

В. Д. АВЕЛЕВ, Ю. П. ПУШКАРЕВ

ГЕТЕРОСИНАПТИЧЕСКИЕ И ГЕТЕРОНИМНЫЕ РЕФЛЕКТОРНЫЕ РЕАКЦИИ СПИНОМОЗГОВЫХ МОТОНЕЙРОНОВ В ТЕЧЕНИЕ ДЛИТЕЛЬНОЙ РИТМИЧЕСКОЙ АФФЕРЕНТНОЙ СТИМУЛЯЦИИ

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 2 I 1974)

Как известно, спинномозговые афферентные волокна группы Ia посылают многочисленные коллатерали к синергичным мотонейронам. Вследствие этого стимуляция афферентов мышечных нервов вызывает разряды гомонимных мотонейронов и обычно местные потенциалы, а при длительной стимуляции и импульсные разряды гетеронимных мотонейронов (1, 2). Появление рефлекторных разрядов в гетеронимных мотонейронах в ответ на одиночную пробную стимуляцию афферентных волокон одного мышечного нерва, вызываемую в перерывах продолжительного ритмического раздражения синергичного нерва, некоторые авторы (3, 4) связывают с поздней фазой посттетанической потенциации (п.т.п.). Однако другие исследователи (5) наблюдали увеличение возбудимости гомо- и гетеронимных мотонейронов в отношении гетеросинаптических воздействий со стороны конвергирующих на изучаемые мотонейроны возбуждительных путей на фоне таких редких частот гомосинаптической стимуляции, которые обычно не вызывают п.т.п. моносинаптических рефлекторных реакций.

Целью настоящей работы является дальнейший анализ возбудимости гомо- и гетеронимных мотонейронов при длительной, прсимущественно низкочастотной, стимуляции афферентных волокон.

Исследование проведено в условиях острого эксперимента на 35 взрослых кошках, наркотизированных нембуталом в смеси с хлоралозой (15 и 30 мг/кг, внутривенно), и на спинальных препаратах при дополнительном обездвиживании с помощью флакседила. Общая схема эксперимента сводилась к пробной стимуляции афферентных волокон одного нерва в коротких перерывах или на фоне продолжительного ритмического раздражения синергичного афферентного источника. Чаще всего тестирующему раздражению подвергался нерв медиальной головки икроножной мышцы (MG), а кондиционирующему — нерв латеральной головки икроножной мышцы вместе с ветвью нерва камбаловидной мышцы (LGS). Регистрировались рефлекторные разряды центрального конца перерезанного 7-го поясничного корешка (VRL₇), потенциалы действия (п.д.) и постсинаптические потенциалы (п.с.п.) одиночных мотонейронов поясничного отдела спинного мозга. В ряде опытов с целью дифференцирования гомо- и гетеронимных мотонейронов регистрация п.д. производилась с ветви MG при тестирующей стимуляции другой ветви того же нерва в интервалах или на фоне длительного ритмического раздражения LGS.

Для внутриклеточной регистрации потенциалов применялись стеклянные микроэлектроды с диаметром кончика около 1 мкм, зашолненные 0,6 M раствором K₂SO₄, 2,5 M раствором KCl или раствором цитрата. Собственный потенциал микроэлектродов компенсировался. Введение микроэлектродов в спинной мозг осуществлялось с помощью механического микроманипулятора с шаговым двигателем и электронным управлением (6). Раздражение нервов производилось прямоугольными стимулами длительностью

0,5 мсек. различной частоты и слегка надпороговой силы (1—1,5 п). Пороговая сила раздражения определялась по появлению потенциалов вентральных корешков или дорсальной поверхности мозга. Идентификация мотонейронов производилась по минимальному порогу и наименьшему латентному периоду ортодромного ответа.

Результаты исследования и их обсуждение. Длительная (до 3 час.) стимуляция нервных волокон с частотой 20 ст/сек и выше вызывает прогрессирующее уменьшение амплитуды потенциалов моносинаптических ответов, что связано с частичной или полной депрессией

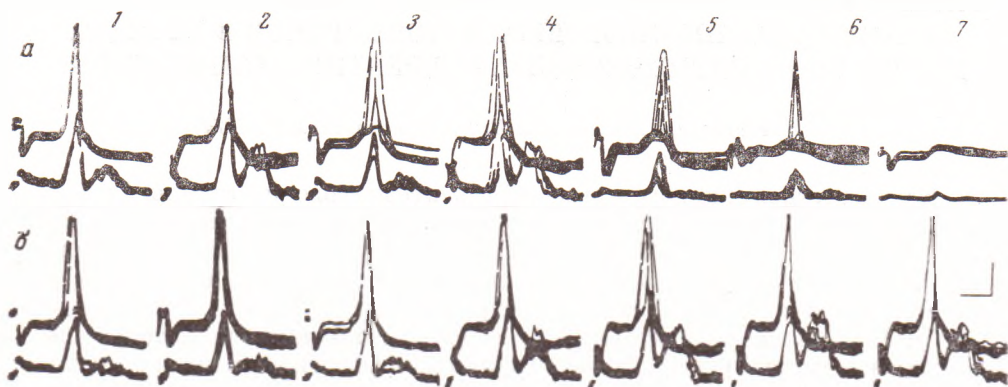


Рис. 1. Изменения моносинаптических реакций мотонейрона LGS при длительной ритмической стимуляции LGS (а) и при тестирующем раздражении MG на этом фоне (б). 1 — до раздражения, 2 — на 20-й сек., 3 — на 5-й, 4 — на 10-й, 5 — на 45-й, 6 — на 70-й, 7 — на 90-й мин. ритмического раздражения LGS с частотой 30 ст/сек (а) и 1 ст/сек на этом фоне (б). Калибровка времени 2 мсек.; калибровка амплитуды 0,6 мв для ответа и 10 мв для п.д. мотонейрона

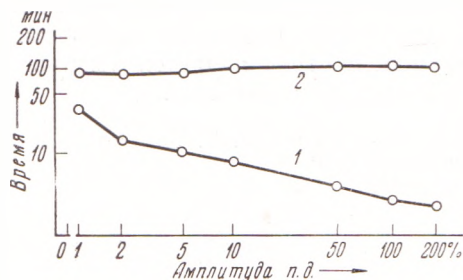
генеративной способности физических и отчасти тонических мотонейронов (⁷). При пробном одиночном раздражении синергического нерва MG в перерывах длительного кондиционирующего раздражения LGS обнаруживаются отчетливые изменения моносинаптических ответов VRL₇. На фоне выраженной депрессии рефлекторных ответов VRL₇ на длительное кондиционирующее раздражение наблюдается увеличение (до 30%) п.д. того же переднего корешка на тестирующее одиночное раздражение синергического нерва (рис. 1, 2). При такой постановке опытов невозможно проследить различие реакций гомо- и гетеронимных мотонейронов. Такая возможность представилась при микроэлектродном отведении активности отдельных мотонейронов и при регистрации п.д. мышечных нервов.

В опытах с микроэлектродным внутриклеточным отведением п.с.п. (36 мотонейронов) показано, что возбудимость гомонимных мотонейронов, определяемая методами антидромного и ортодромного гетеросинаптического тестирования с частотой 20 ст/сек и выше, в течение длительного ритмического раздражения мышечного нерва меняется двухфазно: при наличии регулярных разрядов гомосинаптического происхождения она уменьшена, а при их отсутствии — увеличена. Точно так же и одновременно меняется возбудимость гетеронимных мотонейронов, составляющих синергичный моторный центр. Как показано на рис. 3, повышение возбудимости мотонейронов в период полного исчезновения рефлекторных ответов гомонимного происхождения выражается увеличением вероятности появления полноценных гетеронимных п.д. при пороговой силе раздражения, а также большей выраженностью вызванного постсинаптического потенциала — в.п.с.п. (на 6—12%) пробной гетеронимной и гетеросинаптической реакции.

Повышение частоты кондиционирующего раздражения приводит к прогрессирующему увеличению депрессии рефлекторных ответов гомонимных

рефлекторных центров и мотонейронов. При частотах 60 ст/сек и выше отчетливо выявляется п.т.п. моносинаптических ответов (увеличение амплитуды до 100% исходной величины) и в.п.с.п. одиночных мотонейронов. Длительность п.т.п. достигает 5 мин. Стимуляция других афферентных входов во время п.т.п. гомонимных мотонейронов либо не обнаруживает никакого облегчения, либо показывает такого же порядка облегчение, как и при длительном более низкочастотном ортодромном кондиционирующем раздражении. Это и понятно, потому что п.т.п. — явление гомосинаптическое по отношению к нейрону и разыгрывается только в тетанизуемых

Рис. 2. Изменения моносинаптической реакции VRL при длительной ритмической (40 ст/сек) стимуляции LGS (1) и параллельной гетеросинаптической тестирующей стимуляции MG (2)



синаптических окончаниях. Даже при «оптимальном кондиционирующем раздражении» для выявления гетеронимных ответов (1) облегчение гетеронимных и гетеросинаптических реакций мотонейронов было в тех же пределах, что и при низких частотах.

Механизмы отмеченной динамики возбудимости мотонейронов реализуются на чисто сегментарном уровне. Так как обе рефлекторные гетеронимные реакции осуществляются по двухнейронным связям и их взаимодействие возможно только на мотонейронах, то можно сделать вывод, что изменения величины тестирующей реакции отражают лишь изменения в мотонейронах, а не в синаптических окончаниях. Если бы в данном

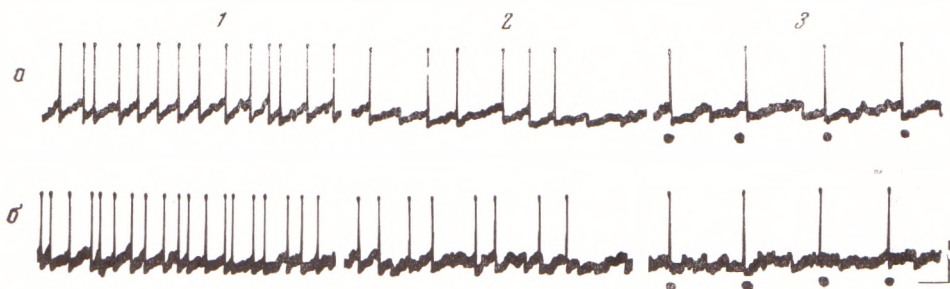


Рис. 3. Потенциалы действия мотонейрона LGS (a) и MG (б) при длительном ортодромном раздражении соответствующих нервов с частотой 40 ст/сек. Активность на 5-й сек. (1), 50-й мин. (2), 75-й мин. (3). В момент полного отсутствия импульсной активности соответствующих мотонейронов тестирующая припороговая стимуляция синергичных нервов MG (a) и LGS (б) (отмечены точками) с частотой 1 ст/сек вызывала полноценные ответы мотонейронов. Калибровка: 40 мкв, 500 мсек.

случае и существовала возможность пресинаптического взаимодействия, то участие пресинаптического торможения не следовало бы преувеличивать, так как, согласно данным ряда авторов (7-9), оно в значительной степени угнетается в условиях длительной ритмической стимуляции.

Можно полагать, что если в начальный период ортодромной ритмической стимуляции урежение п.д. мотонейронов связано с осуществлением пост- и пресинаптического торможения, то с течением времени лимитирующим механизмом для ритмической рефлекторной деятельности оказывается истощение мобильной фракции медиатора, принимающего непосредственное участие в синаптической передаче (5, 10, 11). Редукция

синаптического действия способствует повышению возбудимости мотонейронов в отношении гетеросинаптических и гетеронимных влияний.

Возможно, наряду с постактивационным усилением, вызывающим иррадиацию процесса активации мотонейронов (¹², ¹³), отмеченная закономерность изменения возбудимости мотонейронов и рефлекторных центров является одним из важнейших конкретных механизмов явления, которое описано Н. Е. Введенским в 1912 году под названием «истертиозис» (¹⁴). Как известно, истертиозис выражается значительным повышением возбудимости рефлекторного центра при длительном непрерывном раздражении чувствующего нерва. Как показано в наших экспериментах, определяющим фактором повышения возбудимости гетеронимных мотонейронов и рефлекторных центров является уменьшение гомосинаптической и гомонимной рефлекторной реакции.

Институт физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
6 XII 1973

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ F. B. Beswick, R. T. W. L. Conroy, J. Physiol. (London), v. 180, 134 (1965).
² Idem, *ibid.*, v. 172, 62 (1964). ³ C. Job, Pflüg. Arch. ges. Physiol., v. 256, 391 (1953).
⁴ F. B. Beswick, J. M. Evanson, J. Physiol. (London), v. 124, 60 (1954). ⁵ M. Decandia, L. Provini, H. Taborikova, Brain Res., v. 4, 284 (1967). ⁶ С. А. Евдокимов, Физиол. журн. СССР, № 55, 889 (1969). ⁷ Ю. П. Пушкарев, В сборн. Нейрофизиол. механизмы координации движений. «Наука», 1972, стр. 43. ⁸ J. C. Eccles, P. G. Kostyuk, R. F. Schmidt, J. Physiol. (London), v. 161, 237 (1962). ⁹ А. А. Оганисян, Электрофизиология проводящих путей спинного мозга, «Наука», 1970. ¹⁰ D. W. Esplin, B. Zablocka, J. Neurophysiol., v. 34, 5, 842 (1971). ¹¹ В. Д. Авелев, Ю. П. Пушкарев, Тр. симпозиума: Местное и распротр. возбуждение, Л., 1972, стр. 38.
¹² П. А. Киселев, В сборн. Нейрофизиол. механизмы координации движений, «Наука», 1972, стр. 122. ¹³ D. P. C. Lloyd, A. K. McIntyre, J. Gen. Physiol., v. 38, 771 (1955). ¹⁴ Н. Е. Введенский, Полн. собр. сочинений, т. 4, 1953, стр. 325.