

Л. И. ПИАНОВА

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЭФФЕРЕНТНЫХ И АФФЕРЕНТНЫХ ВОЗБУЖДЕНИЙ НА ВСТАВОЧНЫХ НЕЙРОНАХ МОТОРНОЙ КОРЫ

(Представлено академиком П. К. Анохиным 8 VII 1970)

Согласно представлениям лаборатории П. К. Анохина, вставочные нейроны моторной коры мозга, объединяясь в систему, длительное время удерживают возбуждение, формирующееся на основе поступления по аксонным коллатералям копий эфферентных возбуждений, и «находятся в состоянии готовности» к восприятию афферентных потоков от параметров результата будущего действия⁽¹⁾. В связи с этим представляет интерес анализ распределения коллатеральных копий эфферентного возбуждения на вставочных нейронах моторной коры.

Задача настоящего исследования заключалась в определении продолжительности удержания вставочными нейронами моторной коры копий эфферентных возбуждений, поступающих к ним через аксонные коллатерали пирамидного тракта при его антидромном раздражении. Одновременно мы пытались уточнить критерии идентификации различных нейронов моторной коры, т. е. пирамидных и вставочных. Время удержания коллатерального эфферентного пирамидного возбуждения определялось нами на основании изменения характера ответной реакции вставочного нейрона на афферентное раздражение при постепенном приближении его к моменту раздражения пирамидного тракта.

Методика. Опыты проводились на кошках, обездвиженных листеноном (15 мг на 1 кг веса животного), находящихся на искусственном дыхании и фиксированных в стереотаксическом приборе Хорслей — Кларка — Делля. Внеклеточная активность нейронов моторной коры кошки регистрировалась стеклянными микроэлектродами, заполненными 3 M раствором NaCl.

Антидромное раздражение пирамидного тракта производили через парный электрод, введенный под визуальным контролем после вскрытия затылочно-основной кости в пирамидный тракт на уровне продолговатого мозга выше места перекреста. Одиночные прямоугольные импульсы раздражающего электрического тока имели следующие параметры: амплитуда от 4 до 8 в, длительность от 0,5 до 0,15 мсек. Такие небольшие величины раздражающего тока исключают возможность распространения раздражения на нижележащие структуры, в частности на лемнисковый путь⁽²⁾.

Афферентное возбуждение вызывалось электрокожным раздражением бедра или подушечки задней лапы, контралатеральной по отношению к регистрируемой области. Раздражение производилось одиночными импульсами тока с амплитудой 20 в и длительностью 1 мсек.

Для определения временного интервала, в котором возможно взаимодействие между эфферентным и афферентным возбуждением, электрокожное раздражение наносилось через определенный интервал после антидромного раздражения пирамидного тракта. Эти интервалы изменялись от 100 до 1 мсек.

Экспериментальные данные. В первой серии экспериментов мы изучали характер реакций нейронов моторной коры на одиночное и тетаническое раздражение пирамидного тракта. Всего исследовано 150 нейронов. Из них 38,7% (58 нейронов) реагировали на одиночное раздражение пирамидного тракта спайком с латентным периодом до 10 мсек. В свою очередь 6 нейронов из этих 58 через несколько миллисекунд после первого спайка давали еще один или несколько спайков. 14% от общего

числа нейронов (21 нейрон) реагировали на предъявляемое раздражение также одиночным спайком, но с большим латентным периодом (от 15 до 50 мсек.). У 47,3% (71 нейрон) реакция в виде одиночного спайка не зарегистрирована.

Для выяснения значения реакций нейронов на тетаническое антидромное раздражение при идентификации пирамидных и межучочных элементов коры мы провели корреляцию между характером реакций нейрона на одиночное и тетаническое раздражения пирамидного тракта. Оказалось, что из нейронов, реагирующих на одиночное раздражение с малым латентным периодом, 63,8% (37 нейронов) дают реакцию облегчения на частотное раздражение, 31% (18 нейронов) дают тормозную реакцию и у 5,2% (3 нейрона) наблюдаются нестабильные реакции.

Из 71 нейрона, не реагирующих на одиночное антидромное раздражение, у 24% (17 нейронов) наблюдали реакцию облегчения, у 39,4% (28 нейронов) — торможения, у 9,9% (7 нейронов) — нестабильные реакции и 26,7% (19 нейронов) были ареактивными. Изложенные выше данные сведены в таблицу (табл. 1).

Таким образом, отсутствие четкого разграничения в реакциях нейронов на тетаническое антидромное раздражение позволило нам для идентификации нейронов моторной коры использовать лишь характер ответа нейронов на одиночное раздражение пирамидного тракта. К пирамидным клеткам мы относили нейроны, дающие на одиночный антидромный стимул спайк с латентным периодом до 10 мсек. включительно. Клеточные элементы с другими видами реакций или при отсутствии реакций на данный вид раздражения мы относили к группе вставочных нейронов.

Во второй серии экспериментов мы изучали формы и временные параметры взаимодействия эфферентных и афферентных возбуждений на вставочных нейронах коры и на пирамидных элементах.

Исследовано 43 вставочных нейрона и 18 пирамидных. Сначала мы определяли реакцию изучаемого нейрона на одиночное раздражение пирамидного тракта и на одиночное электрокожное раздражение. Затем для определения возможности взаимодействия между двумя этими возбуждениями наносили электрокожное раздражение после антидромного. Постепенно уменьшая интервал между ними, мы определяли временной параметр, при котором происходили изменения в реакции нейрона на спаренное раздражение.

Эти изменения наблюдались у 62,8% (27 нейронов) вставочных нейронов. У 41,8% (18 нейронов) это выражалось в появлении тормозных реакций (рис. 1), у 21,0% (9 нейронов) — в реакции облегчения (рис. 2). Отмечено, что интенсивность этих реакций изменяется в зависимости от интервала между раздражениями. 27,9% (12 нейронов) оказались ареактив-

Таблица 1

Реакция нейронов на тетаническое и одиночное антидромное раздражения

Латентный период (ЛП), мсек.	Одиночное антидромное раздражение	Тетаническое антидромное раздражение			
		облегчение	торможение	отсутствие реакции	нестабильность реакции
ЛП < 2	$\frac{32}{23,4}$	$\frac{26}{17,4}$	$\frac{6}{4,0}$	—	—
2 < ЛП < 5	$\frac{18}{12,0}$	$\frac{9}{6,0}$	$\frac{6}{4,0}$	—	$\frac{3}{2,0}$
5 < ЛП < 10	$\frac{8}{5,3}$	$\frac{2}{1,3}$	$\frac{6}{4,0}$	—	—
ЛП > 10	$\frac{21}{14,0}$	$\frac{5}{3,3}$	$\frac{14}{9,3}$	—	$\frac{2}{13}$
Отсутствие реакции	$\frac{71}{47,3}$	$\frac{17}{11,3}$	$\frac{28}{18,7}$	$\frac{19}{12,7}$	$\frac{7}{4,7}$
Всего	$\frac{150}{100,0}$	$\frac{59}{39,3}$	$\frac{60}{40,0}$	$\frac{19}{12,7}$	$\frac{12}{8,0}$

Примечание. Над чертой — абс. число нейронов, под чертой — процент к общему числу.

ными на спаренное раздражение при используемых нами интервалах, а 9,3% (4 пейрона) не давали стабильных реакций.

Взаимодействие двух возбуждений на вставочных нейронах происходило при интервале между раздражениями меньше 50 мсек., лишь у 4,6% (2 пейрона) взаимодействие было отмечено при 50 мсек. Для остальных реагирующих элементов наиболее оптимальными являлись интервалы в

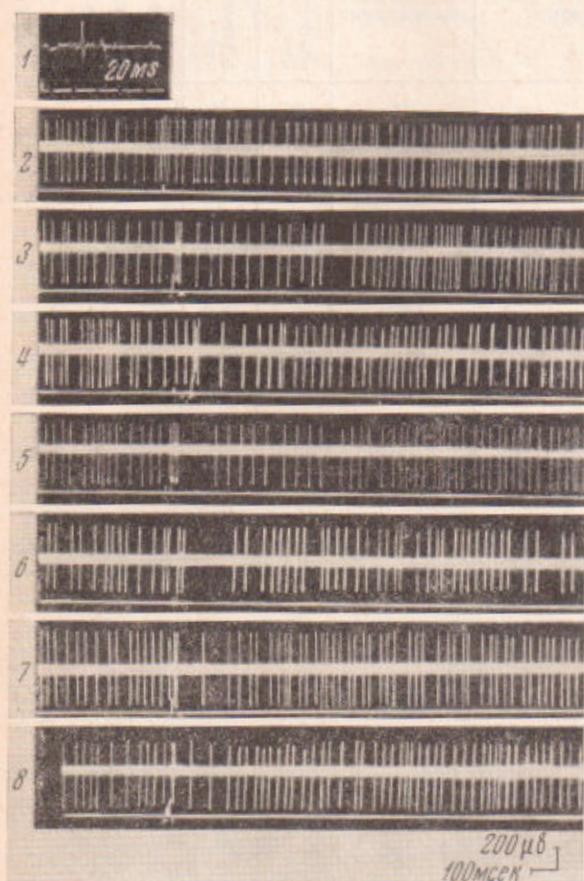


Рис. 1. Эффект взаимодействия афферентного и эфферентного возбуждений на вставочных нейронах моторной коры кошки. Реакции нейрона: 1 — на одиночное раздражение пирамидного тракта, зарегистрированная при большой скорости развертки; 2 — на одиночное раздражение пирамидного тракта, зарегистрированная при малой скорости развертки; 3 — на одиночное электрокожное раздражение; 4—8 — эффект взаимодействия возбуждения при последовательном антидромном и электрокожном раздражении, наносимом с различными интервалами; соответственно 100 мсек., 50 мсек., 25 мсек., 10 мсек., 3 мсек. Отметки раздражения представлены стрелками

25—30 мсек. и меньше. Учитывая величину латентных реакций на каждое самостоятельное раздражение и время задержки электрокожного раздражения для каждого нейрона, можно определить длительность сохранения им копии эфферентного пирамидного возбуждения. У различных нейронов она колебалась от 50 до 200 мсек.

Иной характер носят реакции пирамидных нейронов на антидромное раздражение, спаренное с электрокожным. Если для каждой данной вставочной клетки характерен всегда один и тот же тип реакции с изменением лишь ее интенсивности в зависимости от интервала то у одного и того же пирамидного нейрона при разных интервалах можно наблюдать различные реакции: как тормозные, так и облегчающие.

Обсуждение. При анализе полученного экспериментального материала мы проводили сравнение с данными, описанными Ли (*), связанными с идентификацией нейронов моторной коры. В нашем исследовании встречались нейроны, реагирующие на раздражение пирамидного тракта с латентным периодом 15—20—50 мсек. Это намного превышает время, необходимое для прохождения возбуждения от раздражающих электродов до отводящих. Расстояние это равно примерно 45 мм, а самая малая скорость проведения возбуждения аксоном 3 м/сек (*).

Мы считали, что такой большой скрытый период объясняется возбуждением вставочных нейронов либо через корковые коллатерали, либо через

ретикулярную формацию, принимающую коллатерали от пирамидного тракта, наличие которых доказано и морфологически, и электрофизиологически (^{3, 5, 6, 8}). Рядом авторов латентный период свыше 10 мсек. также объясняется синаптической активацией (⁷). Электрокожное раздражение конечности, используемое нами во второй серии экспериментов, конечно, не является прочной моделью обратной афферентации на эфферентные посылки при раздражении пирамидного тракта. Тем не менее отмеченная в наших экспериментах способность нейронов удерживать коллатеральные эфферентные возбуждения в течение нескольких десятков и даже сотен миллисекунд позволяет предположить участие вставочных нейронов в оценке совершенного действия на основе кратковременной памяти. Это проявляется в изменении реакции нейрона на афферентное возбуждение, поступающее к нему через определенный интервал после афферентного. В естественных условиях такими афферентациями могут быть как кожные раздражения от лапы, так и проприоцептивные от мышц и сухожилий конечности.

Отличия в реакциях пирамидного нейрона на предъявляемые раздражения объясняются, видимо, тем, что в их основе лежит иной характер взаимодействия между истинно антидромным и афферентным возбуждениями, что может быть связано с функциональным назначением пирамидных и вставочных нейронов.

Итак: 1) для идентификации пирамидных и вставочных нейронов моторной коры целесообразно использовать только одиночные раздражения пирамидного тракта; 2) вставочные нейроны моторной коры на основе длительного последствия, являющегося результатом раздражения пирамидного тракта, способны вступать во взаимодействие с афферентными возбуждениями, приходящими из зоны периферического моторного ответа.

Первый Московский медицинский институт
им. И. М. Сеченова

Поступило
19 VI 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. К. Анохин, Биология и нейрофизиология условного рефлекса, М., 1963.
² Ч. Л. Ли, В кн. Ретикулярная формация мозга, М., 1962, стр. 405. ³ В. В. Синичкин, В кн. Интегративная деятельность мозга, Матер. Межинститутск. научн. конфер. 10—12 окт. 1967 г., М., 1967, стр. 72. ⁴ Ю. И. Фельдшеров, Микроэлектродный анализ межнейронных взаимоотношений в дыхательном центре, Кандидатская диссертация, М., 1968. ⁵ R. Baumgarten, A. Mollik, G. Moruzzi, *Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol.*, 5, № 4, 68 (1953). ⁶ R. S. Cajal, *Studies on the Cerebral Cortex*, London, 1955. ⁷ C. J. Conway, F. S. Wright, W. E. Bradley, *Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol.*, 26, № 6, 567 (1969). ⁸ H. D. Patton, V. B. Amassian, *Handb. of Physiology — Neurophysiology*, 2, Am. Physiol. Soc., Washington, 1960, p. 837. ⁹ A. L. Towe, H. D. Patton, T. T. Kennedy, *Experimental Neurology*, 8, № 3, 220 (1963).

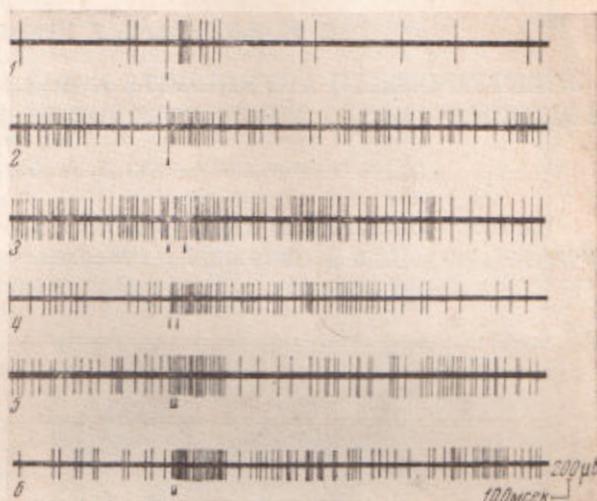


Рис. 2. Эффекты взаимодействия афферентного и эфферентного возбуждений на вставочных нейронах моторной коры. Обозначения те же, что и на рис. 1, соответственно с 2 по 7. Стрелки обозначают моменты раздражения