

УДК 612.827

## ФИЗИОЛОГИЯ

М. В. Ханбабян

### Микроэлектрофизиологический анализ нейронной активности мозжечка при слуховых раздражениях

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР С. А. Бакунцем 11/VII 1968)

Рядом исследователей был показан факт прибытия в мозжечок афферентных импульсов различного происхождения, а также были подробно изучены их проекционные области (<sup>1, 2</sup>).

Однако механизм влияния этих сигналов на основную деятельность мозжечка, т. е. функциональное их значение, остается невыясненным. Микроэлектрофизиологические данные относительно этого вопроса довольно скудны (<sup>3 - 7</sup>).

В настоящей работе изучалась нейрональная активность коры мозжечка при звуковой стимуляции.

Эксперименты проводились на кошках, наркотизированных хлоралозой. Открывались простая доля, лист и бугор червя мозжечка. Поверхность мозжечка заливалась раствором агар-агара для уменьшения пульсационных колебаний.

Нейрональная активность регистрировалась экстраклеточно стеклянными микроэлектродами с сопротивлением 4—10 мом. Микроэлектрод вводился строго перпендикулярно и посередине мозжечкового листка с помощью микроманипулятора с масляной передачей.

Звуковые щелчки подавались от фотофоностимулятора ФФС—2 через миниатюрный динамик, расположенный на расстоянии 10 см от уха животного.

Для идентификации клеток Пуркинье применялась стимуляция белого вещества над фастигиальным ядром мозжечка концентрическим электродом, введенным при помощи стереотаксического аппарата. Электрическая активность подавалась на усилитель переменного тока через катодный повторитель. Регистрация нейрональной активности производилась с экрана двухлучевого электронного осциллоскопа ОК—25. Исследование реакций 210 нейронов мозжечка на звуковые раздражения позволило выделить два типа клеток: молчащие и спонтанноактивные, которые значительно отличались по характеру реакций на раздражения.

Молчащие нейроны не обладали спонтанными разрядами, а отвечали только при предъявлении слухового раздражения. Ответы эти представляли из себя пачки импульсов короткой длительности. Иногда за первой пачки импульсов следовали еще одна или две пачки. Как показано на рис. 1, количество импульсов в пачке могло быть разным

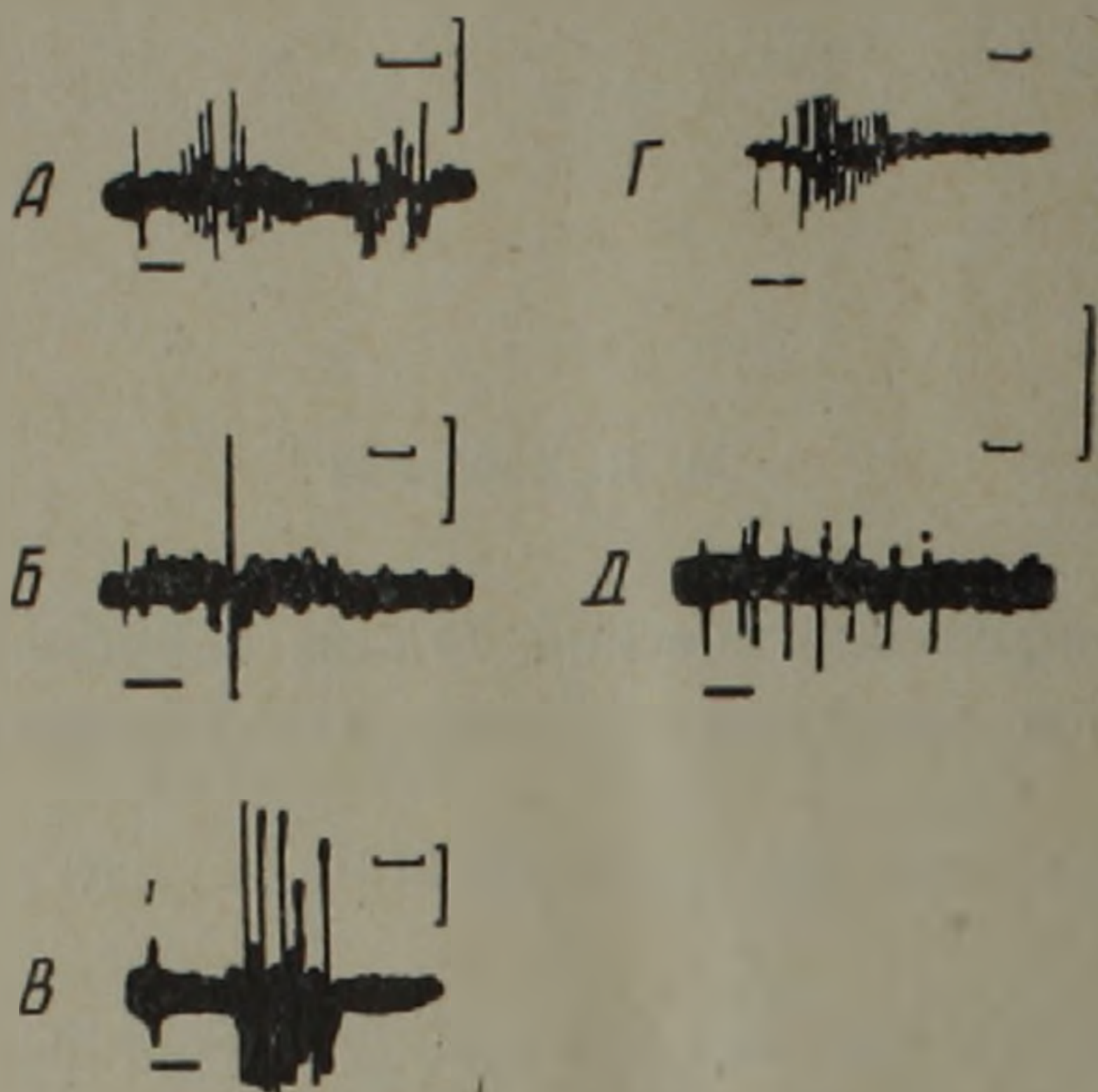


Рис. 1. Различные виды реакций молчащих нейронов коры мозжечка на звуковые щелчки. Глубина отведения от А до Д, 230, 350, 600, 800 и 650 мк соответственно. Стметка для Б — 5 мсек, для А, В, Г, Д — 10 мсек. Калибровка амплитуды: 0,5 мв. Горизонтальные линии под кривыми — отметки раздражения.

но у большинства нейронов (70%) колебалось от 2 до 5. Наблюдались также реакции в виде одного спайка (14%), а также разряды с большим числом импульсов. Межспайковые интервалы различных молчащих клеток различались. У одной и той же клетки распределение импульсов внутри пачки было постоянным. Оптимальной частотой ритмического звукового раздражения этих нейронов была частота 0,3—2 в секунду.

При дальнейшем увеличении частоты некоторые импульсы в пачке выпадали, иногда вплоть до полного исчезновения ответа.

Скрытый период реакций у половины исследованных нейронов составлял 4—8 мсек. Значительная часть их (35%) имела скрытый период 8—15 мсек. Ответы молчащих нейронов регистрировались со всех глубин коры мозжечка. Но на различных глубинах (рис. 1) реакции нейронов различались по скрытым периодам, а также количеству импульсов, межспайковым интервалам, амплитуде, что, по-видимому, обусловлено ответами клеточных элементов разных слоев коры мозжечка. Так, на глубине 600—800 мк (рис. 1, ГД), т. е. на уровне гранулярного слоя, часто регистрировались ответы с большим количеством спайков и более коротким скрытым периодом, чем в других слоях коры мозжечка.

На глубине 350—700 мк многие молчащие нейроны, разряжающиеся при звуковой стимуляции, отвечали на околофастигмальную стимуляцию коротко-латентным ответом (до 1,2 мсек), не исчезающим при высоких частотах стимуляции.

Кроме описанных реакций молчащих нейронов довольно часто на

блюдались также нейроны, которые на одиночный щелчок отвечали множественными ритмически возникающими во времени пачками импульсов (рис. 2, В). Число таких ритмически повторяющихся пачек доходило до 25. Если второй щелчок следовал сразу после прекращения такого ответа, то разряд этого нейрона состоял из меньшего количества пачек.

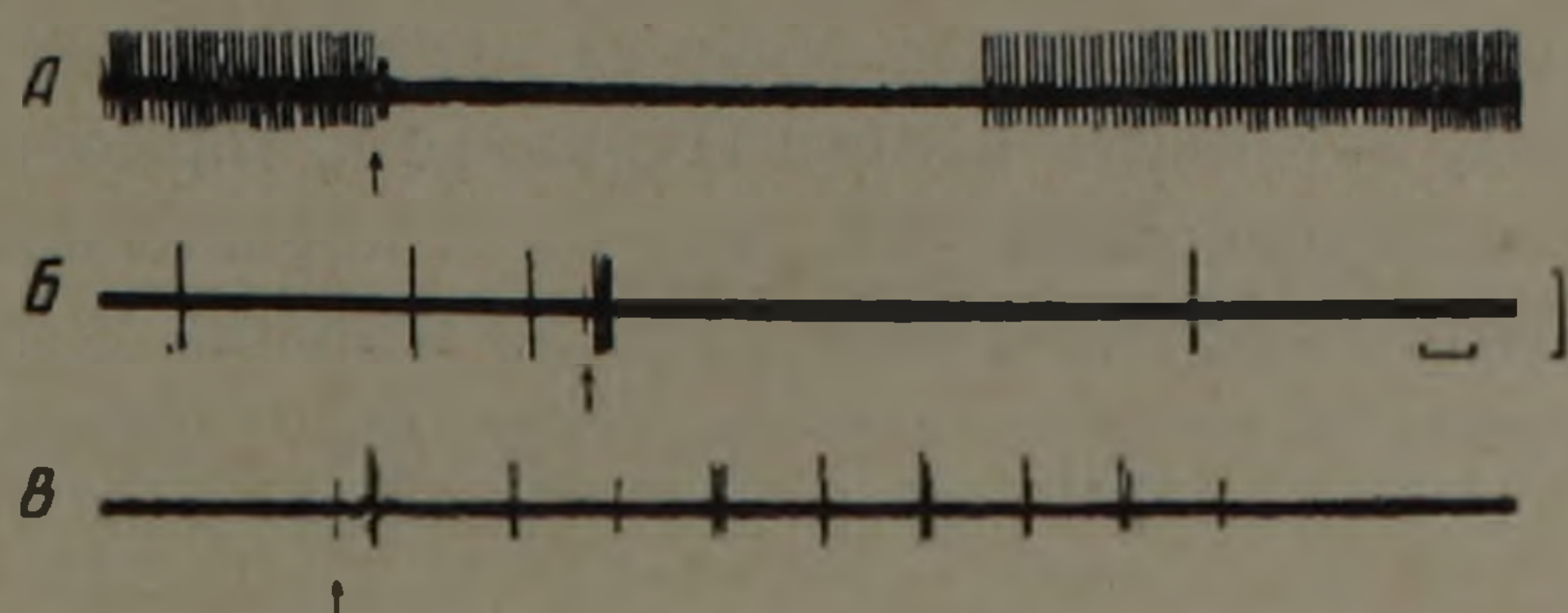


Рис. 2. Реакции спонтанно-активных (А и Б) и ритмических нейронов (В) на звуковые раздражения. А — угнетение спонтанных разрядов при предъявлении щелчка (отмечено стрелкой); Б — начальное учащение спонтанно-активного нейрона; В — нейрон, ритмически разряжающийся на предъявление одиночного щелчка. Отметка времени — 100 мсек. Амплитуда — 1 мв.

Спонтанно-активные нейроны по сравнению с молчащими реже реагировали на звуковое раздражение, многие из них вовсе не отвечали на щелчок. У большинства реагирующих на звук клеток наблюдалось полное торможение спонтанных разрядов в ответ на предъявление стимула (рис. 2, А).

Степень и длительность торможения зависели от интенсивности раздражителя, а также от исходной фоновой частоты разрядов нейрона. Спонтанно-активные клетки с частотой разрядов 40—90 имп. в сек. в ответ на короткий щелчок прекращали разряжаться на длительное время: от нескольких сот мсек до 1—2 сек., причем иногда в момент предъявления щелчка одновременно с угнетением разрядов этого нейрона наблюдалась активация другой клетки, отвечающей в виде короткой пачки импульсов. Такие нейроны чаще регистрировались из глубины 300—600 мк от поверхности лепестка.

Единицы с низкой частотой фоновых разрядов (1—30 имп. в сек.) в ответ на щелчок реагировали начальным учащением разрядов на небольшой промежуток времени (20—60 мсек), вслед за которым следовал период торможения разрядов (рис. 2, Б).

У некоторых спонтанно-активных нейронов разряды постепенно уменьшались и исчезали. Такие клетки давали или учащение разрядов, или ответ в виде пачки подобно молчащей клетке.

Спонтанно-активные нейроны с высокой частотой разрядов, располагающиеся на глубине 300—600 мк нередко давали коротколатентные ответы, не исчезающие при высоких частотах стимуляции околофастигиального белого вещества.

Однако нередко нейроны, идентифицированные таким образом, не реагировали на слуховое раздражение.

Все эти данные показывают, что звуковые раздражения могут активировать или тормозить активность нейронов мозжечка, в частности

клеток Пуркинье, являющихся единственными эфферентными нейронами коры мозжечка и, таким образом, участвовать в регуляции его эфферентного выхода.

Ряд приведенных данных хорошо объясняются механизмами, показанными Дж. Экклсом и сотр. (8-11).

Предполагается, что звуковые сигналы поступают в мозжечок в основном через систему миелиновые волокна—гранулярные клетки—параллельные волокна, активируя клетки Пуркинье и, тормозя их через систему тормозных интернейронов—звездчатых и корзинчатых клеток. На основании скрытого периода, типа реакций нейрона допускаются также другие механизмы активации клеток Пуркинье звуковым раздражителем.

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

Մ. Վ. ԽԱՆԲԱՅՅԱՆ

### Ուղեղիկի առանձին բջիջների միկրոէլեկտրոֆիզիոլոգիական ուսումնասիրությունը ձայնային գրգռման ժամանակ

Հետազոտության նպատակն է եղել պարզել, թե լսողական գրգիռներն ինչպես կարող են ազդել ուղեղիկի գործունեության վրա:

Կատարվել է կատվի ուղեղիկի առանձին բջիջների էլեկտրական ակտիվության գրանցում ապակյա միկրոէլեկտրոդների միջոցով:

Հասուկ ուշադրություն է դարձվել լսողական գրգիռների ազդեցությանը Պուրկինյեի բջիջների ակտիվության վրա, որոնք հանդիսանում են ուղեղիկի կեղևի էֆերենտ նեյրոնները:

Փորձերի հիման վրա ուղեղիկի նեյրոնները բաժանվում են երկու խմբի:

Այս նեյրոնները տարբերվում են ինչպես ինքնաձին ակտիվության առկայությամբ («Ս»-նեյրոններ), կամ բացակայությամբ («Մ»-նեյրոններ), այնպես էլ պատասխանի բնույթով ձայնային գրգռման ժամանակ:

«Մ» նեյրոնները ձայնային գրգիռին պատասխանում են կարճ տևողությամբ մի խումբ իմպուլսներով, որոնց քանակը տատանվում է 2-ից մինչև 10-ը, նման տիպի պատասխանները գրանցվում են ուղեղիկի կեղևի բոլոր շերտերից: «Ս» նեյրոնները կարճատև ձայնային գրգիռներին պատասխանում են ինքնաձին ակտիվության արգելակմամբ, որը կարող է տևել մի քանի տասնյակից մի քանի հարյուր միլիվայրկյան: Այս բջիջները մեծ մասամբ գրանցվում էին ուղեղիկի կեղևում 350—600 միկրոն խորության վրա, որտեղ գտնվում են Պուրկինյեի բջիջները: Համոզվելու համար, որ վերոհիշյալ նեյրոնային պատասխանները իրոք պայմանավորված են նաև Պուրկինյեի բջիջներով, կատարվել է այդ բջիջների անտիդրոմ գրգռում:

Ստացված տվյալները թույլ են տալիս եզրակացնելու, որ լսողական գրգիռները կարող են որդել կամ արգելակել Պուրկինյեի բջիջները և այսպիսով մասնակցել ուղեղիկի ֆունկցիային:

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

- <sup>1</sup> R. Snider, A. Stowell, J. Neurophysiol., 7, 331 (1944). <sup>2</sup> E. Fadiga, G. Pupa, Physiol. Rev., 44, 432 (1964). <sup>3</sup> F. Bremer, B. Gernandt, Acta Physiol. Scand., 36, 12 (1964). <sup>4</sup> P. Buser, A. Rougel, J. Physiol. (Paris), 46, 287 (1954). <sup>5</sup> N. Maruyama, T. Kawasaki, 25-th International Congress of Physiol. sciences, Tokio, 372 (1965). <sup>6</sup> E. Միսրժյ, Автореферат диссертации, Кишинев, 1966. <sup>7</sup> R. Talbott, A. Towe, T. Kennedy, Exptl. Neurol., 19, 46 (1967). <sup>8</sup> J. Eccles, R. Llinas, K. Sasaki, Exptl. Brain Res., 1, 82 (1966). <sup>9</sup> J. Eccles, R. Llinas, K. Sasaki, J. Physiol. (London) 182, 316 (1966). <sup>10</sup> J. Eccles, R. Llinas, K. Sasaki, J. Physiol. (London), 182, 268 (1966). <sup>11</sup> J. Eccles, K. Sasaki, P. Strata, Exptl. Brain Res., 3, 81 (1967).