

УДК 612.826

В. К. Березовский

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ХВОСТАТОГО ЯДРА КОШКИ НА ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ КОЖИ ЛАП И НЕСПЕЦИФИЧЕСКИХ ЯДЕР ТАЛАМУСА

Исследование активности отдельных нейронов в ответ на раздражение различных рецепторов помогает составить представление об участии структур мозга в процессах переработки поступающих к ним афферентных сигналов. Показано, что нейроны неостриатума, самого крупного подкоркового образования переднего мозга, отвечают на применение соматических, слуховых, зрительных и висцеральных раздражителей [4, 7, 15]. Конвергенция сигналов разной модальности к одним и тем же нейронам, а также отсутствие строгой топической организации по отношению к поступающей афферентной импульсации дает основание отнести неостриатум к интегративным образованиям переднего мозга [5, 6].

Известно, что в неостриатум афферентная импульсация может поступать через кору мозга, а также через таламические ядра и неспецифические структуры ствола [5, 7]. Среди ядер таламуса наиболее выраженные проекции в неостриатум образует срединный центр, однако есть данные, что и другие ядра также посылают свои аксоны в эту структуру [2, 13].

Мы исследовали реакции нейронов хвостатого ядра, возникающие в ответ на электрокожное раздражение, и предприняли попытку выявить особенности посылок к этой подкорковой структуре из различных ядер неспецифического таламуса.

Методика исследований

Опыты проведены на ненаркотизированных обездвиженных лиственном кошках массой 2,5—4,0 кг. Тиопенталовый наркоз (35 мг/кг) вводился на время, необходимое для операционной подготовки. В дальнейшем применяли местное обезболивание 0,5 % раствором новокаина. Потенциалы действия нейронов хвостатого ядра отводили внеклеточно с помощью вводимых транскортикально стеклянных микроэлектродов, заполненных раствором хлористого калия (2,5 моль/л). Сопротивление электрода было порядка 5—15 МОм. Референтный электрод в виде иглы располагался в мышцах головы.

Потенциалы нейронов регистрировались на фотопленке с экрана катодного осциллографа, либо записывались на магнитную ленту в виде стандартных импульсов. С помощью ЭВМ «Днепр» строились постстимуляционные гистограммы. Гистограммы фоновой активности (ФА) нейрона построены по сходному принципу относительно синхронимпульса, но в отсутствии стимула. Гистограммы ФА набирались в течение 2—3 мин.

Электрическое раздражение кожи производили одиночными прямоугольными стимулами (10—20 В, длительность 0,5—1,0 мс) через две серебряные пластинки, площадью около 0,7 см² каждая, фиксированные на тыльной и ладонной поверхности выстриженного дистального отдела передней лапы. Таламические ядра раздражали также одиночными стимулами (20 В, длительность 0,3 мс) с помощью биполярных никромовых электродов диаметром 110 мкм, зачищенных от изоляции у кончика. После окончания опыта мозг подвергался морфологическому исследованию. Локализацию мест отведения и стимуляции идентифицировали по атласу [10].

Результаты исследований

У ненаркотизированных обездвиженных кошек внеклеточного зарегистрирована активность 171 нейрона, расположенных на различной глубине в пределах головки хвостатого ядра. Наряду с нейронами, разряжающимися с частотой 1—10 в секунду, наблюдались нейроны с очень редкой ФА. Периоды молчания таких клеток достигали 40—60 с

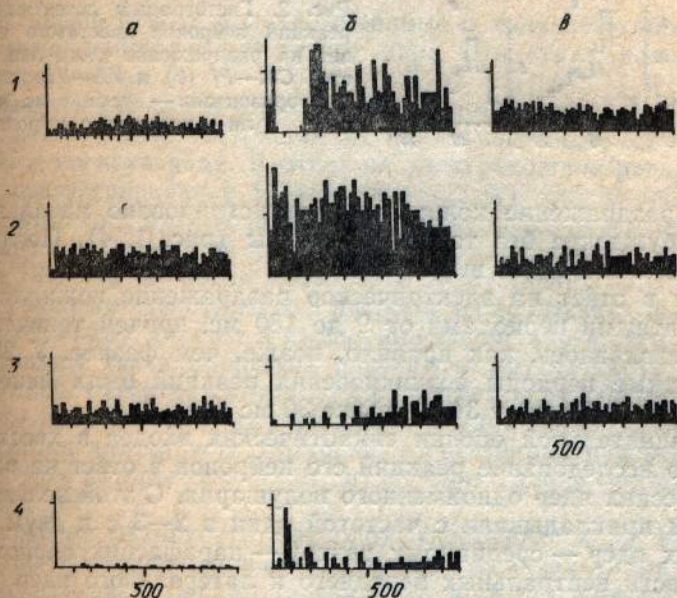


Рис. 1. Постстимуляционные гистограммы ответов различных нейронов хвостатого ядра на электрокожное раздражение.

а — фоновая активность до и в — после стимуляции; б — постстимуляционные гистограммы ответов на одиночные стимулы в 20 В, длительностью 1,0 мс, прикладываемые одновременно к обеим передним лапам. Момент раздражения — начало системы координат. Количество реализаций на 1—22, 2—21, 3—20, 4—23. Калибровка по вертикали — 0,5 (усредненное по всем реализациям количество разрядов нейрона в интервале времени, равном 20 мс — шагу гистограммы); по горизонтали — время в мс.

и более. В процессе исследования реакции нейрона частота ФА, как правило, повышалась, поэтому ее регистрировали до и после стимуляции.

У 118 нейронов проведена регистрация активности в ответ на одиночное электрическое раздражение кожи передних лап. Выраженные реакции на стимуляцию наблюдались у 44 из них (37 %). Стимулы наносились с частотой один в 6—7 с. Повышение этой частоты до одного стимула в секунду не приводило к изменению латентного периода или структуры ответа, а лишь уменьшало вероятность появления разрядов в реакции нейрона. Наиболее сложный тип ответа, состоявший из начального (или фазного) возбуждения, тормозной паузы и послеразряда, наблюдался у 12 нейронов (27 %). Продолжительность тормозной паузы составляла 100—150 мс, а послеразряд был представлен либо диффузной тонической реакцией (рис. 1, 1), либо в виде четких периодов повышения частоты разряда, что на постстимуляционной гистограмме выглядело как отдельные моды, следующие с частотой около 10 в секунду. У 14 нейронов (32 %) повышение частоты ФА происходило, преимущественно, по типу тонического возбуждения различной продолжительности (рис. 1, 2). Сравнение ФА нейрона после стимуляции с

вызванной активностью на раздражение кожи лап (рис. 1, б, в—1, 2) позволяет утверждать, что изменения частоты разрядов нейронов обусловлены действием стимула, а не какими-либо случайными причинами, например, механическим повреждением клетки. У трех нейронов (7 %) наблюдалось начальное торможение ФА. Длительность периода подавления доходила при этом до 500 мс (рис. 1, з). У 15 нейронов (34 %)

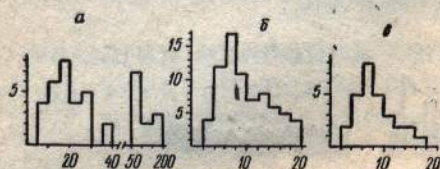


Рис. 2. Гистограммы латентных периодов реакций нейронов хвостатого ядра в ответ на раздражение кожи лап (а), областей *CM—Pf* (б) и *VA—VL* таламуса (в). На горизонтали — время в мс, на вертикали — количество нейронов.

в ответ на раздражение кожи лап зарегистрировано начальное (или фазное) возбуждение без тормозной паузы (рис. 1, 4). Последующие фазы реакции были слабо выражены.

Реакции в ответ на электрическое раздражение кожи лап возникали с латентными периодами от 9 до 180 мс, причем тоническое возбуждение развивалось, как правило, позже, чем фазное. У 25 % нейронов латентные периоды возникновения реакций были менее 15 мс, у 41 % — от 15 до 30 мс, у 34 % свыше 30 мс (рис. 2, а).

Для сравнительной оценки синаптических входов в хвостатое ядро проведено исследование реакций его нейронов в ответ на раздражение таламических ядер одноименного полушария. С этой целью одиночные стимулы прикладывали с частотой один в 2—3 с к двум группам таламических ядер — срединному центру — парафасцикулярному комплексу и области вентральных переднего и латерального ядер (*CM—Pf* и *VA—VL*). На такую стимуляцию, соответственно, отвечали 81 из 97 (83 %) и 45 из 62 (73 %) нейронов. Латентные периоды ответов нейронов хвостатого ядра на раздражение этих ядер были примерно одинаковы (рис. 2, б, в). Около половины нейронов отвечали с латентными периодами от 6 до 10 мс.

Количественное распределение нейронов хвостатого ядра в зависимости от типа ответа на стимуляцию областей таламуса

Тип ответа	Стимулируемые ядра	
	<i>CM—Pf</i>	<i>VA—VL</i>
Начальное возбуждение, тормозная пауза и послеразряд	28/58 (48 %)	16/33 (49 %)
Тоническое возбуждение	4/58 (7 %)	2/33 (6 %)
Начальное возбуждение	20/58 (34 %)	3/33 (9 %)
Начальное торможение	6/81 (7 %)	12/45 (27 %)

В числителе — количество отвечавших нейронов, в знаменателе — общее число исследованных нейронов в данной группе, в скобках — относительное количество отвечавших нейронов, в %.

При стимуляции таламических ядер также возникала сложная последовательность разрядов нейронов хвостатого ядра, как и при электрокожном раздражении, но выделенные по постстимуляционным гистограммам типы ответов при этом проявлялись в других соотношениях

(см. рис. 1 и таблицу). 27 % нейронов хвостатого ядра отвечали на раздражение области $VA-VL$ начальным торможением ФА, тогда как раздражение $CM-Pf$ лишь у 7 % нейронов вызывало такую реакцию, а начальное возбуждение при этом наблюдалось чаще, чем при стимуляции области $VA-VL$ таламуса.

Обсуждение результатов исследований

В настоящей работе получены данные о количественном распределении ответов нейронов хвостатого ядра при стимуляции различных афферентных входов.

Из выделенных типов ответов наибольший интерес, на наш взгляд, представляет реакция, состоящая из начального возбуждения, тормозной паузы и послеразряда. В ответ на электрокожное раздражение такой тип зарегистрирован у 12 нейронов (27 %). Эта сложная реакция не только отражает приход импульсации с периферии к нейрону хвостатого ядра, но и указывает на подавление возбудимости этого нейрона в течение 100—150 мс после начального возбуждения. Физиологическое значение изменения возбудимости нейрона после прихода импульса с периферии, возможно, состоит в выделении пришедшего сигнала. Нейронные механизмы таких процессов изучены в других структурах мозга. Так, например, тормозная пауза вслед за ответом релейного таламо-кортикального нейрона на периферическое раздражение возникает вследствие развития длительного тормозящего постсинаптического потенциала. По мнению авторов, в данном случае торможение протекает по типу возвратного [8].

Торможение активности нейронов хвостатого ядра вслед за начальным возбуждением в наших опытах отмечалось не только при электрокожном раздражении конечностей, но и при прямой стимуляции таламических ядер. По данным других авторов [3], сходный характер ответа регистрировался в нейронах хвостатого ядра при раздражении близко расположенных участков того же ядра. В условиях внутриклеточного отведения наиболее характерной реакцией нейронов хвостатого ядра на стимуляцию таламуса была последовательность возбуждающего и тормозящего постсинаптических потенциалов [9].

При изучении реакций нейронов хвостатого ядра на раздражение различных таламических ядер выявлено относительное преобладание начальных тормозных ответов при раздражении области $VA-VL$ и начальных возбудительных — при стимуляции области $CM-Pf$ таламуса.

Известно, что прямые проекции неспецифического отдела таламуса в хвостатое ядро образуют не только ядра интраламинарной группы. С помощью различных морфологических методик показаны также связи, идущие к хвостатому ядру от вентрального переднего ядра [1, 2, 13, 14]. Установлено, что разрушение области $VA-VL$ приводит к увеличению средних межимпульсных интервалов между спонтанными разрядами нейронов хвостатого ядра, тогда как разрушение $CM-Pf$ не влияет на среднюю величину этих интервалов [11]. Низкочастотная стимуляция вентрального переднего (VA) и срединного центра (CM) приводит к высвобождению в хвостатом ядре различных по своей природе нейромедиаторов [12].

Таким образом, полученные в настоящей работе данные показали, что сложная реакция с начальным возбуждением и последующим торможением ФА нейронов хвостатого ядра развивается после раздражения как периферических, так и центральных входов. Раздражение различных областей таламуса по-разному влияет на активность нейронов

хвостатого ядра. Относительное преобладание тормозящих влияний со стороны ядер *VA—VL* и возбуждающих — со стороны ядер *CM—Pf* позволяет предположить различное функциональное значение входов к нейронам хвостатого ядра из этих двух областей таламуса.

V. K. Berezovsky

CAUDATE NUCLEUS NEURONAL RESPONSES TO THE ELECTRICAL STIMULATION OF THE PAW SKIN AND NONSPECIFIC THALAMIC NUCLEI

Summary

Cellular activity of the caudate nucleus was studied in the unanesthetized immobilized cats. Responses to the electrical cutaneous stimulation were registered in 44 (37 %) of 118 neurons. 12 units had a complex response consisting of the initial excitation followed by an inhibitory pause and afterdischarge. It is shown that the initial inhibitory responses more frequently occur during the rostral ventral thalamic nuclei stimulation, while the initial excitatory patterns are usual when stimulating the thalamic centre median nucleus. The probable existence of the functional different afferent inputs to the caudate from the nonspecific thalamic nuclei is assumed.

Department of Subcortical Structures Physiology,
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy
of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Список литературы

1. Березовский В. К., Черкес В. А., Олешко Н. Н., Майский В. А. Афферентные связи хвостатого ядра кошки, исследованные с помощью метода ретроградного аксонного транспорта. — *Нейрофизиология*, 1980, 12, № 2, с. 146—154.
2. Горбачевская А. И. Взаимные проекции различных отделов хвостатого ядра и некоторых ядер зрительного бугра. — В кн.: *Стриопаллидарная система*. Л., 1973, с. 111—118.
3. Груздев Г. М., Зеленская В. С. Реакции нейронов хвостатого ядра на его прямую стимуляцию. — *Нейрофизиология*, 1976, 8, № 5, с. 497—506.
4. Лобанова Л. В., Смирнов С. И. Отражение висцеральной сигнализации в импульсной активности хвостатого ядра. — *Физиол. журн. СССР*, 1976, 62, № 2, с. 189—195.
5. Толкунов Б. Ф. Стриатум и сенсорная специализация нейронной сети. Л.: Наука, 1978. 176 с.
6. Черкес В. А. Морфо-функциональные особенности структур переднего мозга в свете изучения памяти. — *Гагские беседы*, 1979, т. 7, с. 518—532.
7. *Albe-Fessard D., Rocha-Miranda C., Oswaldo-Cruz E.* Activités évoquées dans le noyau caudé du chat en réponse à des types d'afférences. II Etude microphysiologique. — *Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol.*, 1960, 12, N 3, p. 649—661.
8. *Andersen P., Andersson S. A.* Physiological basis of the alpha-rhythm. New York: Appleton-Centry-Crofts, 1968. 235 p.
9. *Buchwald N. A., Price D. D., Vernon L., Hull C. D.* Caudate intracellular response to thalamic and cortical inputs. — *Exptl. Neurol.*, 1973, 38, N 2, p. 311—323.
10. *Jasper H. H., Ajmone-Marsan C.* A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. Ottawa: Nat. res. council Can. 1954. 90 p.
11. *Levine M. S., Hull C. D., Buchwald N. A., Garcia-Rill E., Heller A., Erinoff L.* The spontaneous firing patterns of forebrain neurons. III. Prevention of induced asymmetries in caudate neuronal firing rates by unilateral thalamic lesions. — *Brain Res.*, 1977, 131, N 2, p. 215—225.
12. *McLennan H.* The release of acetylcholine and of 3-hydroxytyramine from the caudate nucleus. — *J. Physiol.*, 1964, 174, N 1, p. 152—161.
13. *Royce G. J.* Cells of origin of subcortical afferents to the caudate nucleus: a horseradish peroxidase study in the cat. — *Brain Res.*, 1978, 153, N 3, p. 465—475.
14. *Scheibel M. E., Scheibel A. B.* The organization of the ventral anterior nucleus of the thalamus. A Golgi study. — *Brain Res.*, 1966, 1, N 3, p. 250—268.
15. *Sedgwick E. M., Williams T. D.* The response of single units in the caudate nucleus to peripheral stimulation. — *J. Physiol.*, 1967, 189, N 2, p. 281—298.

Отдел физиологии подкорковых структур
Института физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
4.VI 1980 г.