

М. В. ХАНБАБЯН

## КОНВЕРГЕНЦИЯ ЗРИТЕЛЬНЫХ И СЛУХОВЫХ ИМПУЛЬСОВ НА ОТДЕЛЬНЫЕ НЕЙРОНЫ КОРЫ МОЗЖЕЧКА

В первых же исследованиях, продемонстрировавших существование зрительных и слуховых проекций в мозжечке, было показано широкое перекрытие этих проекций [7].

В ряде работ было исследовано взаимодействие вызванных ответов различных модальностей в мозжечке [3, 4, 6]. Однако для ответа на вопрос о наличии истинной конвергенции гетеромодальных импульсов в мозжечке необходимо микроэлектрофизиологическое изучение нейрональной активности.

Настоящее исследование посвящено анализу реакций одних и тех же клеток мозжечка на слуховые и зрительные раздражители.

Эксперименты проводились на кошках, наркотизированных смесью хлоралозы с нембуталом (55 мг/кг и 10 мг/кг соответственно). Открывались 6-, 7-, 8-ая дольки мозжечка, куда поступают зрительные и слуховые импульсы. Активность отдельных нейронов регистрировалась при помощи стеклянных микроэлектродов, заполненных хлористым калием, с сопротивлением кончика, равным 4—10 Мом.

Зрительные раздражения предъявлялись в виде отдельных вспышек света длительностью 15 мсек или электрических ударов, приложенных к зрительному тракту при помощи стереотаксически введенного электрода.

В качестве звуковых стимулов служили короткие щелчки, подаваемые с помощью миниатюрного микрофона, расположенного на расстоянии 20 см от наружного слухового прохода. Для идентификации клеток Пуркинью производилась их антидромная стимуляция электродом, введенным в надфасцигиальное белое вещество.

Биоэлектрическая активность нейронов подавалась на усилитель переменного тока с катодным повторителем на входе. Регистрация производилась с двухлучевого осциллоскопа ОК-25.

Ранее нами было показано [1], что виды ответов нейронов мозжечка на звуковые и зрительные раздражения почти не отличались друг от друга. В соответствии с наличием или отсутствием фоновой активности, а также особенностями их реакций на оба вида стимулов нейроны мозжечка были подразделены на две основные группы: молчащие, или М-

нейроны, не обладающие фоновой активностью, а разряжающиеся в виде короткой пачки импульсов в ответ на раздражение, и спонтанноактивные, или С-нейроны, обладающие спонтанными разрядами и реагирующие на раздражители угнетением их активности. Кроме того, имелось много спонтанно-активных нейронов (80%), не реагирующих на какое-либо афферентное раздражение. Как при слуховых, так и при зрительных раздражениях нейроны мозжечка реагировали в основном вышеуказанными двумя типами ответов.

Исследование реакций одних и тех же нейронов на звуковые и зрительные раздражители показало, что имеется конвергенция обоих видов импульсов на отдельные клетки мозжечка. Конвергенция имела место как на М-, так и С-нейронах. Однако на последних она наблюдалась значительно реже. Виды ответов одних и тех же М-нейронов (рис. 1) были часто одинаковы при зрительном и слуховом раздражениях (количество импульсов в пачке, межспайковые интервалы). Особенно четко это сходство выявлялось, когда вместо световой стимуляции применялось электрическое раздражение зрительного тракта. Однако иногда наблюдались клетки, ответы которых (количество спаек и межспайковые интервалы) на звуковые и зрительные стимулы были различными. Наблюдалось резкое различие в скрытых периодах ответов одной и той же клетки на звуковое и световое раздражение (рис. 1 А, Б). Так,

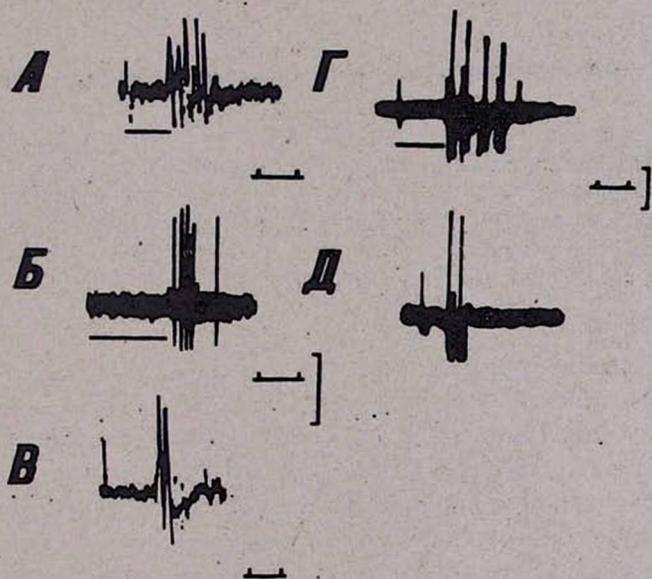


Рис. 1. Ответы двух молчащих (М) нейронов на звуковые и зрительные раздражения. Реакции одного и того же нейрона на щелчок (А), свет (Б) и раздражение зрительной коры (В). Отметка времени—10, 15 и 5 мсек. соответственно. Калибровка амплитуды—1 мв.

скрытый период ответов на щелчок был равен 4—14 мсек., тогда как ответы на свет имели скрытый период в пределах 28—50 мсек. Однако при электрическом раздражении зрительного тракта скрытый период

ответов равнялся 3—8 мсек. (рис. 1 Д). Это говорит о том, что длинный скрытый период ответов на свет обусловлен в основном ретиальной задержкой.

Как было выше упомянуто, на С-нейронах конвергенция наблюдалась реже. Имелись моно-, би- и полимодальные (отвечающие, кроме зрительных и слуховых, также на раздражения периферических нервов) нейроны (рис. 2). Наиболее эффективное действие на С-нейроны оказывал звуковой раздражитель. Обычно наблюдаемая реакция С-нейронов на афферентные раздражения, выражающаяся в угнетении спонтанных разрядов, была более длительной (от нескольких сотен мсек. до сек.) при предъявлении звукового раздражения (рис. 2 А). Указанный

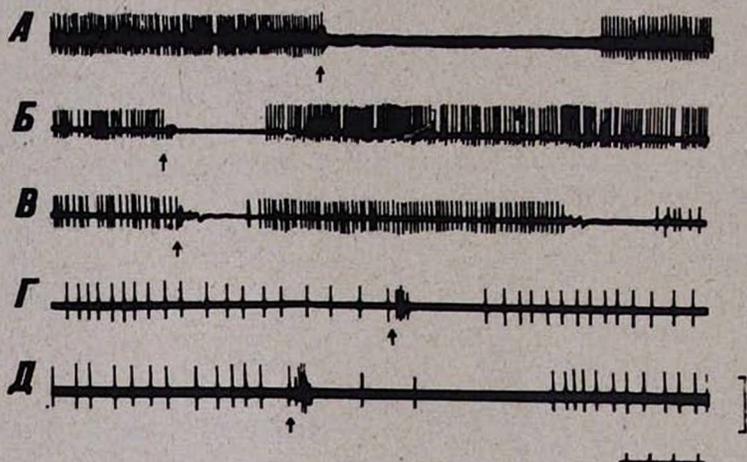


Рис. 2. Реакции спонтанноактивных (С) нейронов на звук и свет. А—торможение спонтанных разрядов нейронов при предъявлении короткого щелчка; Б, В—угнетение разрядов другого нейрона на звук и свет соответственно; Г, Д—реакция нейрона на раздражения в виде начального короткого учащения разрядов с последующим их угнетением. Отметка времени—100 мсек. Калибровка амплитуды—2 мв.

на рис. 2 А нейрон при этом не реагировал на световое раздражение (мономодальный нейрон), в то время как другая клетка отвечала на оба раздражения (рис. 2 Б, В). С-нейроны, особенно с редкой частотой фоновых разрядов, в ответ на оба вида раздражителя вначале давали короткое учащение разрядов на 10—20 мсек., за которым следовало торможение активности (рис. 2 Г, Д).

Во всех экспериментах микроэлектрод вводился в мозжечок и располагался строго перпендикулярно по отношению к поверхности лепестка. Это позволяло производить послойный анализ реакций различных нейронов коры мозжечка, расположенных в ее трех слоях. Большинство элементов (90%), реагирующих по типу М-, и С-нейроны с редкой частотой фоновых разрядов (до 20 имп/сек.), располагались на глубине 0,5—0,7 мм, т. е. в гранулярном и реже молекулярном слоях (0,25—0,35 мм). Обнаружилось, что нейроны гранулярного слоя

слухозрительной области мозжечка отвечают разрядом также при раздражении периферических нервов. Из других же слоев мозжечка никаких реакций на такое раздражение не обнаруживалось. Клетки Пуркинье, которые были преимущественно С-типа, идентифицировались как на основании глубины отведения (0,4—0,6 мм), так и регистрации коротколатентного антидромного ответа (0,5—1 мсек.) при околофасциальной стимуляции. Однако антидромный ответ получали не всегда. Так, например, нейрон, показанный на рис. 2А, хотя и не отвечал на антидромное раздражение, но по глубине расположения, по частоте разрядов и по характеру реакции был отнесен к клеткам Пуркинье. Некоторые нейроны, идентифицированные как клетки Пуркинье, были М-типа.

Следует отметить, что конвергенция зрительных и слуховых импульсов наблюдалась и на единицах, отводимых из белого вещества мозжечка, т. е., вероятно, из афферентных волокон, о чем говорит значительно более короткая латенция этих ответов по сравнению с ответами нейронов коры мозжечка, а также виды реакций (большее количество импульсов в разряде, форма спаек).

На основании микроэлектрофизиологических исследований корковых отделов анализаторов надо полагать, что одной из функций их нейронного аппарата является интеграция информации, специфичной для данной области, с сообщениями, поступающими из других «неспецифических» источников. Иная картина наблюдается в ретикулярной формации мозга, где один и тот же нейрон отвечает одинаково «неспецифично» на несколько различных раздражителей.

В исследуемом же случае при отведении из зрительно-слуховой области коры мозжечка два разных раздражителя вызывали одинаково «специфичную» реакцию исследуемого нейрона. Об этом говорят прежде всего реакции клеток Пуркинье (в основном С-нейронов), являющихся единственными эффекторными нейронами коры мозжечка, на зрительные и слуховые раздражители. На М-нейронах, которые являются, по-видимому, в основном гранулярными и корзинчатыми клетками, наблюдалась более широкая конвергенция гетеромодальных импульсов. Это хорошо объясняется связями мшистых волокон, входящих в мозжечок. Известно, что одно мшистое волокно связано с тысячами гранулярных клеток, а одна гранулярная клетка получает импульсы от нескольких мшистых терминалей [5]. Такие связи обуславливают возможность широкой конвергенции различных импульсов на гранулярных клетках. С другой стороны, в нашем исследовании был затронут вопрос о существовании конвергенции различных импульсов еще до входа в кору мозжечка. При отведении из белого вещества мозжечка, т. е. из афферентных волокон, регистрировались единицы, реагирующие и на одну и на другую модальности.

Это можно объяснить описанным еще Амассианом и де Вито [2] фактом конвергенции гетеромодальных импульсов на отдельных ней-

ронах ретикулярных структур ствола мозга, являющихся одним из основных источников мшистых волокон, направляющихся в мозжечок.

Кафедра физиологии  
Ереванского медицинского института,  
Институт физиологии им. Л. А. Орбели  
АН АрмССР

Поступило 11/IX 1969 г.

Մ. Վ. ԽԱՆԲԱԲՅԱՆ

**ԼՍՈՂԱԿԱՆ ԵՎ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ԳՐԳԻՌՆԵՐԻ ԿՈՆՎԵՐԳԵՆՑԻԱՆ  
ՈՒՂԵՂԻԿԻ ԿԵՂԵՎԻ ԱՌԱՆՁԻՆ ԲՋԻՋՆԵՐԻ ՎՐԱ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Սուր փորձի պայմաններում, թլորալուպային նարկոզի տակ կատոններին մոտ ապակյա միկրոէլեկտրոդների միջոցով գրանցվել են ուղեղիկի կեղևի բջիջների էլեկտրական պատասխանները լողակալի և տեսողական գրգիռների ժամանակ: Յուրյ է տրվել, որ կարող է տեղի ունենալ վերոհիշյալ գրգիռների կոնվերգենցիա ուղեղիկի կեղևի միևնույն բջիջ վրա:

Ավելի հաճախ կոնվերգենցիան դիտվել է «Լուս» («Մ») բջիջների վրա և համեմատաբար հազվադեպ՝ ինքնածին-ակտիվ (սպոնտան—«Ս») նեյրոնների վրա:

«Լուս» նեյրոնների պատասխանները (ինչպես լողակալի, այնպես էլ տեսողական գրգիռների) համարյա միևնույն տեսակի էին: Մեծ տարբերություն կար միայն այդ տեսակիների գաղտնի շրջանների միջև:

Ինքնածին ակտիվություն ունեցող բջիջները, որոնք պատասխանում են գրգիռներին, ինքնածին ակտիվության արգելակմամբ կարող են լինել մոնո-, բի- և պոլիմոդալ: «Լուս» նեյրոնները գրեթե միշտ պոլիմոդալ են:

Անտիդրոմ իդենտիֆիկացիան, ուղեղիկի կեղևի պատասխանների գրանցումը շերտ առ շերտ և նեյրոնների տեսակիների բնույթը թույլ տվին եզրակացնել, որ «Ս» նեյրոնների ճնշող մեծամասնությունը հանդիսանում են Պուրկինեի բջիջներ, իսկ «Մ» նեյրոնները՝ գրանուլյար, հավանաբար նաև զամբյուղաձև բջիջներ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ханбабян М. В. ДАН Арм. ССР, 1968, 47, стр. 5.
2. Amassian V. and de Vito R. J. Neurophysiol., 1954, 17, 575.
3. Bonne V. and Bremer F. J. Physiol., 1951, 43, 662.
4. Bremer F. Rev. neurol., 1952, 87, 65.
5. Eccles J., Llinas R. and Sasaki K. Exptl. Brain Res., 1966, 1, 82.
6. Levy Ch., Loeser J., Koella W. EEG. Clin Neurophysiol., 1961, 13, 235.
7. Snider R. and Stowell A. J. Neurophysiol., 1944, 7, 331.