

В. В. ФАНАРДЖЯН

К ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОМУ АНАЛИЗУ ВОСХОДЯЩИХ ВЛИЯНИЙ МОЗЖЕЧКА

Представление Л. А. Орбели [8, 9] о мозжечке как универсальном регуляторе решительно всех отправлений животного организма нашло свое частное выражение в положении о том, что «...мозжечок является пособником больших полушарий в деле подавления врожденных координационных отношений и обеспечения возможности создавать новые координационные связи»¹. Это положение было в дальнейшем развито во многих исследованиях, посвященных механизмам восходящих влияний мозжечка [1, 3, 4, 7, 24]. Привлечение электрофизиологического метода к исследованию мозжечково-корковых отношений позволило подвергнуть анализу пути и механизмы передачи восходящей мозжечковой импульсации, уточнить принципы организации релейных ядерных образований и функциональные особенности их нейронных элементов [18, 19, 21, 27, 28]. Соответствующая работа была проведена и в нашей лаборатории. Ниже приведены некоторые ее итоги. Эксперименты выполнялись на кошках.

Электрофизиологические эффекты и пути мозжечково-корковых влияний. В ответ на одиночное раздражение ядер мозжечка в коре мозга регистрируются вызванные потенциалы, представляющие двухфазные положительно-отрицательные колебания, за которыми часто следуют более поздние дополнительные отклонения различной длительности и полярности. Наиболее постоянно потенциалы регистрируются из сенсомоторной области, менее четко и стабильно—из слуховой, зрительной зон, а также ассоциативных областей коры мозга [12].

Вызванные потенциалы коры мозга на стимуляцию фастигиального ядра слабо выражены и обычно маскируются ее фоновой электрической активностью. Наряду с этим постоянные и хорошо выраженные вызванные потенциалы выявляются на раздражение промежуточного и зубчатого (латерального) ядер. Влияние мозжечка на кору мозга преимущественно контралатеральное.

Величина скрытого периода корковых потенциалов варьирует в зависимости от области отведения и раздражаемого ядра мозжечка. Наименьшим скрытым периодом характеризуются вызванные потенциалы сенсомоторной коры на стимуляцию промежуточного и зубчатого ядер

¹ Орбели Л. А. Избранные труды, 2, 223, Изд. АН СССР, 1962 (10).

мозжечка. Они более коротки в условиях хронического эксперимента и равны 2,7—4,2 мсек (рис. 1).

Низкочастотное раздражение (7—12 имп/сек) промежуточного или зубчатого ядер мозжечка вызывает в коре мозга реакцию, сходную с реакцией вовлечения [12, 14]. Последняя представлена двухкомпонентными потенциалами с небольшой начальной положительностью и последующей основной отрицательной волной. Потенциалы с наиболее коротким скрытым периодом в 2,3—5,5 мсек ($3,58 \pm 0,84$ мсек) регистрируются из средней супрасильвиевой извилины (рис. 2). Потенциалы вовлечения в передней сигмовидной извилине возникают со скрытым периодом 3,9—8,7 мсек ($6,87 \pm 1,04$ мсек); в задней сигмовидной извилине средний скрытый период потенциалов составляет 3,3—8,7 мсек ($5,68 \pm 1,2$ мсек).

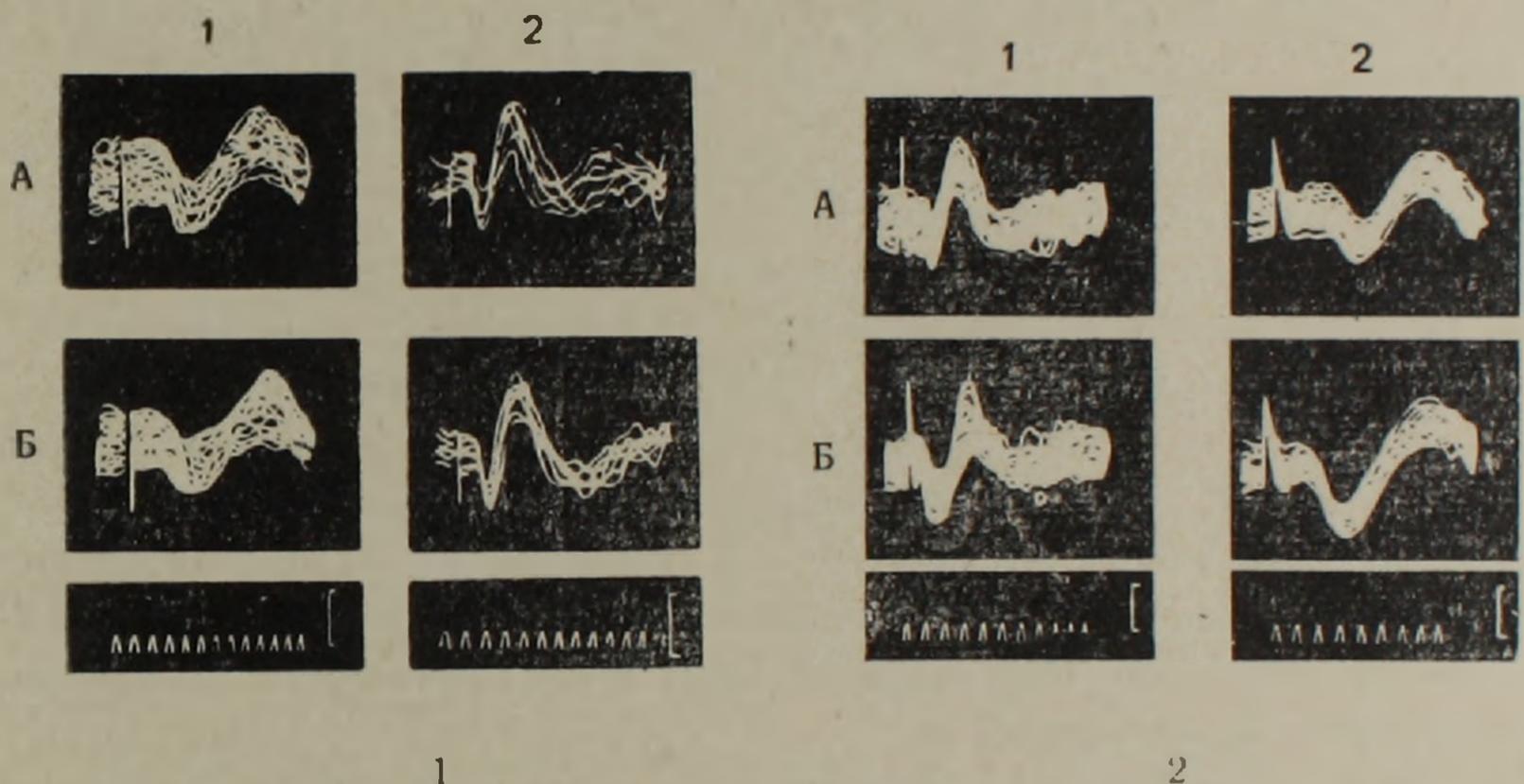


Рис. 1. Вызванные потенциалы из области передней сигмовидной извилины ипси (А)-и контралатерального (Б) полушария коры мозга кошки на раздражение зубчатого ядра мозжечка (частота—1 имп/сек; дл. имп.—0,1 мсек). Записи при быстрой (1) и медленной (2) развертке. Наложение 20 (1) и 10 (2) пробегов луча. Хронический эксперимент. Калибровка—0,1 мв; отметка времени—2 (1) и 5 (2) мсек. Здесь и на рис. 2 отклонение вверх—отрицательность под активным электродом.

Рис. 2. Потенциалы реакции вовлечения из области задней сигмовидной извилины (А) и средней супрасильвиевой извилины (Б) контралатерального полушария мозга кошки на раздражение зубчатого ядра мозжечка (7 имп/сек; 0,5 мсек). Быстрая (2) и медленная (1) развертка. Наложение 35 пробегов луча. Хронический эксперимент. Калибровка—0,1 мв; отметка времени—5 (1) и 2 (2) мсек.

Высокочастотное раздражение (100—300 имп/сек) ядер мозжечка приводит к диффузной десинхронизации электрической активности коры мозга. С наименьшим порогом указанный эффект возникает из фасцикулярного ядра. Ведущее значение последнего в организации восходящего тонического активирующего влияния на кору мозга подтверждается и в экспериментах с разрушением различных ядер мозжечка [15].

Анализ путей осуществления отмеченных феноменов показал, что

главным коллектором восходящих влияний мозжечка являются его верхние ножки, куда вступают эфферентные волокна из всех ядер мозжечка. Вентральное переднее (VL) ядро зрительного бугра выступает в качестве релейной структуры, передающей мозжечковую импульсацию в сенсомоторную кору с одной синаптической задержкой [17, 27]. Эта двухнейронная рефлекторная дуга представляет наиболее короткий путь связи ядер мозжечка с указанной областью коры мозга. Как отмечалось выше, скрытый период возникновения потенциалов в сенсомоторной коре на раздражение промежуточного и зубчатого ядер равен 2,7—4,2 мсек.

Основными структурными образованиями, обеспечивающими реакцию вовлечения коры мозга на раздражение мозжечка, являются вентральное переднее (VA) и ретикулярное (R) ядра неспецифической таламо-корковой системы [12]. Указанные ядра, имеющие прямые связи с корой, передают мозжечковую импульсацию в ассоциативную область коры мозга со скрытым периодом 2,3—5,5 мсек. Последнее дает основание заключить, что и через эти структуры проходит двухнейронная рефлекторная дуга связи ядер мозжечка с корой мозга*.

Таким образом, как через специфическое (VL), так и неспецифические (VA, R) ядра зрительного бугра устанавливаются наиболее короткие связи мозжечка с корой мозга**, которые берут свое начало с проекционных нейронов промежуточного и зубчатого ядер мозжечка. Пути, идущие через VL, в основном проецируются в сенсомоторную кору, что электрофизиологически отражается в регистрации коротколатентных вызванных потенциалов. Мозжечково-корковые проекции через VA и R охватывают более широкие области коры мозга; активация их выражается в феномене вовлечения.

Общий нейронный план организации восходящих систем мозжечка существенно дополняется ретикулярной формацией ствола мозга и таламуса, через которые осуществляется тоническое активирующее влияние мозжечка на кору мозга. В этом влиянии ведущее значение приобретают эфферентные связи фастигиального ядра [18, 20, 22].

Общезакономерная характеристика различных типов воздействия мозжечка на кору мозга, оценка их роли в организации архитектуры целостных рефлекторных реакций показали существенное различие между ними. Проведение нейрофизиологической корреляции между электрофизиологическими и поведенческими показателями деятельности жи-

* Как указывалось выше, потенциалы вовлечения, регистрируемые из передней и задней сигмовидных извилин на раздражение мозжечка, имеют более длинные скрытые периоды. Не исключена возможность, что эта задержка происходит не на таламическом уровне, а обусловлена внутрикорковыми механизмами выявления реакции вовлечения.

** Обнаруженные морфологами [5] прямые мозжечково-корковые волокна еще не получили своего физиологического подтверждения. Поскольку они прослеживаются в очень небольшом количестве, их функциональная значимость должна быть незначительной.

вотного выявило более легкое образование положительных условных рефлексов на раздражение фастигиального ядра и большую прочность и постоянство тормозных условных реакций, выработанных на низкочастотную стимуляцию зубчатого и промежуточного ядер мозжечка [13]. Облегчающее влияние фастигиального раздражения и тормозное влияние промежуточного и зубчатого ядер при низкочастотной стимуляции последних подтвердилось при исследовании эффектов взаимодействия восходящих влияний различных отделов мозжечка [16]. Наряду с этим было показано, что через указанные пути мозжечок оказывает модулирующее воздействие на внутриталамические интегративные механизмы [12].

Влияние мозжечка на нейронную активность сенсомоторной коры

Сенсомоторная кора является той областью, где отчетливо обнаруживаются все три вышеописанных типа влияний мозжечка. Анализ ее нейронной активности показывает, что эффекты раздражения мозжечка находятся в определенной зависимости от топографии расположения [2] и разновидности нейрона [11].

На нейронах моторной области коры мозга обнаруживается явное превалирование облегчающего влияния мозжечковой импульсации. У 60% исследованных единиц отмечаются однотипные эффекты при стимуляции всех трех ядер мозжечка; у 20% эффекты были разнотипными. В остальных случаях изменения клеточной активности отсутствовали или обнаруживались при стимуляции одного или двух ядер мозжечка. Часто влияние мозжечка четко ограничивалось периодом его стимуляции.

На нейронах соматосенсорной области коры обнаруживается одинаковое соотношение облегчения и угнетения активности при стимуляции фастигиального и промежуточного ядер мозжечка. Раздражение зубчатого ядра вызывает преимущественно тормозные эффекты. Характер реакции 14—27% исследованных единиц зависел от частоты мозжечковой импульсации: могли быть выделены нейроны, активность которых облегчается на низкочастотное раздражение и угнетается на высокочастотное, и единицы, демонстрирующие противоположные эффекты на те же раздражения. Наряду с этим отмечаются нейроны, реагирующие только на низкие или только на высокие частоты раздражения. Последние заметно превалируют количественно. Как и в моторной коре, в некоторых случаях в ответ на раздражение мозжечка параллельно с угнетением или облегчением фоновой активности одного нейрона наблюдается разряд ранее «молчащей» клетки.

В 37,5% исследованных нейронов наблюдаются однотипные эффекты (облегчение или угнетение) при раздражении всех трех ядер мозжечка; в 40,5% — эффекты были разнотипными. В большинстве случаев после прекращения раздражения отмечалось последействие, продолжающее эффект стимуляции.

Общим для нейронов моторной и сенсорной коры является высокая степень конвергенции импульсов из различных ядер мозжечка на одни и те же клеточные элементы.

Эта особенность обнаруживается и при исследовании влияния ядер мозжечка на активность нейронов пирамидного тракта, идентифицированных на основании их антидромной активации [23]. В последних мозжечковая импульсация вызывает синаптические потенциалы действия со скрытым периодом в 3,0—10,0 мсек (рис. 3). Величина скрытых пе-

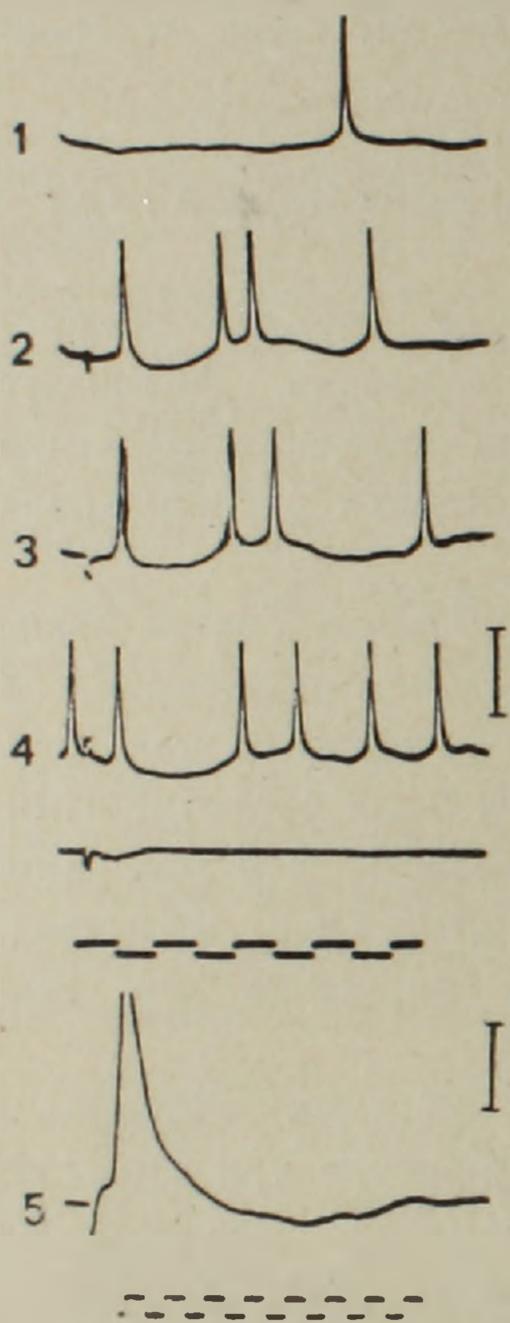


Рис. 3. Активация нейрона пирамидного тракта сенсомоторной коры кошки на раздражение ядер мозжечка. Внутриклеточное отведение. 1—фооновая активность нейрона; 2—4—спайковые ответы на одиночное раздражение фастигиального (2), промежуточного (3) и зубчатого (4) ядер мозжечка. 5—антидромный ответ нейрона на раздражение пирамидного тракта. 4—перед раздражением зубчатого ядра регистрируется спонтанный спайковый потенциал. Нижняя кривая—фокальный потенциал после выхода микроэлектрода из клетки. Калибровка—15 (1—4) и 6 (5) мв; время—10 мсек (учитывается полупериод отметки времени).

риодов порядка 3,0—4,0 мсек предполагает дисинаптический вызов разрядов нейронов пирамидного тракта со стороны мозжечка [19].

Чаще эффекты регистрировались в виде изменения частоты фоновой активности преимущественно облегчающего типа. Эти реакции были более выраженными при стимуляции промежуточного или зубчатого ядер, менее—на стимуляцию фастигиального ядра. У некоторых нейронов обнаруживались качественно различные (возбуждающие или тормозные) эффекты на раздражение различных ядер мозжечка.

На основании скорости аксонального проведения были выделены быстрые и медленные нейроны пирамидного тракта [25, 26]. Характер ответов быстрых нейронов пирамидного тракта на мозжечковое раздражение существенно не отличается от характера ответов медленных нейронов, однако ответы последних возникают с большим скрытым периодом и в большинстве случаев выражены слабо. Мозжечок только на

быстрые нейроны пирамидного тракта оказывает дисинаптическое, возбуждательное влияние. Медленные нейроны активируются им полисинаптически [19, 28].

Влияние мозжечка не ограничивается клетками, образующими пирамидный тракт, а распространяется и на непиримиднотрактовые нейроны сенсомоторной коры, на которые мозжечковая импульсация оказывает более однотипное, преимущественно облегчающее влияние. В них относительно чаще выявляются транссинаптические ответы с коротким (2,1—10,0 мсек ($6,36 \pm 1,9$ мсек)) и длинным (11,0—17,0 мсек ($14,3 \pm 2,9$ мсек)) скрытым периодом, величина которого может варьировать в зависимости от раздражаемого ядра. На половине исследованных непиримиднотрактовых единиц, получающих афферентацию из мозжечка, конвергируют также импульсы, поступающие через возвратные коллатерали аксонов нейронов пирамидного тракта. Клетки, испытывающие возвратное облегчение или торможение, преимущественно облегчаются со стороны мозжечка. Наряду с этим у непиримиднотрактовых нейронов, подверженных возвратному торможению, в большем проценте случаев наблюдаются тормозные реакции на мозжечковую импульсацию.

В заключение следует отметить, что общий функциональный смысл приведенной выше организации восходящих влияний мозжечка сводится к наличию трех компонентов мозжечково-коркового контроля. Наряду с диффузным, тоническим воздействием через ретикулярные структуры мозга, мозжечковая импульсация оказывает характерное влияние на корковые элементы через специфические и неспецифические ядра зрительного бугра. Несмотря на то, что последние два типа воздействий отличаются по своей природе и механизмам [12], их объединяет способность срочной передачи мозжечковых сигналов к коре мозга через двухнейронную рефлекторную дугу. Последняя охватывает и пирамидную систему, активация которой должна обеспечить усложнение качественной стороны двигательного акта [6], что в конечном счете существенно дополняет нисходящий контроль мозжечка над рефлекторной деятельностью спинного мозга, осуществляемый через красное ядро, вестибулярные ядра, ретикулярную формацию и другие образования ствола мозга.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алексян А. М.* О функциях мозжечка. Изд. АМН СССР, 1948.
2. *Григорян В. Г., Фанарджян В. В.* В сб.: Структурная и функциональная организация мозжечка. Наука, 117, 1971.
3. *Карамян А. И.* Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Медицина, 1956.
4. *Карамян А. И.* Функциональная эволюция мозга позвоночных. Наука, 1970.
5. *Косарева А. А.* В сб. Эволюция функций. Наука, 264, 1964.

6. Костюк П. Г. Физиологический журнал СССР, 53, 11, 1311, 1967.
7. Лившиц Н. Н. Труды физиологического ин-та им. Павлова, 2, 11, 1947.
8. Орбели Л. А. Физиологический журнал СССР, 19, 1; Успехи современной биологии, 4, 4—5, 255, 1935.
9. Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Медгиз, 1938.
10. Орбели Л. А. Избранные труды, Изд. АН СССР, 2, 1962.
11. Погосян Р. И., Григорян В. Г., Фанарджян В. В. Нейрофизиология, 3, 1, 22, 1971.
12. Фанарджян В. В. Регуляторные механизмы восходящего влияния мозжечка. Изд. АН АрмССР, 1966.
13. Фанарджян В. В., Папоян Е. В. Журнал высшей нервной деятельности, 20, 5, 982, 1970.
14. Фанарджян В. В., Папоян Е. В. Физиологический журнал СССР, 57, 3, 358, 1971.
15. Фанарджян В. В., Папоян Е. В. Физиологический журнал СССР, 57, 8, 1107, 1971.
16. Фанарджян В. В., Папоян Е. В. Физиологический журнал СССР, 57, 10, 1414, 1971.
17. Appelberg B. Acta Physiol. Scand., 51, 356, 1961.
18. Dow R. S., Moruzzi G. The Physiology and Pathology of the Cerebellum, Minneapolis. 1958.
19. Eccles J. C., Ito M., Szentagothai J. The Cerebellum as a Neuronal Machine. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1967.
20. Gauthier C., Mollica A., Moruzzi G. J. Neurophysiol., 19, 468, 1956.
21. Jansen J. Jr. Acta Physiol. Scand., 41, Suppl. 143, 1957.
22. Moruzzi G., Magoun H. W. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1, 455, 1949.
23. Phillips C. G. Quart. J. Exp. Physiol., 41, 58, 1956.
24. Purpura D. P., Frigyesi T. L., McMurtry J. G., Scarff T. In: The Thalamus, Columbia Univ. Press, 195, 1966.
25. Takahashi K. J. Neurophysiol., 28, 909, 1965.
26. Towe A. L., Patton H. D., Kennedy T. T. Exp. Neurol., 8, 220, 1963.
27. Uno M., Yoshida M., Hirota I. Exp. Brain Res., 10, 121, 1970.
28. Yoshida M., Yajima K., Uno M. Experientia, 22, 331, 1966.