

УДК 612.8+616.85

Л. Б. НЕРСЕСЯН

О ЛОКАЛИЗАЦИИ ИНСПИРАТОРНЫХ И ЭКСПИРАТОРНЫХ
НЕЙРОНОВ В ПРЕДЕЛАХ БУЛЬБАРНОГО ДЫХАТЕЛЬНОГО
ЦЕНТРА КОШКИ

С помощью микроэлектродного отведения потенциалов действия, синхронных с фазами дыхания, исследовалась локализация бульбарных дыхательных нейронов на наркотизированных кошках при естественном дыхании животного. В зависимости от характера соотношения активности дыхательных нейронов с фазами дыхания выделено несколько типов разрядов инспираторных нейронов с различными параметрами залповой активности. Обнаружено, что хотя инспираторные и экспираторные нейроны не образуют строго обособленных центров, однако в пределах латеральной ретикулярной формации продолговатого мозга имеется область (между 2,5 мм ростральнее и 1,5 мм каудальнее обеих, на 2,5—3,5 мм латеральнее от средней линии) с наибольшей концентрацией инспираторных нейронов и область (между обеих и 3 мм каудальнее обеих, на 2,5—3,5 мм латеральнее от средней линии), в которой наблюдается наибольшая концентрация экспираторных нейронов. Исследование вертикального распределения точек отведения дыхательной активности, не показало заметного различия между глубиной локализации нейронов с инспираторным и экспираторным типами активности.

На основе накопленных экспериментальных данных хотя и признается делимость функционально единого дыхательного центра на инспираторную и экспираторную части, однако все еще нерешенным остается вопрос относительно локализации инспираторных и экспираторных нейронов в пределах бульбарного дыхательного центра. Вопрос этот еще больше усложнился после того, как рядом авторов [1, 3, 6, 7, 8, 10, 11, 14, 15, 18, 20, 21, 22 и др.] были выделены несколько типов инспираторных и экспираторных нейронов. Поэтому мы попытались с помощью микроэлектродного отведения потенциалов действия, синхронных с фазами дыхания, исследовать локализацию дыхательных нейронов с различным характером активности в пределах продолговатого мозга.

Опыты проводились на кошках под хлоралозо-нембуталовым наркозом (55 мг/кг хлоралозы и 5 мг/кг нембутала внутриперитонеально) при естественном дыхании животного. Продолговатый мозг обнажался с дорсальной поверхности, и для облегчения доступа к области дна IV желудочка удалялась часть мозжечка. Импульсная активность дыхательных нейронов регистрировалась внеклеточно при помощи стеклянных микроэлектродов, заполненных 2М раствором $C_6H_5O_7K_2$ (диаметр кончиков 1,5—2 мк). Потенциалы действия нейронов через катодный повторитель подавались на вход усилителя переменного тока с частотой пропускания от 1 гц до 40 кгц японской установки фирмы Nihon Kohden

и регистрировались на двухканальном осциллографе этой же фирмы. На втором канале осциллографа записывались движения грудной клетки животного при помощи угольного датчика и усилителя постоянного тока. Подъем кривой записи дыхательных движений соответствовал вдоху, спуск — выдоху. Для определения характера импульсной активности дыхательных нейронов дыхательный залп, независимо от его длительности, разбивался на интервалы по 250 мсек, подсчитывалось число импульсов, приходящееся на каждый интервал, и строились гистограммы частотного распределения импульсов в залпе.

Продолговатый мозг кошки исследовался на уровне 5 мм роstralнее и 5 мм каудальнее обех. Была зарегистрирована активность 88 дыхательных нейронов, т. е. нейронов, разряжающихся ритмическими залпами импульсов в определенной фазе дыхания. Измерение параметров активности зарегистрированных дыхательных нейронов показало, что их активность широко варьировала от нейрона к нейрону по соотношению времени начала и конца залпа с соответствующей фазой дыхательного цикла, по длительности залпа, по числу импульсов в залпе, по местоположению максимума частоты импульсов в залпе, т. е. по характеру распределения импульсов внутри залпа.

В зависимости от характера соотношения активности дыхательных нейронов с фазами дыхания были выделены различные типы залповой активности дыхательных нейронов.

Типы инспираторной активности

1. Активность, опережающая фазу инспирации (рис. 1, А).

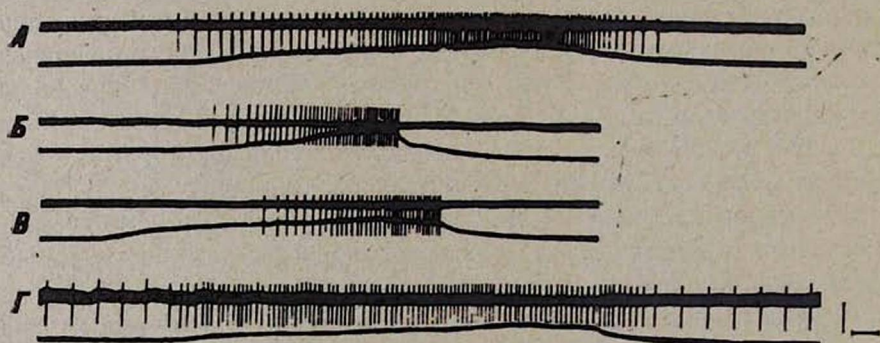


Рис. 1. Типы инспираторной активности дыхательных нейронов. На всех осциллограммах верхняя кривая — потенциалы действия нейрона, нижняя — кривая записи дыхательных движений (вдох — вверх). Калибровка амплитуды — 1 мв, калибровка времени — 200 мсек. А — активность, опережающая фазу инспирации; Б — активность, совпадающая с фазой инспирации; В — активность, возникающая после начала фазы инспирации.

Разряды этого типа опережали фазу инспирации примерно на 150—350 мсек и заканчивались либо с окончанием фазы вдоха, либо в на-

чале фазы выдоха. В обоих случаях частота импульсации в залпе максимально увеличивалась на вершине фазы вдоха (по кривой записи дыхательных движений). В тех случаях, когда залп заканчивался на выдохе, частота импульсации с началом фазы выдоха отчетливо уменьшалась. Частотные характеристики описанных залпов представлены на гистограммах А (1, 2, 3), рис. 2.

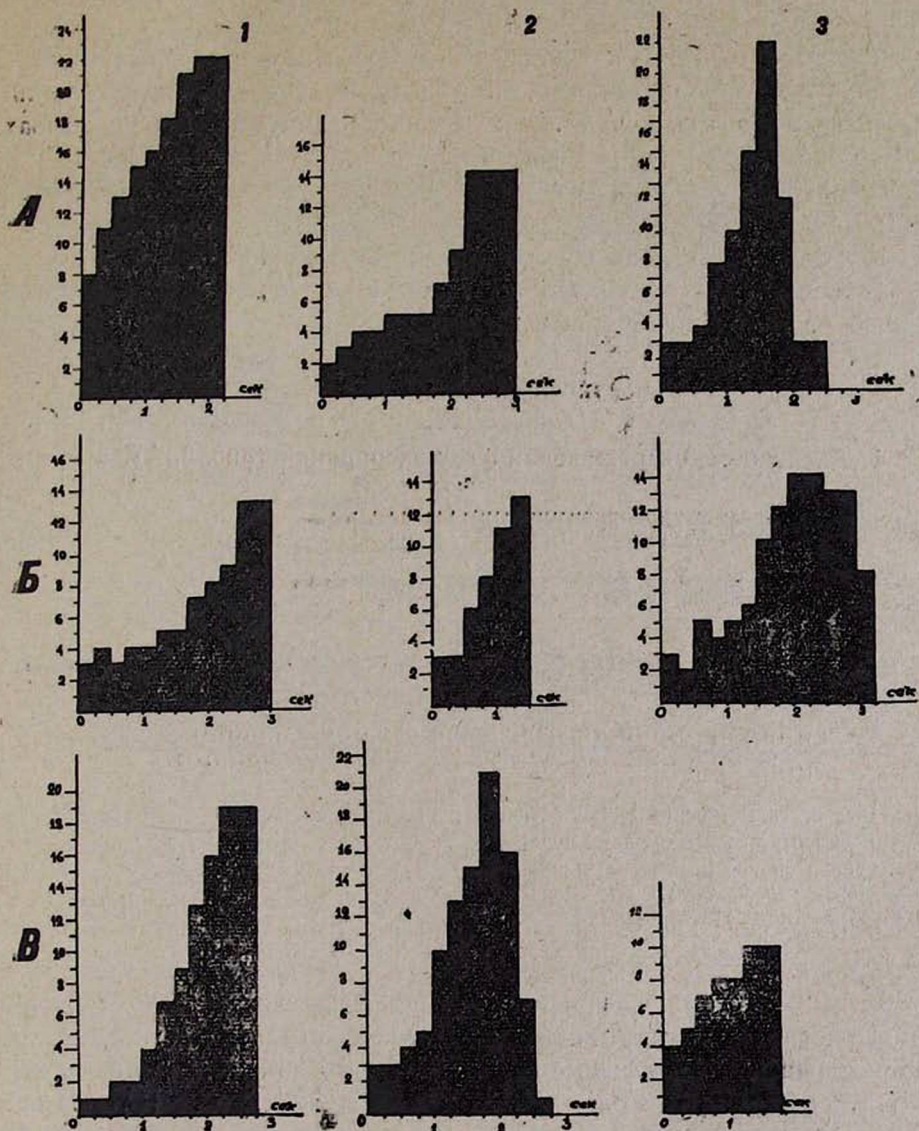


Рис. 2. Гистограммы частотного распределения импульсов в инспираторных залпах. А—гистограммы различных (1, 2, 3) залпов, опережающих фазу инспирации; Б—гистограммы различных (1, 2, 3) залпов, начинающихся одновременно с фазой инспирации; В—гистограммы различных (1, 2, 3) залпов, возникающих после начала фазы инспирации.

2. Активность, совпадающая с фазой инспирации (рис. 1, Б).

Разряды этого типа начинались одновременно с фазой вдоха и заканчивались в большинстве случаев с началом фазы выдоха. Частота импульсации в залпе достигала максимума к концу фазы вдоха. На гистограммах Б (1, 2, 3), рис. 2 представлено частотное распределение импульсов в этих залпах.

3. Активность, возникающая после начала фазы инспирации (рис. 1, В).

Разряды этого типа начинались в различные моменты времени после начала фазы вдоха и заканчивались либо с окончанием фазы вдоха, либо в начале фазы выдоха. Максимум частоты импульсов в обоих типах залпов наблюдался в конце фазы вдоха. Частотное распределение импульсации внутри указанных залпов представлено на гистограммах В (1, 2, 3), рис. 2.

4. Активность с модулированной частотой импульсов (рис. 1, Г).

В разрядах этого типа активность была непрерывной, но резко возрастала по частоте во время фазы вдоха.

Типы экспираторной активности

1. Активность, опережающая фазу экспирации (рис. 3, А).

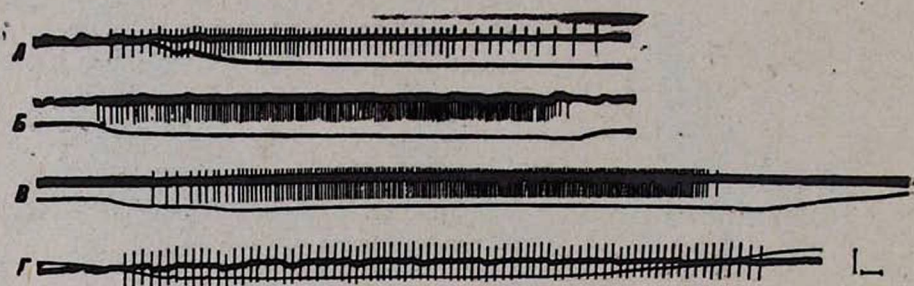


Рис. 3. Типы экспираторной активности дыхательных нейронов. На всех осциллограммах верхняя кривая—потенциалы действия нейрона, нижняя—кривая записи дыхательных движений (выдох—вниз). Калибровка амплитуды—1 мв, калибровка времени—200 мсек. А—активность, опережающая фазу экспирации; Б—активность, совпадающая с фазой экспирации; В—активность, возникающая после фазы экспирации.

Разряды этого типа начинались в конце фазы вдоха за 200—300 мсек до начала фазы выдоха и заканчивались либо с началом фазы вдоха, либо прекращались в различные периоды времени до окончания фазы выдоха. Частота импульсации в залпе достигала максимума в первой половине фазы выдоха, постепенно снижаясь к концу залпа. Распределение импульсации внутри отмеченных залпов представлено на гистограммах А (1, 3), рис. 4. У некоторых разрядов этого типа частота импульсации оставалась примерно одинаковой в течение всего залпа, показывая незначительное урежение лишь в начале и в конце залпа, как видно из гистограммы А (2), рис. 4.

2. Активность, совпадающая с фазой экспирации (рис. 3, Б).

Разряды этого типа возникали одновременно с началом фазы выдоха и прекращались либо с окончанием фазы выдоха, либо за некоторое время (примерно за 150—250 мсек) до начала фазы вдоха. Частота импульсации в разрядах этого типа постепенно увеличивалась, достигая максимума в последней трети фазы выдоха с некоторым урежением в самом конце залпа. Частотные характеристики описанных разрядов представлены на гистограммах Б (1, 2), рис. 4. Как видно из гистограммы Б (3), рис. 4, и в этой группе залпов встречались такие, в которых ча-

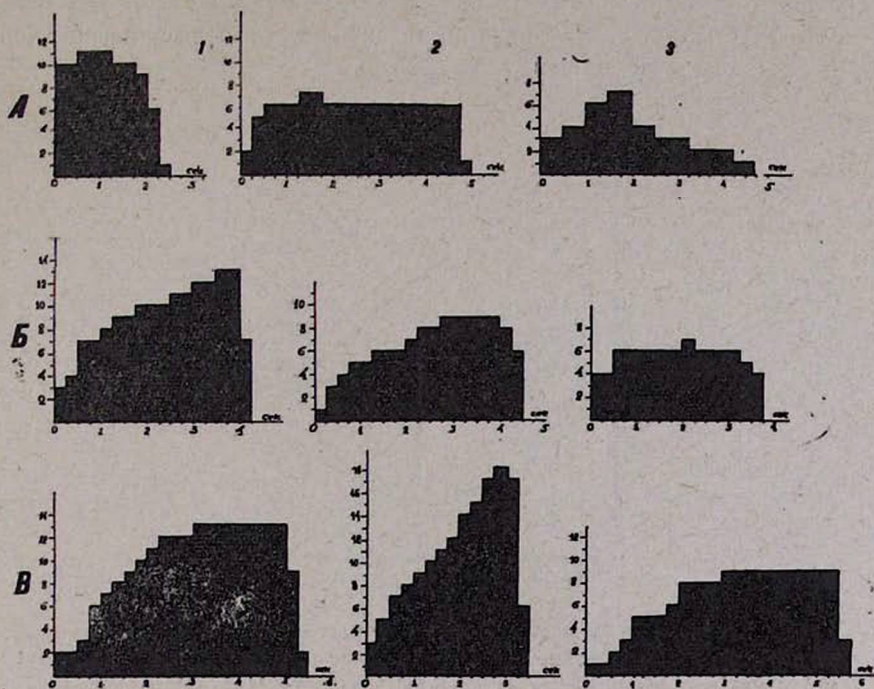


Рис. 4. Гистограммы частотного распределения импульсов в экспираторных залпах. А—гистограммы различных (1, 2, 3) залпов, опережающих фазу экспирации; Б—гистограммы различных (1, 2, 3) залпов, начинающихся одновременно с фазой экспирации; В—гистограммы различных (1, 2, 3) залпов, возникающих после начала фазы экспирации.

стота импульсации сохранялась почти одинаковой на протяжении всего залпа.

3. Активность, возникающая после начала фазы экспирации (рис. 3, В).

Разряды этого типа начинались в различные моменты времени после начала фазы выдоха и заканчивались за 150—350 мсек до начала фазы вдоха. Частота импульсации в этих разрядах быстро нарастала, достигая максимума или во второй половине залпа, как на гистограммах В (1, 3), рис. 4, или в конце залпа, как на гистограмме В (2), рис. 4 с последующим урежением перед окончанием залпа.

4. Экспираторно-инспираторная активность (рис. 3, Г).

Разряды этого типа начинались во второй половине фазы выдоха и заканчивались в первой половине фазы вдоха. Частота импульсации в этих разрядах сохранялась примерно постоянной в течение всего залпа.

Отмеченные типы активности дыхательных нейронов регистрировались из латеральной области ретикулярной формации продолговатого мозга, расположенной на 3,5 мм роstralнее, 3,5 мм каудальнее обех и на 2—4 мм латеральнее от средней линии, на глубине 1,5—4,5 мм от поверхности мозга. На рис. 5 представлены проекции точек отведения дыхательной активности, нанесенные на дорсальную поверхность схемы продолговатого мозга. Инспираторная активность была зарегистрирована в 50 случаях, а экспираторная—в 38.

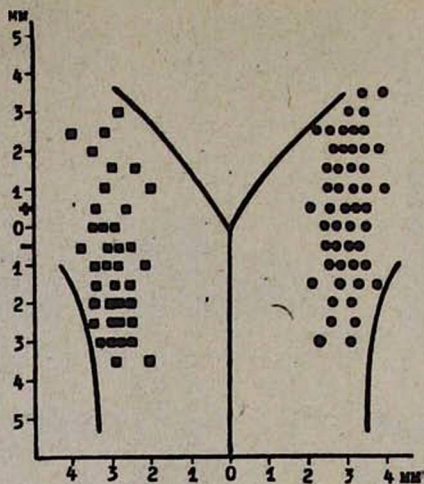


Рис. 5. Проекция «точек» отведения дыхательной активности, нанесенные на дорсальную поверхность схемы продолговатого мозга. Справа (кружками) отмечена инспираторная активность, слева (квадратами)—экспираторная; «О» — уровень обех, «+» — области, расположенные роstralнее обех, «—» — области, расположенные каудальнее обех.

Наибольшая концентрация нейронов с инспираторной активностью, независимо от характера активности, наблюдалась в участке, расположенном на 2,5 мм роstralнее, 1,5 мм каудальнее обех и на 2,5—3,5 мм латеральнее от средней линии. Нейроны с различными типами экспираторной активности чаще всего встречались в области, лежащей между обех и 3 мм каудальнее обех, на 2,5—3,5 мм латеральнее от средней линии. При этом ни в популяции инспираторных, ни в популяции экспираторных нейронов не было обнаружено какой-либо специфики в распределении нейронов с различным характером инспираторной и экспираторной активности.

Сопоставление точек, от которых отводилась дыхательная активность, со схемами фронтальных срезов соответствующих участков продолговатого мозга (рис. 6) показало, что инспираторная активность наи-

более часто регистрировалась из областей, лежащих в непосредственной близости от системы солитарного тракта и из более вентральных участков, соответствующих месторасположению мелкоклеточного ретикулярного ядра. В нескольких случаях инспираторная активность была зарегистрирована из области, соответствующей расположению спинального ядра тройничного нерва. Область наибольшей концентрации нейронов с экспираторной активностью соответствовала месторасположению мелкоклеточного ретикулярного ядра. В пяти случаях экспираторная актив-

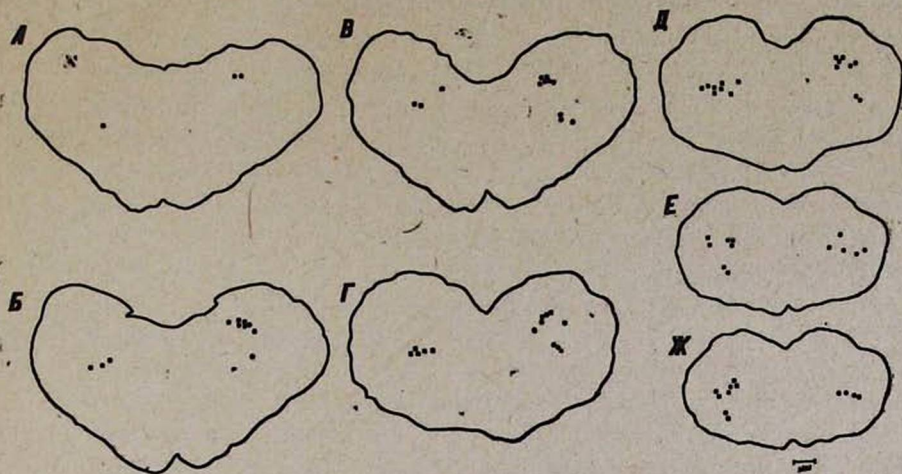


Рис. 6. Схемы фронтальных срезов продолговатого мозга с нанесенными на них «точками» отведения дыхательной активности. На всех срезах справа (кружки)—инспираторная активность, слева (квадраты)—экспираторная. А—«точки» отведения дыхательной активности на уровне 3,5—3 мм роstralнее обех; Б—на уровне 2,5—2 мм роstralнее обех; В—на уровне 1,5—1 мм роstralнее обех; Г—на уровне обех и 0,5 мм роstralнее обех; Д—на уровне 0,5—1 мм каудальнее обех; Е—на уровне 1,5—2 мм каудальнее обех; Ж—на уровне 2,5—3 мм каудальнее обех.

ность была зарегистрирована из области расположения вентрального ретикулярного ядра. Исследование вертикального распределения точек отведения дыхательной активности не обнаружило заметного различия между глубиной локализации нейронов с инспираторным и экспираторным типами активности.

Полученные нами данные позволяют судить о некоторых особенностях локализации инспираторных и экспираторных нейронов в пределах продолговатого мозга кошки.

Обнаруженные в наших экспериментах инспираторные и экспираторные нейроны не образуют строго обособленных центров, но область, расположенная на 2,5 мм роstralнее, 1,5 мм каудальнее обех и на 2,5—3,5 мм латеральнее от средней линии, является областью наибольшей концентрации инспираторных нейронов, а область, расположенная между обех и 3 мм каудальнее обех, на 2,5—3,5 мм латеральнее от средней линии, является областью наибольшей концентрации экспираторных

нейронов. При этом инспираторные и экспираторные нейроны с различными типами активности диффузно распределены внутри указанных областей без объединения нейронов со сходным типом активности в отдельные клеточные агрегаты.

Наши данные относительно локализации бульбарных дыхательных нейронов совпадают с данными Хэйбер и соавт. [18]. Согласно данным авторов, большинство дыхательных разрядов обнаруживалось в латеральной части ретикулярной формации продолговатого мозга кошки на 3 мм кпереди и 3 мм кзади от обеих с преобладанием инспираторных разрядов в ростральных, а экспираторных — в каудальных участках указанной области без разделения в вертикальном направлении на инспираторную и экспираторную части. Каудальное расположение экспираторных нейронов по отношению к инспираторным было выявлено и в работе Нельсона [20], однако, по данным автора, экспираторная зона находится примерно на 0,7 мм дорсальнее инспираторной. На концентрацию инспираторных нейронов ростролатеральнее обеих около ядра солитарного тракта указывают Баумгартен с соавт. [10], Батсел [6], Бианши [11]. В наших экспериментах также большинство инспираторных нейронов регистрировались из областей, расположенных в непосредственной близости от системы солитарного тракта и из более вентральных участков, примыкающих к этой системе. Можно думать, что благодаря своему месторасположению инспираторные нейроны больше подвержены различным афферентным влияниям, и, возможно, этим объясняется, что ряд авторов [2, 4, 5, 24 и др.] отмечают большую возбудимость инспираторных нейронов по сравнению с экспираторными в тех или иных условиях эксперимента.

С другой стороны, некоторые авторы [12, 13, 16, 17, 19, 23] считают, что инспираторные и экспираторные нейроны беспорядочным образом перемешаны в латеральной части ретикулярной формации продолговатого мозга и не выделяют областей с преимущественным скоплением инспираторных и экспираторных нейронов.

Существующие по этому вопросу расхождения можно объяснить, по-видимому, тем, что в различных условиях эксперимента функционирует различное число дыхательных нейронов. Так, некоторые авторы [7, 20] высказали предположение о том, что обособленность клеточных групп зависит от степени наркоза — при глубоком наркозе она выражена сильнее, чем в норме.

Согласно этому предположению можно думать, что у слабо- или не-наркотизированных животных, когда функционирует большое число дыхательных нейронов, нахождение этих ограниченных зон наибольшей концентрации нейронов значительно затрудняется.

Լ. Բ. ՆԵՐՍԻՍՅԱՆ

ԲՈՒԼԲԱՐ ՇՆՋԱՌԱԿԱՆ ԿԵՆՏՐՈՆԻ ԻՆՏՊԵՐԱՏՈՐ ԵՎ ԷՔՍՊԵՐԱՏՈՐ ՆԵՅՐՈՆՆԵՐԻ ՄԵԿՈՒՍԱՑՈՒՄԸ ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա. մ. փ. ռ. փ. ռ. ի. մ.

Նարկոզի ենթարկված կենդանիների մոտ բնական շնչառության պայմաններում միկրոէլեկտրոդային մեթոդով գրանցված շնչառական փուլերի հետ համընկնող, գործող պոտենցիալների օգնությամբ հետազոտվել է բուլբար նեյրոնների մեկուսացումը: Առանձնացվել են ինսպիրատոր և էքսպիրատոր նեյրոնների պարզման մի քանի տիպեր, որոնք ունեն բնկվող ակտիվության տարբեր չափանիշներ: Հայտնաբերվել է, որ շնայած այդ նեյրոնները խիստ մեկուսացված կենտրոններ չեն, բայց երկայնաձիգ ուղեղի ցանցանման գոյացության լատերալ մասում գոյություն ունի մի շրջան, որտեղ հանդիպում ենք ինսպիրատոր նեյրոնների առավելագույն խտության և մեկ այլ շրջան, որտեղ հանդիպում ենք էքսպիրատոր նեյրոնների առավելագույն խտության:

Շնչառական կենտրոնների նեյրոնների ակտիվության գրանցման ժամանակ ինսպիրատոր և էքսպիրատոր նեյրոնների մեկուսացման խորության միջև զգալի տարբերություն չի նկատվել:

ЛИТЕРАТУРА

1. Кедер-Степанова И. А. В кн.: Электрофизиология нервной системы. Ростов, 1963, стр. 186.
2. Песков Б. Я. Физиологический журнал СССР, 1962, 48, стр. 1368.
3. Петров А. А., Сафонов В. А., Некрасова В. М., Сошников Е. И., Свидзинская Т. А. Биологические науки, 1970, 2, стр. 43.
4. Сергеевский М. В. Труды Куйбышевского медицинского института, 3. Куйбышев, 1950, стр. 3.
5. Фанталова В. Л. Автореферат канд. дисс. М., 1951.
6. Batsel H. L. Exptl. Neurol., 1964, 9, 410.
7. Batsel H. L. Exptl. Neurol., 1965, 11, 341.
8. Batsel H. L. Exptl. Neurol., 1967, 19, 357.
9. Baumgarten R. V. Pflüg. Arch., 1956, 262, 573.
10. Baumgarten R. V., Baumgarten A. V., Schafer K. P. Pflüg. Arch., 1957, 264, 217.
11. Bianchi A. J. de Physiol., 1971, 63, 5.
12. Brookhart J. M. Am. J. Physiol., 1940, 129, 709.
13. Bystryska E., Gromysz H., Huszczuk A., Karczewski W. Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol., 29, 363.
14. Cohen M. J. J. Neurophysiol., 1968, 31, 142.
15. Cohen M. J. J. Neurophysiol., 1969, 32, 356.
16. Gesell R. A., Bricker J. W., Magee C. S. Am. J. Physiol., 1936, 117, 423.
17. Gesell R. A., Magee C. S., Bricker J. W. Am. J. Physiol., 1940, 128, 615.
18. Haber E., Kohn K. W., Ngai S. N., Holaday D. A., Wang S. C. Am. J. Physiol., 1957, 190, 350.
19. Hukuhara T., Nakayama S., Okada H. Jap. J. Physiol., 1954, 4, 145.
20. Nelson J. R. J. Neurophysiol., 1959, 22, 590.
21. Nesland R., Nesland J. Fed. Proc., 1963, 22, 337.
22. Nesland R., Plum F. Exptl. Neurol., 1965, 12, 337.
23. Salmoiraghi G. C., Burns B. D. J. Neurophysiol., 1960, 23, 2.
24. Wyss O. A. M. Helv. Physiol. Pharm. Acta, 1954, 12, 10, 5.