

О НЕЙРОННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВЕНТРАЛЬНОГО ЛАТЕРАЛЬНОГО ЯДРА ТАЛАМУСА КОШКИ

А. Б. МЕЛИК-МУСЯН

Изучена нейронная организация вентрального латерального ядра таламуса кошки. Обнаружено, что вентральное латеральное ядро таламуса кошки гомогенно по своей цитоархитектонике и состоит из нейронов двух типов: крупных релейных таламо-корковых и мелких короткоаксонных клеток. Выявлены разные типы аксонного ветвления короткоаксонных клеток.

Центральные ядра мозжечка образуют обширные связи с восходящими и нисходящими отделами мозга через верхнюю мозжечковую ножку, завершаясь в продолговатом, среднем и промежуточном мозге. Местом локализации мозжечковых эфферентных путей в высших отделах мозга является вентральная группа ядер зрительного бугра. Из всех ядер этой группы вентральное латеральное ядро таламуса может считаться основным местом локализации мозжечковых эфферентов, идущих от всех ядер мозжечка [1, 2, 4—7].

Структурная организация вентральной группы ядер таламуса изучена довольно подробно. Однако исследования эти касались или всего вентрального комплекса [10, 12, 13], или нескольких его ядер одновременно [8, 15, 16]. Отдельно исследовалось только вентральное переднее ядро таламуса [20].

Такое групповое исследование таламических ядер говорит об общих характерных чертах, присущих всем таламическим ядрам вентрального комплекса. Определенную роль играет и топографическое расположение ядер, вследствие чего трудно различить их границы. Это особенно касается роstralных отделов вентрального латерального и вентрального переднего ядер, где они настолько близко подходят друг к другу, что невозможно определить начало одного и конец другого. Некоторую сложность вносит и существующая неоднородность в классификации ядер таламуса, а также биологические особенности кошек разных континентов. Это обстоятельство, очевидно, и послужило основанием для создания стереотаксических атласов [9, 18, 19] с различными топографиями этих ядер.

Несмотря на существующую обширную литературу о проводящих путях и организации указанных ядер, интерес к этому отделу центральной нервной системы не ослабевает. Очевидно, немаловажную роль

тиграет и плохая изученность топографии мозжечковых ядер в этой области мозга.

Известно, что накопленные знания о функции клеток увеличивают возможность изучения внутренних связей определенного нейрона. В течение ряда лет в нашей лаборатории проводились работы по изучению связей мозжечка с разными отделами мозга. Наша цель заключалась в изучении нейронной организации вентрального латерального ядра таламуса кошки.

Материал и методика. Материалом для исследования служили котята 20—30-дневного возраста, 2—3-месячные и взрослые кошки. В работе использовались методы Нисслы, а также серебряной импрегнации по Гольджи-Копшу и модификации этого метода по Сентаготай. Зарисовка нейронов с отростками производилась с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении 800 раз.

Результаты и обсуждение. Из всех ядер вентральной группы теснее всего контактируют вентральное латеральное и вентральное переднее ядра, и не случайно, что многие авторы изучали эти два ядра одновременно. Наблюдения показали, что цитоархитектонически вентральное латеральное ядро, как и вентральное переднее ядро, не имеет специфического распределения клеток на пояса, группы или разделы, т. е. оно гомогенно. Вентральное латеральное ядро таламуса кошки состоит из нейронов двух типов: крупных таламо-корковых релейных клеток и мелких короткоаксонных, относящихся к нейронам II типа по Гольджи (рис. 1). Эти два типа клеток отличаются друг от друга размерами клеточного тела, формой, числом дендритов, отходящих от сомы, типом их ветвления и аксонной арборизацией. Крупные нейроны (30—40 мк) имеют различную форму клеточного тела: прямоугольную, треугольную и т. д. От клеточного тела отходят основные стволы в виде первичных дендритов, в количестве 7—10, которые делятся по ходу на дендриты второго, третьего, иногда четвертого деления. Таким образом образуется довольно раскидистое дендритное дерево. Протяженность дендритов составляет 150—200 мк, так что клетка занимает определенное пространство, около 300—400 мк в диаметре. По характеру ветвления дендритов, числу шипиков и образуемых контактов Томбол [12] различает три типа релейных клеток: два типа пучковидных и один—радиальный. Мы также наблюдали несколько типов релейных клеток (рис. 2). Самыми мощными среди них выглядели клетки радиального типа. Они имели хорошо развитую дендритную систему, с радиально отходящими и дихотомически делящимися дендритами. Толстые вначале, они постепенно истончаются к периферии, приобретая коническую форму. Контуры дендритов не гладки и не равномерны. Особенно густое ветвление дендритов наблюдается на дистальных его отделах, у дендритов третьего деления. Шипики располагаются на дендритных ветвлениях, но никогда—на основных стволах. Большим разнообразием форм они не отличаются и представлены тонкими выростами с пучками на концах. У некоторых релейных клеток дендритное ветвление образует мощную систему вокруг клеточного тела с

характерным отхождением дендритов в виде пучков. Дендриты таких нейронов отходят 4—5-ю основными стволами, от которых ответвляются дендриты второго и третьего порядка. Шипики у таких нейронов располагаются чаще всего на дистальных отделах. Встречаются также таламо-корковые релейные клетки с таким же отхождением дендритов

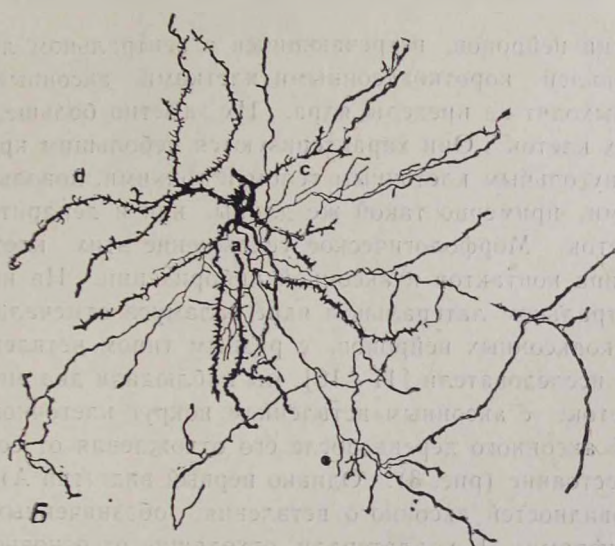
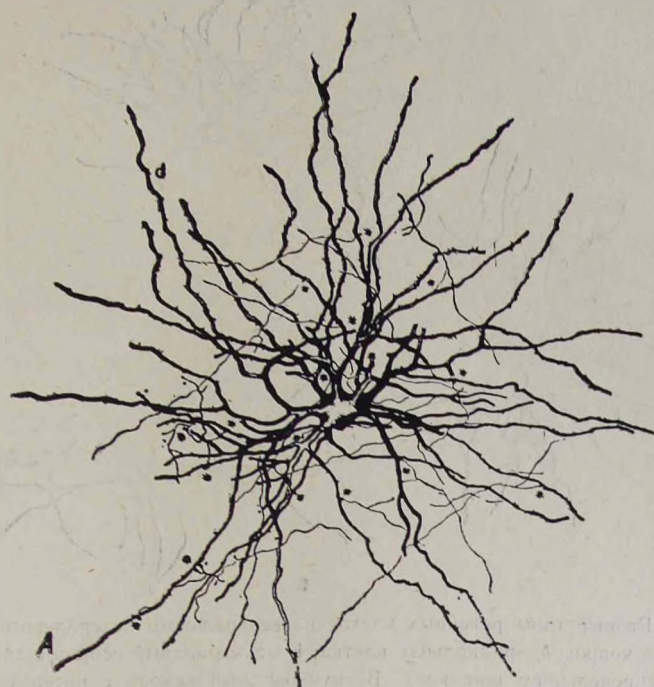


Рис. 1. Нейроны вентрального латерального ядра таламуса кошки. А. Крупный нейрон релейного типа; Б. Короткоаксонная клетка. Звездочками обозначены места контактов. а—аксон, с—коллатерали аксона, d—дендрит. Увеличение 800 раз.

в виде 5—8-ми стволов, которые также делятся на дендриты третьего порядка, однако шипики на них располагаются преимущественно в интермедиальной части.

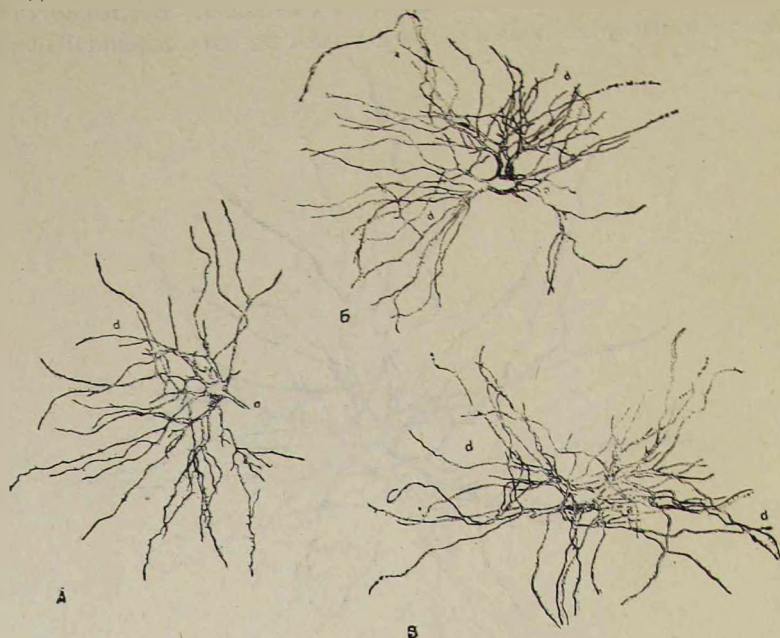


Рис. 2. Разные типы релейных клеток из вентрального латерального ядра таламуса кошки. А—радиальная клетка; Б—пучковидный нейрон с дистальным распределением шипиков; В—пучковидный нейрон с интермедиальным расположением шипиков. Условные обозначения те же.

Второй тип нейронов, встречающихся в вентральном латеральном ядре, представлен короткоаксонными клетками, аксонные ветвления которых не выходят за пределы ядра. Их заметно больше, чем крупных релейных клеток. Они характеризуются небольшим кругло-овальным или пятиугольным клеточным телом и тонкими, довольно длинными дендритами, примерно такой же длины, как и дендриты крупных релейных клеток. Морфологическое усложнение этих клеток зависит от формы, типа контактов и аксонной арборизации. На нашем материале в вентральном латеральном ядре таламуса отмечались разные формы короткоаксонных нейронов, с разным типом ветвления аксона. Как и другие исследователи [11—16], мы наблюдали два вида короткоаксонных клеток: с аксонным ветвлением вокруг клеточного тела и с арборизацией аксонного дерева после его отхождения от сомы на значительное расстояние (рис. 3). Однако первый вид (тип А) имеет несколько разновидностей аксонного ветвления, обозначенных на рис. 4 арабскими цифрами: 1. коллатерали, отходящие от основного ствола, распадаются на веточки в виде кустика, причем они уходят далеко от клеточного тела; 2. после отхождения от сомы аксон имеет обратный ход, т. е. образуется петля, от которой идут коллатерали, направляющиеся

вверх и вниз, вправо или влево, оставаясь опять-таки в пределах дендритного поля данной клетки; 3. коллатерали, отходящие от родительского аксона, делятся как большинство короткоаксонных клеток, и аксон после небольшого пробега от основного ствола образует коллате-

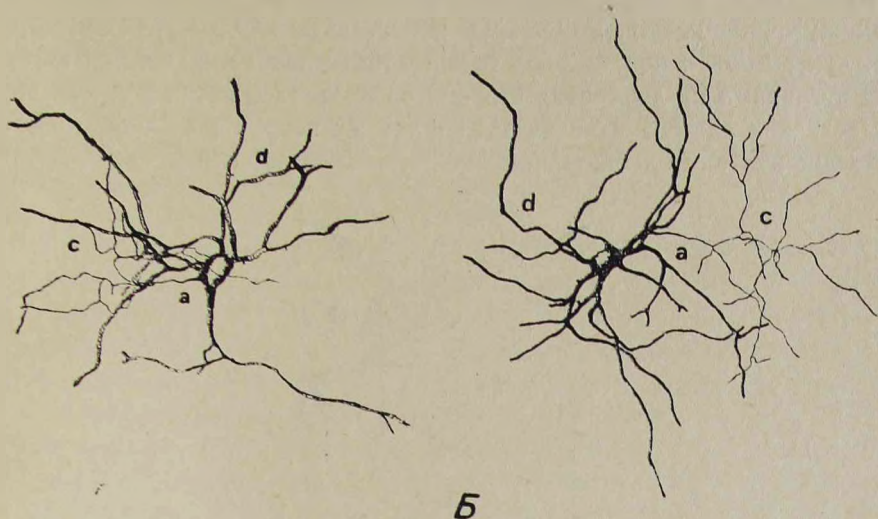


Рис. 3. Типы короткоаксонных клеток. А — с коротким аксонным разветвлением в пределах дендритного поля того же нейрона; Б — с ветвлением аксонов за пределами своего дендритного поля. Условные обозначения те же.



Рис. 4. Подтипы аксонного ветвления короткоаксонных клеток типа А. А₁ — кустиковый, В₂ — петлевидный, В₃ — обычный. Условные обозначения те же.

рали, идущие вверх-вниз или вправо-влево, также оставаясь в пределах данного нейрона (рис. 4).

Все три типа встречаются в вентральном латеральном ядре почти на всех его уровнях в ростро-каудальном направлении. Во всех трех

случаях основной аксон не уходит далеко от клеточного тела собственного нейрона, и деление на коллатерали происходит примерно на том же расстоянии от сомы клетки.

Внутриядерные связи нейронов, составляющих вентральное латеральное ядро, довольно сложны и многообразны. Обычно несколько промежуточных нейронов образуют контакты между собой таким образом, что аксонная коллатераль одной короткоаксонной клетки кончается пуговками на дендритах второй, чаще третьей ветви деления других соседних клеток. Иногда один и тот же нейрон может образовать концевой контакт одновременно на двух соседних нейронах. Контакт

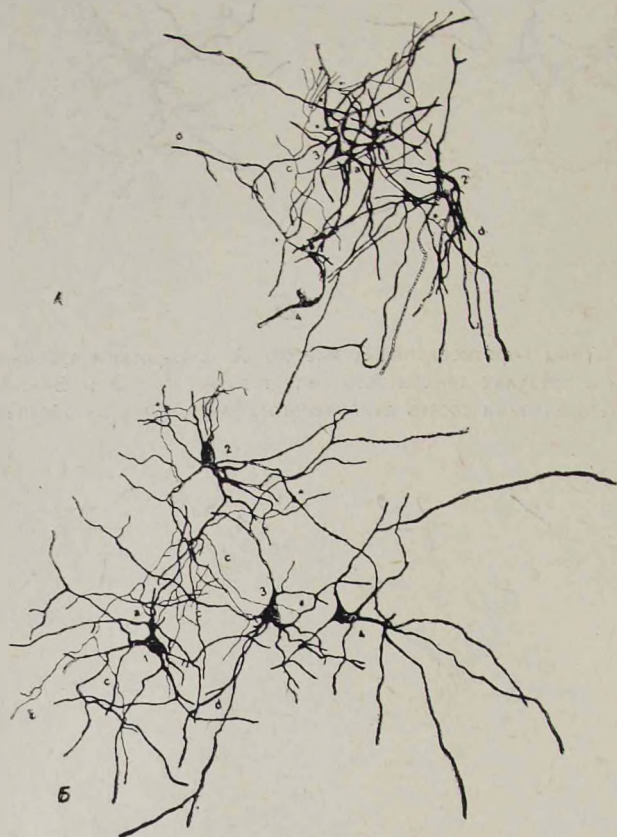


Рис. 5. Контакты между короткоаксонными и релейными клетками. А—контакты между релейными и короткоаксонными нейронами. Б—контакты между короткоаксонными клетками. 1—4 нейроны. Условные обозначения те же.

ты могут создаваться также с релейными нейронами: одна короткоаксонная клетка может контактировать с несколькими такими же нейронами и релейными клетками одновременно (рис. 5). Иногда наблюдаются контакты «на себя», когда аксонная коллатераль того же нейрона завершается на собственном дендрите. Благодаря такому устройству

создается мощная конвергенция нейронов с огромным количеством мультиконтактов. Одна релейная клетка может контактировать с 4-мя интернейронами, а один интернейрон — с 12—15-ю клетками проекционного типа; 10—12 интернейронов могут конвергировать на одну клетку релейного типа, а 6—8 релейных клеток образуют конвергенцию на один интернейрон.

Интересно отметить, что большинство контактов концевой типа образуется на дендритных стволах, тогда как сами дендриты почти лишены их. Контакты, отмечаемые в вентральном латеральном ядре, представлены в виде одиночной концевой пуговки, вилообразного деления аксонной коллатерали с пуговками на концах и завершения терминальных веточек наподобие грозди.

В вентральном латеральном ядре имеется большое количество афферентов, идущих к нему из моторной коры, центральных ядер мозжечка, энтопедункулярного ядра, черной субстанции и других таламических ядер [16, 17]. Некоторые терминальные волокна образуют сложные окончания специфического типа наподобие грозди. Такие окончания Томбол называет «терминальными единицами» или «претерминальными букетами». Они встречаются не очень часто и завершаются, по нашим наблюдениям, на проксимальных и интермедиальных отделах дендритов, никогда не обнаруживаясь на первичных дендритах или клеточной коме (рис. 6). Больше всего контактов эти специфичес-

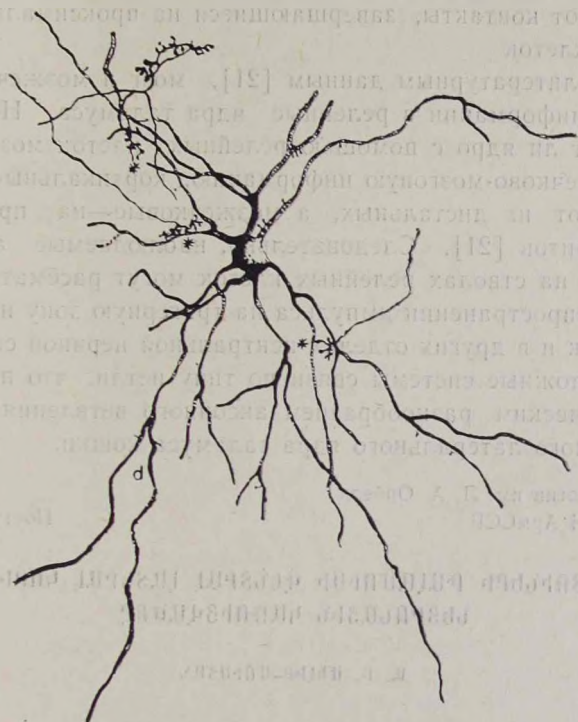


Рис. 6. Тип специфического контакта, встречающийся на дендритах второго деления нейронов вентрального латерального ядра таламуса кошки. Условные обозначения те же.

кие афференты образуют на дендритных стволах второго деления дендритов. Контакты простого типа в виде аксонного волокна с пуговкой на конца чаще отмечаются на дендритах второго и особенно третьего деления релейных и короткоаксонных клеток.

Таким образом, основной тип контактов в вентральном латеральном ядре таламуса кошки—аксо-дендритные контакты. Мы не наблюдали ни аксо-соматических, ни дендро-соматических, ни сомато-соматических контактов. Наши данные совпадают с литературными, согласно которым в вентральном латеральном ядре таламуса кошки аксо-соматических контактов практически нет. Небольшое число контактов такого типа (около 1%) образуется от проекций энтопедункулярного ядра на нейроны этого ядра [15]. Физиологические наблюдения Дезираджу и Пурпуры (цит. по Ринвику и Грофовой) показали, что ответы энтопедункулярного ядра и центральных ядер мозжечка могут завершаться на одних и тех же нейронах вентрального латерального ядра, с той лишь разницей, что первые кончаются на соме, а вторые располагаются проксимальнее.

Известно, что синаптические окончания на соме обеспечивают доминирующую силу нейрона, в то время как синапсы на дендритах оказывают модулирующее влияние на нервные клетки. Поскольку в вентральном латеральном ядре почти нет аксо-соматических и дендро-соматических контактов, надо думать, что доминирующее влияние на нейроны оказывают контакты, завершающиеся на проксимальных дендритах нервных клеток.

Согласно литературным данным [21], мозг и мозжечок обеспечивают входы информации в релейные ядра таламуса. Независимо от того, передает ли ядро с помощью релейных клеток мозго-мозжечковую или мозжечково-мозговую информацию, кортикальные входы всегда синаптируют на дистальных, а мозжечковые—на проксимальных отделах дендритов [21]. Следовательно, наблюдаемые аксо-дендритные контакты на стволах релейных клеток могут рассматриваться как ведущие в распространении импульса на триггерную зону нейрона. Иначе говоря, как и в других отделах центральной нервной системы, здесь существуют сложные системы связи по типу петли, что подтверждается морфологическим разнообразием аксонного ветвления интернейронов вентрального латерального ядра таламуса кошки.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

Поступило 8.1 1979 г.

ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ԹԱԼԱՄԱՆԻ ՎԵՆՏՐԱԼ ԼԱՏԵՐԱԼ ԿՈՐԻՋԻ ՆԵՅՐՈՆԱՅԻՆ ԿԱՌՈՅՎԱԾՔԸ

Ա. Բ. ՄԵԼԻՔ-ՄՈՒՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է կատունների թալամուսի վենտրալ լատերալ կորիզի նեյրոնների կառուցվածքը՝ Գուշի-Կուշի և Նրա Սենթագոթայի կողմից մոդիֆիկացված մեթոդներով:

Ուշադրություն է դարձվել դենդրիտների քանակի, տարածման, տեղադրման և աքսոնային թելիկների ճյուղավորության վրա: Բացահայտվել են երկու տեսակի նեյրոններ՝ մեծ և մանր: Վերջիններում նկատվել են մի քանի տեսակի աքսոնային ճյուղավորություններ:

ON THE NEURONAL ORGANIZATION OF VENTRAL LATERAL NUCLEUS OF THALAMUS OF CAT

A. B. MELIK-MOUSSIAN

The neuronal organization of ventral lateral nucleus of cat thalamus has been studied by method of silver impregnation (Golgi-Kopsh) and its modification by Szentagothal.

It has been established that ventral lateral nucleus of cat is homogeneous (is not divided into groups, zones and bands) and contains two types of neurons: large-thalamo-cortical relay neurons and so called short axon cells, in which there are several types of short axon cells with different kind of tree arborization.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Карамян А. И. и Косарева А. А. Структура и функция нервной системы. 229—238, М., 1962.
2. Косарева А. А. Эволюция функции. 264—273, М., 1964.
3. Angaut P., Guilsad G., Reymond M. C. J. Comparative Neurology, 134, 1, 91, 19, 1964.
4. Angaut P. Brain Research, 13, 1, 186—189, 1969.
5. Angaut P., Conde H. Brain Research, 20, 1, 107—119, 1970.
6. Angaut P. Brain Research, 24, 3, 377—394, 1979.
7. Angaut P., Bowcher D. Brain Research, 24, 1, 44—68, 1970.
8. Grofova I., Rinvik E. Anatomy and Embryology, 146, 1, 113—192, 1974.
9. Jasper H., Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. Toronto. Canada. 1954.
10. Kiss A., Tombol T. Brain Research, 47, 2, 303—315, 1972.
11. McLardy T. Nature, 199, 4895, 820—821, 1963.
12. Tombol T. Brain Research. 3, 4, 307—326, 1967.
13. Tombol T. Acta morphol Academia Sci Hungarica, 17, 285—297, 1969.
14. Rinvik E., Grofova I. Anatomy and Embryology, 146, 1, 57—93, 1974.
15. Rinvik E., Grofova I. Anatomy and Embryology, 146, 1, 95—111, 1974.
16. Tombol T., Madarasz M., Hajdu F., Somogyi Gy., Gerele J. J. Hirnforschung, 2, 19, 145—158, 1978.
17. Tombol T., Hajdu F., Somogyi Gy. In: Neuron concept today. Symposium in Tgichany 26—28 August, 1976, Budapest, 1977.
18. Snider P. S., Niemer W. T. A stereotaxic atlas of the cat brain. Chicago, 1961.
19. Suarez F. Topographischer hirn-atlas der Katze, Darmstadt, 1961.
20. Scheibel M. L., Scheibel A. B. Brain Research, 1, 2, 250—268, 1966.
21. Allen G. L., Tzukahara N. Physiological review, 54, 3, 957—1006, 1974.