

А. Б. МЕЛИК-МУСЯН

О СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ФАСТИГИАЛЬНОГО ЯДРА МОЗЖЕЧКА КОШКИ

Приводятся данные нейронной организации фастигиального ядра мозжечка кошки. Выявлено пять типов нейронов, составляющих это ядро. Исследовался также ход аксонов, клеток данного ядра и афферентная иннервация. Выявлено два типа афферентов, вступающих в фастигиальное ядро.

Основным знаниям в области цитоархитектоники и нейронной организации центральных ядер мозжечка мы обязаны трудам Кахалю [3]. Центральные ядра мозжечка являются ныне предметом всестороннего исследования. Появившиеся в последнее время работы посвящены изучению клеточной структуры центральных ядер у различных млекопитающих [2, 7, 8, 11, 12], но несмотря на это, центральные ядра мозжечка все еще мало исследованы.

Материал и методика. Материалом для исследования служили котята 10—25-дневного и месячного возраста и взрослые кошки. Использовались методы импрегнации серебром по Гольджи-Копшу и Кахалю. Готовились фронтальные, горизонтальные и сагиттальные срезы толщиной 90—120 мк. Зарисовка нейронов со своими отростками производилась с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты и обсуждение. Согласно принятой классификации [4], фастигиальное ядро кошки самое крупное из всех мозжечковых ядер. Оно располагается над IV желудочком таким образом, что его длинная ось проходит параллельно дну IV желудочка. В ростральном направлении отростки клеток, образующих ядро, имеют преимущественно латеральное направление и сливаются с ростральной частью переднего промежуточного ядра. Каудальный конец ядра, завершающийся мысиком, направлен несколько кнаружи. Такое расположение ядра позволяет считать его самым каудальным из всех ядер мозжечка. В дорзальном направлении это ядро сливается с задним промежуточным ядром.

Ростральная часть фастигиального ядра образована группой клеток мелкого и среднего размеров. Небольшое количество крупных клеток располагается в его медиальной части. В каудо-вентральной части имеется скопление мелких клеток в виде *subnucleus parvicellularis medial. (SMP)* [4], которое занимает 1/6 медиального ядра и располагается в середине его 1/3.

Фастигиальное ядро окружено со всех сторон нервными волокнами [9]. Латеральная его граница проходит по соседству с кортико-ядерными волокнами, идущими далее к вестибулярным ядрам. Верхняя грани-

ца ядра образована дорзальной комиссурой, которая вправо и влево от средней линии переходит в промежуточные ядра. Нижняя граница идет по ходу волокнистых петель hook bundle, образованных вследствие перекреста аксонов тех нейронов, которые расположены в обоих фастигиальных ядрах у его медиальной границы. Таким образом, почти со всех сторон фастигиальное ядро окружено волокнистой системой. Нашими исследованиями установлено, что нейроны, составляющие это ядро, являются мультиполярными. Как и в других ядрах мозжечка, цитоархитектонически здесь различаются нейроны трех типов: крупные, средние и мелкие. Наиболее крупные—чаще всего располагаются в медиальных половинах ядра, особенно в ростральном направлении. Они имеют крупное клеточное тело (45—50 μ) и хорошо развитую дендритную систему. В вентрокаудальном направлении располагаются нейроны мелкого калибра, примерно по 15—25 μ . Их значительное скопление заметно в каудо-вентральных областях, что соответствует и литературным данным [4]. Такие нейроны имеют маленькое клеточное тело и небольшое дендритное дерево. Клетки среднего размера занимают остальную часть и равны 30—40 μ . Они также имеют хорошо развитую дендритную систему. Форма клеточного тела довольно разнообразна: треугольная, прямоугольная, веретенообразная, что зависит от отходящих от клеточного тела дендритов. Как правило, их бывает 4—8, на своем пути они делятся на дендриты дальнейшего порядка. Согласно литературным данным [9], дендриты фастигиального ядра завершаются пучками на конце в виде метелки, благодаря чему и отнесены к специфическим нейронам I типа (tufted I).

Нам кажется, что эти нейроны характеризуются не только таким окончанием, но имеют и определенную протяженность и разветвленность дендритных ветвей. Благодаря форме отхождения дендритов от клеточного тела эти нейроны имеют различное очертание. Большие мультиполярные клетки, встречающиеся чаще всего у медиальной границы ядра, имеют радиальный тип ветвления дендритов, т. е. дендриты отходят от клеточного тела во все стороны и делятся на вторичные и третичные ветви. Эти мощные клетки имеют хорошо развитую дендритную сеть, длина дендритов достигает 350—400 μ , благодаря чему дендритное поле занимает большое пространство (рис. 1, Аа, б). По размерам клеточного тела эти нейроны могут быть и среднего калибра Аб. Дендритное поле их значительно меньше. Отходящий аксон у всех этих клеток идет без деления и исчезает в глубине ткани после небольшого пробега. Эти нейроны относятся к длинноаксонным. Следующий тип клеток фастигиального ядра—это пучковидные нейроны. Их первичные дендриты отходят от клеточного тела очень коротким стволом в виде пучков, после чего начинается деление на дендриты дальнейшего порядка. Клеточное тело таких нейронов—треугольной формы (рис. 1, Ба, б). Крупные клетки такого типа имеют большое размашистое дендритное поле, благодаря чему клетка имеет большое пространственное представление. Это также длинноаксонные клетки. Короткоаксонные клет-

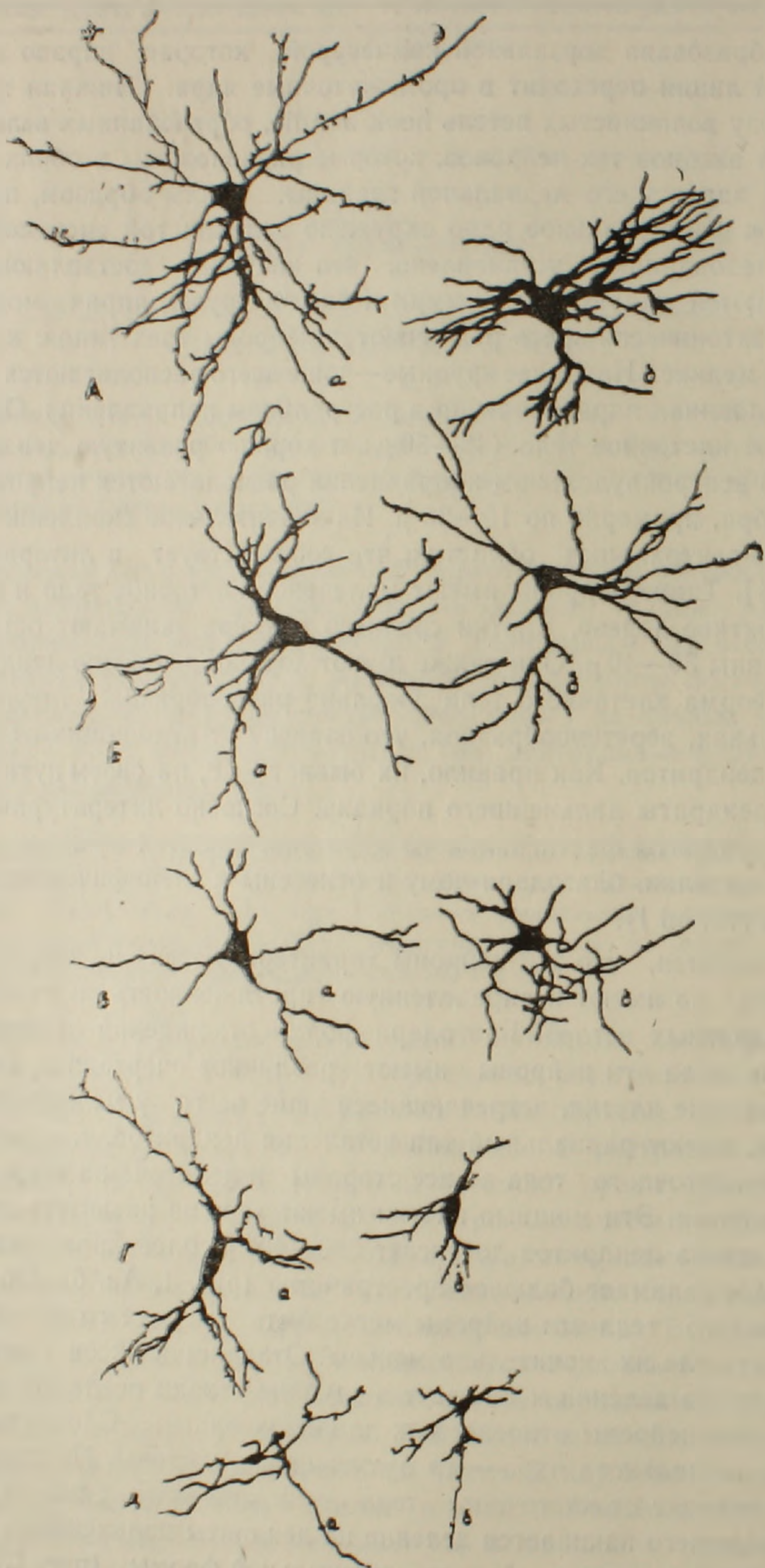


Рис. 1. Нейроны фастигиального ядра. Аа, б—крупные и среднего размера нейроны радиального типа; Ба, б—пучковидные нейроны крупного и среднего размера; Ва, б—короткоаксонные клетки; Га, б—полюсные, редковетвистые клетки; Да, б—мелкие нейроны.

ки представлены нейронами среднего и мелкого калибра. Их аксоны отходят от клеточного тела и на небольшом расстоянии от него дают коллатерали. Такие нейроны располагаются в центральных частях ядра, ближе к каудальному концу (рис. 1, Ва, б, рис. 2). В периферических частях ядра встречаются нейроны с удлинённым клеточным телом.

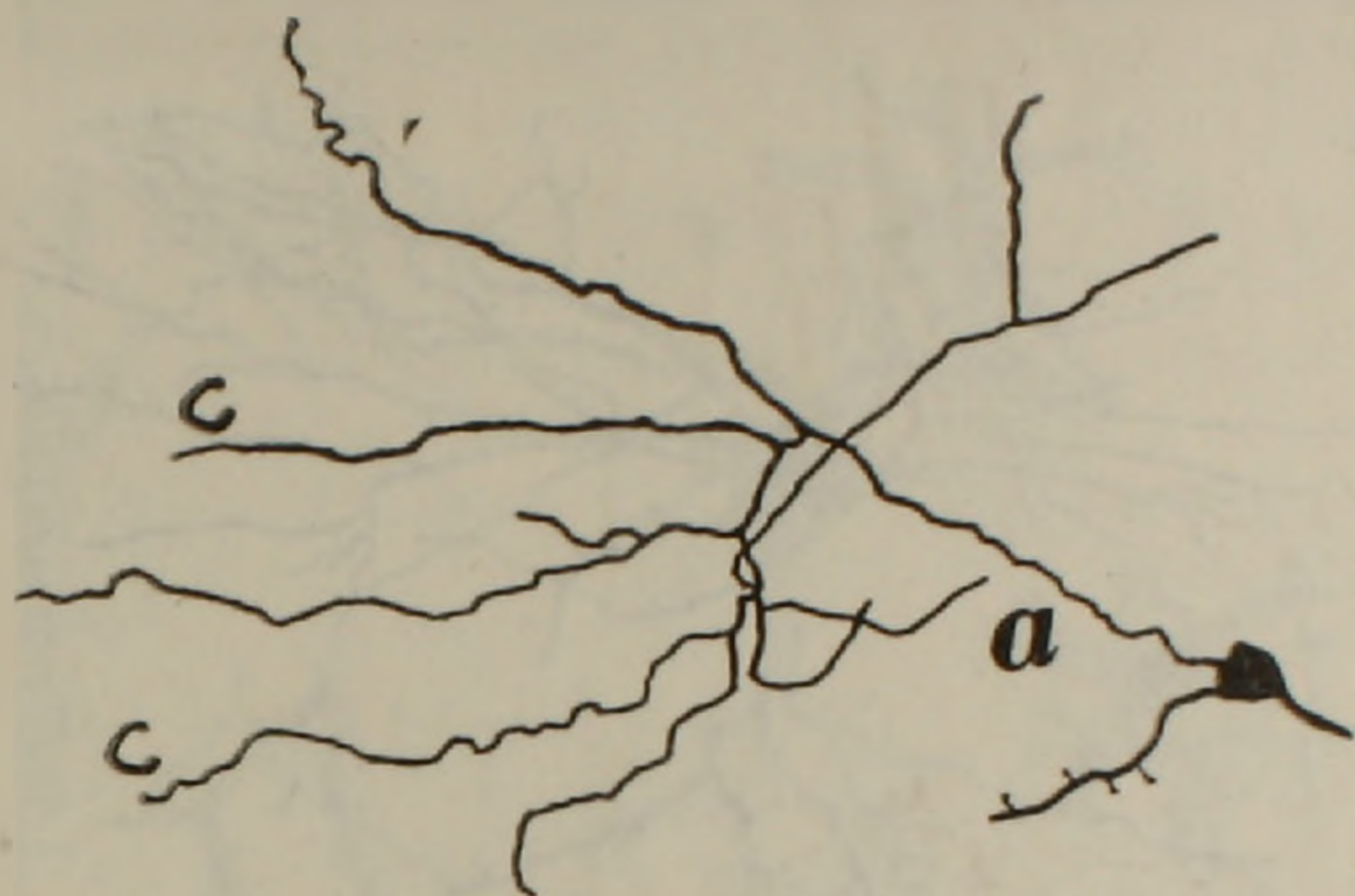


Рис. 2. Мелкая короткоаксонная клетка фастигиального ядра: а—аксон, с—коллатерали.

у которых дендриты имеют полюсное расположение и отходят короткими пучками от материнского ствола. Аксоны их идут без ветвления и теряются в окружающей ткани после небольшого пути. Это также длинноаксонные клетки (рис. 1, Га, б). В вентро-каудальных отделах фастигиального ядра—чаще всего мелкие радиальные клетки. Дендриты этих нейронов ветвятся слабо (рис. 1, Да, б). Таким образом, в фастигиальном ядре обнаружены клетки: радиального типа, лучковидные нейроны, короткоаксонные клетки, редковетвистые, полюсные клетки, мелкие нейроны.

Дендриты указанных нейронов обсажены шипиками, количество которых варьирует у каждого отдельного нейрона. Располагаются они неравномерно, иногда на всех дендритах, иногда только на проксимальных или дистальных отделах их, иногда же отсутствуют, и тогда дендриты таких нейронов имеют гладкие контуры. Встречаются нейроны, клеточное тело которых также покрыто шипиками. Такие клетки выглядят «мохнатыми» (рис. 3). Наиболее крупные нейроны, располагающиеся у медиальной границы ядра по бокам от средней линии, посылают свои аксоны медиально и вентрально. Благодаря такому расположению аксонов и дальнейшему их ходу в наиболее ростральных отделах ядра происходит перекрест этих аксонов из правого фастигиального ядра влево и из левого—вправо. Эти перекрещенные волокна составляют нижнюю комиссу [9]. Те нейроны, которые имеют наиболее вентральное расположение, посылают свои аксоны вниз т. е. вентрально и принимают участие в образовании *brachium conjunctivum*. Латерально и дорсально расположенные нейроны дают аксоны, направляющиеся вниз.

Аксоны нейронов, расположенных в центральных частях ядра, имеют преимущественно вентральный и вентро-латеральный ход. Часть из них принимает участие в образовании фасцигиальной порции *brachium conjunctivum* и далее вплетается в проходящие у латеральной границы ядра кортикофугальные волокна, направляющиеся к вестибулярным ядрам. Каудальная часть фасцигиального ядра состоит из нейронов, по-

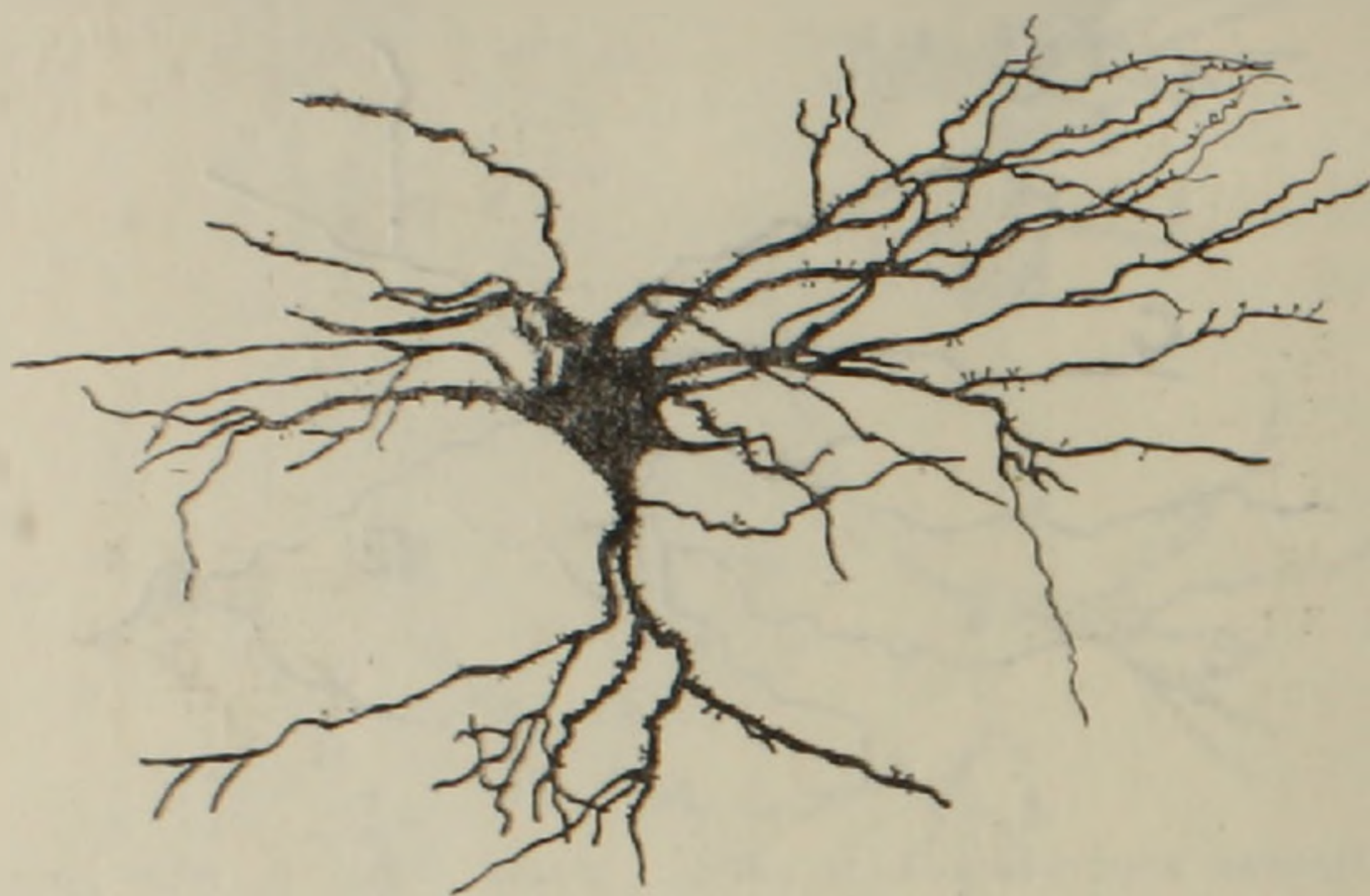


Рис. 3. Крупный радиального типа нейрон с хорошо выраженными шипиками.

сылающих свои аксоны вентрально и частично вентро-латерально и вплетающихся в кортиковестибулярные волокна.

Известно, что фасцигиальное ядро получает большое количество афферентных волокон как из коры мозжечка (от аксонов клеток Пуркинье), так и различных отделов центральной нервной системы: оливы (нижней), спинного мозга, ядер моста, вестибулярных и красных ядер. Иначе говоря, пути, ведущие к мозжечку, достаточно глубоко исследованы, чего нельзя сказать об их терминалях. В этом направлении имеется всего несколько работ [2, 9, 11, 12].

Мы изучали афференты на препаратах по Гольджи-Копшу. Нами различаются два вида афферентных волокон, отличающихся друг от друга по калибру волокон. Одни из них заметно толще и, по-видимому, принадлежат аксонам клеток Пуркинье, на что в свое время указывал Кахаль [3]. По сравнению с тонкими афферентными волокнами, их значительно меньше по количеству. Они идут в медиолатеральном и дорзо-вентральном направлениях, образуя пучковчатые утолщения по ходу. Они вступают в ядро из дорзальной комиссуры в виде отдельных волокон и затем делятся на коллатерали, от которых отходят более тонкие многочисленные веточки, завершающиеся на нейронах фасцигиального ядра.

Второй тип афферентных волокон, вступающих в это ядро, принадлежит аксонам, идущим из различных разделов центральной нервной системы. Они образуют экстрацеребральную систему афферентных волокон мозжечка. Они тоньше по калибру, идут в дорзо-вентральном на-

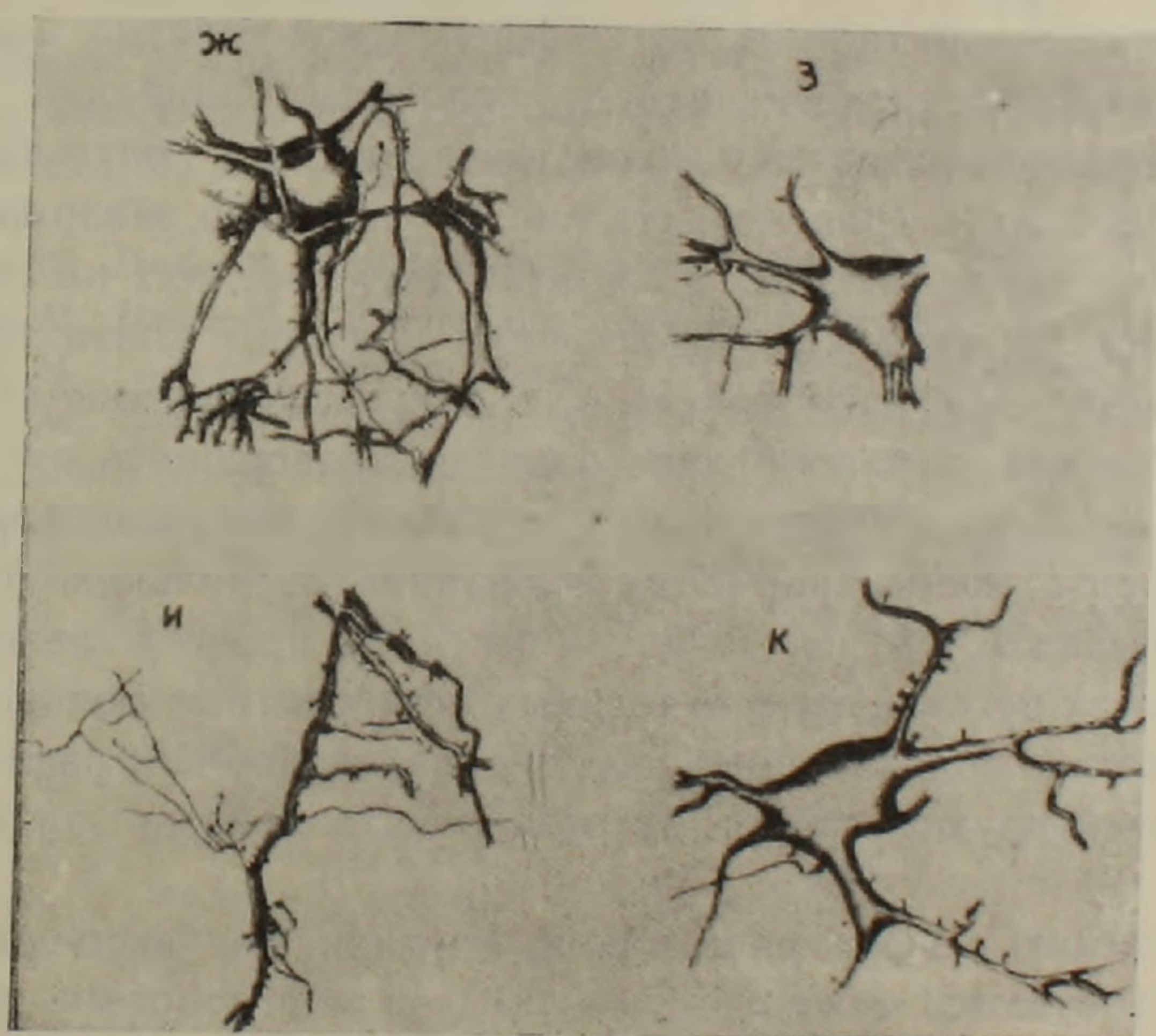
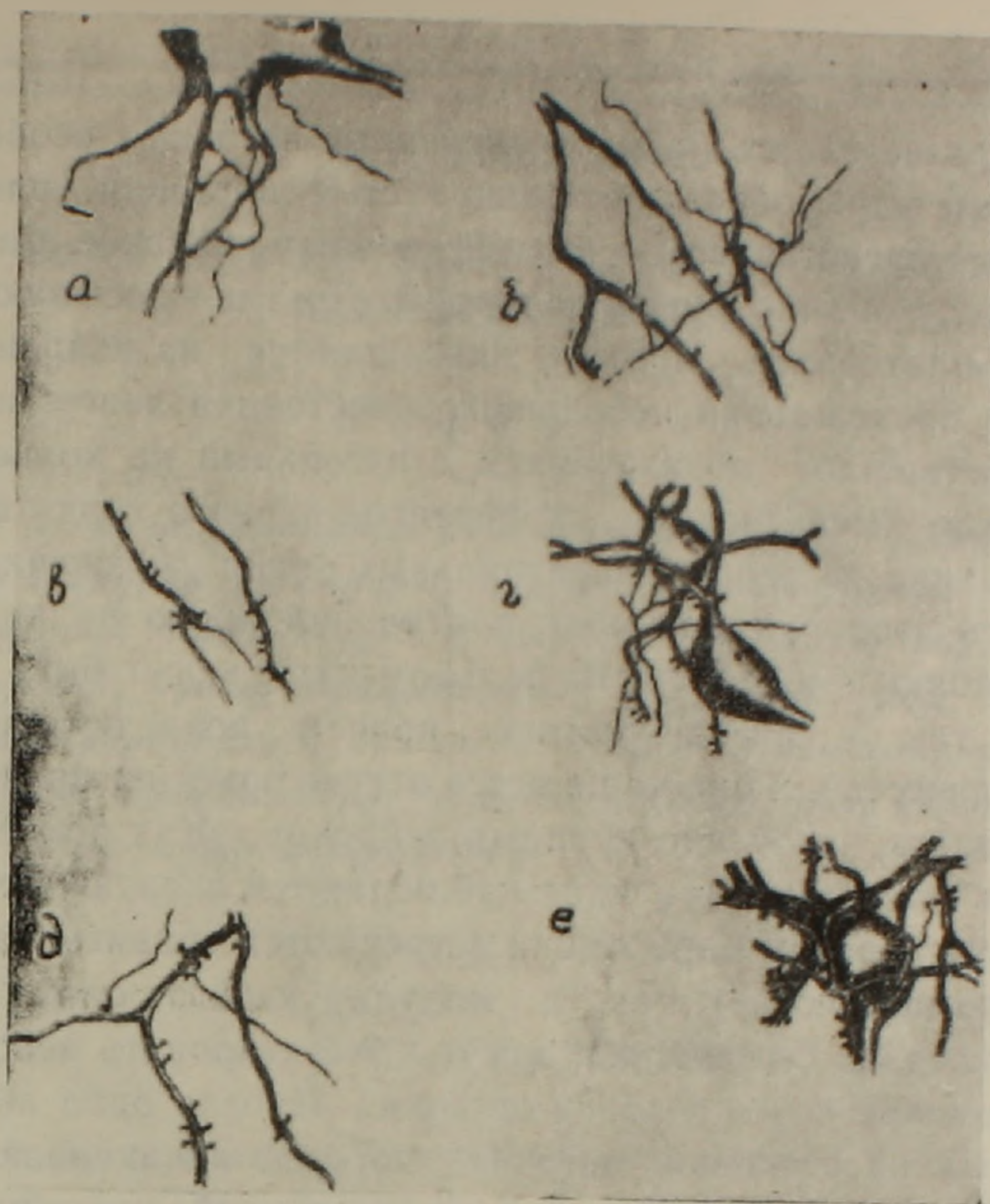


Рис. 4. Контакты нейронов фастигиального ядра. а—завершение афферента в виде пуговки на различных дендритах одного и того же нейрона. б—завершение нескольких афферентов на одном и том же участке дендрита, в—контакт афферента с головкой шипика, г—концевой контакт на проксимальном дендрите, д, е, ж—вилообразное разветвление афферента с пуговками на конце, з—завершение трех различных афферентов на одном и том же участке проксимального дендрита, и—гроздеподобное разветвление афферента с пуговками на конце, к—аксо-соматический контакт.

правлении и, разветвляясь на многочисленные веточки, особенно в вентральном отделе ядра, образуют тонкие густые сплетения—плексусы. Некоторые из них представлены в виде отдельных волокон, дающих коллатерали по ходу обычно с одной стороны. Другие—посылают коллатерали своих коллатералей, которые завершаются на нейронах ядра, а третьи—после прохождения небольшого расстояния завершаются гроздеподобным ветвистым образованием с пуговками на конце. Электрофизиологические исследования афферентов первого типа выявили их тормозное влияние на нейроны центральных ядер мозжечка [5], тогда как афференты второго типа имеют противоположную функцию [6, 13]. Контакты, наблюдаемые в фасстигиальном ядре, могут быть как аксо-соматические, так и аксо-дендритные, причем последних значительно больше по количеству, и они чаще всего встречаются на проксимальных отделах дендритов, особенно крупных нейронов. Как показали наши наблюдения, в фасстигиальном ядре наблюдаются следующие виды контактов. В фасстигиальном ядре кошки встречаются синапсы как запускающего (аксо-соматические), так и модулирующего типа (аксо-дендритные). Последних больше, они могут контактировать непосредственно с дендритом или через головку шипика. Иногда одно афферентное волокно делится на несколько веточек, которые заканчиваются пуговками на различных дендритах одного и того же нейрона (рис. 4а) или же несколько афферентов завершаются пуговками почти на одном и том же участке дендрита (рис. 4б). Афферентное волокно может завершаться пуговкой, соприкасающейся с головками шипиков (рис. 4в). Наиболее частыми контактами являются концевые контакты на проксимальных дендритах (рис. 4г). На рис. 4г показано завершение таких афферентов на проксимальных дендритах двух соседних клеток.

Интересно отметить, что афферентные концевые контакты в фасстигиальном ядре чаще раздваиваются т. е. одно афферентное волокно при подходе к дендриту вилообразно делится, завершаясь пуговками на конце (рис. 4д, е, ж). Иногда можно наблюдать как на одном и том же участке дендрита концентрируются окончания нескольких афферентов. Так на рис. 4з видно, что почти на том же самом проксимальном дендрите завершаются пуговки трех отдельных афферентных волокон. Иногда одно афферентное волокно завершается гроздеподобным разветвлением, которые контактируют своими пуговками с головками ряда шипиков (рис. 4и).

По сравнению с аксо-дендритными окончаниями аксо-соматические контакты встречаются реже (рис. 4к). Такое многообразие концевых и касательных контактов свидетельствует о сложности морфологической структуры центральных ядер мозжечка, об их высокой восприимчивости к многочисленным импульсам, поступающим в мозжечок через афферентные системы, что было доказано как морфологическими исследованиями Матсушита и Ивагори [9], Матсушита и Икеда [7], так и физиологическими данными Ито [5, 6] и Цукахара [13].

Институт физиологии им. акад. Л. А. Орбели

АН АрмССР

Поступило 21.III 1974 г.

Ա. Բ. ՄԵԼԻՔ-ՄՈՐԻՍԱՆ

ԿԱՏՎԻ ՈՒՂԵՂԻԿԻ ՖԱՍՏԻԳԻԱԼ ԿՈՐԻՁԻ ԲԶԻՋԱՅԻՆ
ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Տարբեր հասակի կատուների մոտ ուսումնասիրվել է նեյրոնային կազմակերպումը ուղեղիկի ֆաստիգիալ կորիզում: Հայտնաբերվել են 5 տիպի ներվային բջիջներ: Ուշադրություն է դարձվել նեյրոնների ձևի, չափի, գենդրիտների քանակի, նրանց ճյուղավորման, շիպիկների թվի, նրանց տեղադրման, հարաբերության և միացումների վրա: Ուսումնասիրվել է նաև ալսոնների ուղին և աֆերենտները: Ներխուժող ֆաստիգիալ կորիզի մեջ հայտնաբերվել է երկու տիպի աֆերենտներ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Боткин В. П. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 6, 61—67, 1973.
2. Angaut P., Sotelo C. Experimental Brain Research, 16, 431—454, 1973.
3. Cajal R. Histologie du systeme de l'homme et des vertebres. Maloine, Paris, 2, 1911.
4. Flood S., Jansen J. Acta Anatomica, 46, 1, 52—72, 1961.
5. Ito M. a et. The cerebellum as neuronal Mashine Springer, Berlin, 1967.
6. Ito M., Yoshida M., Obata K., Kawai N., Upo M. Experimental Brain Research, 10, 64—80, 1970.
7. Matsushita M., Ikeda N. Experimental Brain Research, 10, 488—500, 1970.
8. Matsushita M., Ikeda M. Experimental Brain Research, 10, 501—511, 1970.
9. Matsushita M., Iwahori N. Brain Research, 25, 3, 597—610, 611—624, 1971.
10. Matsushita M., Iwahori N. Brain Research, 35, 17—36, 1971.
11. O'Leary J., Smith J. M., Inukai J., Hugo H. Mejia. The Journal Comparative Neurology, 144, 4, 399—428, 1972.
12. Sotelo C., Angaut P. Experimental Brain Research, 16, 410—430, 1973.
13. Tzukahara N., Korn H., Stone J. Brain Research, 10, 448—453, 1968.