

УДК 612.827

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

К. А. Астабатьян

Анализ вызванной электрической активности  
отдельных руброспинальных волокон

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР С. А. Бакунцем 29/XII 1969)

Изучение особенностей активации отдельных звеньев сложных мультинейронных цепей представляется наиболее удобным экспериментальным приемом для выявления закономерностей деятельности каждого конкретного узла. Определенный интерес в этом отношении представляют нейроны красного ядра с их аксонами, часть которых организуется руброспинальный тракт. Последний, как известно, является одним из важных экстрапирамидных путей, через который осуществляются эфферентные влияния мозжечка и коры больших полушарий на моторный аппарат спинного мозга.

Хотя в настоящее время имеется значительное количество исследований, посвященных особенностям реакций различных нейронов спинного мозга на раздражение большого ряда надсегментарных образований (1<sup>а</sup> и др.), однако, для выяснения механизмов этого влияния требуется анализ электрофизиологических характеристик структур, участвующих в передаче указанных влияний.

Ниже приводится анализ динамики изменения некоторых параметров (амплитуды и скрытого периода) вызванных потенциалов действия отдельных руброспинальных волокон на основании экспериментального материала, полученного в условиях острого опыта.

Эксперименты проводились на взрослых кошках, находящихся под легким нембуталовым наркозом, обездвиженных d-тубокурарином. Производилась ламинэктомия в области сегментов L<sub>3</sub>—S<sub>1</sub>. Исследования подвергались руброспинальные волокна, расположенные в поясничных сегментах спинного мозга. Их функциональная идентификация производилась на основании отсутствия в них реакций в ответ на раздражение различных периферических источников и по их ответу на каждый стимул при раздражении красного ядра.

Отведение электрической активности производилось стеклянными микроэлектродами, заполненными 2N раствором лимоннокислого ка-

ля, имеющими сопротивление от 10 до 30 мегом. Использовалась общепринятая усилительная и регистрирующая техника (7).

Нейроны красного ядра возбуждались прямоугольными электрическими стимулами, прикладываемыми через металлический электрод, вводимый в ядро стереотаксически. По завершении эксперимента производился гистологический контроль местоположения раздражающего электрода.

Исследовалось 36 волокон руброспинального тракта, расположенных в поясничной области спинного мозга. Как указывалось в предыдущем сообщении (8), большинство из волокон не имело фоновой ритмики. Они были весьма удобны для изучения вызванных реакций, не осложненных случайными разрядами. Именно на них получен нижеследующий материал.

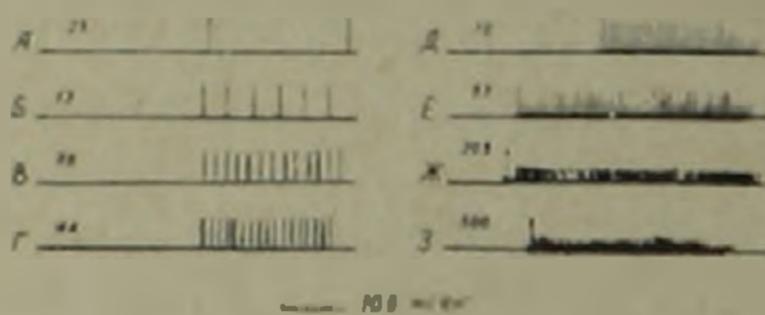


Рис. 1. Реакция „молчащего“ медленнопроводящего руброспинального волокна на раздражение красного ядра различными частотами. Частота следования раздражающих стимулов указана цифрами с левой стороны каждой кривой

На рис. 1 показана реакция сравнительно медленнопроводящего руброспинального волокна на раздражение красного ядра различными частотами. Видно, что при относительно редких частотах стимуляции (рис. 1, А—Е) принцип ответа на каждый стимул сохраняется, тогда как при более высоких частотах раздражения наблюдается выпадение ответов на некоторые стимулы (рис. 1, Ж, З). С другой стороны, начиная с определенной частоты стимуляции наблюдается подавление амплитуды потенциалов действия, возникающих после первого ответа. Ниже будет показано, что описанные изменения связаны с развитием рефрактерных фаз, возникающих при генерации каждого из ответных потенциалов действия.

На рис. 2 и 3 показаны ответы двух соответственно быстро- и медленнопроводящих руброспинальных волокон на парное раздражение красного ядра. Как видно, начиная с определенного интервала между парой стимулов в обоих случаях наблюдается подавление амплитуды и увеличение скрытого периода второго (пробного) ответа по сравнению с соответствующими параметрами первого (предварительного) потенциала действия. Указанные изменения в представленных волокнах развиваются неодинаково. В медленнопроводящем волокне отмеченные изменения обнаруживаются уже в интервале 14,4 мсек (рис. 3, А), тогда как в быстропроводящем — начиная с интервала около 7 мсек (рис.

2, Б). При сопоставлении реакций, полученных при одинаковых интервалах взаимодействия, в нашем примере 2,6 мсек (рис. 2, Б и 3, Д), видно, что в первом случае пробная реакция подавлена на 30%, а во втором — на 44%. Если продолжать укорочение интервала взаимодействия двух последовательно вызываемых потенциалов действия, то начиная с определенной частоты следования парных стимулов, второй ответ уже не генерируется (рис. 2, Д и рис. 3, Е). Очевидно, именно этот «критический» интервал представляет собой длительность абсолютной рефрактерной фазы, развиваемой в области сомы руброспинальных нейронов после первого (предварительного) ответа.

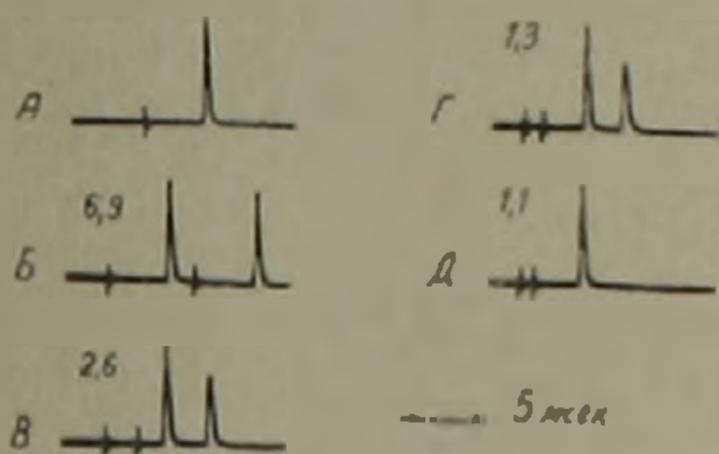


Рис. 2. Ответы быстропроводящего руброспинального волокна (скрытый период 1,4 мсек) на раздражение красного ядра парными стимулами. Цифры слева указывают на интервал между стимулами в миллисекундах

Параллельно с изменениями амплитуды пробной реакции происходит уже изменение скрытого периода ее возникновения. Оно выражается в удлинении латенции второго ответа при укорочении интервала взаимодействия (рис. 2 и 3). Очевидно, время, в течение которого обнаруживаются отмеченные изменения, представляет собой длительность относительной рефрактерной фазы, возникающей вслед за предварительным потенциалом действия. Наиболее наглядно указанные изменения демонстрирует график, на котором видна одновременность и взаимосвязанность изменений амплитуды и латенции пробной реакции по сравнению с соответствующими параметрами контрольного (предварительного) ответа.

Обнаружено также, что имеется определенная постоянная связь между величиной скрытого периода ответа на одиночное раздражение и длительностью наименьшего интервала парного раздражения, при котором генерируются два последовательных потенциала действия. Так, предварительный ответ волокна демонстрируемого на рис. 2 возникает с латенцией 1,4 мсек, а предварительный ответ волокна, представленного на рис. 3 — со скрытым периодом 9,0 мсек. Видно, что в таком же отношении (1:2), в приведенных волокнах, находятся минимальные интервалы, при которых генерируются два ответа (соответственно 1,3 на рис. 2, Г и 2,6 мсек на рис. 3, Д).

Скрытый период ответов волокон зарегистрированных нами вклю-

чает в основном время перехода нервного импульса из области их возникновения (красного ядра) до области отведения (руброспинальное волокно, расположенное в поясничных сегментах). Следовательно, учитывая протяженность данного отрезка можно рассчитать скорость проведения каждого из волокон. Далее, согласно известному уравнению  $V = \kappa D$  (<sup>6</sup>) можно вычислить соответствующие калибры волокон т. е. их диаметр в микронах. Экспериментальные данные, приведенные выше, позволяют связать длительность минимального интервала, при котором данное волокно способно генерировать два ответа (т. е. максимальную частоту вызванной активности) с их диаметром. Для руброспинальных нейронов, исследованных нами, та-

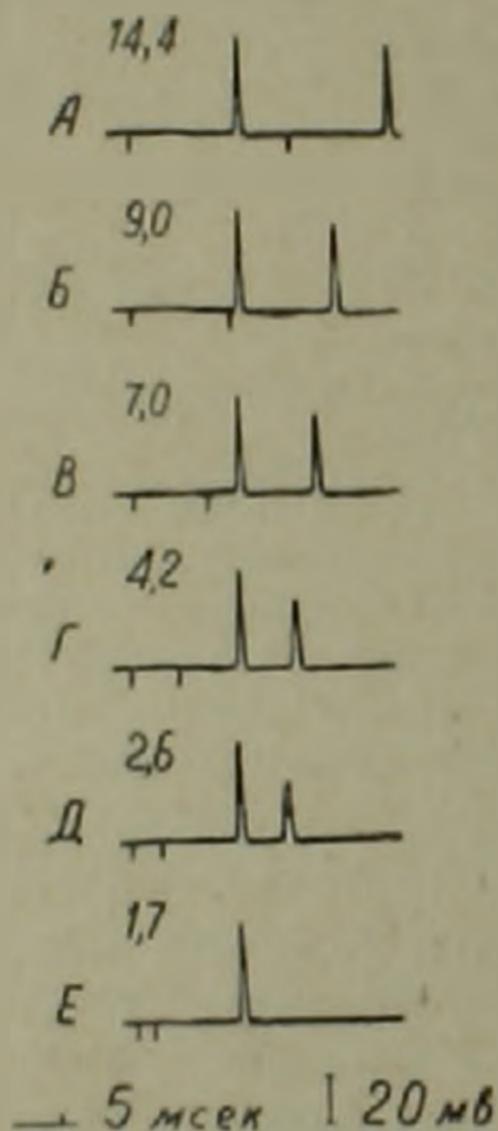


Рис. 3. Ответы медленнопроводящего руброспинального волокна (скрытый период 9,0 msec) на раздражение красного ядра парными стимулами. Цифры слева указывают на интервал между стимулами в миллисекундах

кая связь может быть установлена посредством введения некоторого коэффициента, равного около 80. Следовательно, зная, что в состав руброспинального тракта входят волокна диаметром от 4 до 20 микронов (<sup>6</sup>), пользуясь предлагаемым отношением, максимальная частота импульсов способная генерироваться данным руброспинальным нейроном равна  $80 \cdot D$  (где  $D$  - диаметр волокна в микронах) можно рассчитать, что она лежит в пределах от 320 до 1600 имп./сек.

После всего вышесказанного вновь вернемся к анализу результатов представленных на рис. 1. Теперь кажется очевидным, что причиной вариаций значений амплитуды последовательно вызываемых потенциал-

лов действия руброспинальных волокон при увеличении частоты стимуляции красного ядра, а также причиной выпадения некоторых ответов, является развитие рефрактерных фаз после каждого из потенциалов действия. Эти изменения в медленнопроводящих волокнах проявляются уже при сравнительно низких частотах стимуляции. В связи с этим возникает вопрос о биологической целесообразности раздражения исследуемых структур частотами выше некоторой определенной величины. Надо полагать, что начиная с какой-то частоты в связи с уменьшением амплитуды вызванных потенциалов действия (в нашем примере рис. 1, кривые Д-З), должна уменьшаться и эффективность синаптического действия руброспинальной импульсации на последующие нейрональные элементы. Такое предположение может быть сделано на основании работ, показавших, что имеется крутая зависимость между ампли-

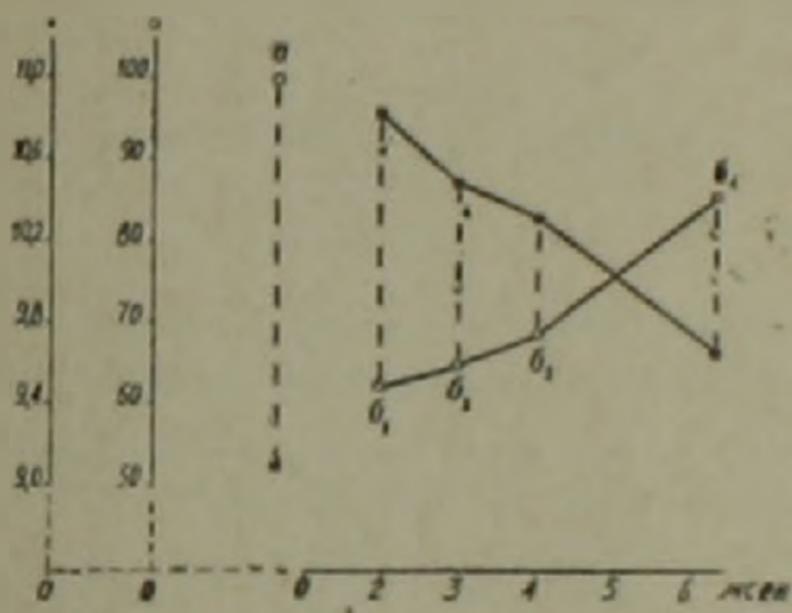


Рис. 1. График изменения амплитуды и скрытого периода пробного потенциала действия руброспинального волокна, вызванного в различные интервалы после предварительного (контрольного) ответа.

*a* — предварительный (контрольный) ответ;

*b*<sub>1</sub>, *b*<sub>2</sub>, *b*<sub>3</sub>, *b*<sub>4</sub> — пробные ответы.

Черными кружочками обозначены скрытые периоды ответов; полыми — амплитуда в процентах (амплитуда контрольного ответа принимается за 100%). По оси абсцисс — интервал между парными стимулами; по оси ординат — левая, указывает на скрытый период ответа, а правая — на амплитуду ответа в процентах.

тудой пикового потенциала в пресинаптическом волокне (в данном случае руброспинальном) и количеством высвобождаемого медиатора<sup>(10, 11)</sup>. Уменьшение амплитуды пресинаптического пика на 5 мкс приводит к снижению ВПСП до 50%. Вряд ли надо полагать, что эта зависимость имеет силу лишь при уменьшении пресинаптического пика в связи с деполяризацией пресинаптического окончания. Она должна в полной мере проявиться и при подавлении пика в связи с его генерацией в период относительной рефрактерной фазы предыдущего потенциала действия, которое имеет место при высокочастотных раздражениях.

«Оптимальная частота» ритмического раздражения красного ядра, при которой, согласно нашим данным, может вызываться максималь-

ное синаптическое действие со стороны большинства возбуждаемых нейронов ядра (крупных, мелких и средних) не должна превышать 100—150 имп./сек. при которой не наблюдается значительного подавления амплитуды последовательно вызываемых потенциалов действия руброспинальных волокон. Интересно отметить, что именно такую частоту разрядов нейронов красного ядра экстраклеточно регистрировали Левис и Толлу (<sup>12</sup>) у свободно передвигающихся кошек во время выполнения ими различных двигательных актов в условиях хронического эксперимента.

По-видимому, отмеченные особенности, характеризующие динамику изменения последовательно вызываемых потенциалов действия отдельных волокон в принципе справедливы и для других звеньев центральной нервной системы, однако, такое утверждение требует специальных исследований.

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

Կ. Ա. ԱՍՏԱՐԱՅԱՆ

### Կարմիր կորիզ-ոգնուղեղային առանձին ներվաթելիկների հրահրված էլեկտրական ակտիվության վերլուծությունը

Կապուների վրա կատարված սուր փորձի պայմաններում ստացված տվյալների հիման վրա, տրվում է կարմիր կորիզ-ոգնուղեղային առանձին ներվաթելիկների հրահրված էլեկտրական ակտիվության փոփոխության գինամիկայի վերլուծությունը:

Միկրոէլեկտրոդների միջոցով կատարված է ոգնուղեղի գոտկային հատվածներում տեղակայված 36 իդենտիֆիկացված ներվաթելիկների ակտիվության դրանցում: Յուրյ է տրված, որ ութմիկ գրգռման ռանսակալանության բարձրացման դեպքում նկատվում է ռետենդակալանարեն հրահրված գործողության պոտենցիալների ամպլիտուդաների անկում և դրանց դադարի շրջանի մեծացում: Պարզված է, որ այդ փոփոխությունները հետևանք են գործողության պոտենցիալների ժամանակ զարգացող ուժեղացման ֆազաների:

Բերված տվյալները թույլ է տալիս ենթադրել, որ առանձին ներվաթելիկների հազորդակալանության արագության և այդ ներվաթելիկների գործողության պոտենցիալների առաջացման առավելագույն ռանսակալանության միջև գոյություն ունի որոշակի ռաստատուն կապ: Այդ կապի գործակիցը մատավորապես հավասար է 80-ի (այն դեպքերում, երբ գրգռվում է անմիջապես բջիջները մարմինները), այսինքն առավելագույն ռանսակալանությունը հավասար է  $X(t) \times (1)$ , որտեղ  $(1)$ -ն ներկայացնում է ներվաթելի տրամագիծը արտահայտված միկրոններով: Թույլ է տրված նաև, որ կարմիր կորիզի ութմիկ գրգռման ուսպոմայն ռանսակալանությունը, որի ժամանակ կարող է պահպանվել ներդնային հաջորդ էլեմենտների վրա առավելագույն սինապտիկ ազդեցությունը չպետք է գերազանցի 100—150 իմպ/վրկ. թանի որ այդ ռանսակալանությունների սահմաններում հրահրված գործողության պոտենցիալների ամպլիտուդային զգալի անկում չի նկատվում:

### Л И Т Е Р А Т У Р А — Կ Ր Ո Ւ Վ Ա Ն Ո Ւ Ք Յ Ո Ւ Ն

<sup>1</sup> K. Sawabi, A. Namikawa, S. Hashitramoto, *Jap. J. Physiol.* 10, 303 (1960). <sup>2</sup> T. Hongo, E. Jankowska, A. Lundberg, *Experientia*, 21, 525, (1965). <sup>3</sup> А. И. Шаповалов, К. Б. Шаповалова, *ДАН СССР*, т. 168, стр. 1430 (1966). <sup>4</sup> И. Г. Костюк, А. И. Пуляевский, *Журн. ВНД*, т. 17, стр. 497 (1967). <sup>5</sup> А. И. Пуляевский, *Кандид. диссертация*, Киев, 1958. <sup>6</sup> К. А. Астабатьян, *Кандид. диссертация*, Ереван, 1969. <sup>7</sup> И. Г. Костюк, *Микроэлектродная техника*, Киев, 1960. <sup>8</sup> J. Hursh, *Amer. J. Physiol.*, 127, 131 (1939). <sup>9</sup> К. А. Астабатьян, *ДАН Арм. ССР*, т. 48, № 5, стр. 296 (1969). <sup>10</sup> A. L. L. L. J. Physiol., 134, 427 (1956). <sup>11</sup> Дж. Экклс, *Физиология синапсов*, изд. "Мир", М. 1966. <sup>12</sup> Lewis, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 10, 227 (1956). <sup>13</sup> EGG Clin. Neurophys., 21, 196 (1966).