

УДК 597.82:612.886

Э. Ю. Арутюнян, чл. кор. НАН РА Л. Р. Манвелян

Электрофизиологические особенности ретикулоспинальных нейронов лягушки

(Представлено 3/III 2004)

Известно, что основные нисходящие проекции, участвующие в регуляции движений организма, берут свое начало от нейронов ствола мозга и, образуя ретикулоспинальный, вестибулоспинальный и руброспинальный тракты, проходят через весь спинной мозг [1-4]. В филогенетическом ряду именно нейроны ретикулярной формации продолговатого мозга и моста и их трактовые волокна, приходящие к спинальным мотонейронам, составляют наиболее древнюю систему надсегментарного контроля [5,6]. В настоящей работе приведены данные электрофизиологического исследования особенностей антидромной активации ретикулоспинальных нейронов в ответ на раздражение различных уровней спинного мозга озерной лягушки по аналогии с вестибулоспинальными нейронами [7]. Сделана попытка определения скоростей проведения импульсов по аксонам ретикулоспинальных нейронов.

Эксперименты проводились на изолированном перфузируемом препарате мозга взрослой лягушки [8]. Животных глубоко наркотизировали раствором MS-222 (2 мг/кг). Череп и позвоночный столб вскрывались с дорсальной стороны. Передняя ветвь VIII черепного нерва стимулировалась всасывающими электродами. Электрическое раздражение осуществлялось одиночными прямоугольными толчками тока (0.1- 0.2 мс; 0.05-0.4 мА), которые прикладывались через биполярные вольфрамовые электроды к вентральному канатику спинного мозга на уровне шейного (II пара спинномозговых нервов) и поясничного (VIII-X пары спинномозговых нервов) утолщений с целью антидромной активации ретикулоспинальных нейронов. Так же раздражалась и передняя ветвь VIII нерва. Для внутриклеточного отведения электрической активности ретикулоспинальных нейронов использовались сточенные стеклянные микроэлектроды, заполненные 3М раствором хлористого калия с сопротивлением 10-20 МОм. Применялся компьютерный анализ данных.

Ретикулоспинальные нейроны были идентифицированы на основании возбуждающих постсинаптических потенциалов (ВПСП), возникающих в ответ на раздражение ипсилатерального вестибулярного нерва и их антидромной активации стимуляцией вентрального канатика спинного мозга на уровне шейного и поясничного утолщений. Скрытый период зарегистрированных ВПСП колебался в пределах 2.22-6.82 мс. Антидромные потенциалы действия, которые возникали при стимуляции ретикулоспинального тракта, отличались коротким и фиксированным скрытым периодом при различных интенсивностях раздражения, короткой рефрактерностью и способностью воспроизводить высокочастотное раздражение.

Нейроны, антидромно активируемые на стимуляцию шейного отдела спинного мозга, были причислены к С нейронам (рис.1, А₁). Клетки, испытывающие антидромную активацию при раздражении поясничного отдела спинного мозга, отнесены к L нейронам (рис.1, А₂). Скрытые периоды антидромных потенциалов действия С и L нейронов составляли 0.37-1.66 мс (0.7 ± 0.22 мс; n = 105) и 0.51-1.8 мс (в среднем 1.05 ± 0.3 мс; n = 123), соответственно.

Как показано на рис. 1,Б, ретикулоспинальные нейроны антидромно активируются на стимуляцию шейного (С) и поясничного (L) отделов спинного мозга, скорость проведения по ее аксону может быть

высчитана как отношение $(d_2-d_1)/(t_2-t_1)$, при котором t_1 и t_2 являются величинами скрытых

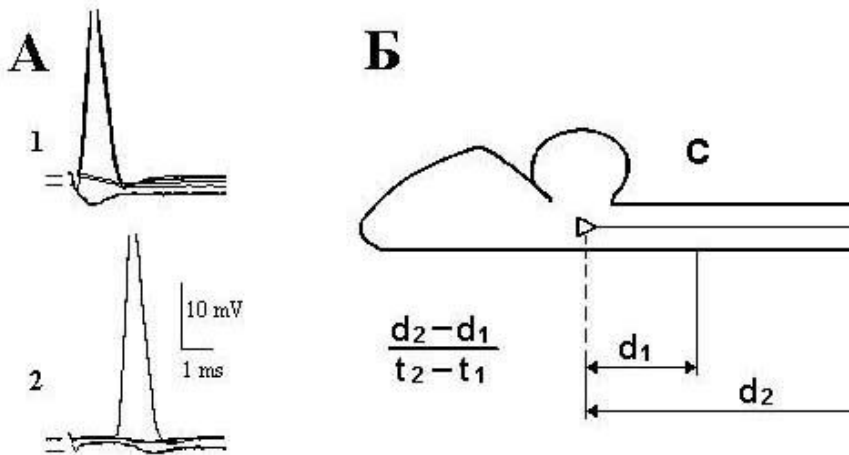


Рис.1. Антидромная активация ретикулоспинальных нейронов на стимуляцию спинного мозга лягушки. А - антидромные потенциалы действия С (1) и L (2) нейронов. Нижние кривые - внеклеточные потенциалы поля после выхода микроэлектрода из клетки. Б - схема измерения скорости проведения возбуждения по волокнам ретикулоспинального тракта; d_1 и d_2 - расстояния, измеренные по вентральной поверхности спинного и продолговатого мозга от участков раздражения шейных (С) и поясничных (L) сегментов до места входа микроэлектрода в мозг; t_1 и t_2 - скрытые периоды антидромных ответов нейронов на стимуляцию шейных и поясничных сегментов спинного мозга, соответственно.

периодов нейрона на раздражение шейного (С) и поясничного (L) сегментов спинного мозга (рис.1,Б), d_1 и d_2 соответствуют расстоянию между местом введения микроэлектрода в ствол мозга и участками стимуляции С и L сегментов. Измеренное нами расстояние между С и L раздражаемыми участками составило 5-14 мм (в среднем. 9.84 ± 1.44 мм; $n = 55$). Расстояние между местом введения микроэлектрода в мозг и раздражаемыми шейными сегментами измерялось 3.0-6.9 мм (в среднем. 4.63 ± 0.7 мм; $n = 211$). Вычисленная вышеотмеченным способом скорость проведения для L нейронов составила 8.0-50 м/с (в среднем 24.47 ± 11.32 м/с; $n = 100$). Однако определение скорости проведения для тех же самих нейронов при использовании отношения d_2/t_2 показало ее снижение. Впервые на наличие разницы в результатах измерения скорости проведения при использовании отношения $(d_2-d_1)/(t_2-t_1)$ и d_2/t_2 обратил внимание Ито с соавт. [9]. Было показано, что при исследовании вестибулоспинальных нейронов кошки второй способ вычисления занижает скорость проведения на 30%. Это обусловлено следующими тремя факторами: 1) наличием скрытого периода возникновения распространяющегося возбуждения под раздражающими электродами [10]; 2) замедлением скорости проведения при вхождении нервного импульса в сомату нейрона из-за падения фактора надежности проведения на участке границы начального сегмента и сома-дендритной мембраны [11-13]; 3) удлинением пути прохождения нервного импульса из-за отклонения исследуемых трактовых волокон [9]. Наше исследование показало, что у лягушки использование второго способа вычисления (d_2/t_2) занижает скорость проведения на 78%. Важно отметить, что согласно данным Магерини и соавт. [14] и Гринелл [15] в спинном мозге лягушки часто наблюдается отсутствие антидромной инвазии мотонейронов на стимуляцию переднего корешка. Это может быть обусловлено тем, что область начального сегмента лягушки имеет более высокое для генерации спайка сопротивление, чем таковое у мотонейронов кошки, что несомненно может задерживать скорость распространения импульса [16]. С учетом

отмеченных факторов скорость проведения для С нейронов (d_1/t_1) была определена равной 3.4-13.3 м/с (в среднем 7.44 ± 2.07 м/с; $n = 96$). Общая скорость проведения для всех исследованных С и L нейронов составила 3.4-50 м/с (в среднем 16.12 ± 11.83 м/с; $n = 196$). На рис.2 представлена гистограмма распределения скоростей для С и L нейронов.

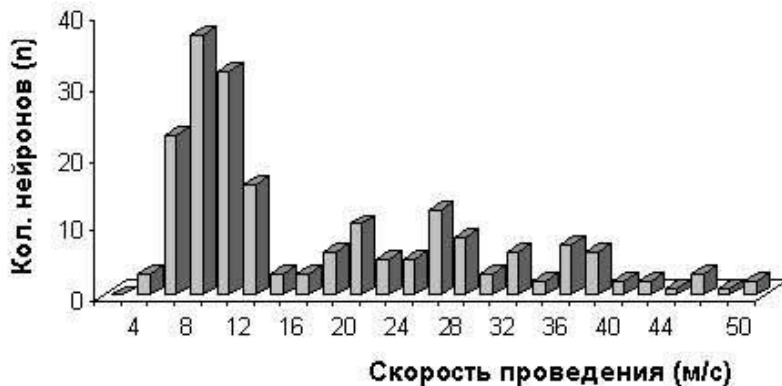


Рис.2. Гистограмма распределения скоростей проведения по С и L ретикулоспинальных нейронов лягушки. По оси абсцисс - скорости проведения, в м/с; по оси ординат - количество исследованных нейронов (n).

Авторы выражают благодарность NFSAT за содействие в приобретении установки "APP-1 all Purpose Pipette Puller", изготовленные с помощью которой микроэлектроды использовались в проведении настоящего исследования.

Институт физиологии им. Л.А. Орбели НАН РА

Литература

1. Pompeiano O., Brodal A. - Arch. ital. Biol. 1957. V. 95 P. 166-195.
2. Бродал А., Вальберг Ф., Помпеано О. Вестибулярные ядра. Л. Наука. 1966.
3. Petras J. M. - Brain Res. 1967. V. 6 P.275-324.
4. Brown L. T. - J. Comp. Neurol. 1974. V. 154 P. 169-188.
5. Шаповалов А. И. Нейроны и синапсы супраспинальных моторных систем. Л. Наука. 1975.
6. Ten Donkellar H. J. In: The Central Nervous System of Vertebrates. Eds. R. Nienwenhuys, H. J. Ten Donkellar, C. Nicholson. Springer. 1997. V.2 P. 1151-1314.
7. Фанарджян В. В., Манвелян Л. Р., Насоян А. М. ДНАН Армении. 2000. Т. 100. С. 67-75.
8. Fanardjian V. V., Manvelyan L. R., Zakarian V. L., Pogossian V. I., Nasoyan A. M. - Neuroscience. 1999. V. 94. P. 845-857.
9. Ito M., Hongo T., Yoshida M., Okada Y., Obata K. - Jap. J. Physiol. 1964. V. 14. P. 638-658.
10. Беритов И. С. - Общая физиология мышечной и нервной систем. М. Медгиз. 1959.
11. Brock L. G., Coombs J. S., Eccles J. C. - J. Physiol. (London). 1952. V. 117. P. 431- 460.
12. Coombs J. S., Curtis D. R., Eccles J. C. - J. Physiol. (London). 1957. V. 139. P. 232- 249.
13. Экклс Дж. Физиология синапсов. М. Мир. 1966.
14. Magherini P. C., Precht W., Schwindt P. C. - Neurophysiol. 1976. V. 39. P. 459-473.
15. Grinnell A. D. - J. Physiol. (London). 1966. V. 182. P. 612-648.
16. Shwindt P. C. In: Frog Neurobiology, A Handbook. Llinas Eds. R., Precht W., Berlin, Springer Verlag, 1976. P. 750-764.

Է. Յու. Հարությունյան, ՀՀ ԳԱԱ թղթ. անդամ Լ. Ռ. Մանվելյան

**Գորտի ցանցաողնուղեղային նեյրոնների
էլեկտրաֆիզիոլոգիական առանձնահատկությունները**

Գորտի ուղեղի պերֆուզված պատրաստուկի օրինակի վրա ներբջջային գրանցման մեթոդով ուսումնասիրվել են ցանցաողնուղեղային նեյրոնների էլեկտրաֆիզիոլոգիական բնութագրերը: Առանձնացվել են C և L նեյրոնները, որոնք հակընթաց ակտիվանում են ողնուղեղի համապատասխան պարանոցային և գոտկային շրջանների գրգռման ժամանակ: Բացահայտվել են C և L նեյրոնների ակտիվացման չափանիշների ներքոհիշյալ միջին մեծությունները. հակընթաց գործողության պոտենցիալների գաղտնի շրջանները՝ C (0.7մV/վրկ) և L (1.05մV/վրկ), հաղորդման արագությունները՝ C (7.44մ/վրկ) և L (24.47մ/վրկ), ինչպես նաև C և L նեյրոնների հաղորդման ընդհանուր արագությունը (16.12 մ/վրկ):