ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

Էքսպեր. և կլինիկ. բժշկ. հանդես

XII, № 4, 1972

Журн. экспер. и клинич. медицины

УДК 612.827+616.831.71

В. В. ФАНАРДЖЯН, Р. И. ПОГОСЯН, В. Г. ГРИГОРЯН

АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ СЕНСОМОТОРНОЙ КОРЫ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ МОЗЖЕЧКА И ПИРАМИДНОГО ТРАКТА

Исследованы эффекты раздражения (Р) центральных ядер мозжечка на нейроны сенсомоторной области (СМО) коры мозга, не генерирующие антидромного спайкового потенциала при Р пирамидного тракта (ПТ) в пределах ножек мозга. Среди указанных непирамидно-трактовых (нПТ) единиц отдифференцированы элементы, отвечающие возбуждением или торможением при Р ПТ, клетки, проявляющие свойства промежуточных нейронов, а также кортико-рубральные нейроны. Установлено преимущественно облегчающее влияние Р всех ядер мозжечка на нПТ нейроны СМО коры мозга. Выявлена конвергенция импульсов из ПТ и ядер мозжечка примерно на половине исследованных нейронов.

В течение последнего десятилетия в ряде работ исследовалась роль мозжечка в деятельности нейронов пирамидного тракта. Было показано облегчающее влияние раздражения контралатеральной петлевидной дольки коры мозжечка на положительно-отрицательный поверхностный потенциал моторной коры, а также на D- и I-волны ПТ, возникающие при корковой стимуляции [28]. Установлен преимущественно облегчающий характер эффекта раздражения мозжечка на фоновую активность нейронов ПТ с превалированием влияния неомозжечка [2, 22, 28]. Зарегистрированы вызванные [12] и синаптические потенциалы [35], а также клеточные разряды [2, 22, 28] в различных отделах ПТ при раздражении структур мозжечка.

В большинстве работ делается предположение, что клетки, образующие ПТ, являются не единственными нейронами сенсомоторной области коры мозга, на которые оказывает свое влияние мозжечок. Увеличение амплитуды D- и I-волн ПТ при неомозжечковом раздражении [28] свидетельствует о том, что мозжечок воздействует не только на нейроны ПТ, но и на корковые интернейроны. Поэтому представляет несомненный интерес изучение вопроса о том, на какие непирамидно-трактовые (нПТ) нейроны сенсомоторной области коры мозга влияет мозжечок. При этом важно исследование и сопоставление характера восходящего воздействия филогенетически различных структур мозжечка.

Опыты проведены на ненаркотизированных, обездвиженных прокураном кошках, находящихся на искусственном дыхании. Предварительно под эфирным наркозом производили трахеотомию, затем в бедренную вену вставляли канюлю и в черепе просверливали четыре отверстия диаметром не более 5 мм над сенсомоторной областью коры мозга (по два отверстия на 1—2 мм кпереди и кзади от крестовидной

борозды) для регистрации активности нейронов ПТ. Отведение осуществляли при помощи стеклянных микропипеток, заполненных 3М хлористым калием или 2М раствором лимоннокислого калия; сопротивление микроэлектродов составляло 5—15 Мом.

Ипсилатерально к исследуемой сенсомоторной области коры мозга стереотаксически в ножки мозга и красное ядро (соответственно в области А 7 и А 4 по атласу Снайдера, Нимера [25]) вводили концентрические раздражающие электроды с межполюсным расстоянием 1—1,5 мм. Три пары биполярных раздражающих электродов с межэлектродным расстоянием 1,0 мм погружались в область центральных ядер мозжечка на контралатеральной стороне.

Во всех обнаженных участках мозга удаляли твердую мозговую оболочку, а поверхность коры покрывали раствором агара для предохранения ее от высыхания, охлаждения и сведения до минимума пульсации мозга. С целью уменьшения пульсации жестко фиксировали голову животного и натягивали позвоночник.

Подача стимулов, усиление и запись полученных потенциалов производились общепринятым способом [1]. Использовали прямоугольные импульсы длительностью 0,1—0,5 мсек, напряжением 3—20 в, которые подавались в виде одиночных или групповых импульсов в количестве 2—9 и частотой 100—300/сек. Испытывали также длительное повторное раздражение с частотой 100 и 300/сек. Применялись усилители постоянного и переменного тока (постоянная времени 0,2 сек). В конце эксперимента проводился гистологический контроль на предмет локализации кончиков глубинных электродов.

Исследовано 200 нейронов сенсомоторной области коры мозга, из которых 73 реагировало антидромной активацией на раздражение ПТ в пределах ножек мозга и было причислено к нейронам ПТ [2]. В остальных 127 нейронах то же раздражение не приводило к возникновению антидромных спайковых потенциалов. На этом основании последние были отнесены к нПТ нейронам [3, 23, 26, 29, 30, 32]. Однако не исключена возможность, что некоторая часть указанных единиц являлась нейронами ПТ, поскольку нами не применялись дополнительные тесты для их идентификации [4]. В настоящей работе представлены результаты исследования только нПТ нейронов. Большинство указанных нейронов сенсомоторной области коры мозга в условиях нашего эксперимента (ненаркотизированное животное) обнаруживало выраженную фоновую активность, однако нередко встречались и молчащие клетки.

Эффекты раздражения ПТ и красного ядра. Показано, что 38% нПТ нейронов не реагирует на раздражение ПТ. Из остальных нПТ нейронов у 47% при раздражении ПТ наблюдались эффекты учащения спайковой активности или выявлялись транссинаптические медленные колебания потенциалов и потенциалы действия. Последние имели нестойкий скрытый период порядка 2,5—10 мсек и не следовали высокочастотному раздражению тракта (100/сек). Эти клетки обозначены как возбуждающиеся нПТ нейроны [+нПТ]. 15% нПТ нейронов обнару-

живали тормозные реакции при стимуляции ПТ и соответственно обозначены как тормозящиеся нПТ нейроны [—нПТ].

Среди нПТ нейронов имелись клетки, отвечающие на стимуляцию красного ядра, которые составили 11,8%. Некоторые из последних благодаря короткому скрытому периоду спайкового потенциала, возникающего в них при раздражении области красного ядра и его следованию высокочастотному раздражению, могли быть причислены к кортико-рубральным нейронам [35].

Часть нПТ единиц проявляла характерные свойства промежуточных нейронов (малый мембранный потенциал, небольшая амплитуда потенциала действия, высокая частота фоновой ритмики, возникновение группового разряда на фоне медленной деполяризации, зависимость количества спайков в ответе от интенсивности раздражения и количества стимулов в серии при повторной стимуляции и др.). Наличие подобных нейронов в коре мозга показано в ряде работ [13, 17, 18].

Эффекты раздражения ядер мозжечка. Установлено, что из общего количества исследованных нПТ нейронов сенсомоторной области коры мозга 85% реагируют на раздражение центральных ядер мозжечка. При этом 14% клеток, реагировавших на раздражение мозжечка, генерировали транссинаптические спайковые потенциалы с коротким (2,1—10,0 мсек/6,36±1,9 мсек) или длинным (11,0—17,0 мсек/14,3± ±2,9 мсек) скрытым периодом. Величина скрытого периода варьировала в зависимости от раздражаемого ядра, однако обычно она значительно не различалась. На рис. 1 А показан нПТ нейрон, не обнаруживающий фоновой активности. Он генерирует потенциалы действия на раздражение всех трех ядер мозжечка приблизительно с одинаковым скрытым периодом (рис. 1 А, 2, 3, 4).

На рис. 1 В демонстрируется другой нейрон, отвечающий с разными скрытыми периодами на стимуляцию различных ядер мозжечка. Данный нейрон принадлежит к типу [+нПТ]. Потенциал, возникающий в нем при раздражении ПТ (рис. 1 В. 2), не следует высокочастотной стимуляции (рис. 1. В, 3). Нейрон интересен тем, что на одиночное раздражение ядер мозжечка он отвечает появлением одиночного (рис. 1 В, 4, 6, 8) и парных (рис. 1 В, 5, 7, 9) спайковых потенциалов.

Некоторые нейроны сенсомоторной коры отвечали на раздражение только одного или двух ядер мозжечка. На рис. 1 Б демонстрируется нейрон, генерирующий одиночный спайковый потенциал на раздражение фастигиального ядра серией из двух стимулов с частотой 300/сек. (рис. 1 Б, 3) и не реагирующий на раздражение промежуточного ядра мозжечка (рис. 1 Б, 4, 5).

Остальные (86%) нПТ нейроны сенсомоторной области коры мозга, отвечающие на раздражение центральных ядер мозжечка, реагировали на мозжечковую импульсацию изменением фоновой активности. При этом в 80% случаев эффекты носили облегчающий характер. Выраженность эффектов нередко была различной в зависимости от раздражения того или иного ядра мозжечка.

Облегчающее влияние продолжительного высокочастотного

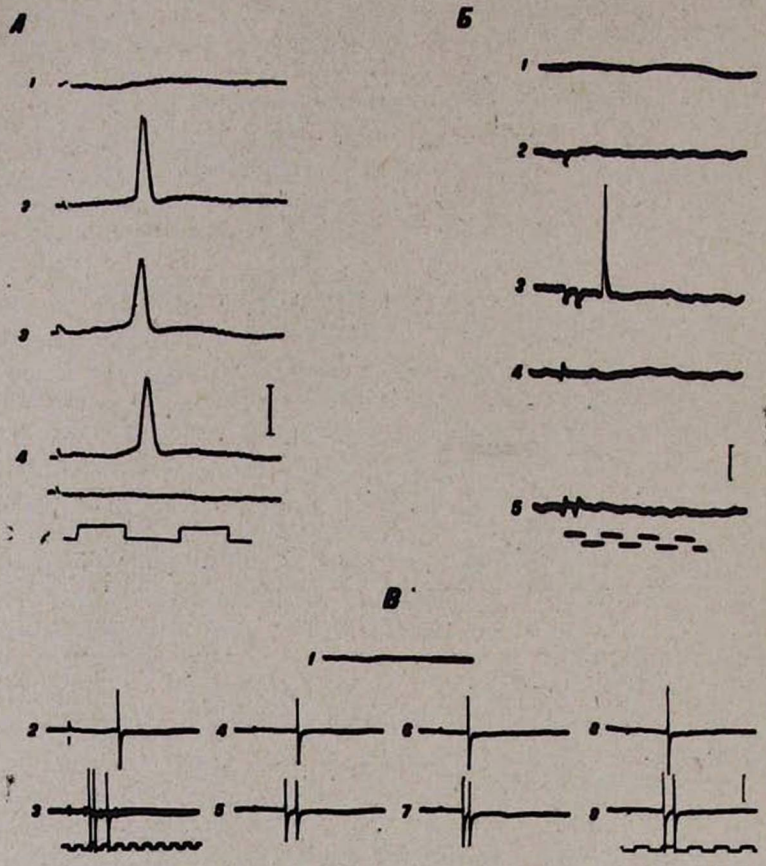

Рис. 1. Спайковая активность нПТ нейронов сенсомоторной области коры мозга, вызванная раздражением центральных ядер мозжечка. А— внутриклеточная запись нейрона: фон (1), ответы нейрона на одиночное раздражение фастигиального (2), промежуточного (3) и зубчатого (4) ядер мозжечка. Нижняя кривая (на 4) — запись после выхода из клетки. Б— внутриклеточная запись другого нейрона: фон (1), реакция нейрона на одиночное раздражение (2) и серию из двух стимулов с частотой 300/сек (3) фастигиального ядра; то же (соответственно 4, 5) для промежуточного ядра. В— внеклеточная запись третьего нейрона: фон (1), ответы нейрона на одиночное раздражение ПТ (2) и серию из четырех стимулов с частотой 100/сек; ответы нейрона на одиночное раздражение фастигиального (4, 5), промежуточного (6, 7) и зубчатого (8, 9) ядер мозжечка. Калибровка: на А, Б—10 мв, 5 мсек; на В—2 мв, 5 мсек. (здесь и на рис. 2 учитывается полупериод калибровки времени).

(300/сек) раздражения ядер мозжечка на фоновую активность нПТ-нейрона показано на рис. 2. Стимуляция мозжечка вызывает не только резкое учащение фоновой активности нейрона, но и изменение одиночного режима работы клетки на групповой с появлением гиперполяризации после каждой группы ее разрядов.

Особый интерес представляют нейроны, на которых происходит конвергенция импульсов из ПТ и ядер мозжечка. Эти клетки составляют примерно половину всех исследованных нПТ нейронов. На рис. 3 по-

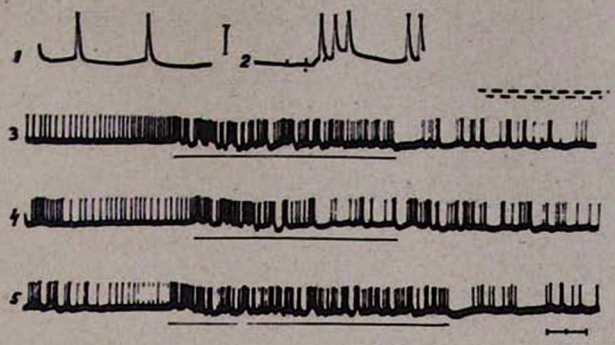

Рис. 2. Изменение активности нПТ нейрона сенсомоторной области коры мозга при повторном раздражении ядер мозжечка. Внутриклеточное отведение. 1—фон; 2—ответ нейрона на раздражение ПТ серией стимулов с частотой 100/сек; 3, 4, 5—реакция нейрона на повторное раздражение (300/сек) соответственно фастигиального, промежуточного и зубчатого ядер. Калибровка: 1, 2—20 мв, 5 мсек; 3, 4, 5—200 мсек.

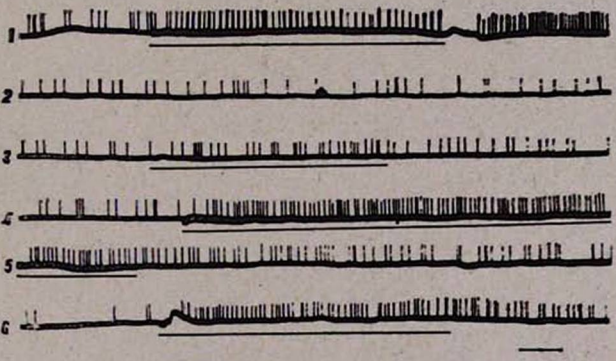

Рис. 3. Конвергенция облегчающих влияний из ПТ и ядер мозжечка на нПТ нейроне сенсомоторной области коры мозга. Внеклеточное отведение. 1—эффект повторного (100/сек) раздражения ПТ. 2—фон. На остальных кривых—реакция нейрона на повторное (300/сек) раздражение фастигиального (3), промежуточного (4, 5) и зубчатого (6) ядер мозжечка. Калибровка: 200 мсек.

казан [+нПТ] нейрон, у которого раздражение ПТ с частотой 100/сек увеличивает частоту фоновой активности. Одновременно меняется режим работы клетки с одиночного на парный. Облегчающий эффект отчетливо выявляется и при раздражении ядер мозжечка, в особенности промежуточного (рис. 3, 4) и зубчатого (рис. 3, 6).

Конвергенция тормозных влияний из ПТ и ядер мозжечка видна у нейрона, демонстрируемого на рис. 4.

Сравнительный анализ соотношения эффектов возбуждения и торможения, возникающих при раздражении ядер мозжечка у [+нПТ] и [—нПТ] нейронов сенсомоторной коры, показал, что у обоих типов нейронов мозжечковое раздражение вызывает преимущественно облегчение. Однако наряду с этим у [—нПТ] нейронов в большем проценте.

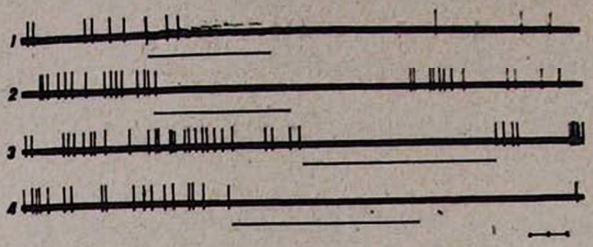

Рис. 4. Конвергенция тормозных влияний из ПТ и ядер мозжечка на нПТ нейроне сенсомоторной области коры мозга. 1—эффект повторного (100/сек) раздражения ПТ. На остальных кривых реакция нейрона на повторное (300/сек) раздражение фастигиального (2), промежуточного (3) и зубчатого (4) ядер мозжечка. Калибровка: 200 мсек.

случаев наблюдаются тормозные реакции на мозжечковую импульсацию.

Из литературы известно, что раздражение ПТ, вызывающее антидромную активацию нейронов, образующих данный тракт, вместе с тем через их аксонные коллатерали оказывает возбуждающее или тормозное действие на ряд нейронов сенсомоторной области коры мозга [4—7, 9—11, 15, 19—21, 24, 27, 29, 31, 33, 34]. Элементы, на которых оканчиваются коллатерали аксонов клеток ПТ, могут быть как нейронами ПТ [8, 10, 11, 24, 27, 31], так и единицами, не участвующими в образовании ПТ [8, 10, 13]. К последним относятся различные короткоаксонные (сенсорные) клетки, непосредственно воспринимающие афферентную импульсацию, поступающую в кору мозга, промежуточные нейроны, участвующие в процессе передачи информации, а также разнообразные проекционные элементы сенсомоторной области коры мозга. Установлено, что повторная стимуляция возвратных коллатералей клеток ПТ генерирует мощные ТПСП в клетках кортико-рубрального тракта [33, 34]. Цукахара, Фаллер и Брукс [35] показали, что активация быстрых нейронов ПТ в мотосенсорной коре оказывает тормозное (реже возбудительное) влияние на клетки кортико-рубральной системы через возвратные аксонные коллатерали. Указанное торможение, вероятно, осуществляется через тормозные интернейроны, которые активируются при возбуждении быстрых нейронов ПТ моносинаптически.

Исходя из сказанного, можно предположить, что выявленные нами возбудительные и тормозные реакции, возникающие в нПТ нейронах сенсомоторной коры как в виде одиночных медленных колебаний потенциалов и спайковых ответов, так и в виде изменения фоновой активности, реализуются через аксонные коллатерали клеток ПТ. При этом путь распространения импульсации из ПТ к нПТ нейронам сенсомоторной коры преимущественно является полисинаптическим, о чем свидетельствует значительная латенция ответов (порядка до 10 мсек).

Исследование эффектов раздражения ядер мозжечка на нПТ клетки сенсомоторной области коры мозга обнаруживает большое сходство с их эффектами на нейроны ПТ [2, 12, 14, 16, 36]. Общность заключается в том, что в обоих случаях стимуляция центральных ядер моз-

жечка оказывает преимущественно облегчающее влияние. Вместе с тем обнаруживаются и некоторые различия.

Установлено, что в отличие от нейронов ПТ [2] влияние стимуляции центральных ядер мозжечка на нПТ нейроны носит более однородный характер. Показано также относительно более частое выявление транссинаптических ответов у нПТ нейронов на мозжечковую стимуляцию по сравнению с нейронами ПТ. Не исключена возможность, что нПТ нейроны являются теми корковыми элементами, которые опосредуют влияние мозжечка на нейроны ПТ. Это тем более вероятно, что среди нПТ нейронов выявлены, как отмечалось выше, клетки типа промежуточных нейронов, отвечающие на раздражение центральных ядер мозжечка. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Интересным является тот факт, что примерно на половине исследованных нПТ единиц, получающих афферентацию из ядер мозжечка, конвергируют также импульсы, поступающие через возвратные коллатерали аксонов нейронов ПТ. Следовательно, часть клеток сенсомоторной области коры мозга, представляющая собой воспринимающие и передаточные нейронные элементы, несущие импульсацию от мозжечка к проекционным нейронам ПТ, а возможно, и к другим проекционным единицам коры (нПТ), вместе с тем получает информацию о том, каков результат интеграции на эффекторных нейронах. Таким образом, кора мозга посредством механизма обратной связи контролирует мозжечковый приток возбудительной и тормозной природы.

Выводы

1. В острых опытах на ненаркотизированных, обездвиженных кошках исследованы эффекты раздражения центральных ядер мозжечка на нейроны сенсомоторной области коры мозга, не генерирующие антидромного спайкового потенциала при раздражении пирамидного тракта в пределах ножек мозга. Среди указанных непирамиднотрактовых единиц отдифференцированы элементы, отвечающие возбуждением или торможением при раздражении ПТ, клетки, проявляющие свойства промежуточных нейронов, а также кортико-рубральные нейроны.

2. Установлено, что раздражение всех ядер мозжечка оказывает однотипное, преимущественно облегчающее влияние на непирамиднотрактовые нейроны сенсомоторной области коры мозга. Выявлена конвергенция импульсов из пирамидного тракта и ядер мозжечка примерно на половине исследованных нейронов.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

Поступила 28/III 1972 г

Վ. Բ. ՖԱՆԱՐՋՅԱՆ, Ռ. Ի. ՊՈՂՈՍՅԱՆ, Վ. Հ. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

ՍԵՆՍՈՄՈՏՈՐ ԿԵՂԵՎԻ ՆԵՅՐՈՆՆԵՐԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅՈՒՆԸ ՈՒՂԵՂԻԿԻ ԵՎ ՊԻՐԱՄԻԴԱՅԻՆ ՏՐԱԿՏԻ ԳՐԳՌՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿ

Ամփոփում

Հետազոտվել է ուղեղիկի կենտրոնական կորիզների գրգռման ազդեցությունը ուղեղի կեղևի սենսոմոտոր շրջանի այն նեյրոնների վրա, որոն-

ցում՝ ուղեղի ոտիկների շրջանում տեղադրված պիրամիդային տրակտի գրգռման ժամանակ անտիդրոմ ապայկային պոտենցիալ չի առաջանում։ Ընշված ոչ-պիրամիդատրակտային բջիջների մեջ առանձնացվել են էլեմենտներ, որոնք պիրամիդային տրակտի գրգռմանը պատասխանում են դրդմամբ կամ արգելակմամբ։ Նրանք հանդես են բերում ինչպես միջանկյալ, այնպես էլ վորտիկոտուբրալ նեյրոնների հատկություններ։ Ցույց է տրվել ուղեղիկի բոլոր կորիզների գրգռման առավել դրդիչ ազդեցությունը ուղեղի կեղևի սենսոմոտոր շրջանի ոչ-պիրամիդատրակտային նեյրոնների վրա։ Հայտնաբերվել է պիրամիդային տրակտից և ուղեղիկի կորիզներից ծագող իմպուլսների կոնվերգենցիան հետադրվող նեյրոնների մոտավորապես կեսում։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Костюк П. Г.* Микроэлектродная техника. Киев, 1960.
2. *Погосян Р. И., Григорян В. Г., Фанарджян В. В.* Нейрофизиология, 1971, 3, стр. 22.
3. *Сторожук В. М.* Журнал высшей нервной деятельности, 1968, 18, стр. 681.
4. *Сторожук В. М.* Нейрофизиология, 1971, 3, стр. 123.
5. *Сторожук В. М.* Нейрофизиология, 1971, 3, 5, стр 465.
6. *Armstrong D. M.* J. Physiol. (London), 1965, 178, 37.
7. *Asanuma H., Brooks V. B.* Feder. Proc., 1963, 22, 456.
8. *Asanuma H., Brooks V. B.* Arch. Ital. Biol., 1965, 130, 220.
9. *Brooks V. B.* Feder. Proc., 1959, 18, 18.
10. *Brooks V. B., Asanuma H.* Arch. Ital. Biol., 1965a, 103, 247.
11. *Brooks V. B., Asanuma H.* Amer. J. Physiol., 1965b, 208, 674.
12. *Casey K. L., Towe A. L.* J. Physiol., 1961, 158, 399.
13. *Chang H. T.* J. Neurophysiol., 1955, 18, 5, 452.
14. *Cohen B., Houseplan E. M., Purpura D. P.* J. Comp. Neurol., 1958, 109, 233.
15. *Grampp W., Oscarsson O.* In: Structure and Functions of Inhibitory neural Mechanisms. Ed. by von Euler, Oxford, England and New-York: Pergamon Press. 1968.
16. *Henneman E., Cooke P. M., Snider R. S.* Res. Publ. Ass, Res. Nerv. Ment. Dis., 1952, 30, 317.
17. *Holubar J., Hanke B., Malik V.* Exper. Neurol., 1967, 19, 257.
18. *Holubar J., Hanke E., Malik V.* Kybernetica. Prague, 1967, 3, 502.
19. *Klee M. R., Lux H. D.* Arch. Psychiat. Ges. Neurol., 1962, 203, 667.
20. *Kubota K., Sakata H., Takahashi K., Uno M.* Proc. Japan. Acad., 1965, 41, 195.
21. *Kubota K., Takahashi K.* Proc. Japan. Acad., 1965, 41, 191.
22. *Li C.-L., Tew J. M.* Exper. Neurol., 1966, 14, 317.
23. *Phillips C. G.* Quart. J. of Exp. Physiol., 1956, 41, 58.
24. *Phillips C. G.* Quart. J. of Exper. Physiol., 1959, 44, 1.
25. *Snider R. S., Niemer W. T.* A stereotaxic atlas of the cat brain. Chicago, 1961.
26. *Stefanis C., Jasper H. H.* J. Neurophys., 1964, 27, 828.
27. *Stefanis C., Jasper H. H.* J. Neurophysiology, 1964, 27, 855.
28. *Stoupel N.* Contribution experimentale a l'etude des relation cerebello-cerebrales. Bruxell, 1962.
29. *Suzuki H., Tsukahara N.* Japan. J. Physiol., 1963, 15, 386.
30. *Takapashi K.* J. Neurophysiol., 1965, 28, 909.

31. *Takahashi K., Kubota K., Udo M.* J. Neurophys., 1967, 30, 22.
32. *Towe A. L., Patton H. D., Kennedy T. T.* Exp. Neurol., 1963, 8, 220.
33. *Tsukahara N., Brooks V. B.* Feder. Proc., 1967a, 26, 374.
34. *Tsukahara N., Brooks V. B.* In: Structure and Function of Inhibitory Mechanisms. Ed. by C. von Euler. London, Pergamon Press, 1967b, 333.
35. *Tsukahara N., Fuller D. R. G., Brooks V. B.* J. Neurophysiol., 1968, 31, 467.
36. *Yoshida M., Yajima K., Uno M.* Experientia, 1966, 22, 331.