

А. Б. МЕЛИК-МУСЯН

## О НЕЙРОННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЗУБЧАТОГО ЯДРА МОЗЖЕЧКА КОШКИ

Изучалась нейронная структура и афферентная система волокон зубчатого ядра мозжечка кошки, завершающаяся на нейронах зубчатого ядра. Принимались во внимание число, распространенность, тип ветвления дендритов I, II, III порядка, число шипиков на них, их расположение, форма, соотношение и контакты. Выявлено несколько типов длинноаксонных нейронов и короткоаксонные клетки. Обнаружены многочисленные и разнообразные контакты на теле и дендритах этих клеток. Отмечается большая конвергенция волокон на одном и том же нейроне.

В данной работе приводятся результаты изучения нейронной структуры зубчатого ядра с учетом некоторых характеристик клетки и ее компонентов.

*Материал и методика.* Материалом для исследования служили взрослые кошки и котята 10—25-дневного и месячного возраста. Использовались методы Гольджи, Гольджи-Копша и Кахаля. Конфигурацию нейронов со своими отростками зарисовывали рисовальным аппаратом РА-4.

*Результаты и обсуждение.* Наблюдения показали, что зубчатое ядро кошки со всех сторон окружено проходящими нервными волокнами. Латеральной границей ядра являются волокна *brachium pontis*, у медиального края проходят волокна спинно-церебеллярного тракта, от вентрального края отходят волокна, влетающие в начальную часть *brachium conjunctivum*, а верхней границей ядра служит дорзальная комиссура. Как и все остальные центральные ядра, это ядро также состоит из нейронов крупных размеров (42—47 мк), которые располагаются по всему ядру, но преимущественно в дорзо-латеральной части его, клеток средних размеров (30—35 мк), располагающихся в центральной части, и мелких нейронов (15—25 мк), встречающихся в ядре повсеместно, в rostro-каудальном направлении. Все эти нейроны имеют треугольную, овальную или полигональную форму клеточного тела, которая определяется отходящими от сомы дендритами. Как правило, таких дендритов бывает 4—8.

Такие дендриты первого порядка, разветвляясь по ходу, дают более мелкие веточки, которые контактируют с многочисленными аксонами как соседних нейронов, так и с аксонами экстрацеребеллярного типа. Направление аксонов этих нейронов, располагаются ли они в ростральной, центральной или каудальной частях ядра, зависит от местоположения клеток в ядре. В основном они проходят в латеро-медиальном направлении и после разветвления дают самые разнообразные окончания:

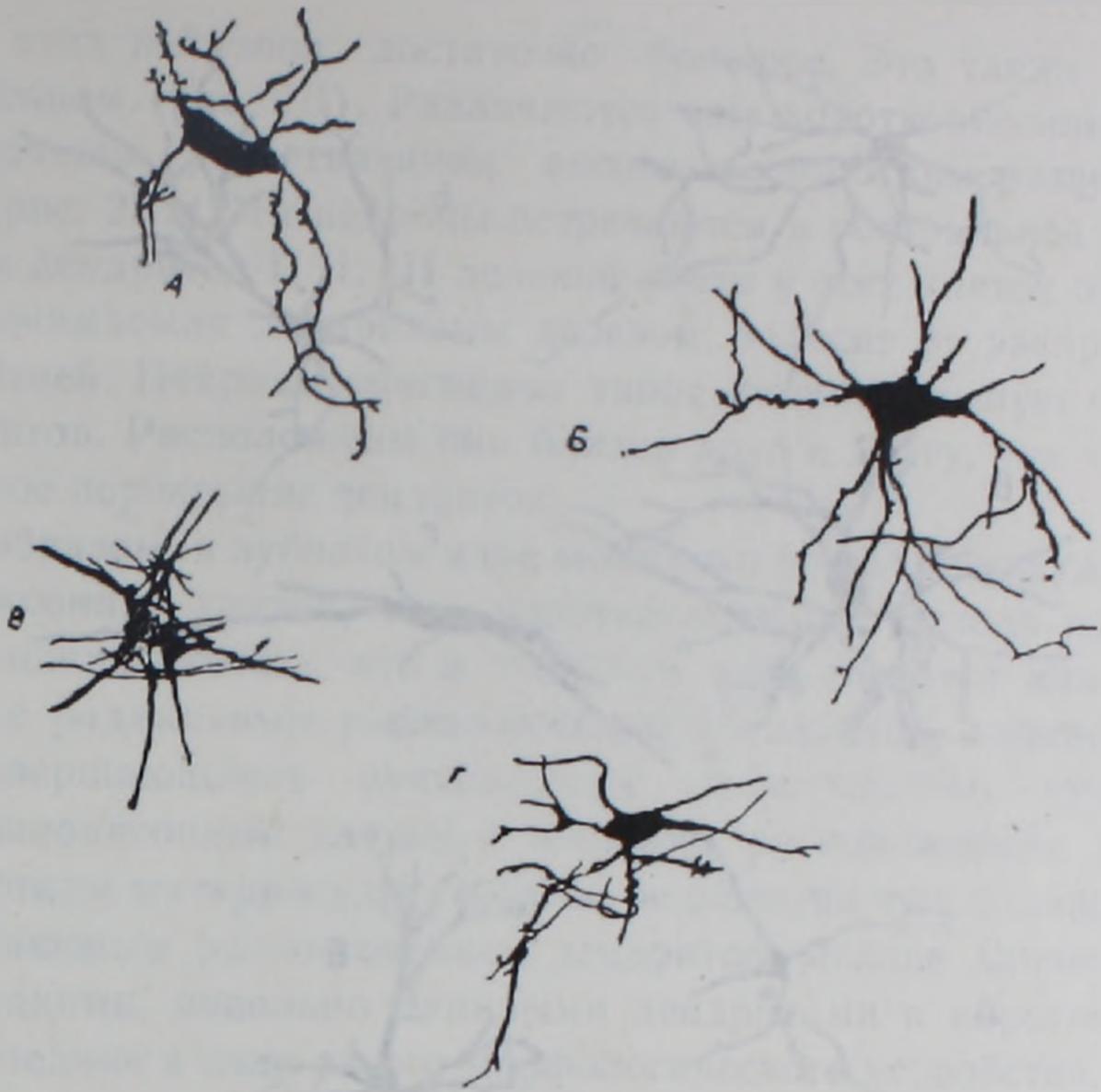


Рис. 1. Типы аксонных окончаний на нейронах зубчатого ядра. Увеличение в 600 раз. А. Б. Г—импрегнация по методу Гольджи-Копша, В—импрегнация по методу Кахала.

в виде грозди, завершающейся пуговками на дендрите соседней клетки (рис. 1А); могут заканчиваться пуговкой, посредством которой аксон прикасается к дендриту и клеточной соме другого нейрона (рис. 1Б); могут образовывать контакты в виде утолщений по ходу аксонного волокна, располагающегося на теле клетки, которые, как известно, относят к синаптическим образованиям (рис. 1В); могут завершаться по типу лазающего волокна, обвивающего дендрит (рис. 1Г).

Что же касается дендритов указанных клеток, то их устройство не менее интересно и значительно сложнее, чем представлялось до сих пор. В основном все клетки зубчатого ядра являются мультиполярными. В зависимости от локализации в ядре они могут менять направление своих дендритов. Нейроны, расположенные у латерального края ядра и по периферии, имеют дендриты, ориентированные в ростокаудальном направлении, т. е. такие клетки имеют полюсное распределение дендритов (рис. 2). Те же нейроны, которые занимают центральное и дорзолатеральное положение, имеют дендриты, идущие во всех направлениях, и являются радиальными (рис. 2А). Часто дендриты таких нейронов завершаются на концах разветвлением в виде пучка или метелки, что расценивается Молинером [25] как специализированный тип дендрита и причисляется им к I типу пучковидных клеток (tufted).

Однако дендриты центральных ядер, в частности зубчатого ядра характеризуются не только концевым окончанием, но и различной протяженностью и разветвлением дендритов I, II, III порядка. Есть клет-

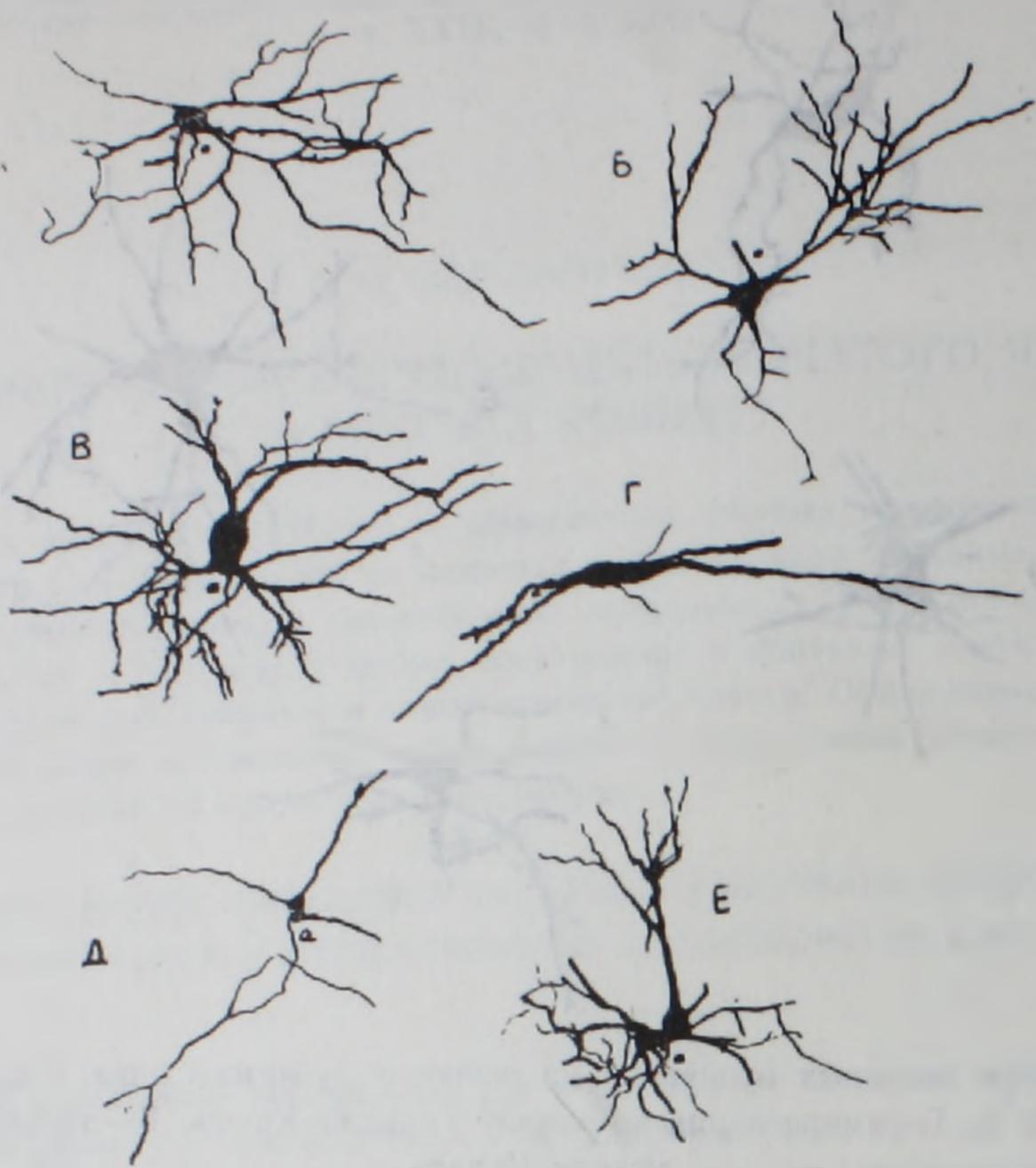
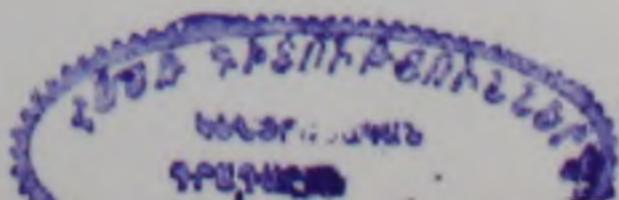


Рис 2. Типы нейронов зубчатого ядра мозжечка кошки. Импрегнация по методу Гольджи. Увеличение в 600 раз.

ки, где дендриты третьего деления длиннее второго, а второго—длиннее первого. Такое разветвление обуславливает большую протяженность клетки, образует довольно раскидистое дерево с относительно прямыми дендритами, завершающимися метелками (рис. 2А). Такие нейроны чаще всего располагаются в центральных частях ядра. Встречаются нейроны, основные дендриты которых имеют довольно длинный пробег. В подобных случаях дочерние дендриты мало отличаются по длине и изви-тости от материнского ствола и образуют разветвления наподобие пучков или кустиков. Это кустовидные или пучковидные клетки (рис. 2Б). Следующий тип нейронов имеет короткий материнский ствол, от которого отходят широковетвистые дендриты второго и третьего делений, причем разветвления дендритов третьего порядка длиннее чем второго, а второго длиннее первого. Эти нейроны (рис. 2В) напоминают выше-описанные нейроны радиального типа, но отличаются от них значительно коротким основным стволом. Они располагаются в каудовентральной части ядра. Встречаются также редковетвистые нейроны, с разветвле-ниями дендритов, отходящих от противоположных полюсов клетки (рис. 2Г). Эти нейроны можно видеть больше на периферической части ядра, у латерального его края. Почти во всех частях ядра (центральной, ростральной и каудальной) встречаются мелкие нейроны радиального типа, они могут быть названы мелкими из-за размеров клеточного тела. Чаще всего они расположены в вентральной части ядра. Дендритнос

протяжение этих нейронов достаточно большое. Это также клетки с длинным аксоном (рис. 2Д). Различаются еще короткоаксонные клетки с околоклеточным разветвлением аксона и коротким разветвлением дендритов (рис. 2Е). Эти нейроны встречаются в ростральной части ядра. Толщина дендритов I, II, III делений почти у всех клеток одинакова. Площадь, занимаемая дендритным деревом, зависит от распространенности его ветвей. Нейроны описанных типов имеют большую протяженность дендритов. Расположены они близко друг к другу, так что происходит большое перекрытие дендритов.

Таким образом, в зубчатом ядре мозжечка кошки обнаружено больше длинноаксонных клеток, чем короткоаксонных. Исходя из вышесказанного можно сказать, что в зубчатом ядре имеются длинноаксонные клетки с радиальным расположением дендритов, длинноаксонные клетки, завершающиеся пучковидным разветвлением—пучковидные клетки, длинноаксонные клетки с широким расположением дендритов и очень коротким материнским стволом, редковетвистые длинноаксонные клетки с полюсным расположением дендритов, мелкие длинноаксонные клетки с редкими, довольно длинными дендритами и короткоаксонные клетки. Последние в силу своего морфологического устройства, играя основную роль в восприятии и передаче возбуждения, обеспечивают связи внутри самого ядра, тем самым являясь переключательными или вставочными нейронами. Они характеризуются или отсутствием боковых придатков на своих дендритах или содержат незначительное их количество. Аксоны этих клеток также не уходят далеко от клеточного тела, разветвляются и дают коллатерали неподалеку от него. Концевые разветвления таких нейронов располагаются на телах и дендритах соседних нейронов. Почти все нейроны зубчатого ядра снабжены боковыми выростами-шипиками, представляющими своеобразный синаптический аппарат. Чаще всего они располагаются по ходу дендрита и трудно сказать где их больше, на проксимальных или дистальных концах. Однако есть нейрон, у которого не все дендриты обладают этими шипиками: одни имеют совсем гладкие контуры, тогда как другие густо обсажены шипиками, преимущественно на дистальных концах. Шипики имеют довольно разнообразную форму. Они могут прилегать непосредственно к дендриту в виде пуговки (рис. 3а), иметь форму тонкой ножки, завершающейся круглой головкой (рис. 3б), приобретать форму пальцевидного утолщения (рис. 3в) или иметь раздвоенную головку (рис. 3г). Иначе говоря, даже в пределах одного типа нейрона наблюдается определенная вариабельность шипиков, т. е. они могут иметь различную длину, разную форму головок, располагаться под углом или перпендикулярно к дендриту. В отношении количества шипиков нейроны зубчатого ядра мало отличаются от шипиков звездчатых нейронов молекулярного слоя коры мозжечка. Другой наиболее распространенной формой контактов в зубчатом ядре являются концевые образования в виде пуговок, завершающихся на дендритах (рис. 4А). Однако встречаются и иные формы контактов. Концевые образования аксона дают по ходу



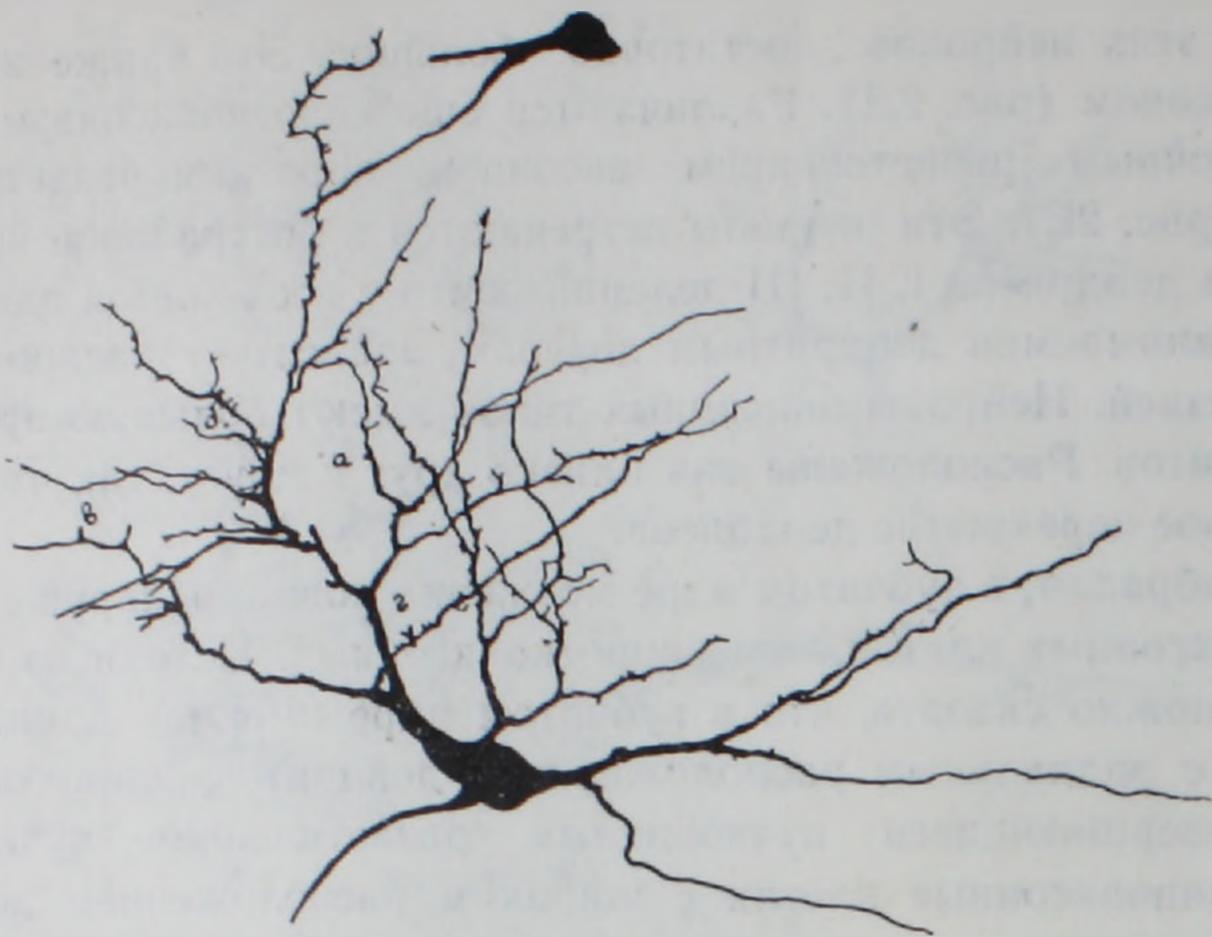


Рис. 3. Различные формы шипиков на дендритах нейронов зубчатого ядра. Увеличение в 600 раз. Импрегнация по методу Гольджи-Копша.

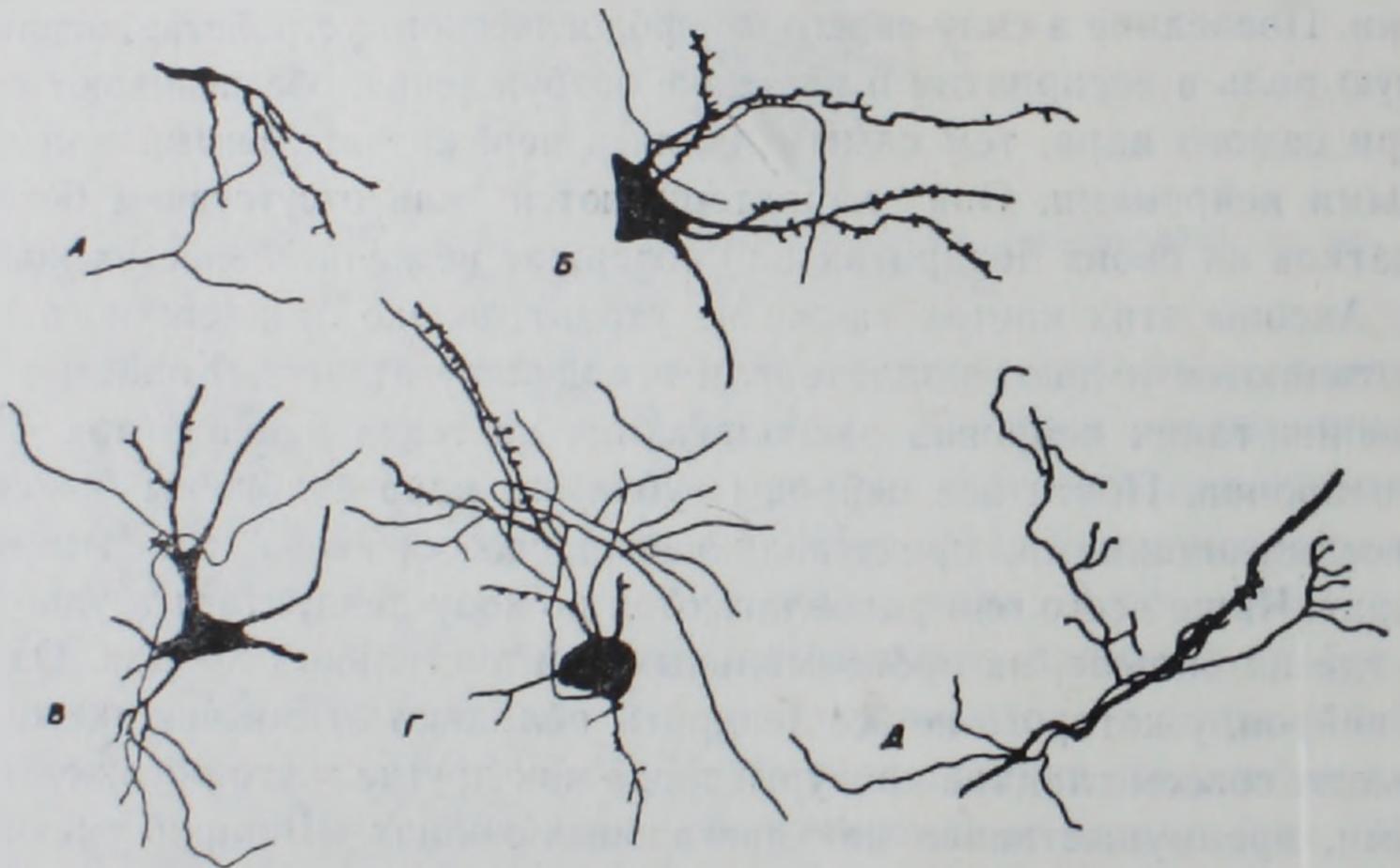


Рис. 4. Касательная и концевые контакты на нейронах зубчатого ядра. Увеличение в 600 раз. Импрегнация по методу Гольджи-Копша.

веточки (рис. 4Б), иногда они могут пересекать дендрит (рис. 4В), давать контакты «на себя» (рис. 4Г) и образовывать контакты лазающего типа (рис. 4Д). Следовательно, нейроны зубчатого ядра обладают аксо-соматическими и аксо-дендритными связями. Последние могут быть как касательного, так и концевоего типа.

Согласно гипотезе Полякова, концевой контакт является проводником непосредственной, прямой связи, тогда как касательный контакт образует побочные связи, которые регулируют влияние других нейронов на функциональное состояние данной клетки [3]. Наличие обоих типов контактов на нейронах зубчатого ядра мозжечка кошки свидетельству-

ет о многообразии влияния нейронов друг на друга. Большие радиальные и пучковидные клетки, очевидно, играют роль в сложной деятельности путем взаимодействия между собой и другими нейронами. Их значительно больше, чем клеток с редковетвистыми дендритами или нейронов с полюсным отхождением дендритов. На клетках такого типа встречаются как концевые, так и касательные контакты. Аксо-соматические контакты чаще всего бывают в виде терминальных пуговок, заканчивающихся на клеточной коме. Завершаются они или соприкасаясь непосредственно с клеточным телом, или контактируя с отходящими дендритами через шипики (рис. 3). Наличие большого количества касательных и концевых контактов на нейронах зубчатого ядра свидетельствует о высокой восприимчивости этих нейронов к импульсам, поступающим в мозжечок.

Согласно современным представлениям, наличие аксо-соматических и аксо-дендритных синапсов имеет принципиальное значение в деятельности нейрона. Известно, что аксо-соматические синапсы рассматриваются как синапсы запускающего типа, т. е. импульсация, доходящая до нейрона, может вызвать в нем распространяющееся возбуждение. Здесь играет роль и наличие аксо-дендритной связи, которая может иметь модулирующее значение. Присутствие на одном и том же нейроне как аксо-соматических, так и аксо-дендритных синапсов говорит об особенностях морфологического устройства нейронов зубчатого ядра, т. е. возникающее возбуждение может быть усилено таким взаимодействием и распространено на соседние нейроны или подавлено при взаимодействии сильноотормозного процесса афферентов, поступающих через афферентные пути мозжечка.

Многочисленные исследования по изучению волокон, идущих к центральным ядрам мозжечка, показали, что последние получают мощную афферентную импульсацию из различных разделов центральной нервной системы: из мозжечковой коры [12, 13, 15, 16, 28—30], из нижних олив [18, 26, 27], из спинного мозга [11, 17, 24], из вестибулярных ядер [1, 7] и моста [5, 27]. На сегодняшний день вопрос об окончании этих афферентов на нейронах центральных ядер продолжает оставаться в центре внимания исследователей [8—10, 19, 20, 31].

Сентаготай [27] считает, что спинно-церебеллярные тракты дают коллатерали больше к фасцигальному и меньше к промежуточному и зубчатому ядрам. Однако наличие терминалей такого типа не наблюдали другие авторы [4, 14, 30].

Исследования [22] выявили наличие терминальной дегенерации во всех центральных ядрах при повреждении нижнего оливарного комплекса. Это подтверждается и нашими исследованиями при перерезке нижних ножек мозжечка [2]. Такие же результаты получены в отношении других центральных ядер [21]. В 1911 г. Кахаль [10] показал, что нейроны центральных ядер мозжечка получают афферентную систему волокон как от аксонов клеток Пуркине, так и афферентов экстрацере-

беллярного происхождения, которые поступают к центральным ядрам из белого вещества мозжечка.

Нами на препаратах по Гольджи, Гольджи-Копшу наблюдались многочисленные волокна разного калибра, подходящие к нейронам зубчатого ядра. Наиболее толстые из них идут в дорзовентральном направлении ядра в виде отдельных веточек, кончающихся на глубоко расположенных нейронах. Каждая из этих коллатералей делится на пучок нервных волокон, завершающихся на одном нейроне (рис. 5А). Однако

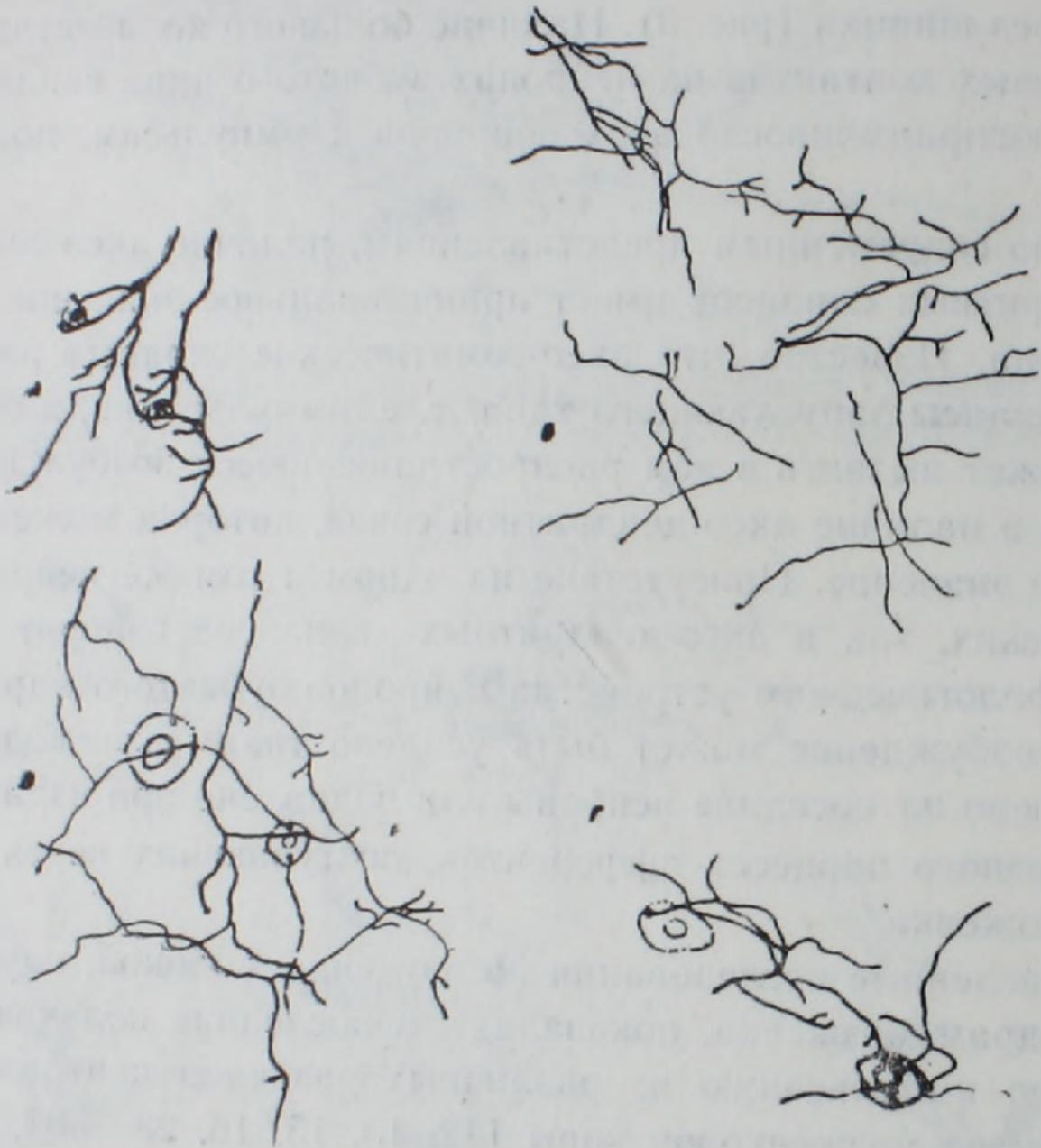


Рис. 5. Афферентные окончания на нейронах зубчатого ядра. Увеличение в 600 раз. Импрегнация по методу Гольджи-Копша.

можно видеть большое количество более тонких афферентных веточек, занимающих все поле зрения. Эти волокна также направлены дорзовентрально и разветвляются в одну и другую сторону (рис. 5Б). После бифуркации основной коллатерали они вновь делятся на многочисленные веточки, завершающиеся пуговками (рис. 5В), т. е. основная коллатераль может контактировать не с одним, а со многими нейронами. Отсюда можно представить, какое множество контактов может дать одно такое волокно. В большинстве случаев несколько таких волокон после дальнейшего разветвления завершается на одном и том же нейроне (рис. 5Г), что создает большую конвергенцию приходящих афферентов. Наши наблюдения подтверждаются и литературными данными [8, 9, 19, 20]. Толстые афферентные веточки, очевидно, и являются теми аф-

ферентами, которые описал Кахаль [10] как аксоны клеток Пуркине. Более же тонкие являются коллатеральными экстрацеребеллярного типа, которые завершаются на нейронах зубчатого ядра. Такие приходящие афференты густо пронизывают все ядро. Они подходят к клеточному телу, образуя сплетения вокруг него и начальных дендритов, обвивая как клеточное тело, так и проксимальные части дендритов. Часто можно видеть как по ходу они образуют утолщения, расположенные непосредственно на клеточном теле. Почти на всех крупных нейронах можно наблюдать большое количество синапсов в виде колечек и пуговок на соме или в окружности клеточного тела и вдоль проксимальных дендритов. Как правило, крупные нейроны обладают большим количеством таких синапсов, почему и являются более активными.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели  
АН АрмССР

Поступило 11.XI 1975 г.

Ա. Բ. ՄԵԼԻԿ-ՄՈՒՍՅԱՆ

ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ՈՒՂԵՂԻԿԻ ԱՏԱՄՆԱԶԵՎ ԿՈՐԻՉԻ ՆԵՅՐՈՆԱՅԻՆ  
ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Կատունների մոտ ուղեղիկի ատամնաձև կորիզում Գուլջի, Գուլջի-Կոպչի և Կախալի մեթոդներով ուսումնասիրվել է նեյրոնների կառուցվածքը և աֆֆերենտային համակարգությունը:

Ուշադրություն է դարձվել դենդրիտների քանակի, տարածման, նրանց տիպերի (I, II, III կարգի), շիպիկների քանակի, նրանց տեղադրման, ձևի, հարաբերությունների և միացությունների վրա:

Ուսումնասիրվել է նաև աֆֆերենտային համակարգությունը, որը վերջանում է ատամնաձև կորիզի նեյրոնների վրա: Բացահայտվել են մի քանի տիպի երկար ակսոնային և կարճ ակսոնային բջիջներ: Այդ կորիզում, թե՛ նեյրոնի մարմնի, և թե՛ դենդրիտների վրա, առկա են տարբեր ձևերի միացումներ:

Ուշադրում է միևնույն բջջի վրա նրանց նյարդային թելիկների մեծ կոնվերգենցիան:

ЛИТЕРАТУРА

1. Бродал А. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 60, 5—22, 1971.
2. Мелик-Мусян А. Б. ДАН АрмССР, 50, 58—62, 1970.
3. Поляков Г. И. О принципах нейронной организации мозга. М., 1965.
4. Beck G. M. Brain, 50, 60—98, 1927.
5. Brodal A. Aspects of Cerebellar Anatomy Ed. Johan Grugt Tanum Forlag. Oslo, 1954.
6. Brodal A. Aspects of Cerebellar Anatomy, Oslo, 1958.

7. *Brodal A., Torvik A.* Arch Psychiat nervenkr, 195, 550—567, 1957.
8. *Chan-Palay V.* Zeitschrift Anatomie Entwicklungsges, 142, 259—265, 1973.
9. *Chan-Palay V.* Zeitschrift Anatomie Entwicklungsges, 142, 1—21, 1973.
10. *Cajal R.* Histologie du systeme nerveux de l'homme et des vertebres, Maloine, Paris, 1911.
11. *Collier J., Buzzard E.* Brian, 26, 559—591, 1903.
12. *Eager R. J.* Comp. Neurology, 121, 381—394, 1963.
13. *Eager R. J.* Comp. Neurology, 126, 551—556, 1966.
14. *Grant G.* Spinal course and somatotopically local. termination of the spinocerebellar tract. An exper. study in the cat Acta physiol. scand 56 suppl, 193, 5—42, 1962.
15. *Jansen J., Brodal A.* J. Comp. Neurology, 73, 267—321, 1940.
16. *Jansen J., Brodal A.* Norska Vid. Acad. Oslo Avh 1 Mat. Natlv, 3, 1942.
17. *Ingvar S.* For. Neurobiol, 11, 205—495, 1918.
18. *Keller R.* Arch Entwickl, Gsch, 17, 177—249, 1901.
19. *Matsushita M., Iwahori N.* Brain Res., 29, 611—624, 1971.
20. *Matsushita M., Iwahori N.* Brain Res., 25, 597—610, 1971.
21. *Matsushita M., Iwahori N.* Brain Res., 35, 1971.
22. *Matsushita M., Ikeda M.* Exp. Brain Res., 10, 488—500, 1970.
23. *Matsushita M., Ikeda M.* Exp. Brain Res., 10, 501—511, 1970.
24. *Macnalty A. S., Horsley V.* Brain, 32, 237—255, 1909.
25. *Moliner R. J.* Comp. Neurology, 119, 211—227, 1962.
26. *Muskens L.* Archiv Psychiat. Nervenkr, 102, 558—613, 1934.
27. *Szentagothai J.* In The Cerebellum as a Machine. Springer, Berlin, 227—234, 1967.
28. *Van Rossum J.* Corticonuclear and corticovestibular Projection of the Cerebellum. Asseni van Gorcum and Comp N. V, 1969.
29. *Walberg F., Jansen J. J.* Hirnforsch, 6, 338—354, 1964.
30. *Voogd J.* The Cerebellum of the cat. Van Gorcum Assen, 1964.
31. *Voogd J.* In International Symposium Neurology of Cerebellar evolution and Development Chicago, 1969.
32. *Whitlock D. G.* J. Comp, Neurology, 97, 567—636, 1952.