

ФИЗИОЛОГИЯ

ДК 612.827

В. В. Фанарджян, Д. С. Саркисян

Электрофизиологическое изучение взаимоотношения
 мозжечка и красного ядра у кошек

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР С. А. Бакунцем 18/V 1968)

Морфологическими исследованиями показано наличие мощной проекции из контралатерального промежуточного ядра мозжечка в красное ядро (^{1, 2}), а также описан рубрс-мозжечковый тракт (^{3, 4}), преимущественно оканчивающийся в промежуточном ядре мозжечка (⁴). Настоящее исследование посвящено электрофизиологическому анализу указанных проекционных систем.

Опыты проводились на кошках под нембуталовым наркозом (40—50 мг/кг). Подготовка животного к эксперименту состояла в обширном вскрытии обоих полушарий мозга в области его затылочных долей и обнажении передних бугров четверохолмия. Отведение электрической активности производилось стеклянными микроэлектродами, заполненными 2М раствором NaCl, 3М-KCl, или 2Н С₆Н₅О₇К₃ (сопротивление 2—20 Мом), которые вводились через передние бугры четверохолмия в область красного ядра. Относительный электрод располагался в мышцах головы.

Идентификация рубро-спинальных нейронов осуществлялась посредством антидромной активации их аксонов в области второго шейного позвонка (С₂). Для раздражения контралатерального промежуточного ядра мозжечка в него стереотаксически вводились две пары биполярных, изолированных, за исключением кончика, металлических электродов с межполюсным расстоянием 1,0 мм. Раздражение производилось одиночными прямоугольными импульсами (длительность 0,02—0,5 мсек) или их сериями с различной частотой и числом импульсов в серии. Усиление отведенных потенциалов и компенсация входной емкости осуществлялись по общепринятой методике (⁵).

Мозжечково-рубральные связи. Раздражение контралатерального промежуточного ядра мозжечка вызывало в нейронах красного ядра возбуждающие постсинаптические потенциалы (ВПСП) (рис. 1 А, В). ВПСП были зарегистрированы в 69 клетках, из которых 45 идентифицировались как рубро-спинальные нейроны (рис. 2 А, Б). Остальные нейроны не отвечали на раздражение рубро-спинального тракта (фиг. 2 Г).

ВПСП имели быструю фазу подъема, достигая максимума в течение 0,8—1,72 мсек ($1,4 \pm 0,22$ мсек); их общая длительность равнялась 5—13 мсек ($9,95 \pm 1,53$ мсек). Скрытый период, измеряемый от артефакта раздражения до основания ВПСП, колебался в пределах 0,76—2,0 мсек ($1,09 \pm 0,43$ мсек). Обычно ВПСП предшествовал небольшой трех или более часто двухфазный положительно-отрицательный пик, величина которого при изменении интенсивности раздражения менялась параллельно амплитуде ВПСП (рис. 1 А, Б). Указанное положительно-отрицательное отклонение не исчезало после выхода микроэлектрода из клетки.

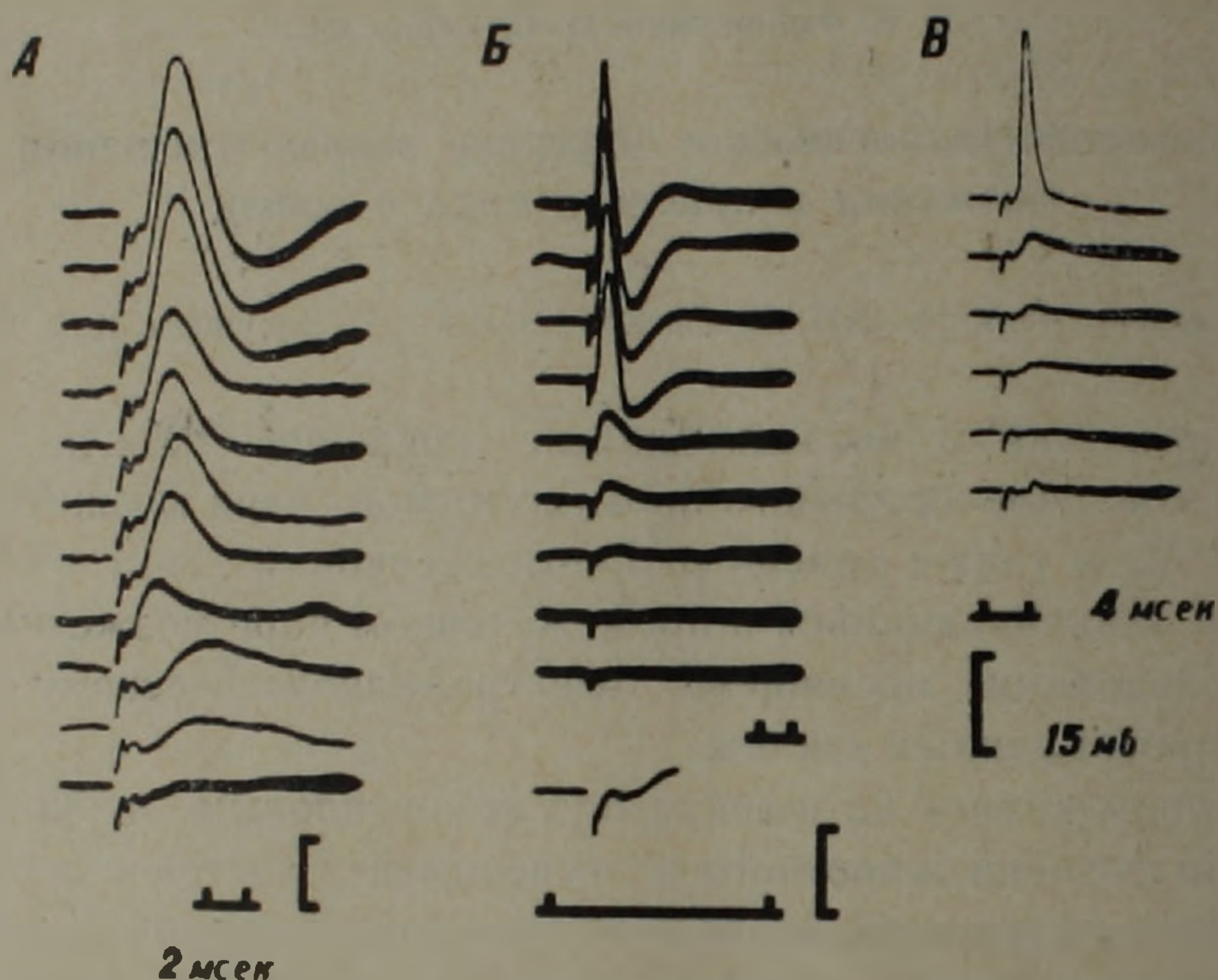


Рис. 1. Возбуждающие постсинаптические потенциалы нейронов красного ядра, моносинаптически активируемых при одиночных раздражениях контралатерального промежуточного ядра мозжечка (А — В). Снизу вверх — градуальное увеличение силы раздражения. ВПСП переходит в пиковый потенциал при различных скоростях развертки луча. Непосредственно после артефакта раздражения виден пресинаптический пиковый потенциал. Нижние кривые — потенциал поля после выхода микроэлектрода из клетки. Отметки времени для Б — 4 мсек, калибровка для А, Б — 15 мв. Положительность — отклонение луча вверх. Внутриклеточное отведение.

ки и регистрировалось в составе потенциала поля. Эти особенности дали основание рассматривать его как выражение пресинаптического залпа импульсов, ответственного за возникновение ВПСП. Скрытый период, измеряемый от вершины положительного отклонения пресинаптического пикового потенциала до основания ВПСП, равнялся 0,35—0,61 мсек ($0,5 \pm 0,09$ мсек) и представлял время синаптической задержки. Вычитание последнего из общего скрытого периода (от артефакта до основания ВПСП) дало возможность определить время, необходимое для прохождения нервного импульса от контралатерального промежуточного ядра мозжечка до красного ядра. Оно колебалось в пределах 0,28—1,09 мсек ($0,56 \pm 0,2$ мсек) (рис. 3 Б). Если учесть, что время передачи через один синапс составляет 0,5—1,0 мсек, то следует прийти к заключению об

отсутствии второго синапса на пути от промежуточного ядра мозжечка до красного ядра. Следовательно, нейроны красного ядра в ответ на раздражение контралатерального промежуточного ядра мозжечка возбуждаются моносинаптически, что согласуется с данными литературы (6, 8).

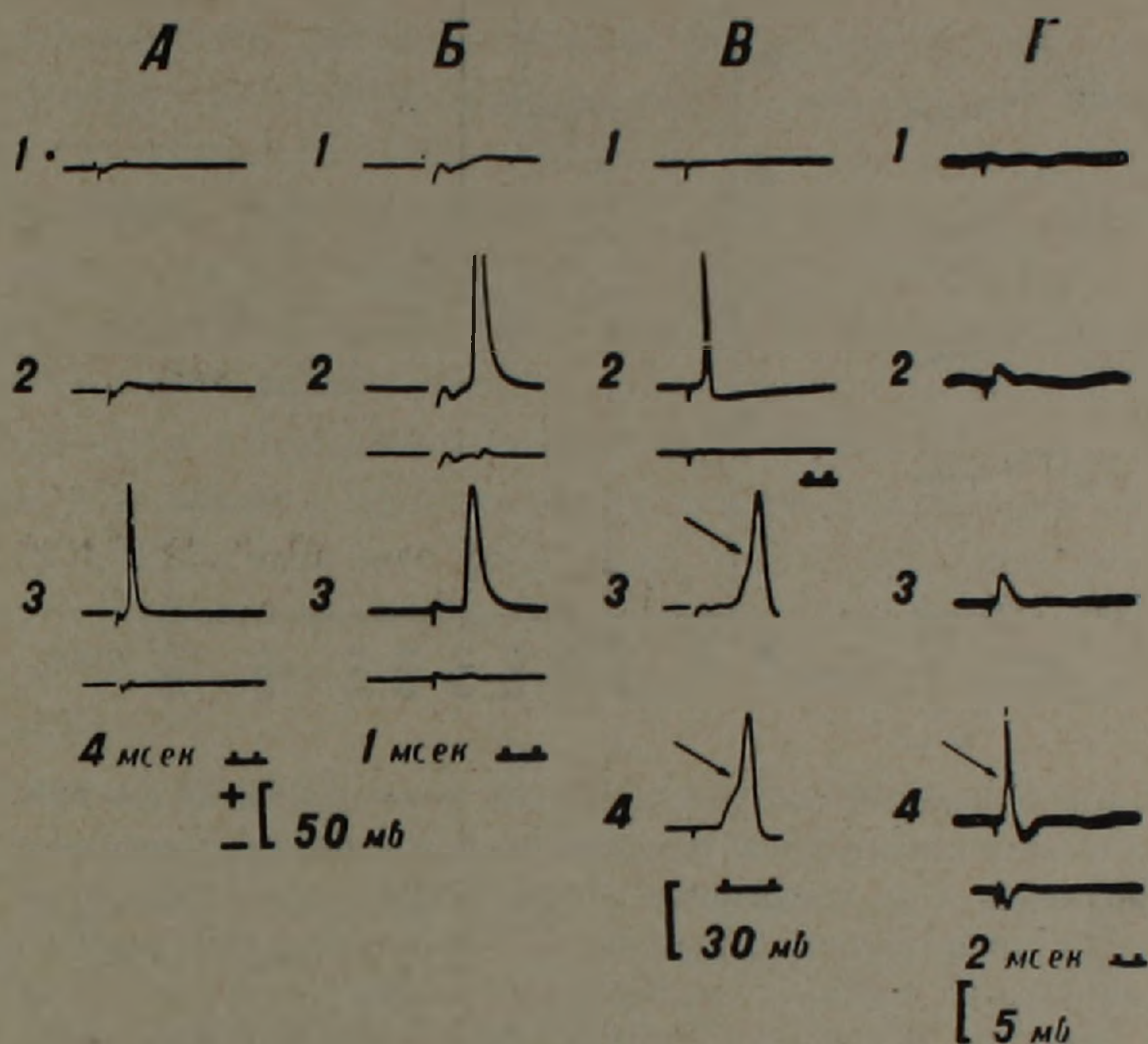


Рис. 2. Синаптическое и антидромное возбуждение нейронов красного ядра при раздражении контралатерального промежуточного ядра мозжечка. А—ВПСП (1, 2) и синаптически вызванный потенциал действия (3) рубро-спинального нейрона на одиночное раздражение контралатерального промежуточного ядра мозжечка. Б—то же (1, 2) при более быстрой скорости развертки луча. (3) — антидромный спайковый потенциал того же нейрона на раздражение C_2 . В — антидромная активация одного и того же нейрона красного ядра на раздражение контралатерального промежуточного ядра мозжечка (1 — подпороговое раздражение; 2—3 — потенциал действия при различных скоростях развертки луча) и рубро-спинального тракта (4). Г — ВПСП (1—3) и пиковый потенциал (4) на раздражение контралатерального промежуточного ядра мозжечка. Нейрон не отвечал на стимуляцию рубро-спинального тракта. Нижние кривые на А (3), Б (2—3), В (2), Г (4) — потенциал поля после выхода микроэлектрода из клетки.

Среднее расстояние, измеренное нами от контралатерального промежуточного ядра мозжечка до красного ядра составило 16,2 мм. Если время прохождения указанной дистанции нервным импульсом равно 0,28—1,09 мсек, то скорость распространения последнего исчисляется 14,8—57 м/сек. Как видно из гистограммы, представленной на рис. 4, пик частоты распределения скорости проведения охватывает 25—35 м/сек. Согласно пропорции, существующей между скоростью проведения и диаметром волокна (9), калибр аксонов клеток промежуточного ядра мозжечка, проецирующихся в красное ядро, равен 2,46—9,5 мк. Вычисленная нами скорость проведения выше той, которая была получена Аппельбергом (6) в аналогичных экспериментах и равнялась 18 м/сек.

Основной причиной такого несоответствия является расхождение данных по измерению расстояния между промежуточным ядром мозжечка и красным ядром, которое по Аппельбергу равно 9 мм.

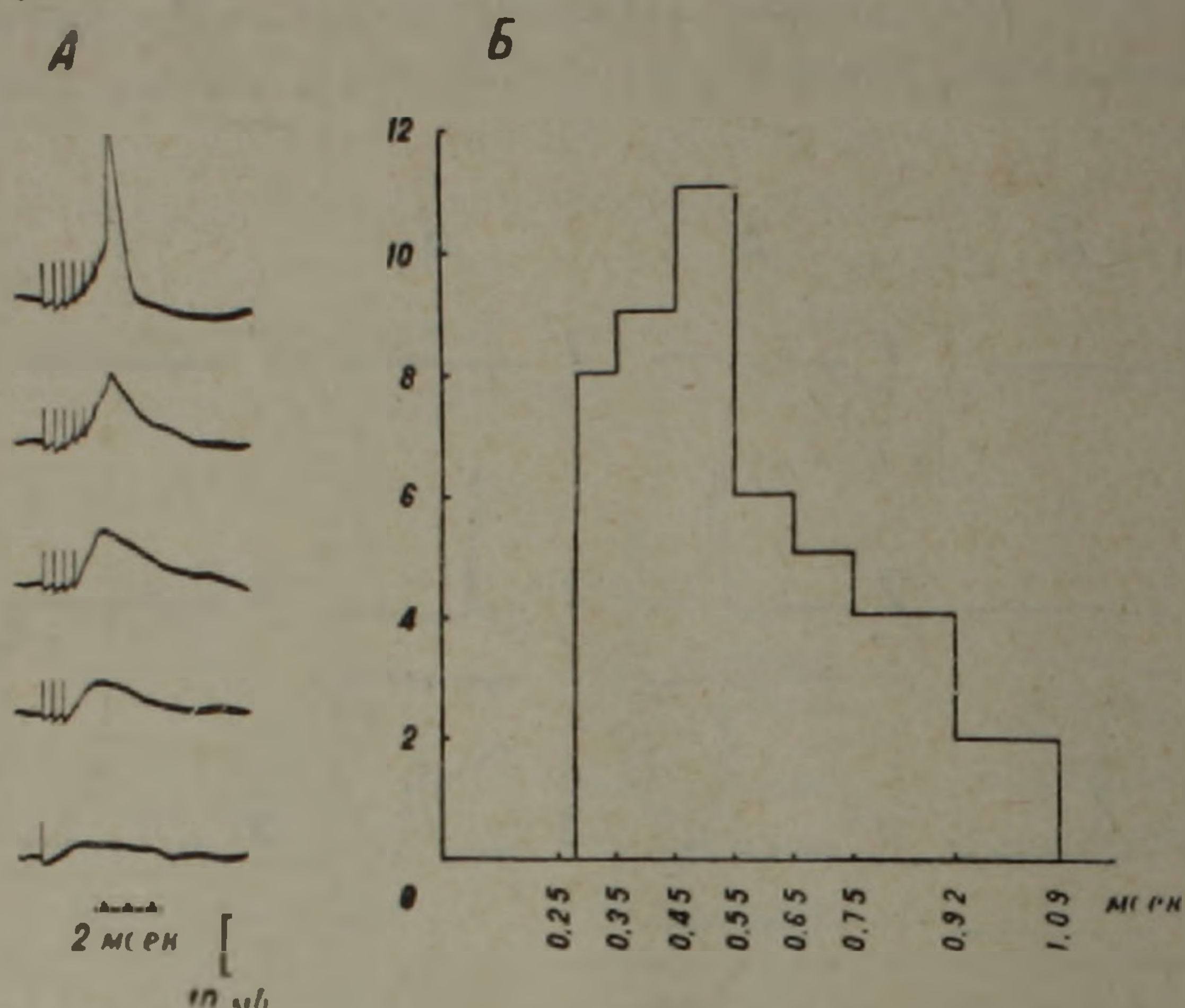


Рис. 3. А — возбуждающий постсинаптический потенциал нейрона красного ядра, моносинаптически активируемого раздражением контралатерального промежуточного ядра мозжечка. При увеличении числа стимулов (снизу вверх) ВПСП переходит в пик. Внутриклеточное отведение. Б — гистограмма времени прохождения нервного импульса из контралатерального промежуточного ядра до красного ядра. По оси ординат — количество внутриклеточно зарегистрированных нейронов. По оси абсцисс — время прохождения нервного импульса.

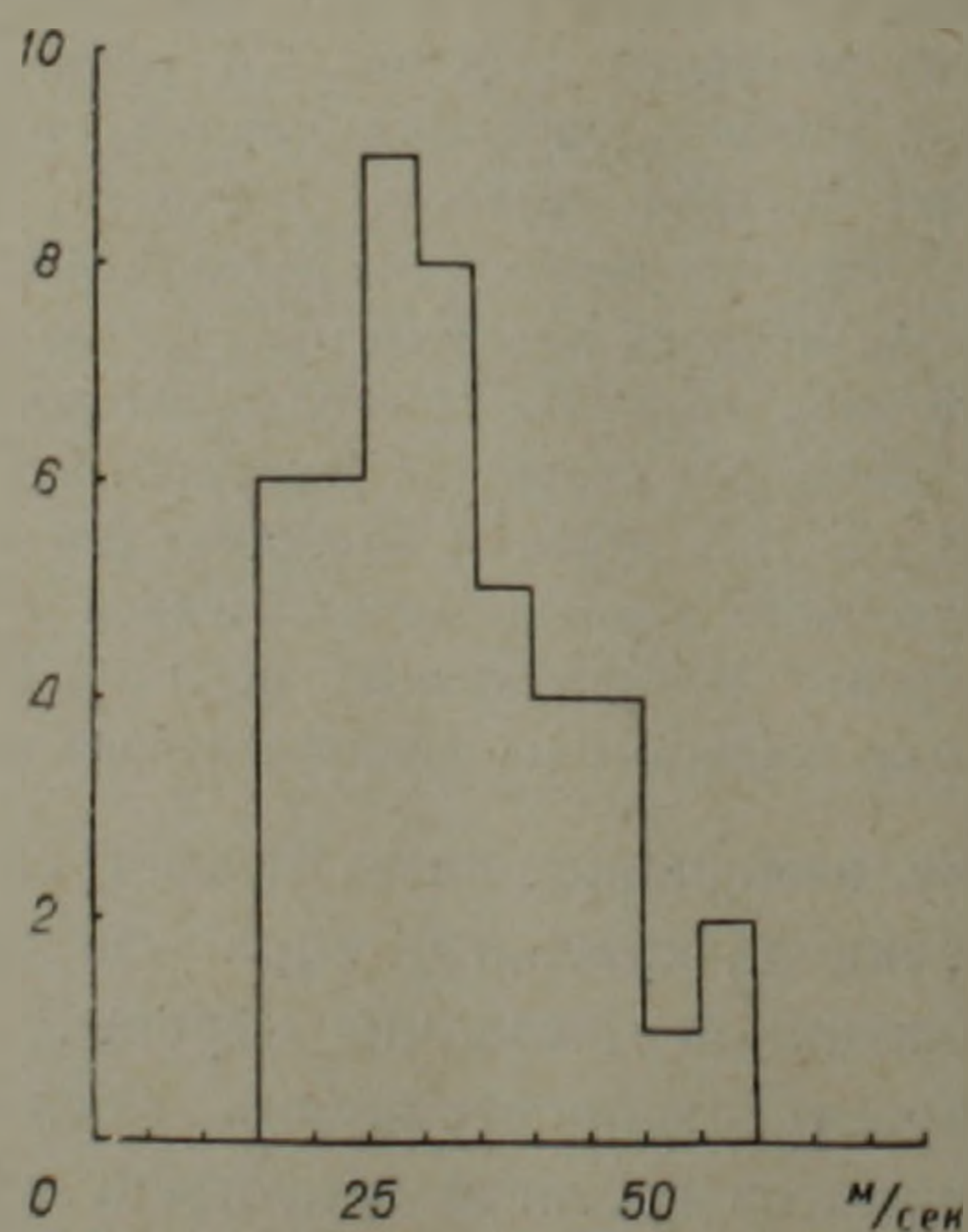


Рис. 4. Гистограмма скорости проведения по аксонам нейронов промежуточного ядра мозжечка, проецирующихся в контралатеральное красное ядро. По оси ординат — количество нейронов. По оси абсцисс — скорость проведения возбуждения по их аксонам.

В зависимости от силы раздражения промежуточного ядра мозжечка амплитуда ВПСП увеличивалась, не изменяя своего временного те-

чения. Если ВПСР достигал критической величины возникал потенциал действия (рис. 1 А, Б; 2 А, Б; 3 А). Короткое течение моносинаптического ВПСР приводило к тому, что потенциал действия разрушал его, особенно в тех случаях, когда ВПСР вызывался одиночными импульсами (рис. 1 А, Б; 2 А, Б).

Нисходящая фаза потенциала действия переходила в гиперполяризацию. Амплитуда последней находилась в прямой зависимости от интенсивности раздражения промежуточного ядра. Более этого, те интенсивности раздражения, которые являлись критическими для потенциала действия и не изменяли его величины, продолжали увеличивать амплитуду гиперполяризации (рис. 1А, Б). Это явление может быть понято как результат уменьшения возбуждающих импульсов, поступающих к нейронам красного ядра из промежуточного ядра мозжечка (¹⁰). Уменьшение или изъятие тонического облегчающего влияния нейронов промежуточного ядра на клетки красного ядра (феномен «disfacilitation») осуществляется благодаря сопутствующему раздражению клеток Пуркинье, которые являются тормозными в отношении нейронов промежуточного ядра мозжечка (¹¹).

Рубро-мозжечковые связи. Стимуляция контралатерального промежуточного ядра мозжечка не всегда приводила к синаптической активации нейронов красного ядра. В 18% из исследованных нейронов при том же раздражении были зарегистрированы антидромно вызванные потенциалы действия. Как видно из рис. 2 Б, В, последние по своему временному течению и другим характеристикам не отличаются от потенциала действия, вызванного на раздражение рубро-спинального тракта. Примерно в половине случаев в одном и том же нейроне красного ядра антидромно вызванный потенциал действия мог быть обнаружен как при стимуляции промежуточного ядра мозжечка, так и рубро-спинального тракта (рис. 2 В).

Описанные факты представляют физиологическое подтверждение рубро-мозжечковой проекции, которая была обнаружена морфологическими методами исследования (^{3, 4}). Они согласуются также с гистологическими работами (^{3, 12}), описавшими рубро-спинальные нейроны с дихотомизированным аксоном, коллатераль которого идет в мозжечок. Будучи организована соматотопически (⁴) и дублируя в этом отношении топографическую организацию мозжечково-рубрального тракта (²), рубро-мозжечковая проекция функционально обеспечивает механизм обратной связи во взаимодействии между мозжечком и красным ядром. Представляет интерес, что волокна рубро-мозжечковой проекции оканчиваются в нейропиле нейронов промежуточного ядра мозжечка (⁴).

Данные морфологии дают основание предполагать, что контроль типа обратной связи из красного ядра в мозжечок может осуществляться еще двумя путями: 1) Через латеральное ретикулярное ядро противоположной стороны. Волокна, возникающие в каудальной половине красного ядра проецируются в крупноклеточную и субтригеминальную части латерального ретикулярного ядра (¹³). Из

последних имеется проекция в ипсилатеральное полушарие мозжечка (14) 2) Через комплекс нижней оливы одноименной стороны. Волокна из ростральной половины красного ядра оканчиваются в дорзальной пластинке основной оливы (15). Последняя проецируется в контралатеральный мозжечок, в ножку / петлевидной доли (14).

Если учесть, что часть корково-ядерных проекций из полушарных отделов коры мозжечка оканчивается в промежуточном ядре (16, 17), то становится очевидным наличие двух полисинаптических путей из красного ядра в контралатеральное промежуточное ядро мозжечка помимо прямого рубро-мозжечкового тракта.

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

Վ. Վ. ՖԱՆԱՐՋՅԱՆ, Զ. Ս. ՍԱՐԴՈՅԱՆ

Կատվի մոտ ուղեղիկի և կարմիր կորիզի փոխհարաբերության էլեկտրոֆիզիոլոգիական ուսումնասիրությունը

Ներքոջային մեթոդով հետազոտված է կարմիր կորիզի նեյրոնների միասինապտիկ ակտիվացիան ուղեղիկի հակադիր կողմի միջանկյալ կորիզի զրգոման ժամանակ:

Ցույց է տրված, որ ուղեղիկ-կարմիր կորիզային ուղու ներվաթելերով տարածման արագության տեղաբաշխման հաճախականության պիկը ընդգրկում է 25—35 մետր/վրկ, իսկ ուղեղիկի միջանկյալ կորիզի նեյրոնների ակտոնների տրամագիծը, որոնք պրոյեկցվում են կարմիր կորիզում հավասար է 2,46—9,5 միկրոնի:

Էլեկտրոֆիզիոլոգիորեն ապացուցված է կարմիր կորիզից ուղեղիկ հետադարձ կապի առկայությունը, որը հայտնաբերվում է կարմիր կորիզի նեյրոնների անտիգրոմ պոտենցիալների ձևով՝ առաջացված ուղեղիկի հակադիր կողմի միջանկյալ կորիզի պրոյեկցիայով:

Հետազոտված կարմիր կորիզ-ողնուղեղային նեյրոնների մի մասը իրենց ակտոնների կողմնաճյուղերը ուղարկում են ուղեղիկ:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

- 1 J. Voogd. The Cerebellum of the Cat. Structure and Fibre Connections, Philadelphia, 1964. 2 J. Courville, Exp. Brain Res., 2, 191 (1966). 3 A. Brodal, A. C. Gogstad, Anat. Rec., 118, 445 (1954). 4 J. Courville, A. Brodal, J. Comp. Neurol., 126, 471 (1966). 5 П. Г. Костюк, Микроэлектродная техника, Киев, 1960. 6 B. Appelberd, Acta physiol. scand., 51, 356 (1961). 7 J. Massh n, D. Albe-Fessard, EEG a. Clin. Neurophysiol., 15, 435 (1963). 8 N. Tsukahara, K. Toyama, K. Kosaka, Experientia, 20, 632 (1964). 9 J. B. Hursh, Amer. J. Physiol., 127, 131 (1939). 10 K. Toyama, N. Tsukahara, M. Udo, Exp. Brain Res., 4, 292 (1968). 11 M. Ito, M. Yoshida, K. Obata, Experientia, 20, 575 (1964). 12 Ramon y Cajal S. (1909), цит. по Brodal A., A. C. Gogstad, 1954. 13 F. Walberg, J. Comp. Neurol., 109, 363 (1958). 14 J. Jansen, A. Brodal, Aspects of Cerebellar Anatomy, Oslo, 1954. 15 F. Walberg, J. Comp. Neurol., 104, 77 (1956). 16 R. P. Eager, J. Comp. Neurol., 120, 81 (1963) 17 E. Ford, G. V. Russel, Texas Reports on Biol. a. Med., 22, 492 (1964).

