

Ryggmärgen som reflexcentrum.

Av

Docent *Ragnar Granit*, Helsingfors.

Ett nyligen utkommet arbete¹ av Creed, Denny-Brown, Eccles, Liddell och Sherrington ger på omkring hundrasextio sidor en koncis sammanfattning av Oxfordskolans undersökningar över ryggmärgsreflexerna, eller med bokens titel: *The reflex activity of the spinal cord*. Flertalet av originalavhandlingarna ha sett dagen i *Royal Societys* förhandlingar, vilka utanför den anglosaxiska kretsen icke läsas lika allmänt som det engelska Fysiologiska sällskapets *Journal of Physiology*. Sammanfattningen är därför särskilt välkommen. I själva verket finner man allt fortfarande mången, som intresserar sig för reflexmekaniken som sådan, beteckna Sherringtons år 1906 utgivna *Integrative action of the central nervous system* som vetenskapens sista ord i frågan om de centrala processerna. Kända standardverk sådana som Pavlovs, Magnus' och Spiegels arbeten behandla mindre de reflexerna underliggande centrala processerna än reflexerna själva, deras afferenta och efferenta banor, utvecklingshistoria (betingade reflexer), lokalisering och beroende av särskilda variabler.

¹ R. S. Creed, D. Denny-Brown, J. C. Eccles, E. G. T. Liddell, C. S. Sherrington: *The reflex activity of the spinal cord*. Oxford University Press. 1932.

I *Integrative Action* icke blott beskrev Sherrington ett flertal ryggmärgsreflexer utan framställde även resultatet av en noggrann fysiologisk analys av reflexförloppen. Denna analys möjliggjorde framför allt en definition av begrepp sådana som konvergensprincipen, den slutliga gemensamma banan (final common path), spinal induktion, reciprok innervation m. m. På ett lyckligt sätt förenades i detta arbete fysiologiskt och anatomiskt betraktelsesätt, och de begrepp, som där formulerades, ha hävdats så framgångsrikt, att de till dags-dato kunnat leda och befordra den fortsatta analysen. Huru ofta är icke motsatsen fallet med tjugofem år gamla begrepp, och huru sällan finner man icke detta sunda biologiska tänkande, som på alla punkter bygger på erfarenheten.

De senaste tio årens forskning, vars resultat framlagts av författarna till *Reflex Activity*, betecknar ett utnyttjande av den moderna fysiologiska teknikens alla hjälpmedel i och för studiet av det problemkomplex, som restes och definierades i *Integrative Action*. Självfallet ha nya problem tillstött hela tiden, men grundtemat har dock utgjort: att experimentellt intränga i arten av de mekanismer, varmed det centrala nervsystemet reglerar reflexförloppen. I dag är det möjligt att med ledning av Oxford-skolans arbete skapa sig en föreställningsbild om processen i ett enskilt aktivt neuron med hänsyn till dess förlopp i tiden, dess kvantitet och dess beroende av funktionellt angränsande neuron. Tekniskt är det till och med möjligt att elektriskt registrera de impulser, som ett enskilt motoriskt neuron utsänder till muskeln. Därvid är dock detta neuron alltid under inverkan av ett stort antal andra neuron. För tjugofem år sedan måste en dylik

analys ha tett sig belägen långt på andra sidan gränsen för det tekniskt utförbara.

Ingenting kan lämpligare introducera det nya arbetet än en resumé av det enskilda neuronets arbetssätt. Men först är det ur synpunkten av det ovan sagda av intresse att taga fasta på tvenne begrepp ur reflexläran sådan den tedde sig i *Integrative Action*. Dessa begrepp äro »den slutliga gemensamma banan» och »konvergensprincipen». Funktionellt är den »slutliga gemensamma banan» den effektorstation, som leder till reflektorisk muskelkontraktion, och mot vilken olika sensoriska eller afferenta banor konvergera. Fysiologiskt innebär sålunda konvergensprincipen att samma muskel kan försättas i aktion genom retning av olika sinnesorgan eller afferenta nerver. Anatomiskt sett är den »slutliga gemensamma banan» ett motoriskt neuron och konvergensen har sin histologiska motsvarighet i de många banor, som nedstiga till detta neuron.

Bokens inledning fyller ut detaljbilden. Med termen »motoriskt neuron» (motor neurone) avses kroppen och axelcylindern av en främre horncell plus de muskelfibrer den innerverar. Genom att isometriskt bestämma muskelns maximala prestation i kilogram spänning och histologiskt räkna de motoriska fiberna i den muskeln tillhörande nerven har det varit möjligt att fastslå medelkontraktionsvärdet för ett motoriskt neuron och självfallet också att räkna antalet motoriska neuron i en given reflex. På neuronets cellkropp och dess dendritter ligga kontaktytorna för de mot denna ledande afferenta banorna, konvergensbanorna, och dessa kontaktytor identifieras numera med de av Cajal namngivna »boutons terminaux». Dessa bilda synapserna. Vackra nyare undersökningar på-

visa degenerationsfenomen i dessa »boutons terminaux» vid avskärandet av särskilda ledningsbanor och ange därmed en ny och noggrann metod för studiet av lokaliseringen av processer i det centrala nervsystemet. Till dessa synapser strömma impulser från olika håll mot det motoriska neuronet, och antalet av »boutons terminaux» per neuron utgör den primära anatomiska förutsättningen för den potentiella ökningen eller minskningen av muskelkontraktionens omfång genom retningssummation respektive hämning. I själva muskelfibern bestämes den maximala kontraktionens omfång av fiberns kontraktile egenskaper. Experimentellt har det fastslagits att det motoriska neuronet kan stegra sin urladdningsfrekvens utöver det värde, som erfordras för maximal kontraktion i muskeln.

Det motoriska neuronets urladdning tar sig uttryck i impulser, vilka registrerade elektriskt var för sig ha en allt-eller-intet karaktär (för varje neuron av given storlek) och intensitetsgraderingen inom neuronet kan bedömas av den frekvens, varmed det urladdar sig. I reflexen som helhet bestämes den totala kontraktions-effekten i kilogram spänning ytterligare av mängden aktiva neuron.

De impulser som anlända till neuronets synapser åstadkomma i detsamma ett centralt retningstillstånd, »central excitatory state», förkortat c. e. s. Dess utveckling i tiden har kunnat studeras genom intressanta metoder. Förekomsten av c. e. s. utgör den fysiologiska förutsättningen för summationsprocessen. Ju större antalet inströmmande impulser per tidsenhet, desto snabbare når c. e. s. sitt tröskelvärde. Då tröskelvärdet uppnåtts urladdar sig neuronet. Varje enskild urladdning i en impuls betecknar en förbrukning av c. e. s., som därvid sjunker

till ett visst under tröskeln liggande värde. För förnyad urladdning kräves återuppbyggnad av c. e. s. till tröskelvärdet. Tempot i vilket c. e. s. uppbygges till tröskelvärdet bestämmer neuronets urladdningsfrekvens. På själva urladdningen följer även en refraktär period, vars längd tämligen noggrant kunnat bestämmas. Särskilt vackra äro de metoder, som möjliggjort denna detaljerade analys av retningsförloppet i det enskilda neuronet. Bakom varje påstående ligger ett mödosamt experimentellt arbete, om vilket blott den kan bilda sig en föreställning, som gör sig mödan att studera originalavhandlingarna.

Emedan c. e. s. utbildar sig i tiden och knappast kan nå sitt tröskelvärde med mindre ett flertal impulser bidra till detsamma, är det klart att temporal summation skall förekomma. Den spatials summationen åter beror som ovan antytts av konvergensen av impulser till synapserna. Förekomsten av ett centralt retningsstillstånd, som icke har allt-eller-intet karaktär och i övrigt besitter de egenskaper som ovan skildrats, innebär även, att det i ett givet ögonblick alltid skall finnas neuron, som äro under tröskelvärdet för sin lägsta urladdningsfrekvens. Dessa bilda det så kallade »subliminala gränsområdet», »subliminal fringe». Särskilt dessa neuron kunna genom en svag tillskottsretning tack vare summation bringas att urladda sig.

Vid sidan av retningssummation äger även hämning rum i synapserna. En av de många vackra och väl utförda illustrationerna visar huru urladdningsfrekvensen i ett enskilt neuron, upptagen med stränggalvanometer, sjunker under inflytande av en retning ledande till central hämning. Strängt taget är det oriktigt, ehuru i harmoni med vedertaget språkbruk, att

benämna hämning och summation de två fundamentala synapsreaktionerna. Summation bör icke brukas synonymt med retning. Det kan icke nog understrykas, att då retning av en afferent nerv leder till hämning, även denna hämning kan summeras temporalt och spatialt. Retning (excitation) och hämning (inhibition) äro sålunda de två synapsreaktionerna och i båda fallen följer summation på grund av konvergensprincipen. Liksom summation av retning leder till en stegring av det centrala retningstillståndet (c. e. s.), så framkallar summation av hämmande impulser en stegring av ett centralt hämningstillstånd (central inhibitory state), c. i. s. Det centrala hämningstillståndet har principiellt samma egenskaper som det centrala retningstillståndet, blott med motsatt tecken. En algebraisk summering av tvenne storheter med motsatt tecken äger rum i neuronet, då hämning neutraliserar retning. Blott i tvenne hänseenden skiljer sig c. i. s. från c. e. s. Hämningen föranleder icke urladdning av impulser genom neuronet, den tvärtom minskar impulsfrekvensen genom inaktivering av neuron. En elektrisk retning som sändes upp genom den *motoriska* nerven, alltså i motsatt riktning (antidromt) mot de naturliga impulserna, inaktiverar temporärt c. e. s., men påverkar icke c. i. s. Detta sistnämnda sakförhållande behöver icke betyda annat än att c. i. s. icke har någon direkt aktion på den ort, som nås av dylika abnorma impulser. Hämningen sådan den definieras i detta arbete är sålunda en storhet med lika påtagliga och bestämbara egenskaper som retningen.

Vilka fysikaliska, kemiska eller fysiko-kemiska processer, som äga rum i neuronet, då detta bildar c. e. s. eller c. i. s. och urladdar sig,

kan icke i detta nu med bestämdhet fastslås. Det ges visserligen olika teorier, men dessa omnämns blott flyktigt i denna bok, vars uppgift är en framställning av experimentellt säkerställda fakta.

En stor del av boken behandlar vad vi kunde benämna det motoriska neuronets mekanik. Denna del jämte inledningskapitlet om ryggmärgens histologi har ovan i korthet refererats. En annan central uppgift ha författarna sett i skildrandet av ryggmärgsreflexerna som sådana. I dessa är det fråga om aggregat av motoriska neuron. Speciellt kapitlet om de myotatiska reflexerna, vilka utlösas av muskelsträckning sådan den äger rum i extensorerna under inflytandet av tyngdkraftens verkan på kroppen, innehåller många nya och intressanta fakta. Boken avslutas med en överblick av reflexkoordinationen i ryggmärgen och ett kort kapitel om sinnesorganen i muskeln.

I kapitlet om reflexkoordinationen tillämpas den nya kunskapen om det motoriska neuronets funktion på reflexläran. Kapitlet är till sin karaktär en syntetisk överblick och tillrättalägger perspektivet ur synpunkten av hela organismens koordinationsreflexspel, där överblicken tidigare kunnat gå förlorad under den minutiösa analysen av det enskilda neuronets egenskaper. De frågor som här uppställas till besvarande beröra till exempel: värdet av de tre olika mekanismer som bestämmer reflexens omfång och styrka, nämligen urladdningsfrekvensen, antalet aktiverade neuron, balansen av retning mot hämning, vidare: betydelsen av förekomsten av ett subliminalt retrningsområde för operationen av reflektoriska inflytanden m. m. Ytterligare diskuteras reflektoriskt stående och gående och betydelsen av det regle-

rande inflytandet från de proprioceptiva barnorna. Detta kapitel utreder även den allmänna biologiska situationen vid reflexutlösning under normala förhållanden jämförd med den laboratorieprodukt, som erhålles vid elektrisk retning av nerver med både retande och hämmande fibrer. I kvantitativa undersökningar retas i regeln en hel nervstam elektriskt och därvid blir ofta koordinationsbilden direkt oriktig.

Med begreppet koordination äro författarna inne på ett område av helt annan karaktär än det som utfyller större delen av boken. Medan det enskilda neuronets funktion betecknar gränsen för vårt vetande, om jag så får säga, *nedåt*, så anger bedömandet av en reflexs koordinationsändamålsenlighet fysiologiens gräns uppåt. Vi har här infört ett oundvikligt teleologiskt element, ett svar på frågan: varför åstadkommer centret just denna kombination, och detta svar ha vi utformat i anslutning till våra egna erfarenheter om det vi benämna ändamålsenlighet. Icke ens med tillhjälp av den mest fullständiga kännedom om det enskilda neuronets funktionsmodus skola vi någonsin kunna förklara denna psykiskt definierade faktor. Den är och förblir fysiologiskt obegriplig. Däremot kan regleringen av en given reflex i tid och kvantitet klargöras och en given koordinationsbild kan utredas ur synpunkten av neuronmekaniken. Att även detta försöks ger boken en lika intressant som nödvändig avrundning.