

К. А. Астабатьян и В. В. Фанарджян

# Микроэлектродное исследование электрической активности нейронов зубчатого ядра мозжечка кошки

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР С. А. Мирзояном 30/IX 1965)

При изучении эфферентной деятельности мозжечка важное значение приобретает анализ организации передаточных реле мозжечкового влияния. При этом особое внимание должно быть уделено центральным ядрам мозжечка, которые могут быть рассмотрены не только как первая станция переключения эфферентных импульсов клеток Пуркинье, но и как центр их начальной интеграции. В настоящее время наряду с многочисленными морфологическими исследованиями (1-4) слабо изучены функциональные особенности кортико-ядерных проекций мозжечка (5, 6). Настоящая работа посвящена электрофизиологическому анализу зубчатого ядра мозжечка кошки.

Опыты проводились на взрослых кошках (2,5—3,5 кг) находящихся под смешанным хлоралозо-нембуталовым наркозом. Вскрывались полушарная и червячная области коры мозжечка. Для регистрации нейрональной активности зубчатого ядра использовались вольфрамовые электроды в стеклянной изоляции с диаметром кончика в 15 микрон. Это давало возможность одновременного изучения проведения двух-трех и более активных единиц. Отводящий электрод укреплялся на специальном микроманипуляторе, пристроенном к комбинированному стереотаксическому прибору Сцентаготан-Делла и вводился в различные области зубчатого ядра (*n. dentatus*) согласно разработанным стереотаксическим координатам (7).

Для раздражения коры мозжечка использовались пуговчатые электроды из хлорированного серебра диаметром 0,1 мм. Межэлектродное расстояние варьировало в пределах 0,5—4 мм. В качестве раздражителя применялись прямоугольные импульсы различной частоты, длительностью 0,02—0,5 мсек, амплитудой до 10 вольт или постоянный ток силой 0,1—1 мА. Регистрация производилась с трубки катодного осциллографа на непрерывно движущуюся фотопленку. Анализ деятельности отдельных нервных единиц производился визуально посредством выделения и подсчета равноамплитудных спайков.

Эксперимент завершался гистологическим контролем местоположения кончика отводящего электрода.

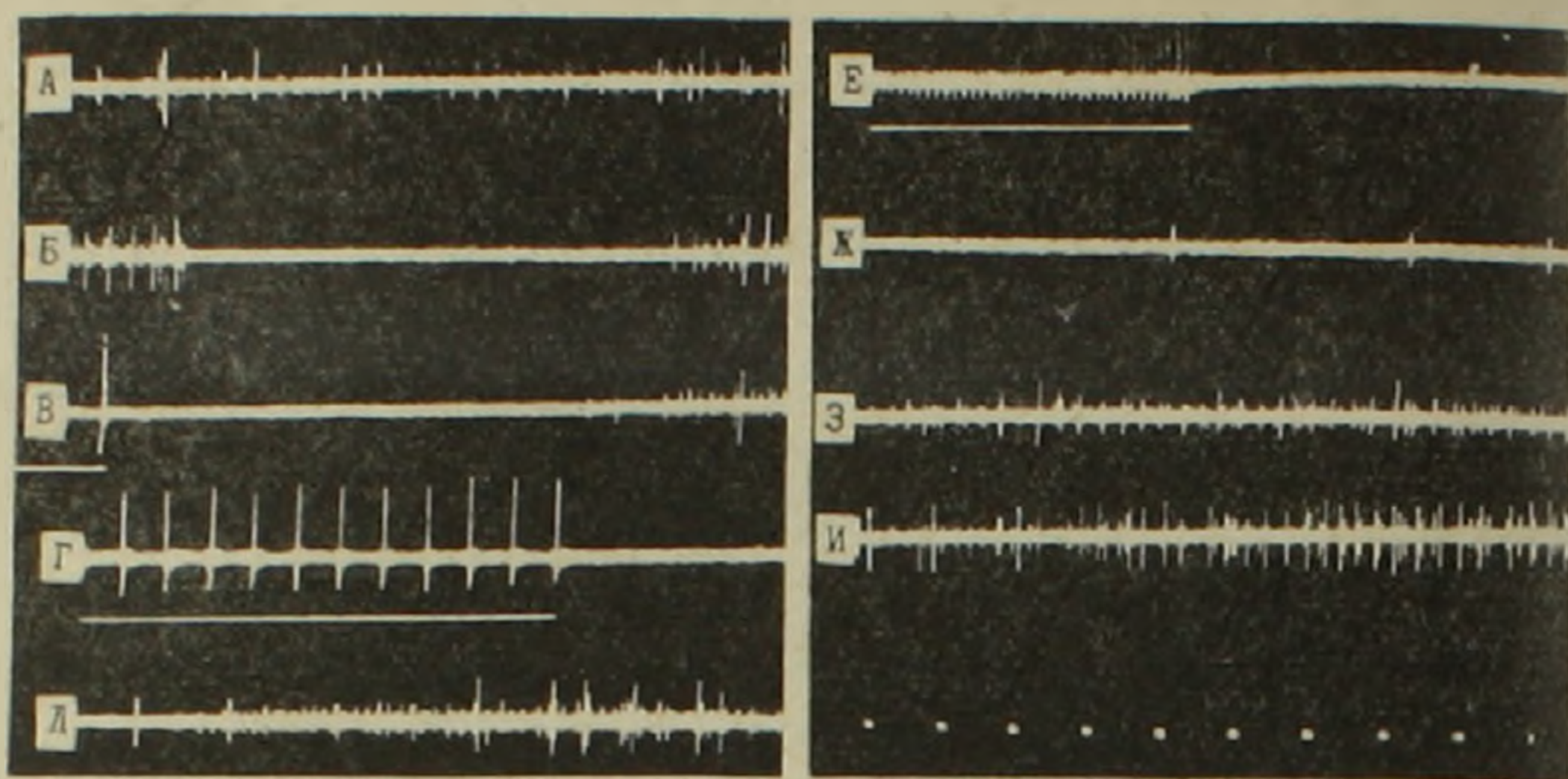
Проведенные эксперименты показали, что спайковая спонтанная активность нейрональных элементов зубчатого ядра мозжечка в большинстве случаев характеризуется частотой от 1-го спайка в несколько секунд до 50 спайков в секунду. Все исследованные единицы по их частотной характеристике ориентировочно подразделялись на следующие группы:

1) единицы с частотой спайковой активности от одного спайка в несколько секунд до двух-трех спайков в секунду; 2) единицы с активностью 6—15 в сек.; 3) единицы с частотой 22—50 в сек.

Последние две группы встречались чаще. Наряду с указанными группами отмечались нейроны с промежуточной частотой спайков. Описанная активность различных элементов зубчатого ядра выявлялась в виде одиночных, парных и групповых спайков. Наблюдались также «молчащие» единицы. Амплитуда зарегистрированных спайков доходила до 1,5 мв. Обычно наиболее высокую амплитуду имели низкочастотные спайки.

В ответ на раздражение коры мозжечка наблюдались изменения спайковой спонтанной активности элементов зубчатого ядра. Эти изменения обнаруживались при раздражении полушарных, ипсилатеральных по отношению к исследуемому ядру, областей коры мозжечка.

Наиболее характерным эффектом было торможение спонтанной активности элементов зубчатого ядра. Этот тип влияния представлен на фиг. 1, на которой зарегистрирована спонтанная активность, характеризующаяся наличием двух основных типов спайков: высокоамплитудных, возникающих в виде групповых вспышек (6—10 спайков) с интервалом до 500 мсек и сравнительно низкоамплитудных спайков следующих с частотой 20 сек (А). Одиночный прямоугольный импульс, приложенный к ножке II петлевидной доли коры мозжечка, привел к полному торможению всех типов активностей в течение 680 мсек (Б). К тому же эффекту приводило раздражение с частотой 5 в сек. (В). На фиг. 1 (В) виден последний артефакт раздражения. Наблюдается полное торможение спайков как в течение раздражения, так и по его прекращении до 680 мсек. Кривая фиг. 1 Г иллюстрирует эффект раздражения с частотой 20 в сек. В этом случае торможение сохраняется до 1,1 сек. по прекращении раздражения. Последовательность выхода из торможения при этом дана на кривой Д. При раздражении с частотой 100 в сек. (фиг. 1 Е) имеется эффект сходный с предыдущими лишь с той разницей, что торможение продолжается до 7—10 сек. после прекращения раздражения. Постепенная активация единиц видна на кривых фиг. 1 Ж, З. На кривой фиг. 1 И показан феномен последействия, который наблюдался при любых частотах раздражения. Видно, что высокоамплитудные спайки в процессе отдачи не имеют прежнего вида групповых вспышек (по сравнению с А) и следуют с частотой до 30 в сек. Частота низкоамплитудных спайков также увеличена до 30 в сек.



Фиг. 1. Тормозные эффекты раздражения коры мозжечка (ножка II, петлевидная долька) на нейрональную активность ипсилатерального зубчатого ядра. А — спонтанная активность единиц зубчатого ядра; Б — влияние одиночного раздражения коры мозжечка на активность единиц зубчатого ядра; В — то же с частотой 5 в сек.; Г — то же с частотой 20 в сек.; Д — продолжение Г; Е — влияние раздражения с частотой 100 в сек; Ж, З — продолжение Е; И — феномен последействия. Мозжечок раздражается прямоугольными импульсами длительностью 0.1 мсек., напряжением 5 в. Одиночное раздражение отмечено точкой, частотные — прямой линией. Отметка времени по 100 мсек. Кошка под хлоралозо-нембуталовым наркозом. То же на остальных фигурах.

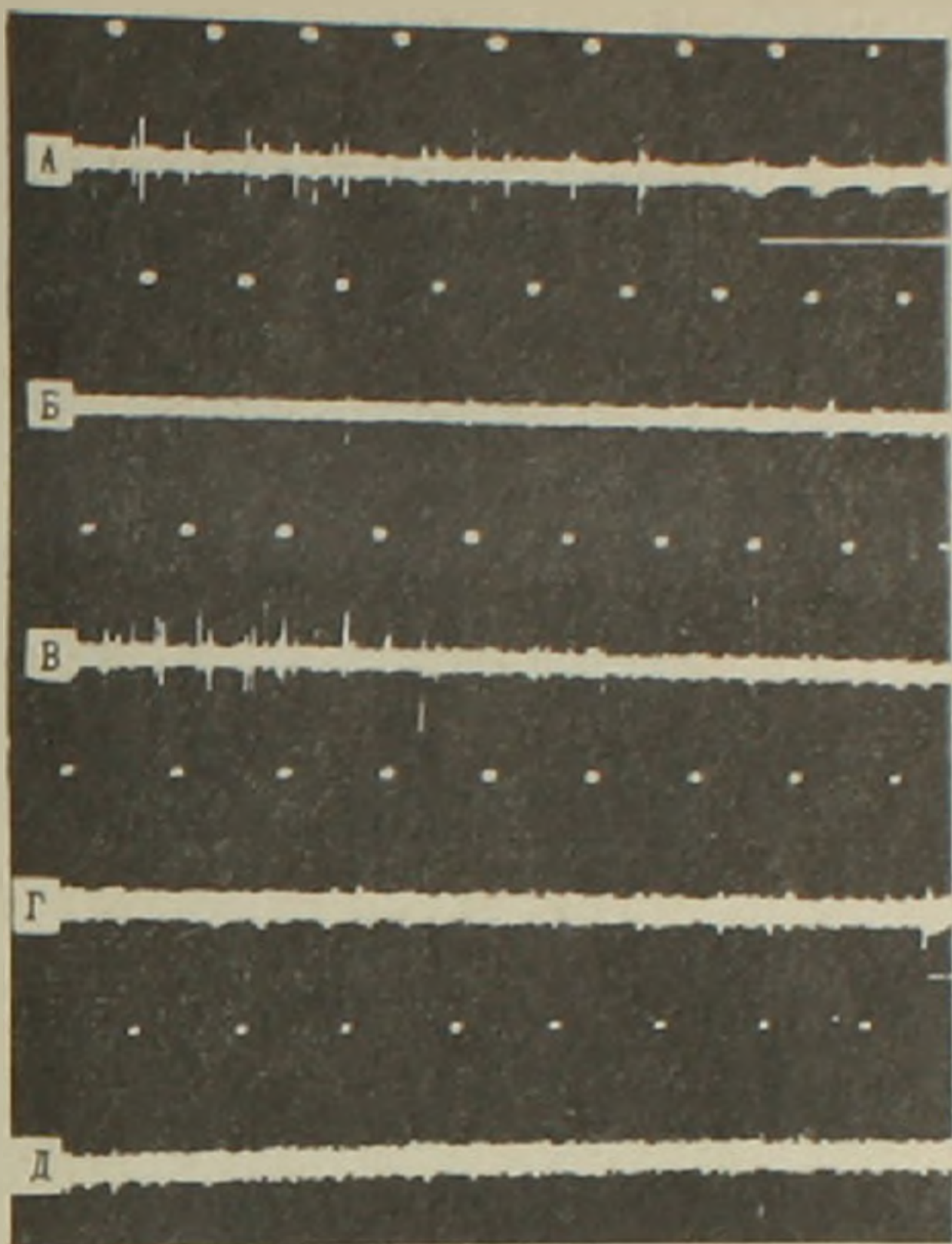
Впоследствии восстанавливается исходный фон. В описанном эксперименте местоположение как раздражающих, так и отводящих электродов не изменялось.

Кроме всего вышеотмеченного обращает на себя внимание тот факт, что при раздражении любой частотой в случае тормозного влияния сохраняется одна и та же последовательность выхода из торможения (фиг. 1 Б, В, Д, Ж, З), а именно, в первую очередь высвобождаются низкоамплитудные единицы, а затем — высокоамплитудные. Надо отметить, что эта последовательность обнаруживалась и при раздражении постоянным током. Это позволяет предполагать наличие сходного механизма при развитии тормозных эффектов в ответ на различные частоты раздражения коры мозжечка. Дальнейшее изучение феномена последействия показало, что в ряде случаев процесс высвобождения нейрональных элементов зубчатого ядра от тормозного воздействия может сопровождаться вовлечением новых единиц, ранее необнаруживаемых в спонтанной активности. Пример этого иллюстрирует фиг. 2, на которой зарегистрирована спонтанная активность трех единиц: высокоамплитудной с частотой 9 в сек., среднеамплитудной — 18 в сек., низкоамплитудной — 10 в сек. (фиг. 2 А). Раздражение коры мозжечка с частотой 20 в сек. приводит к полному торможению всех типов активностей (фиг. 2 А, Б) с последующим выходом их из тормозного состояния (фиг. 2 Б, В). При этом наряду с учащением активностей вышеописанных трех типов единиц (см. фиг. 2 А) наблюдается появление активностей новых единиц — редких гигантских спайков (фиг. 2 В). В случае слабой

фоновой активности (фиг. 2 Г) включение новых единиц в фазе последствия особенно показательна (фиг. 2 Д). Аналогичный эффект наблюдался и при раздражении коры мозжечка постоянным током.

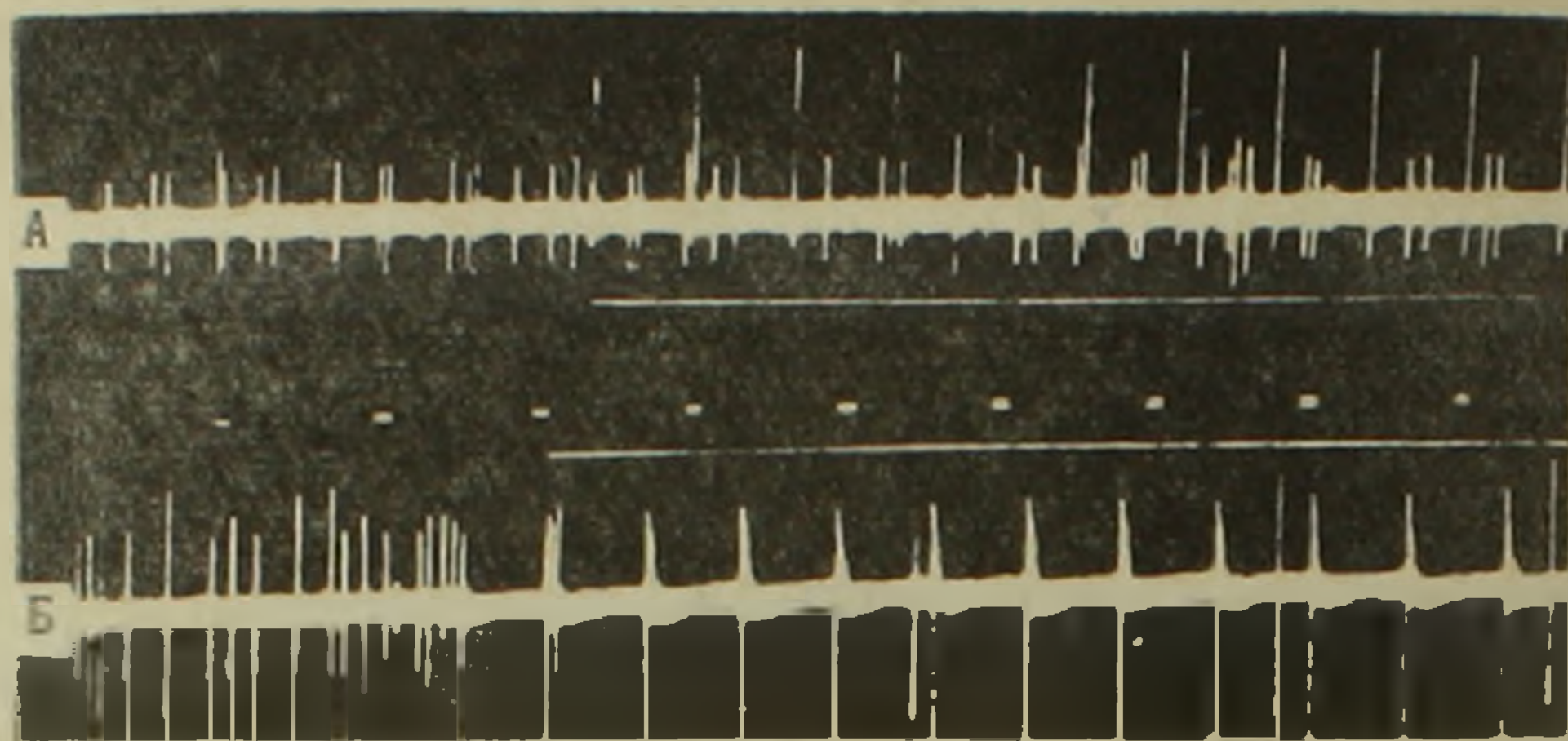
В некоторых случаях было отмечено избирательное тормозное влияние раздражения коры мозжечка на нейрональные элементы зубчатого ядра, при котором наблюдалось полное подавление активности одних элементов и отсутствие заметных влияний на другие (фиг. 3 Б). Редко раздражение полушарных отделов мозжечка не приводило к каким-либо изменениям спонтанной активности единиц зубчатого ядра (фиг. 3 А).

Наряду с вышеописанными тормозными влияниями были обнаружены облегчающие эффекты на нейрональную активность зубчатого ядра при стимуляции коры мозжечка. В опыте, представленном на фиг. 4, спонтанная активность, регистрируемая из зубчатого ядра, выражалась парой спайков, возникающей каждые 4—5 сек. Избранный масштаб времени не позволил показать этот тип спонтанной активности на фигуре из-за редкого его возникновения. Раздражение коры мозжечка с частотой 20 в сек. привело к возрастающему облегчающему эффекту, который сохранился и после прекращения раздражения в течение 700—800 мсек (фиг. 4 А, Б). Такая же картина наблюдалась и при раздражении более редкими частотами (1—5—10 в сек.). Облегчающий эффект был получен и при высокочастотном раздражении того же участка коры мозжечка. Однако в этом случае, в отличие от предыдущего, прекращение раздражения сопровождалось торможением активности, длящимся 400—500 мсек, после чего регистрируемая единица вновь разряжалась с нарастающей частотой в течение 700 мсек (фиг. 4 В). Впоследствии восстанавливался исходный фон спонтанной активности. Таким образом, на примере описанного эксперимента видно, что в случае облегчающего влияния, различные частоты раздражения коры мозжечка со-

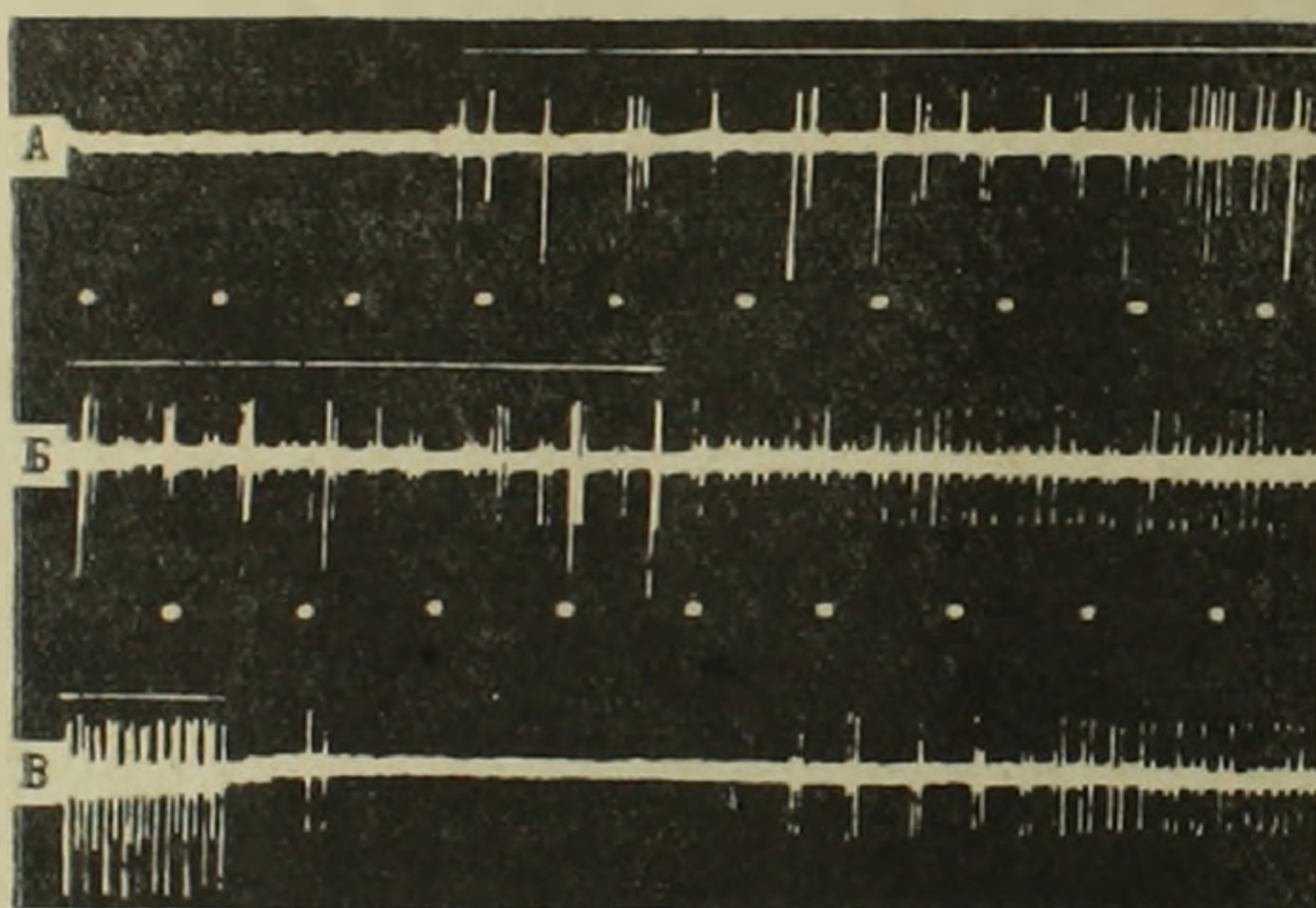


Фиг. 2. Феномен последствия нейрональной активности зубчатого ядра от раздражения ипсилатеральной коры мозжечка. А—торможение спайковой активности зубчатого ядра при раздражении медиального лепестка ножки II петлевидной долики коры мозжечка (частота — 18 в сек.; дл. имп. — 0,1 мсек; напряж. — 5,0 в); Б, В — продолжение А. Развитие феномена последствия; Г — другой опыт. Раздражение ножки I петлевидной долики коры мозжечка (частота 18 в сек; дл. — 0,5 мсек; напряж. 5 в), при отсутствии спайковой активности в регистрируемой точке зубчатого ядра; Д — продолжение Г. Феномен последствия. Активация ранее „молчащих“ единиц. Отметка времени по 100 мсек.

проводятся разными эффектами последствия нейрональной активности зубчатого ядра.



Фиг. 3. А — отсутствие влияния раздражения петлевидной долики коры мозжечка (частота 18 в сек; дл. — 0,5 мсек; напряж. — 5 в) на спайковую активность зубчатого ядра; Б — избирательное тормозное влияние раздражения ножки I петлевидной долики коры мозжечка (частота 18 в сек; дл. — 0,5 мсек, напряж. — 4,5 в) на активность различных нейрональных элементов зубчатого ядра. Гигантские спайки не подавляются. Отметка времени по 100 мсек.



Фиг. 4. Облегчение спайковой активности ипсилатерального зубчатого ядра при раздражении ножки II петлевидной долики коры мозжечка (дл. — 0,5 мсек; напряж. 4,5 в). А — возникновение спайков в ответ на каждый стимул в цепи раздражения. Частота раздражения 18 в сек; Б — продолжение А. Эффект облегчения усиливается после прекращения раздражения; В — облегчающее влияние раздражения коры мозжечка с частотой 100 в сек. По прекращению раздражения наблюдается тормозное последствие, сменяющееся облегчением спайковой активности зубчатого ядра. Отметка времени по 100 мсек.

**Заключение.** Спонтанная активность нервных единиц зубчатого ядра мозжечка кошки характеризуется спайковой активностью частотой от одного в несколько секунд до 50 спайков в секунду.

Раздражение полушарных областей коры мозжечка приводит к торможению одних единиц и к облегчению других. Чаще наблюдается тормозное влияние. По прекращению раздражения коры мозжечка в большинстве случаев наблюдается выраженный феномен последействия.

В случае облегчающего влияния раздражения коры мозжечка обнаруживается зависимость характера последействия от частоты приложенных импульсов. Эта зависимость не выявляется в случае тормозного влияния. Поэтому предполагается наличие сходного механизма при развитии тормозных эффектов в ответ на различные частоты раздражения коры мозжечка.

Институт физиологии им. акад. Л. А. Орбели  
Академии наук Армянской ССР

Կ. Ա. ԱՍՏԱՐԱՏՅԱՆ և Վ. Վ. ՅԱՆԱՐՋՅԱՆ

### Կապի ուղեղիկի առամնավոր կորիզի նեյրոնների էլեկտրական ակտիվության միկրոէլեկտրոդային հետազոտությունը

Կատուների մոտ, սուր փորձերում ուսումնասիրվել են ուղեղիկի առամնավոր կորիզի նեյրոնային տարրերի ինքնածին և հրահրված ակտիվության առանձնահատկությունները:

Ողտագործվել է առանձին նեյրոնային միավորների սպայկ ակտիվության միկրոէլեկտրոդային գրառման մեթոդը:

Ցույց է տրված, որ հիշյալ կորիզի նեյրոնային տարրերի ինքնածին ակտիվությունը, ըստ հաճախականության, բնութագրման կարող է բաժանվել մի քանի խմբերի: Այդ հաճախականությունը տատանվում է մի քանի վայրկյանի ընթացքում 1-ից մինչև 50 սպայկ մեկ վայրկյանում:

Հայտնաբերվել է ուղեղիկի կեղևի տարրեր հատվածների արգելակիչ և հեշտացնող ազդեցությունը առամնավոր կորիզի նշված ակտիվության վրա: Նկարագրված են նաև արգելակող և հեշտացնող հետազդեցության էֆեկտները, որոնք ստացվում են ուղեղիկի համանման կողմի կիսագլխի կեղևի բլթիկների գրգռման ժամանակ:

### Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Վ Ա Ն Ո Ւ Ր Ե Ց Ո Ւ Ն

<sup>1</sup> Я. Янсен, А. Бродал, J. Comp. Neurol., 73, 267—321, 1940. <sup>2</sup> Я. Янсен, А. Бродал, Aspects of cerebellar anatomy, Oslo, 1954. <sup>3</sup> Д. Гудман, Р. Галлет, Р. Велч, J. Comp. Neurol., 121, 51—63, 1963. <sup>4</sup> П. Мэер, J. Comp. Neurol., 120, 81—104, 1963. <sup>5</sup> Ардуини, О. Помпеано, Arch. Ital. de Biol., 95, 56—70, 1957. <sup>6</sup> М. Ито, М. Номида, K. Obata, Experientia, 20, 575—577, 1964. <sup>7</sup> Р. Снайдер, В. Нумер, A stereotaxic atlas of the cat brain, Chicago, 1961.