

А. А. АЙРАПЕТЯН

К ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ РИТМИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ В НЕСПЕЦИФИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ МОЗГА

В своей статье об афферентных системах [6] Л. А. Орбели, говоря о «миллионах импульсов», поступающих в центральную нервную систему, подчеркивал важное значение вопроса о том, «...как они используют то огромное общее поле, которое предоставляется всей нашей центральной нервной системой в ее стволовой и подкорковой части и в коре мозга»¹. Если морфофизиологическая основа прохождения и распределения этих импульсов более или менее ясна в отношении «специфических» систем мозга, то в «неспецифических» структурах, занимающих большие территории, начиная от спинного мозга до коры больших полушарий, изучение этой проблемы сталкивается с определенными трудностями. Трудность связана хотя бы с тем, что само физиологическое определение «неспецифическая система» далеко не выяснено. Скудны наши знания также о действительной принадлежности единой системе всех тех образований, которые в настоящее время носят различные названия—ретикулярная, диффузная, неспецифическая и т. д., а также их иерархическое построение.

В зрительных буграх мозга представлены как «специфические», так и «неспецифические» структуры. Такое деление, являясь до некоторой степени условным, отражает, однако, определенную физиологическую характеристику входящих в зрительные бугры ядерных групп.

В настоящее время твердо установлено, что в создании ритмических процессов в мозгу таламические структуры играют важнейшую роль. В познании механизмов ритмической функции таламуса неоценимую помощь оказывает микроэлектрофизиологическая методика, позволяющая шире раскрыть богатую гамму свойств тех нейронных элементов, которые являются непосредственными носителями этой функции [3, 8, 9, 13]. Здесь для исследователя открывается широкий простор, так как если те или иные ядерные скопления в функциональном отношении имеют более или менее единое проявление, то образующие их нейронные элементы во многом отличаются друг от друга в тонких проявлениях физиологической характеристики.

¹ Л. А. Орбели, Избр. труды, т. III, стр. 231. Изд. «Наука», М.—Л., 1964.

В наших предыдущих сообщениях [1, 2, 4] были приведены данные об общей характеристике афферентной и эфферентной организации нейронов «неспецифической» системы таламуса. В настоящей работе излагается материал, характеризующий некоторые стороны их ритмической активности.

В качестве афферентного входа были изучены эффекты электрического раздражения центральных ядер мозжечка и сетевидного образования среднего мозга на активность нейронов таламического «неспецифического» ядра срединного центра (п. СМ). Эфферентная функция указанного ядра изучалась исследованием влияния его электрического раздражения на биоэлектрическую активность нейронов сенсомоторной коры.

Опыты проводились на взрослых кошках, обездвиженных тубокурарином. Электрическая активность нейронов отводилась внеклеточным способом с помощью стеклянных микропипеток и записывалась на магнитной пленке с последующим фотографированием на фотопленке. Электрическое раздражение наносилось прямоугольными импульсами длительностью 0,1—0,5 мсек. Продолжительность раздражения—3—5 сек. Применялись как одиночное, так и низко (3—20 имп/сек)-и высокочастотное (80—100 имп/сек) раздражения. В некоторых случаях изучались также реакции нейронов на световые вспышки.

Электрическое раздражение центральных ядер мозжечка вызывает заметные изменения в фоновой биоэлектрической активности нейронов п.СМ (опыты Л. Г. Ваганян). Обычно один и тот же нейрон подвергался влиянию раздражения всех трех ядер мозжечка, что давало возможность определить преимущественную связь одного из них с данным нейроном. В ряде опытов, помимо общего влияния, удавалось получить четкую вызванную реакцию нейронов в ответ на одиночное раздражение ядер мозжечка. Более частые и постоянные ответы получались на раздражение зубчатого ядра. На рис. 1 приводятся ответы двух нейронов п.СМ (А и Б) на одиночные раздражения трех ядер мозжечка и на световую вспышку. Нейрон А имеет определенную фоновую активность (рис. 1А—0). При раздельном раздражении всех трех ядер мозжечка (рис. 1А-1, 2 и 3) только стимуляция зубчатого ядра (рис. 1А-1) вызывает четкий ответ, состоящий из трех спайков. Скрытый период этого ответа составляет около 15 мсек. Такой же вызванный ответ наблюдается при световой вспышке, однако с гораздо большей латенцией, порядка 25 мсек (рис. 1А-4).

Аналогичная картина наблюдается также в поведении нейрона Б, с той лишь разницей, что здесь при стимуляции зубчатого ядра активируется новая, так называемая «молчащая» клетка, имеющая большую амплитуду, чем ранее активный нейрон. Скрытый период ответа на раздражение зубчатого ядра равен также 15 мсек. (рис. 1Б-1), а на световую вспышку около 30 мсек.

Теперь проследим за поведением одного из указанных нейронов на раздражение ядер мозжечка с разной частотой. На рис. 2 представлен весь спектр ответов нейрона Б на названные раздражения. Как видно из

рисунка, на все три применения одиночного раздражения зубчатого ядра (рис. 2—2) нейрон реагирует четкими ответами, состоящими из одного спайка. Небольшое увеличение частоты стимуляции до 3 имп/сек вызывает как общую активацию, так и регулярные вызванные ответы, но уже на четвертый импульс раздражения реакция отсутствует (рис. 2—3).

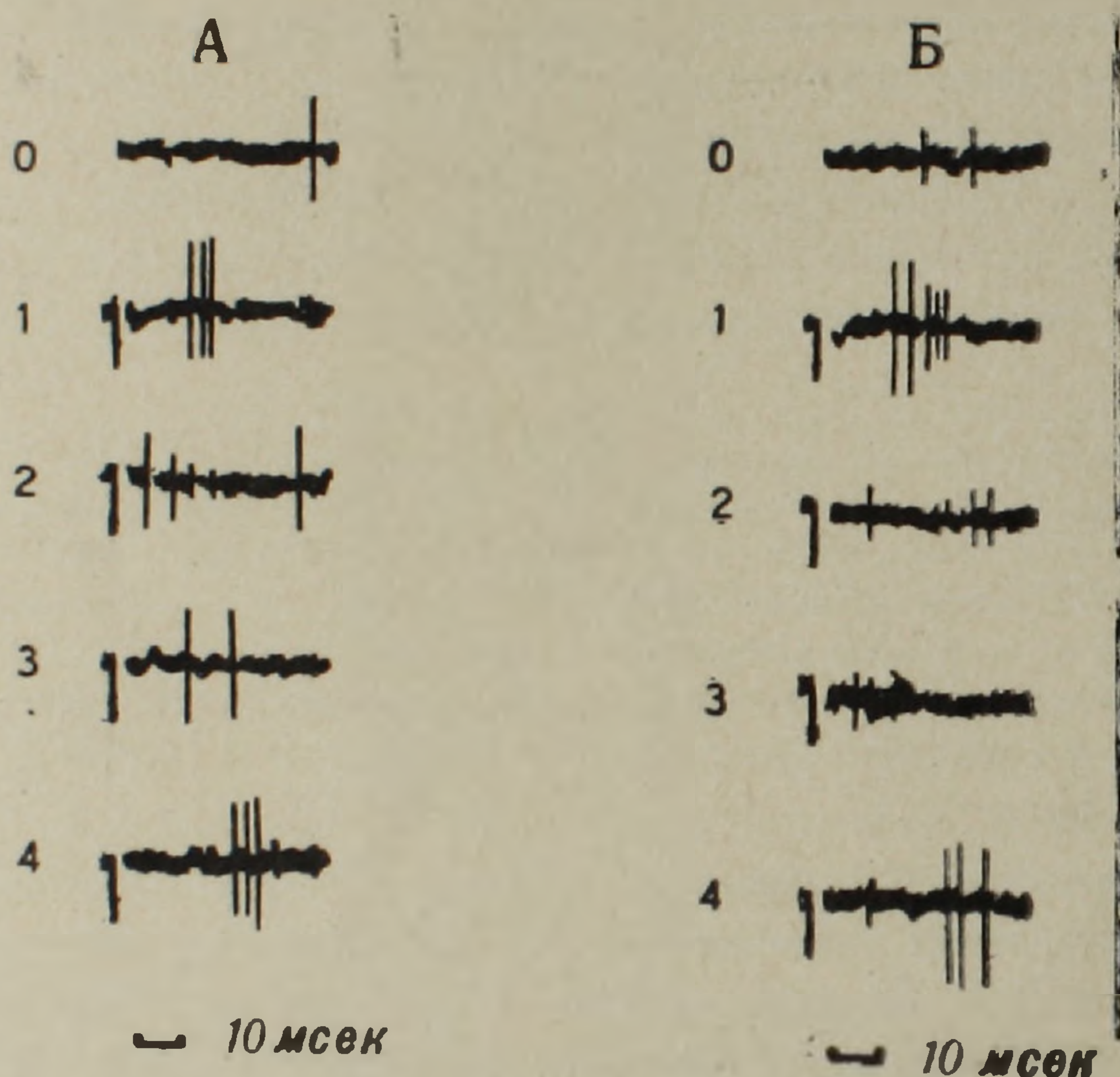


Рис. 1. Ответы нейронов (А и Б) срединного центра зрительных бугров на раздражение трех ядер мозжечка и световую вспышку. 0—фоновая активность, 1, 2 и 3—ответы на раздражения зубчатого, промежуточного и кровельного ядер, 4—ответы на световые вспышки.

Этот факт мог бы и не вызвать особого интереса, если бы дальнейший ход эксперимента не показал, что при последующем увеличении частоты раздражения до 10 имп/сек (рис. 2—4) уже после первых трех импульсов нейрон перестает реагировать на эту стимуляцию. Высокочастотное раздражение зубчатого ядра (рис. 2—5) почти сразу вызывает учащение фоновой активности нейрона, до этого разряжающегося очень редкими импульсами (рис. 2—1). Низко- и высокочастотное раздражения промежуточного ядра (рис. 2—6 и 7) не влияют на биоэлектрическую активность нейрона. Низкочастотное раздражение кровельного ядра также не оказывает эффекта, в то время как высокочастотная стимуляция его (рис. 2—9) резко увеличивает импульсную активность. Заметим, что это влияние, хотя и протекает более бурно, однако начинается со скрытым периодом в 100—120 мсек.

С целью сравнительной оценки ответов нейронов «неспецифической» и «специфической» систем мозга были изучены также эффекты указанных раздражений мозжечка на активность нейронов вентролатерального ядра зрительных бугров. Не вдаваясь в подробный анализ полученного

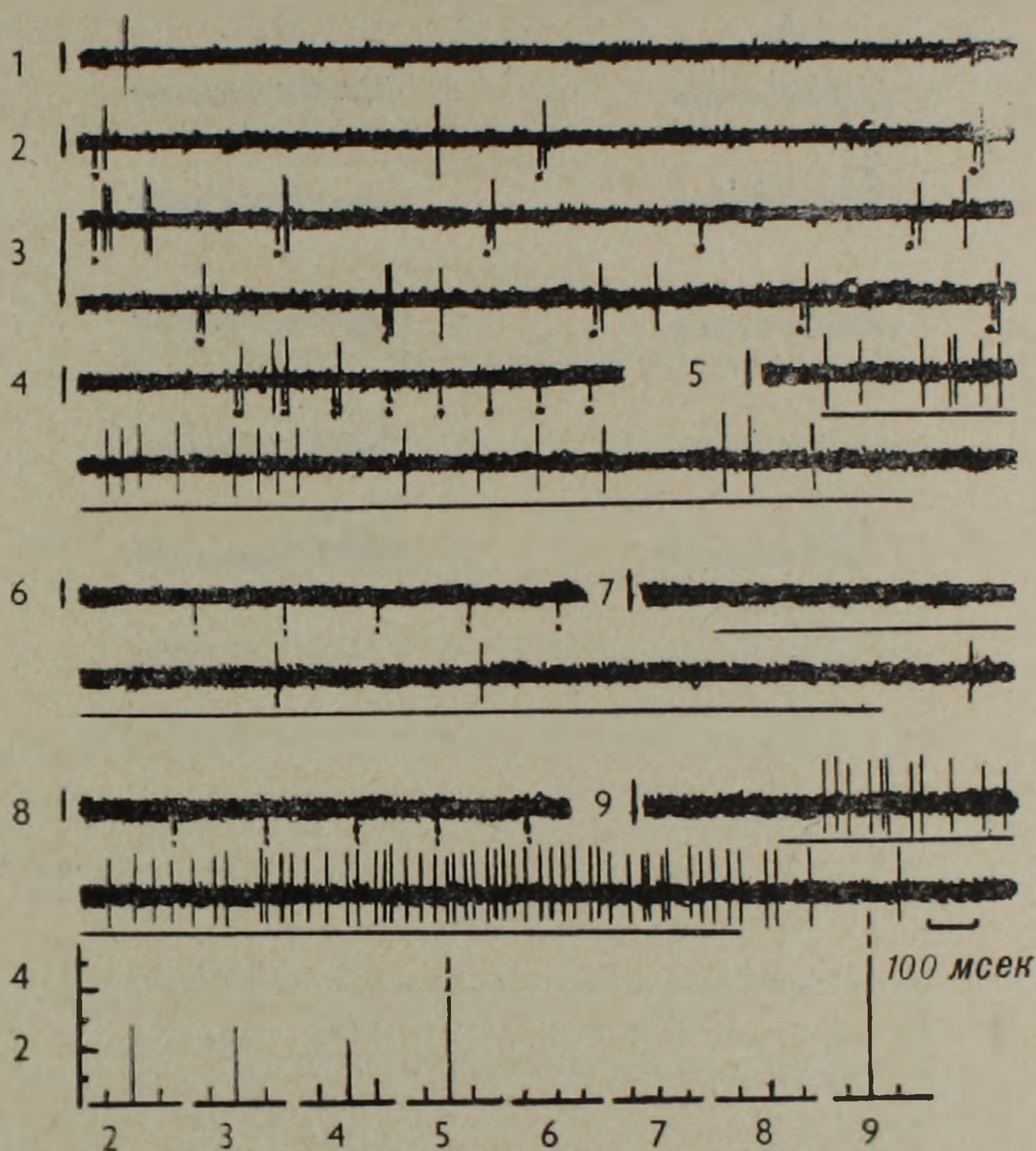


Рис. 2. Реакции нейронов Б (из рис. 1) на низкочастотное и высокочастотное раздражения трех ядер мозжечка. 1—фоновая активность, 2, 3, 4 и 5—раздражения зубчатого ядра частотами 1, 3, 10 и 80 имп/сек соответственно, 6 и 7—раздражения промежуточного ядра частотами 8 и 80 имп/сек. Столбиками показаны изменения частоты импульсации за 1 сек в ответ на применение тех же раздражителей. На абсциссе—количество разрядов.

материала по этой серии экспериментов, укажем лишь, что эти ответы отличались заметно большей обильностью нейронной активности и, как правило, явной краткостью скрытых периодов. На рис. 3 представлены два нейрона из вентролатерального ядра. Их можно отнести к категории «молчащих» нейронов, так как они активируются только в ответ на импульсы раздражения. Нейрон А реагирует на раздражение зубчатого ядра со скрытым периодом около 2 мсек (рис. 3А—1), а на световую вспышку—со скрытым периодом около 4 мсек (рис. 3А—4). Таким же коротким является скрытый период ответа нейрона Б на стимуляцию кровельного ядра и на световую вспышку (рис. 3Б—3 и 4). Как видно из рисунка, во всех случаях ответы являются бурными, с участием 5—9 спайковых разрядов.

В срединном центре нередко регистрируются нейроны с довольно стойкой фоновой ритмикой. Она выражается в том, что нейроны без внешнего вмешательства разряжаются с определенными промежутками времени. В большинстве случаев каждый ритмичный залп состоит из од-

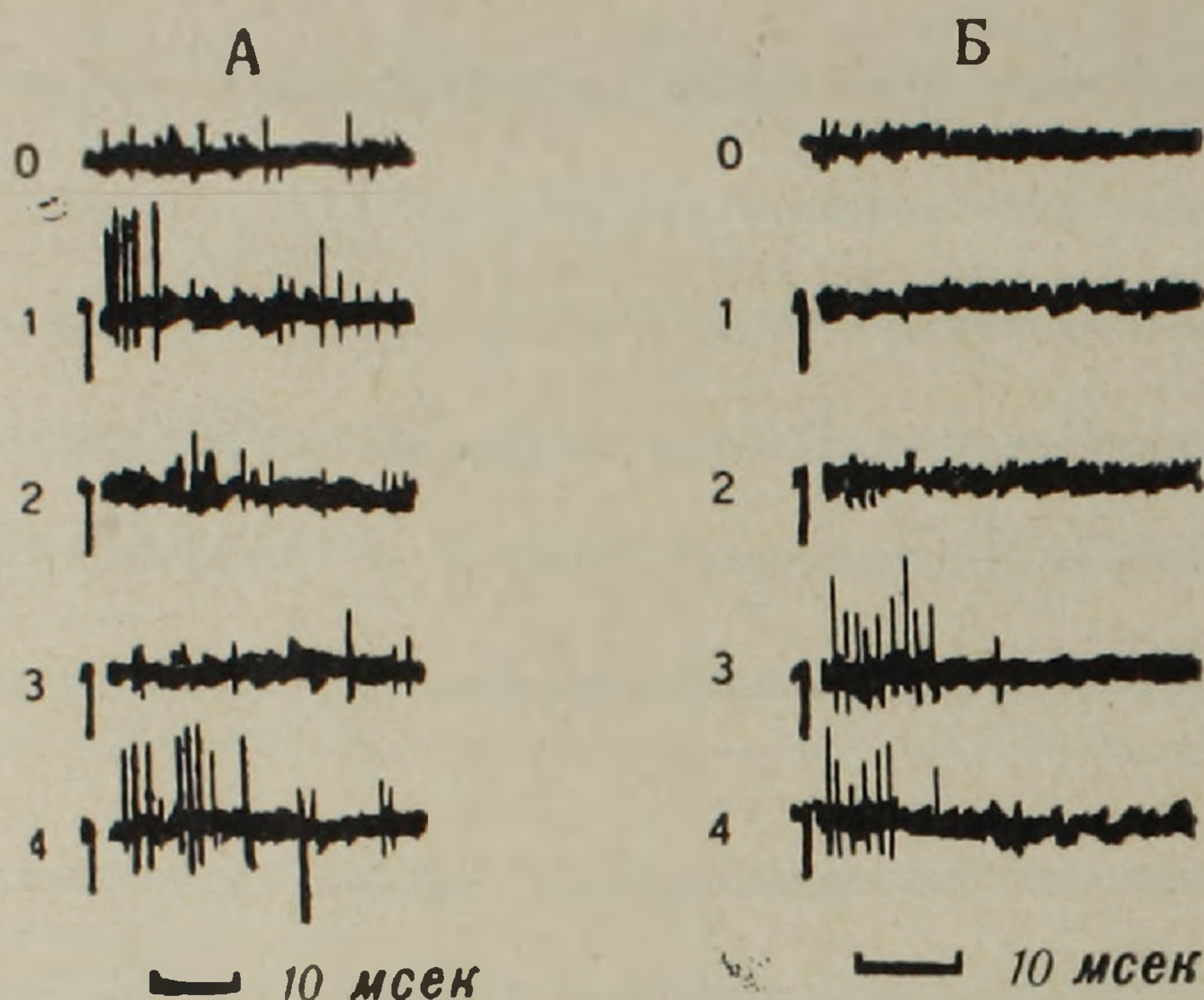


Рис. 3. Ответы нейронов (А и Б) вентролатерального специфического ядра таламуса на одиночное раздражение трех ядер мозжечка и световую вспышку. 0—фоновая активность, 1, 2 и 3—ответы на раздражения зубчатого, промежуточного и кровельного ядер мозжечка. 4—ответы на световую вспышку.

ного спайка. Другой тип ритмики выражается в виде более или менее регулярной периодичности фоновой импульсации нейронов (рис. 4). На рис. 5 приводятся реакции двух ритмично разряжающихся нейронов на низко- и высокочастотное раздражения сетевидного образования сред-

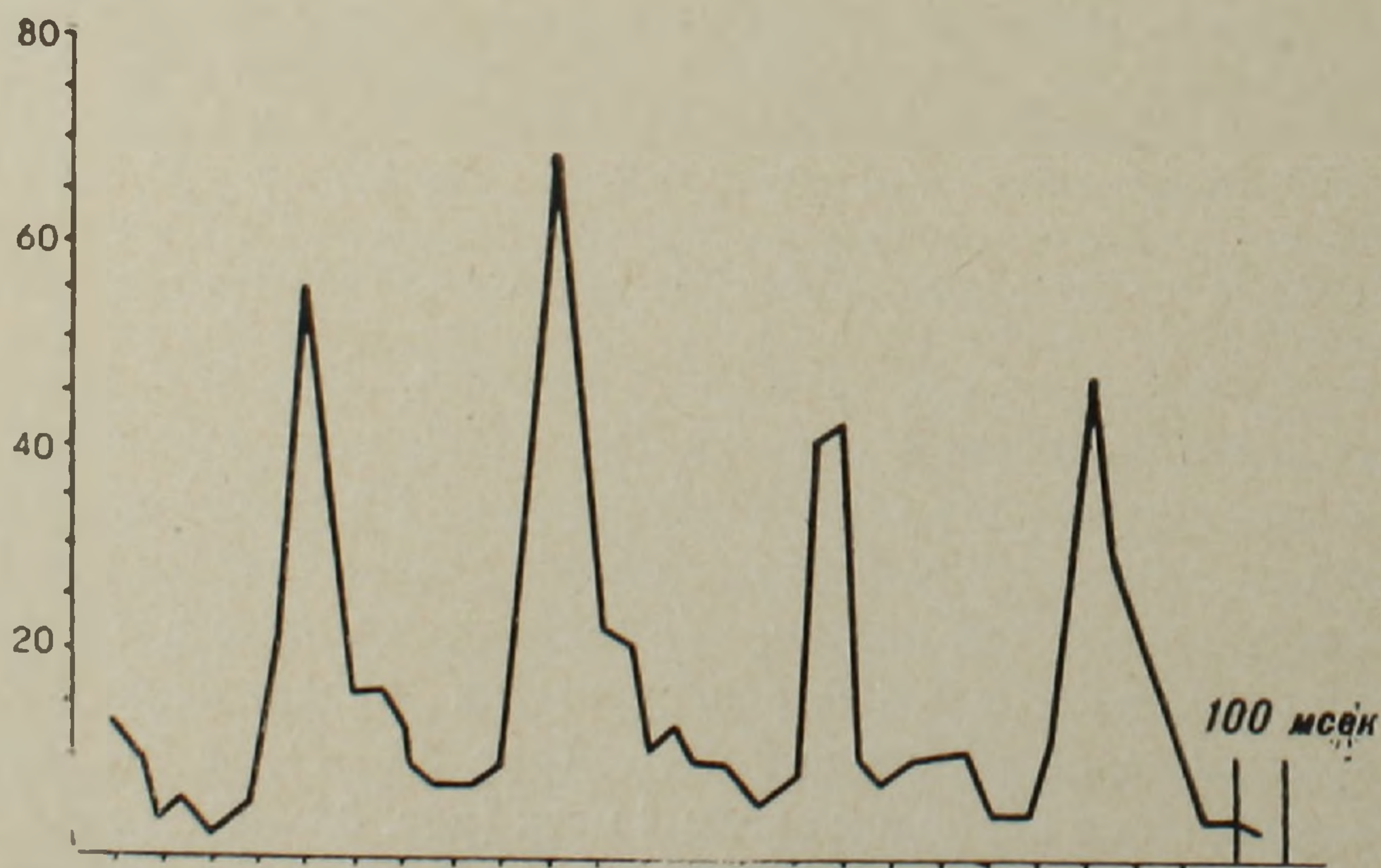


Рис. 4. Цикличность фоновой импульсации одного из нейронов срединного центра.

него мозга (координаты: F. 2, L. 5, H. + 1 по атласу Джаспера). Ритмика нейрона А составляет приблизительно 10 разрядов/1 сек. С начала низкочастотного раздражения (10 имп/сек) активность нейрона сразу

прекращается (рис. 5А—1). Первоначальная фоновая ритмичная активность восстанавливается через 300 мсек после окончания стимуляции и, как видно на рисунке, возвращается к исходной ритмике. Применение высокочастотной стимуляции тоже приводит к прекращению фоновой активности, восстановление которой начинается только через 1,5 сек после прекращения раздражения. Почти аналогичная картина наблюдается в

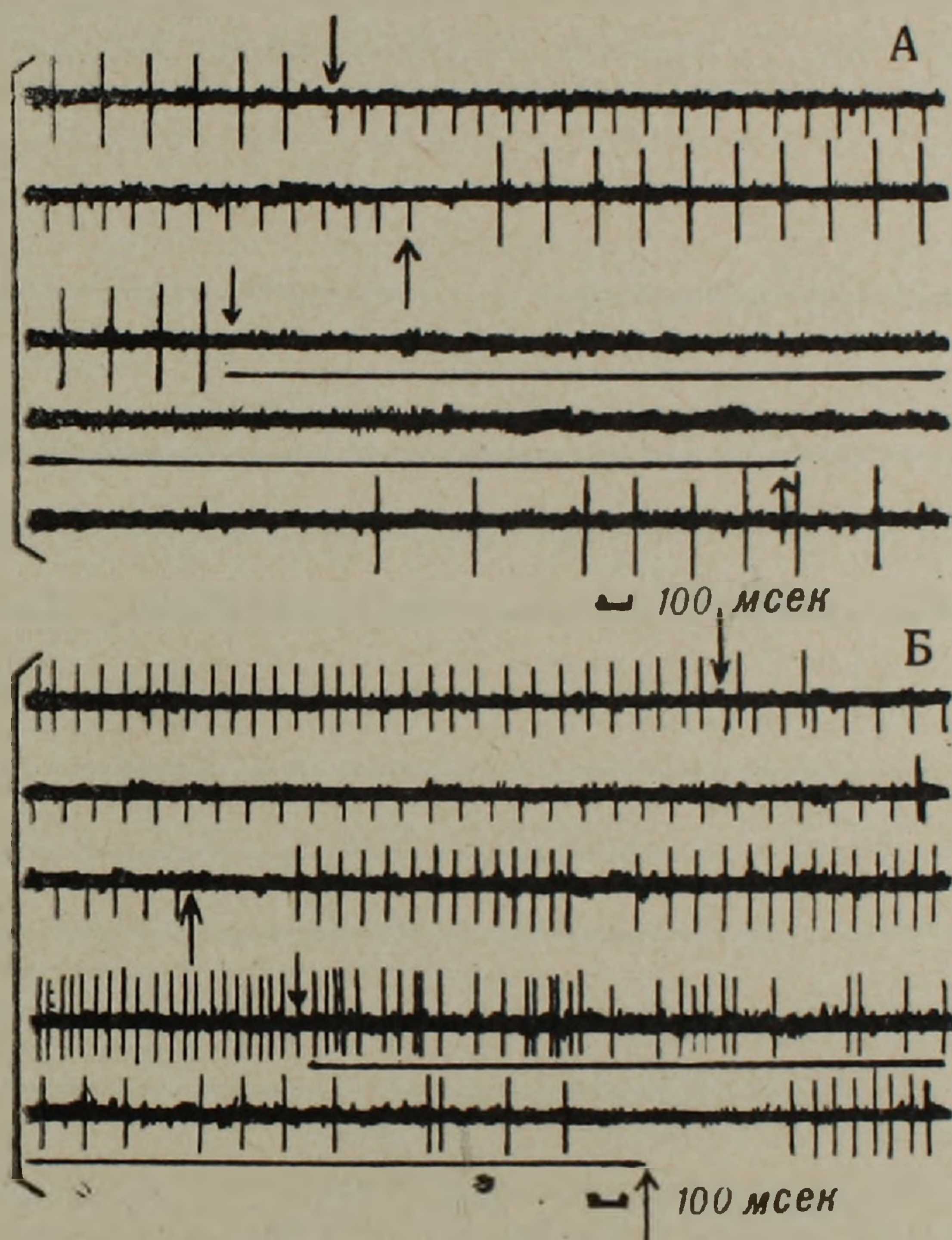


Рис. 5. Поведение фоново-ритмично-разряжающихся нейронов (А и Б) в срединном центре в ответ на низко- и высокочастотное (10 и 100 имп/сек) раздражения сетевидного образования среднего мозга.

поведении другого фоново-ритмично-разряжающегося нейрона (рис. 5Б) с частотой около 15 имп/сек. В данном случае подавление фоновой активности не носит абсолютного характера. Интересно отметить, что если во всех четырех случаях (рис. 5А—1 и 2; 5Б—1 и 2) подавление фоновой ритмики начинается почти одновременно с началом стимуляции, то ее восстановление происходит спустя некоторый постстимуляционный период полного торможения, длящийся 300 мсек—1,5 сек.

Реакции нейронов коры больших полушарий на электрическое раздражение диффузной системы таламуса в большинстве случаев протекают в виде общих изменений. Однако нередко удается записать весьма специфичные ответы. На рис. 6 демонстрируется несколько фрагментов реакции двух корковых нейронов из сенсомоторной области коры боль-

ших полушарий на раздражение срединного центра. На двух верхних фотофрагментах (рис. 6А—1 и 2) видно, что, хотя раздражение п.СМ частотой 3 имп/сек каждый раз вызывает спайковую активность нейрона А, в промежутках между стимулами фоновая активность не прекращается. При этом заслуживает внимания тот факт, что за каждой вызванной активностью следует определенный период торможения продолжительностью 150—180 мсек. При увеличении частоты раздражения до 7 имп/сек (рис. 6А—2) фоновая активность полностью исчезает, а разряды нейронной активности целиком синхронизируются с импульсами раздражения.

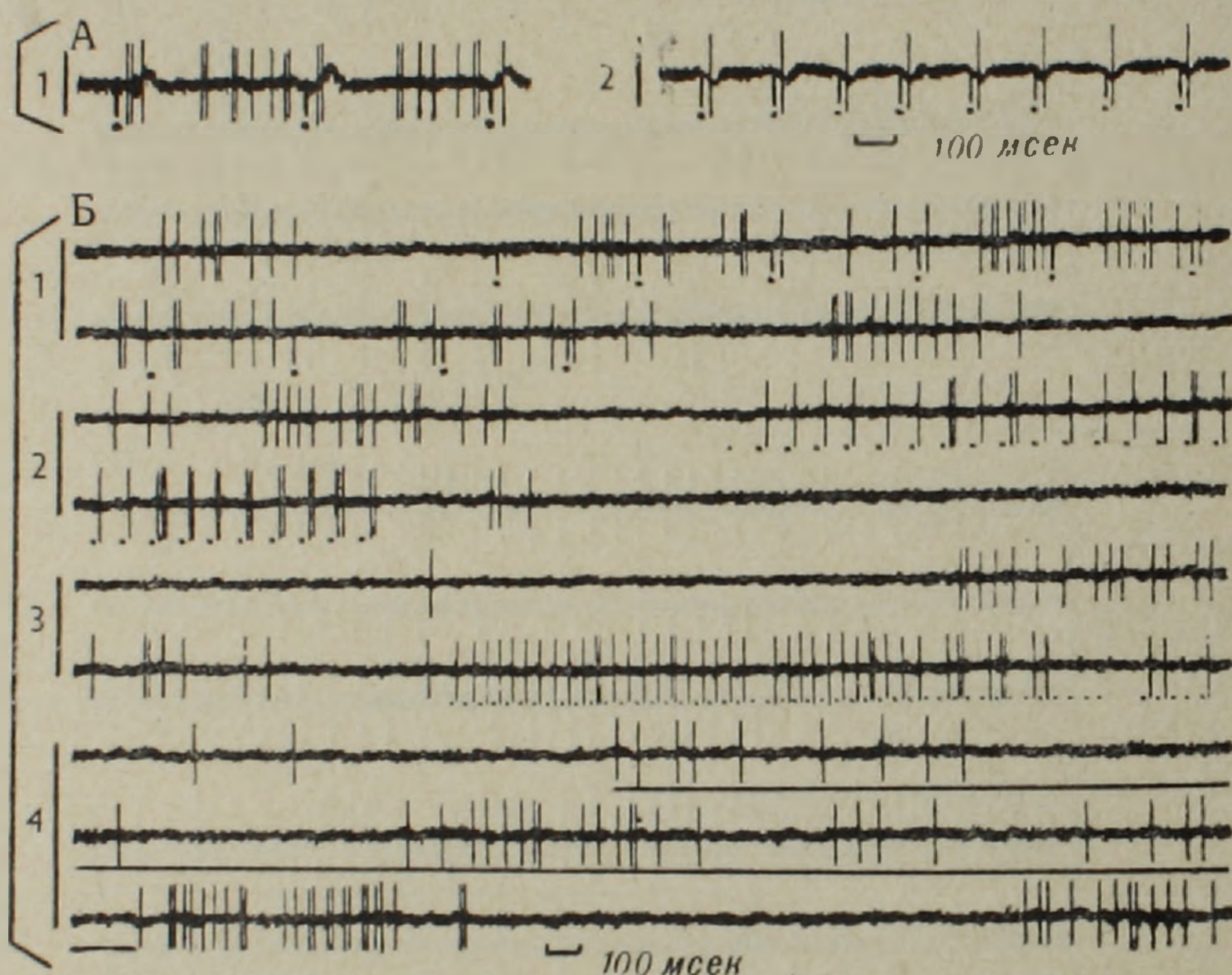


Рис. 6. Поведение двух корковых нейронов (А и Б) на низко- и высокочастотное раздражения срединного центра. А: 1 и 2—реакция нейрона А на раздражения п.СМ частотами 3 (1) и 7 (2) имп/сек. Б: 1, 2, 3 и 4—реакции нейрона Б на раздражения п.СМ частотами 3, 10, 20 и 100 имп/сек.

На второй части того же рисунка показаны образцы ответов другого коркового нейрона (Б) на стимуляцию п.СМ разными частотами. Частота 3 имп/сек не оказывает особого влияния на фоновую активность изучаемого нейрона (рис. 6Б—1). Применение более высокой частоты—10 имп/сек—после второго стимулирующего импульса (рис. 6Б—2) вызывает полную синхронизацию нейронной активности, за которой следует сравнительно продолжительный период угнетения. При дальнейшем повышении частоты стимуляции до 20 имп/сек (рис. 6Б—3), после некоторого периода четкой синхронизации, начинается ее постепенное нарушение—нарастающее выпадение синхронных ответов биоэлектрической активности нейронов в ответ на раздражающие импульсы. Высокочастотное раздражение вызывает лишь некоторую общую активность нейрона.

Таким образом, приведенные факты показывают, что, хотя имеются бесспорные гисто-морфологические доказательства о прямых мозжечково-таламических (в том числе и с «неспецифическими» ядрами) связях [5, 11, 14], вызванные ответы нейронов «неспецифического» таламуса на электрическое раздражение ядер мозжечка всегда отличаются большим скрытым периодом. Надо полагать, что это обусловлено некоторыми особенностями синаптической организации «неспецифических» структур таламуса, а не природой мозжечковых влияний, как мы предполагали раньше [2, 4]. В пользу этого предположения говорит тот факт, что раздражение тех же центральных ядер мозжечка вызывает коротколатентные ответы в нейронах «специфического» вентролатерального ядра зрительных бугров. Одной из причин больших скрытых периодов может быть заметная тонкость сети немиелинизированных терминалей, а также некоторые другие особенности микроструктуры синаптической организации п.СМ, хорошо показанные в последних электронномикроскопических исследованиях [15]. Сюда относятся отсутствие полидендритических нейронов, наличие синаптических клубочков и аксо-аксональных связей. Подчеркивая огромное значение аксо-аксональных синапсов с функциональной точки зрения, Экклс считает, что их деполяризация приводит к пресинаптическому торможению [10], играющему, вполне возможно, определенную роль в задержке ответных реакций в п.СМ. Такая интерпретация кажется верной еще потому, что скрытые периоды вызванных ответов на световые вспышки в п.СМ и п.VL тоже отличаются в том смысле, что в п.СМ они заметно длиннее.

Заслуживает внимания тот факт, что в срединном центре имеются не только нейроны, синхронизирующие свою фоновую активность на низкочастотное (7—10 имп/сек) раздражение мозжечка [2, 4], но и нейроны с меньшей лабильностью. В этом случае синхронный ряд ответов нарушается при более низких частотах раздражения, 3—4 имп/сек. При частотах порядка 10 имп/сек последовательные ответы быстро исчезают.

Известно, что ритмика в той или иной форме присуща всем образованиям мозга. Однако в некоторых его структурах эта деятельность приобретает значение регуляторной функциональной специфичности. Несомненно, что эта характеристика в первую очередь относится к зрительным буграм. Микроэлектрофизиологические исследования последних лет показали особую роль определенных таламических нейронов в механизмах создания ритмов [9, 13]. Некоторые наши факты хорошо вписываются в рамки указанных данных. Влияние такого регулирующего эффекта, по-видимому, распространяется на корковые нейроны с различными функциональными характеристиками. Примером может служить поведение двух корковых нейронов, приведенных на рис. 6. Нейрон А уже на частоту раздражения 3 имп/сек показывает четко обнаруживаемые периоды торможения длительностью в 150—180 мсек, что сильно напоминает ТПСР, описанные рядом авторов в таламусе [9, 13]. При увеличении частоты раздражения до 7 имп/сек регулирующая роль указанных ТПСР обнаруживается более рельефно. Второй

нейрон (Б) на раздражение частотой 3 имп/сек почти не реагирует, однако четко синхронизируется на стимуляцию 10 имп/сек. Дальнейшее повышение частоты раздражения до 20 имп/сек приводит к постепенному нарушению синхронной ритмики ответов.

Кроме описанной выше ритмики, вызванной синхронными афферентными залпами, в зрительных буграх нередко регистрируются нейроны со «спонтанной» фоновой ритмикой [3, 7, 8]. Угнетающее влияние электрического раздражения сетевидного образования среднего мозга на биоэлектрическую активность нейронов «неспецифической» системы таламуса показано как в наших прежних исследованиях [1], так и работами других авторов последнего времени [12]. Здесь интересно отметить заметную стойкость этой ритмики в ответ на низкочастотное раздражение. Она выражается или только в выпадении отдельных ритмичных залпов во время низкочастотного раздражения [1], или, как показано на рис. 5, в быстром восстановлении первоначальной ритмики после прекращения стимуляции РФ среднего мозга. Более высокие частоты оказывают более сильное угнетающее влияние, что выражается не только в большей продолжительности периода постстимуляционного торможения, но и в явном нарушении ритмики восстановленной активности.

Институт физиологии
АН АрмССР им. Л. А. Орбели

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Айрапетян А. А., Ваганян Л. Г. Первые Орбеллевские чтения, 66—70, Ереван, 1967.
2. Айрапетян А. А., Ваганян Л. Г. Физиологический журнал СССР, 1, 1, 527, 1970.
3. Айрапетян А. А. Мат-лы I Всесоюзной электрофизиологической конференции центральной нервной системы, 5—6, Л., 1971.
4. Айрапетян А. А. и Ваганян Л. Г. Структурная и функциональная организация мозжечка, 111—117, Л., 1971.
5. Карамян А. И. и Косарева А. А. В сб. Нервные механизмы двигательной деятельности, 228—242, М., 1966.
6. Орбели Л. А. Избр. труды, 3, 229—243, М.—Л., 1964.
7. Andersen P., Svendsen T. A. J. Physiol. (Engl.), 173, 3, 459—480, 1964.
8. Andersen P. Rhythmic 10/sec. activity in the thalamus. In: The thalamus, Columbia Univ. Press, New York, 143—153, 1966.
9. Eccles J. C. Epilepsia, 6, 2, 89—115, 1965.
10. Eccles J. C. Физиология синапсов. М., 1966.
11. Massion J. Physiological Reviews, 47, 3, 383—436, 1967.
12. Mauro Manica, Giovanni Broggi a. Marco Margnelli. Brain Research, 25, 638—641, 1971.
13. Purpura D. P., Scraff T. a. McMurthy J. G. J. Neurophysiol., 28, 3, 487—496, 1965.
14. Snider R. S. Anat. Rec., 124, 441, 1956.
15. Westman J. a. Bowsher D. Brain Research, 30, 331—337, 1971.