

А. И. ШАНОВАЛОВ, Г. Г. КУРЧАВЫЙ

**СВОЙСТВА КОРТИКОСПИНАЛЬНЫХ И АФФЕРЕНТНЫХ
СИНАПТИЧЕСКИХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ПОЯСНИЧНЫЕ
МОТОНЕЙРОНЫ ОБЕЗЬЯНЫ**

(Представлено академиком Е. М. Крепсом 10 X 1969)

Кортикоспинальная система приматов отличается наибольшим развитием среди млекопитающих. Морфологические (1) и электрофизиологические (2, 3) данные позволили установить существование прямых кортикомоторнейрональных связей у обезьян. Поэтому изучение функциональных особенностей кортикоспинальных проекций этих животных важно для понимания закономерностей организации и развития надсегментарного контроля движений. В настоящей работе были исследованы синап-

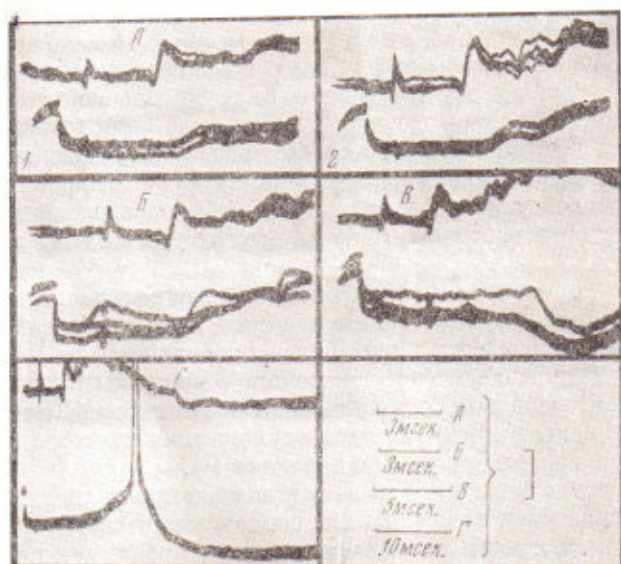


Рис. 1. Кортикоспинальные моносинаптические и полисинаптические ответы четырех мотонейронов (А—Г). А — ответы на стимулы силой 4 ма (1) и 7 ма (2); Б — ответы на одиночные стимулы и потенциалы синаптического шума (указаны стрелками); В — т.п.с. при парных стимулах; Г — полисинаптический в.п.с., вызывающий разряд. Сверху вниз: потенциал дорсальной поверхности, внутриклеточная запись. Калибровка для верхнего луча 100 мв, для нижнего 2 мв (А—В) или 5 мв (Г)

тические реакции, возникающие в мотонейронах обезьяны при раздражении моторной коры. Кортикоспинальные воздействия сравнивались с ответами на раздражение мышечных афферентов.

Опыты были поставлены на трех молодых обезьянах *Macaca mulatta* весом 1,9—2,2 кг. Животных наркотизировали нембуталом (25—40 мг/кг). Моторную кору (область прецентральной извилины) раздражали монопо-

лярно (анодом) прямоугольными стимулами длительностью 0,1—0,2 мсек. Выбирали точки, ритмическое раздражение которых вызвало избирательное сокращение пальцев контралатеральной ноги. Внутриклеточное отведение от мотонейронов поясничного утолщения осуществляли микроэлектродами, заполненными 0,6 M K₂SO₄, с сопротивлением 10—20 Мом. Микроэлектроды были включены в мостовую схему, позволяющую производить трансмембранную поляризацию и измерение сопротивления мембраны (4). Мотонейроны идентифицировались по антидромным разрядам и синаптическим ответам на раздражение мышечных нервов: flexor

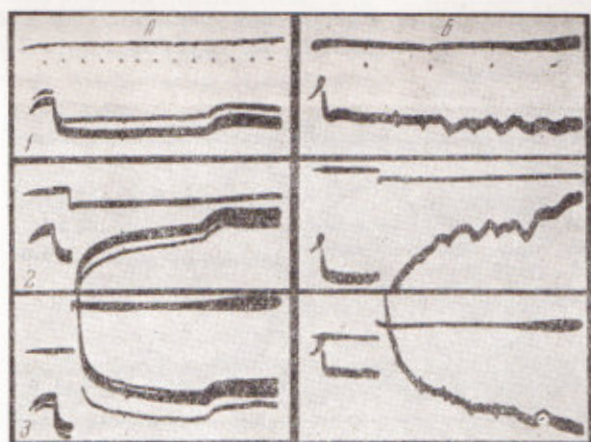


Рис. 2. Влияния поляризации на кортикоспинальные моносинаптические в.п.с.п. (А) и дисинаптические т.п.с.п. (В). Сверху вниз: запись поляризующего тока (отклонение луча вверх — гиперполяризация, вниз — деполаризация); внутриклеточная запись. Калибровочный импульс для нижнего луча 2 мв. Отметка времени 1 мсек (А) и 10 мсек. (В). Амплитуда импульсов отметки времени 10 па

digitorum longus, extensor digitorum longus, peroneus profundus, gastrocnemius, biceps + semitendinosus. Всего было исследовано 46 мотонейронов. Погружение микроэлектрода осуществляли при помощи микроманипулятора с дистанционным управлением (5), позволяющего точно локализовать глубину погружения. После опыта приготавливали окрашенные по Ниссля поперечные срезы спинного мозга для определения величины мотонейронов и их топографии. Параллельно с внутриклеточными реакциями регистрировали потенциалы дорсальной поверхности спинного мозга, служившие для определения прихода кортикоспинальной волны. Измерение латентного периода нисходящей волны показало, что скорость ее распространения составляет 61—66 м/сек.. Одиночные волны вызывали в большинстве мотонейронов, иннервирующих extensor и flexor digitorum longus, возбуждающие постсинаптические потенциалы (в.п.с.п.) с латентным периодом 3,8—4,5 мсек. и сегментарной задержкой 0,6—1,2 мсек. Учитывая результаты надсегментарного возбуждения мотонейронов кошки (6), можно считать, что по крайней мере ответы с сегментарной задержкой менее 1,0 мсек. представляют собой моносинаптические реакции. Все мотонейроны, в которых были зарегистрированы моносинаптические в.п.с.п., располагались наиболее поверхностно на глубине 1,1—1,5 мм от латеральной поверхности мозга. Это хорошо совпадает с данными о дорсальной локализации мотонейронов дистальных мышц (7). Максимальная величина моносинаптических кортикоспинальных в.п.с.п. не превышала 1,5 мв ($0,6 \pm \pm 0,1$ мв). В клетках с выраженным «синаптическим шумом» амплитуда

вызванных моносинаптических в.п.п. нередко не превышала амплитуду унитарных миниатюрных потенциалов (рис. 1 *Б*). В то же время амплитуда 1а в.п.п. этих же клеток могла достигать 5—8 мв (в среднем $3,3 \pm 0,3$ мв). Моносинаптические кортикоспинальные в.п.п. возникали при раздражении с силой 3,5—5,0 ма. Усиление раздражения до 10—20 ма не изменяло существенно их величины, но значительно увеличивало более отставленные, вероятно полисинаптические, реакции (рис. 1 *А*). Амплитуда полисинаптической деполяризации могла достигать критического уровня для генерации разряда (рис. 1 *Г*). В мотонейронах остальных мышц обычно возникали полисинаптические в.п.п., тормозные постсинаптические потенциалы (т.п.п.) или смешанные реакции. Эти клетки располагались, как правило, более вентрально, на глубине 1,5—2,2 мм. Наиболее

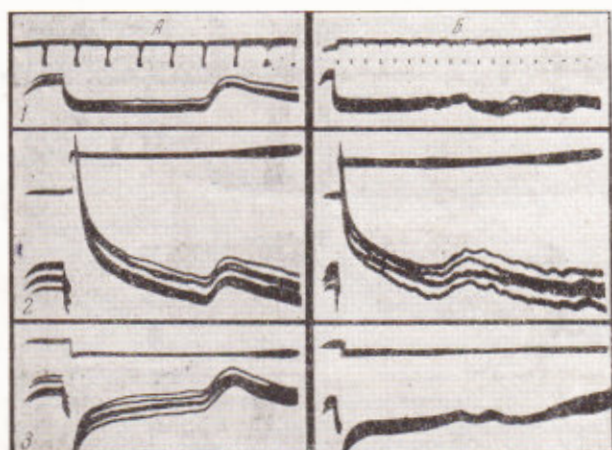


Рис. 3. Влияние поляризации на моносинаптические 1а в.п.п. (*А*) и полисинаптические ответы (*Б*) мотонейрона длинного сгибателя пальцев. Обозначения те же, что на рис. 2. Отметка времени 1 мсек., калибровочный импульс 5 мв

коротколатентные т.п.п. возникали с сегментарной задержкой 1,4—2,2 мсек., свидетельствующей об их дисинаптической природе. Выявление т.п.п. облегчалось повторным раздражением (рис. 1, *В*). Полисинаптические в.п.п. также усиливались ритмическим раздражением.

В опытах на 7 мотонейронах было найдено, что моносинаптические кортикоспинальные в.п.п. не изменяют амплитуды при трансмембранной поляризации (рис. 2*А*). Меньшие по силе токи заметно влияли на величину кортикоспинальных т.п.п. (рис. 2*Б*). Указанные результаты свидетельствуют о преимущественно дендритном расположении кортикомотонейронального синаптического входа. Тормозные синапсы этого пути, напротив, должны локализоваться в соматической мембране.

Все моносинаптические 1а в.п.п. (15 клеток) также не изменяли своей амплитуды при трансмембранной поляризации, хотя полисинаптические ответы тех же клеток проявляли высокую чувствительность к поляризующему току (рис. 3). Последнее может служить контролем достоверности результатов с моносинаптическими в.п.п. Следовательно, синапсы мышечных афферентов также локализируются на дендритах мотонейронов. Это совпадает с данными морфологии об окончании коллатералей дорсальных корешков преимущественно в дендритном поле мотонейронов макаки (⁸).

Полисинаптические кортикоспинальные в.п.п., в противоположность моносинаптическим, очень эффективно изменяются при трансмембранной поляризации: возрастают под влиянием тока, входящего в клетку, и

уменьшаются под влиянием выходящего (рис. 4). Этот факт можно расценивать как показатель соматического расположения возбуждающих синапсов полисинаптических путей. Однако низкая интенсивность (5—10 па) деполярирующих токов, необходимых для реверсии полисинаптических в.п.с.п., позволяет предполагать, что последние имеют смешанную природу и содержат значительную примесь т.п.с.п., резко повышающих чувствительность к трансмембранной поляризации (⁹, ¹⁰). Во время развития кортикоспинальных полисинаптических в.п.с.п. было зарегистрировано резкое снижение сопротивления мембраны, определяемое по уменьшению амплитуды электротонических толчков (рис. 4). Это свидетельствует об увеличении проницаемости мембраны к ионам.

Таким образом, свойства кортикоспинальных проекций на поясничные мотонейроны обезьян во многом совпадают со стволовыми моносинаптическими проекциями на мотонейроны кошки (⁴, ⁹, ¹¹). Это сочетается со значительным сходством параметров, характеризующих свойства мембраны мотонейронов обоих животных. Как показали проведенные измерения, критический уровень для генерации разряда в мотонейронах с мембранным потенциалом покоя и действия свыше 60 мв составляет 6—10 мв; порог прямого раздражения 3—12 па ($8,2 \pm 0,97$ па); порог активации соматодендритной мембраны 23—35 мв; длительность следовой гиперполяризации 50—90 мсек. Частота разрядов при длительной деполяризации линейно зависит от интенсивности раздражения (1—2 имп/сек на 1 па). Несколько большая по сравнению с мотонейронами кошки величина входного сопротивления мембраны 0,7—3,5 Мом ($1,6 \pm 0,29$ Мом) может быть связана с меньшими размерами (30—50 μ) мотонейронов молодых обезьян.

По-видимому, надсегментарный контроль мотонейронов со сходными собственными свойствами требует сходной синаптической организации. Поэтому особенности супраспинальных проекций из различных отделов мозга могут заключаться скорее в установлении связей с разными функциональными группами мотонейронов (дистальных и проксимальных мышц, флексоров и экстензоров), чем в значительных различиях свойств этих проекций.

Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
5 X 1969

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. G. J. M. Kuypers, Brain, 83, 161 (1960). ² C. G. Bernhard, E. Bohm, J. Petersen, Acta physiol. scand., 29, 79 (1953). ³ J. B. Preston, D. G. Whitlock, J. Neurophysiol., 24, 91 (1961). ⁴ А. И. Шаповалов, Г. Г. Курчавый, М. П. Строганова, Физiol. журн. СССР, 52, 1401 (1966). ⁵ E. Eide, Y. Kallström, Acta physiol. scand., 73, 2A (1968). ⁶ А. И. Шаповалов, J. Neurophysiol., 32, 1275 (1969). ⁷ G. J. Romanes, Progr. Brain Res., 11, 93 (1964). ⁸ M. B. Carpenter, B. M. Stein, J. E. Shriver, Am. J. Anat., 123, 75 (1968). ⁹ А. И. Шаповалов, I Nobel Symposium, Stockholm, 1966, p. 331. ¹⁰ W. H. Calvin, Exp. Neurol., 24, 248 (1969). ¹¹ А. И. Шаповалов, Intern. Congr. Physiol. Sci., 7, 1190 (1968).

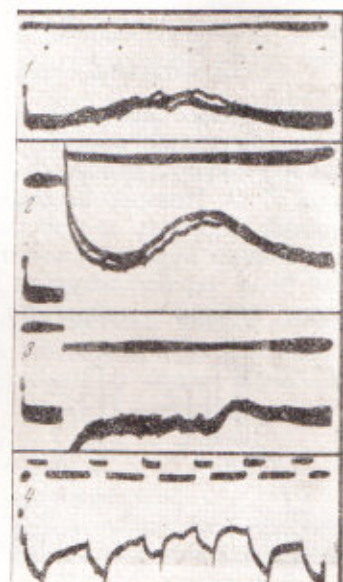


Рис. 4. Влияние поляризации (1—3) и изменения сопротивления (4) во время кортикоспинальных полисинаптических в.п.с.п. Отметка времени 10 мсек., калибровочный импульс 5 мв