

К. С. ПРЕДТЕЧЕНСКАЯ, С. А. ЕВДОКИМОВ, В. И. САФЬЯНЦ
**ФОРМИРОВАНИЕ РЕАКЦИЙ ТОНИЧЕСКОГО И ФАЗИЧЕСКОГО
ТИПОВ В СЕГМЕНТАРНЫХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ НЕЙРОНАХ**

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 17 VII 1975)

Согласно современным данным, интернейронный аппарат спинного мозга играет ведущую роль в формировании локомоторных реакций (¹⁻³). Активация промежуточных нейронов (п.н.) по афферентным и межсинаптическим каналам осуществляется в естественных условиях не одиночными импульсами, а ритмическими сериями. Поэтому в изучении свойств п.н. особое место занимают исследования их реакций при ритмической активации (⁶⁻⁸). В настоящей работе изучалась преобразовательная функция наиболее многочисленной группы п.н. интермедиальной зоны и вентрального рога — п.н. группы афферентов флексорного рефлекса (а.ф.р.). П.н. этой группы характеризуются широкой конвергенцией афферентных и нисходящих влияний (^{9, 10}) и принимают участие в осуществлении не только генерализованного флексорного рефлекса, но и других двигательных полисинаптических реакций. В задачу исследования входило изучение реакций п.н. на ритмическую активацию с конвергирующих на них высокопороговых кожных и мышечных афферентов, а также выяснение условий и механизмов их формирования.

Опыты проведены на кошках, наркотизированных смесью нембутала и хлоралозы (12 и 40 мг/кг соответственно) и обездвиженных флаксидолом. С помощью традиционного микроэлектродного метода регистрировали внутри- и внеклеточно импульсную активность и постсинаптические потенциалы п.н. интермедиальной зоны и вентрального рога 6-7-го поясничных сегментов. Микроэлектроды заполнялись 2*M* раствором цитрата калия. Гистологический контроль локализации микроэлектрода осуществлялся с помощью упрощенного экспресс-метода (¹¹). Для активации п.н. проводилась ритмическая стимуляция афферентных нервов обеих задних конечностей. Раздражение наносилось сериями прямоугольных импульсов постоянного тока: длительность импульса 0,5 мсек, длительность серии 100—200 мсек, частота 50 имп/сек (в отдельных случаях — от 20 до 100 имп/сек). Сила раздражения выражалась в порогах (п.) наиболее возбудимых волокон активируемого нерва, определяемых по потенциалу дорсальной поверхности, и составила не менее 10 п. Исследовано 127 нейронов.

При ритмической стимуляции афферентных нервов в п.н. регистрируются ответы, различающиеся по степени угнетения разрядов на повторные стимулы. Условно можно выделить три типа (рис. 1 *а, б, в*). Первый тип (*а*) составляют реакции тонического типа: ответы на повторные стимулы не испытывают явных изменений или угнетаются не более чем на 20%. При совпадении длительности разряда и интервала между стимулами наблюдается непрерывная реакция (рис. 2 *а, в*). Ко второму типу относятся реакции фазического характера: ответ только на 1-2 начальных стимула и полное угнетение разрядов на продолжающееся ритмическое раздражение. В третий тип объединены реакции с разной степенью торможения (но не менее 20%) на повторные стимулы (промежуточный тип). К этому типу относится большая часть зарегистрированных реакций.

Для оценки преобразовательной функции п.н. группы а.ф.р. особый интерес представлял следующий вопрос: может ли один и тот же п.н. при активации различных конвергирующих на нем афферентов давать реакции разного типа, или тип реакции определяется собственными свойствами нейрона и является для него постоянным (например, только тоническим, или только фазическим), не зависящим от того, с какого афферентного ис-

точника активизируется нейрон. В последнем случае можно было бы говорить о «тонических» и «фазических» п.п. подобно тому, как это принято в отношении мотонейронов или рецепторных систем. На рис. 2 представлены ответы трех п.п., активируемых ритмически с разных афферентных нервов. Видно, что один и тот же нейрон отвечает на активацию с разных афферентных входов по-разному. В ряде случаев удавалось регистрировать все три типа реакций (а, в). Эти факты свидетельствуют, что тип реакции па

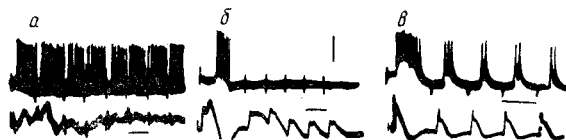


Рис. 1. Типы реакций промежуточных нейронов спинного мозга при ритмической стимуляции кожных и мышечных афферентных нервов задней конечности. а — реакция по тоническому типу (без торможения), б — фазический тип реакции (полное торможение), в — промежуточный тип (частичное торможение). Верхняя запись — ответы п.п., нижняя — потенциал дорсальной поверхности. Частота раздражения 50 имп/сек, сила 20 п. Калибровка: амплитуды 10 мв (а), 4 мв (б, в), времени 20 мсек

ритмическую посылку не закреплен за п.п., а формируется им в зависимости от конкретных условий активации. Следовательно, нет оснований для дифференциации п.п. на «тонические» и «фазические», можно говорить только о реакциях того и другого типа.

Исследования показали, что одним из факторов, влияющим на тип реакции п.п., является латентный период активации нейрона. Степень угнетения ответов (при постоянной частоте и силе стимуляции) возрастает с увеличением латентного периода ответа п.п., что хорошо согласуется с результатами суммарной регистрации полисинаптических ответов в эфферентном нерве или вентральном корешке (¹², ¹³). Все длиннолатентные (более 15 мсек) ответы испытывают при повторной активации очень глубокое или полное торможение — по фазическому типу (рис. 1б, 2б — *Sur*). Тем не менее степень угнетения ответов не является прямой функцией латентности: при малых латентных периодах, даже при моносинаптической активации п.п. (рис. 2в) могут регистрироваться реакции всех трех типов, в том числе и фазического. Уже сам этот факт заставляет думать о специальном механизме фазической реакции. Таким механизмом может быть постразрядное торможение, регистрируемое в п.п. в интервале с 30 по 100 мсек (¹⁴, ¹⁵), и представляющее собой истинный тормозный постсинаптический потенциал (¹⁵). Есть все основания думать, что именно этот механизм является доминирующим в угнетении ответов п.п. в условиях применяемой нами недлительной ритмической стимуляции, а не суммирующиеся в процессе активации следовые изменения той или иной природы в различных звеньях синаптического аппарата. В пользу такого предположения говорят следующие факты (рис. 3): угнетение ответов п.п. на повторные стимулы развивается не постепенно, а довольно резко; начинается в один и тот же временной интервал (20—40 мсек) и несколько ослабевает к 100-ой мсек, на что указывает неоднократно наблюдаемое частичное восстановление ответов (а); после прекращения стимуляции иногда имеет место «rebound» («отдача»), и внутриклеточная регистрация показала, что угнетение ответов происходит на фоне гиперполяризации (в, г).

Постразрядное торможение свидетельствует о двойственной иннервации п.п.: стимуляция одного афферентного источника активирует в той или иной степени и возбуждающие, и тормозные входы нейрона, создавая тем самым широкие возможности градуальных реакций на выходе каждого нейрона и всей системы. С этой точки зрения реакции тонического и фазического типов могут рассматриваться как крайние варианты в широком спектре градуальных реакций п.п. на ритмическую активацию: в первом случае преобладает возбуждательный процесс над тормозным, во втором — тормоз-

ный над возбуждающим. Следует подчеркнуть, что реакции тонического типа имеют место только при коротколатентной активации нейрона (в п.п. 1–3-го порядка, не более), что может свидетельствовать о передаче на мотонейроны полисинаптических влияний тонического типа только по коротким путям. С увеличением числа переключений на путях к исследуемому нейрону тонический тип реакции полностью вытесняется фазическим вследствие торможения и ослабления возбуждательного процесса в каждом из предыдущих звеньев.

Таким образом, может быть сделано заключение о том, что п.п. группы а.ф.р.

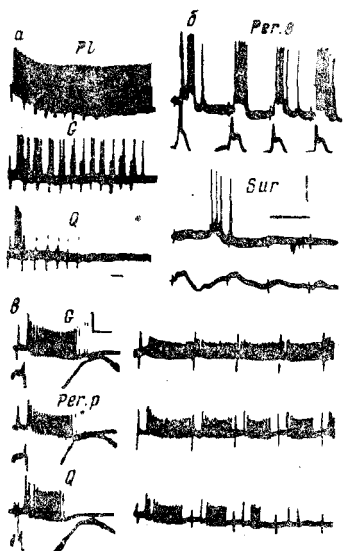


Рис. 2

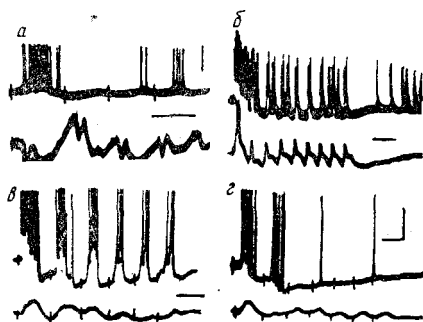


Рис. 3

Рис. 2. Ответы трех промежуточных нейронов спинного мозга (а, б, в) на ритмическую стимуляцию кожных и мышечных афферентных нервов задней конечности пп. plantaris – Pl, gastrocnemius – G, quadriceps – Q, peroneus superficialis – Per.s, peroneus profundus – Per.p, suralis – Sur. На а, слева – ответы на одиночные стимулы. Калибровка амплитуды 10 мВ (а), 4 мВ (б, в), калибровка времени 20 мсек и 5 мсек (на а, слева)

Рис. 3. Постразрядное торможение ответов промежуточных нейронов и гиперполяризация при ритмической активации. а – постразрядная тормозная пауза и частичное восстановление ответов. б – «rebound» по прекращении стимуляции. в, а, в – частичное и полное торможение ответов нейрона на фоне гиперполяризации. Калибровка амплитуды 10 мВ (а), 4 мВ (б, в, в), калибровка времени 20 мсек

(даже 1-го порядка) не могут быть дифференцированы на «тонические» и «фазические», формирование того или иного типа реакций обусловлено организацией синаптического входа нейрона и зависит от сложности активируемого рефлекторного пути. Постсинаптическое торможение в п.п. играет ведущую роль в формировании реакций фазического типа.

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

Поступило
30 VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. Hongo, E. Jankovska, A. Lundberg, Exp. Brain Res., v. 1, 333 (1966).
- ² A. Lundberg, In: The Interneuron. UCLA Forum in Medical Sciences, № 11, Berkeley – Los Angeles, 1969, p. 231. ³ П. Г. Костюк, Нейрофизиология, т. 2, 189 (1970).
- ⁴ С. Грильнер, В кн.: Сенсорная организация движений, Л., 1975, стр. 87. ⁵ Н. А. Киселев, В. И. Сафьянц, В кн.: Сенсорная организация движений, Л., 1975, стр. 118.
- ⁶ С. М. Kolmodin, C. B. Scoglund, Acta physiol. scand., v. 50, 337 (1960). ⁷ А. И. Шаповалов, Клеточные механизмы синаптической передачи, М., 1966. ⁸ Г. А. Варганын, Н. Н. Василевский, В кн.: Синаптические процессы, Киев, 1968, стр. 182.
- ⁹ J. Szentagothai, Progr. Brain Res., v. 11, 155 (1964). ¹⁰ M. Reithelyi, J. Szentagothai, In: Somato-sensory System, 1973, p. 207. ¹¹ C. A. Fox, J. Eichman, Stain Technol., v. 34, 39 (1959). ¹² И. С. Базанова, О. С. Меркулова, В. Н. Черниговский, В кн.: Вопросы физиологии пинтерцепции, т. 2, Л., 1965, стр. 20. ¹³ К. С. Предтеченская, В кн.: Нейрофизиологические механизмы координации движений, Л., 1972, стр. 23.
- ¹⁴ П. Г. Костюк, Физиол. журн. СССР, т. 47, 1241 (1961). ¹⁵ В. И. Сафьянц, С. А. Евдокимов, Ю. Н. Зубилов, Нейрофизиология, т. 2, 3 (1970).