации антидромно вызванного потенциала действия, полностью подтвердилась в наших экспериментах.

Таким образом, проведенные опыты дают основание классифицировать рubro-спинальные нейроны как нейроны быстрого типа. Эта их особенность, очевидно, должна играть важную роль в обеспечении быстрого и мобильного влияния красных ядер на рефлекторные механизмы спинного мозга.

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

Վ. Վ. ՖԱՆԱՐՋՅԱՆ, Զ. Ս. ՍԱՐԴՍՅԱՆ

### Կարմիր կորիզի կորիզ-ողնուղեղային նեյրոնների էլեկտրոֆիզիոլոգիական բնութագրի մասին

Անց է կացված կարմիր կորիզ-ողնուղեղային նեյրոնների անտիդրոմ ալտիվացիայի ներքային հետազոտություն.

Ցույց է տրված, որ հիշյալ բջիջների անտիդրոմ կերպով ստաջացված գործունեության հոսանքները ունեն ՄՒ կոմպոնենտի վերընթաց և վարըթաց փուլերի կարճ տևողություն և կարճ հետքային գերբևեռացում:

Կարմիր կորիզ-ողնուղեղային նեյրոնների ալոսներով պրզոի տարածման արագությունը հաշվվում է 39—127 մ/վրկ և ալելի հաճախ, հավասար է 70—100 մ/վրկ: Հետազոտված նեյրոնները ստված են բարձր հաճախականության ֆոնային ալտիվությամբ:

Հետադարձ արգելակումը նրանց մոտ բացակայում է կամ թույլ է արտահայտված:

Վերը նշված բնութագրերի հիման վրա կարմիր կորիզ-ողնուղեղային նեյրոնները կարելի է դասել արագ նեյրոնների շարքին:

Նրանց այս առանձնահատկությունները կարևոր դեր պետք է խաղան ողնուղեղի ռեֆլեկտոր մեխանիզմների վրա՝ կարմիր կորիզների արագ և շարժուն ազդեցության ապահովման մեջ:

### ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- <sup>1</sup> O. Pompeiano, A. Brodal, J. Comp. Neurol., 108, 225 (1957). <sup>2</sup> K. Sasaki, A. Namikawa, S. Hashiramoto, Jap. J. Physiol., 10, 303 (1960). <sup>3</sup> T. Hongo, E. Janikowska, A. Lundberg, Experientia, 21, 525 (1965). <sup>4</sup> А. И. Шаповалов, К. Б. Шаповалова, ДАН СССР, 168, 6, 1430 (1966). <sup>5</sup> П. Г. Костюк, Физиолог. ж. СССР, 53, 11, 1311, 1967. <sup>6</sup> П. Г. Костюк, А. И. Пулявский, Ж. ВНД, 17, 3, 497 (1967). <sup>7</sup> N. Tsukahara, K. Toyama, K. Kosaka, Experientia, 20, 632 (1964). <sup>8</sup> N. Tsukahara, K. Toyama, K. Kosaka, Exp. Brain Res., 4, 18 (1967). <sup>9</sup> L. G. Brock, J. S. Coombs, J. C. Eccles, J. Physiol., 122, 429 (1953). <sup>10</sup> J. S. Coombs, D. R. Curtis, J. C. Eccles, 139, 198 (1957). <sup>11</sup> J. C. Eccles, R. M. Eccles, A. Lundberg, J. Physiol., 142, 275 (1958). <sup>12</sup> M. Kuno, J. Physiol., 149, 374 (1959). <sup>13</sup> M. Ito, T. Oshima, Nature, 195, 910 (1962). <sup>14</sup> R. Granit, J. E. Pascoe, G. Steg, J. Physiol., 138, 381 (1957). <sup>15</sup> J. C. Eccles, R. M. Eccles, A. Iggo, M. Ito, J. Physiol. 159, 479 (1961). <sup>16</sup> И. С. Берутов, Общая физиология мышечной и нервной систем, 1, 335 (1959). <sup>17</sup> M. Ito, T. Hongo, M. Yoshida, Y. Okada, K. Obata, Jap. J. Physiol., 14, 638 (1964). <sup>18</sup> J. B. Hursh, Amer. J. Physiol., 127, 131 (1939). <sup>19</sup> N. Tsukahara, K. Toyama, K. Kosaka, M. Udo, Experientia, 21, 544 (1965).

ՀԱՅԿԱՍՏԱՆԻ  
ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ  
ԻՆՏԻՏՈՒՏ