

УДК 612.822:612.827:612.826

Н. В. Братусь, В. М. Мороз

КОНВЕРГЕНЦИЯ ИМПУЛЬСОВ НА НЕЙРОНАХ КОРЫ МОЗЖЕЧКА ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ БАЗАЛЬНЫХ ГАНГЛИЕВ

При характеристике надсегментарных центров вопрос о взаимодействии между ними как неперменном условии реализации принципа системности в целостном организме в процессе выполнения любой рефлекторной реакции любого поведенческого акта привлекает внимание и требует дальнейшего изучения.

Мы исследовали влияние стриатума на нейроны (Н) коры мозжечка. Оба этих отдела причастны к настройке и регулированию движений, в частности их инициации [11, 13, 14, 19, 20]. В нашей предыдущей работе [1] была представлена характеристика импульсных реакций (ИР) нейронов коры мозжечка при раздражении хвостатого ядра (ХЯ), бледного шара (БШ), черной субстанции (ЧС). Для более полного представления о месте и значении каждого из ядер стриопаллидарной системы и взаимоотношениях между ними в установлении связей с мозжечком были выполнены эксперименты с оценкой конвергенции. Для этого регистрировали ИР одного и того же Н коры мозжечка при раздражении ХЯ, БШ, ограда (Ог), скорлупы (Ск), а также ЧС.

Методика исследований

Опыты проведены на кошках в условиях хлоралозо-нембуталового наркоза. Регистрацию импульсных реакций нейронов коры мозжечка в простой дольке и парамедиальных долях осуществляли внеклеточно с помощью стеклянных микроэлектродов, заполненных 3 М раствором KCl с диаметром кончика 1—3 мкм. Отведение производили с помощью осциллографа С1-18 с усилителем УБП-02 на входе. Клетки Пуркинье идентифицировали электрофизиологически [15, 16]. Расчеты координат для введения раздражающих электродов производили по атласу Джаспера и Аймон-Марсана [17]. Применяли прямоугольные электрические стимулы длительностью 0,1—0,3 мс, одиночные или парные силой, равной двум порогам.

Результаты исследований

Зарегистрирована импульсная активность 91 Н коры мозжечка. Из них реагирующими (как фазно, так и тонически) оказалось 53 (58,3 %). Распределение Н по вариантам избранных раздражений представлено в табл. 1. О количестве реагирующих Н на каждое раздражение с учетом для фазных реакций клеток Пуркинье (КП) латентного периода (ЛП) и способа активирования можно судить по табл. 2.

Как видно из таблиц, один и тот же Н коры мозжечка может реагировать на раздражение нескольких ядер, что свидетельствует о высокой степени конвергенции. Вместе с тем по отношению к разным ядрам она неодинакова. Если оценивать удельный вес реагирующих Н коры мозжечка по отношению к общему числу зарегистрированных при раздражении каждого из ядер, то порядок распределения их будет следующим: ХЯ, БШ, Ск, Ог, ЧС. Если же учитывать процентное отношение Н, реагирующих по фазному типу в сравнении с общим количеством реагирующих при раздражении тех же ядер, то распределение изменится, так что первым окажется ЧС, затем БШ, Ог; ХЯ и Ск вслед за ними займут равное положение. Последний принцип помогает определить значение функционально и структурно организованных связей с корой мозжечка для каждого ядра. Тонические же реакции осуществ-

входят за счет вовлечения в активность дополнительных структур и связей. Этим объясняется нерегулярность и электрографическая изменчивость таких реакций. Вероятно, ХЯ в большей мере располагает влияниями на такие связи.

Таблица 1

Характеристика ответоспособности нейронов коры мозжечка при раздражении ядер и нервов

Раздражаемые структуры	Зарегистрировано нейронов	Из них отвечающих на раздражения						
		ХЯ	БШ	ЧС	Ск	Ог	БН	ПН
ХЯ, БШ, ЧС, Ск, Ог,								
БН, ПН	11	6	5	5	4	3	4	4
ХЯ, БШ, ЧС	19	10	8	5				
ХЯ, ЧС, Ск, Ог	7	5		1	3	3		
ХЯ, БН, ПН	6	4					2	3
ЧС, БН, ПН	6			1			4	3
БШ, Ск, Ог, БН	4		4		2	2	1	

Таблица 2

Характеристика реакций нейронов коры мозжечка при раздражении ядер и нервов

Раздражаемая структура	Количество нейронов на которых испытано раздражение	Реагирующих нейронов								
		Всего		По тоническому типу		По фазному типу				
		количество	%	количество	%	количество	%	ЛП, $M \pm m$ (мин—макс)	комплексный разряд	простой разряд
ХЯ	43	25	58	14	56	11	44	$9,7 \pm 1,38$ (5—18)	6	5
БШ	34	17	50	8	47	9	53	$9,0 \pm 1,8$ (5—20)	6	3
ЧС	43	12	28	3	25	9	75	$7,5 \pm 1,34$ (5—10)	7	2
Ск	22	9	41	5	56	4	44	$10,3 \pm 3,2$ (5—15)	2	2
Ог	22	8	36,3	4	50	4	50	$8,9 \pm 3,4$ (5—18)	2	2
БН	23	13	56,5	7	54	6	46	$17,0 \pm 2,1$ (12—24)	2	4
ПН	22	11	50	6	55	5	45	$19,9 \pm 3,8$ (11—28)	1	4

Среди других показателей, отличающих ответоспособность Н коры мозжечка при раздражении отдельных ядер, имеет место разная интенсивность реакций, даже при электрографической их однотипности (рис. 1). В их числе количество компонентов «оп»-эффекта, наличие и продолжительность тормозной паузы, а также посттормозной активации, способность к повторному воспроизведению реакций.

Выраженность комплексного разряда была, как правило, наибольшей при раздражении ЧС. На рис. 1 видно, что в составе реакции Н при раздражении ЧС вслед за спайком возникает три низковольтных высокочастотных компонента, а при раздражении БШ — только один. Как известно [15], низковольтные компоненты комплексного разряда связаны с дендритной активностью КП. Следовательно, по этому показателю интенсивность влияния ЧС на дендриты КП является наибольшей. В реакциях при раздражении Ог дендритная активность КП могла

предшествовать спайковому разряду и в соответствии с данными Никольсона и Ллинаса [21] быть источником такового. Это можно расценить как показатель первостепенности влияний, исходящих от Ог на дендриты КП, при этом от других ядер первичным является воздействие по входу лазающих волокон на сомю этих клеток.

Способность к ритмическому воспроизведению реакций при раздражении БШ и ЧС у одного и того же Н была выше, чем при раздра-

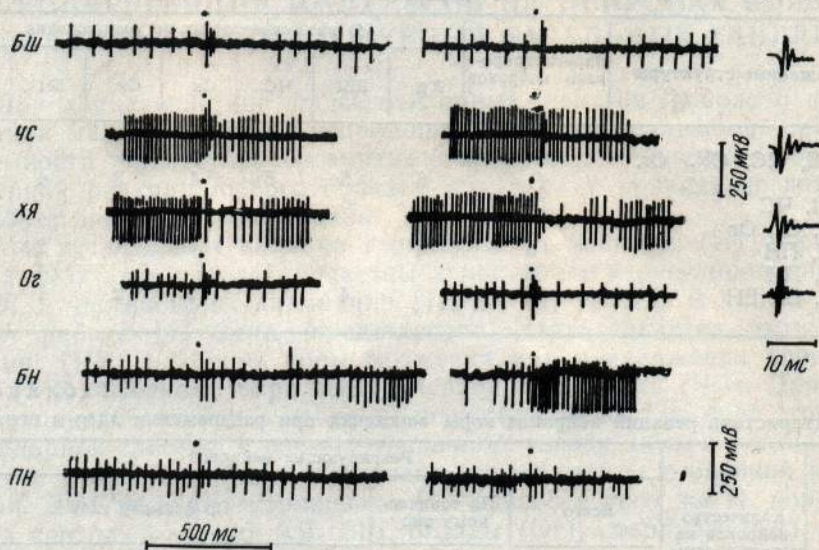


Рис. 1. Внеклеточно зарегистрированные реакции клеток Пуркинье коры мозжечка при раздражении бледного шара (БШ), черной субстанции (ЧС), хвостатого ядра (ХЯ), ограда (Ог), а также блуждающего (БН) и плечевого (ПН) нервов.

Отметка раздражения — точки сверху.

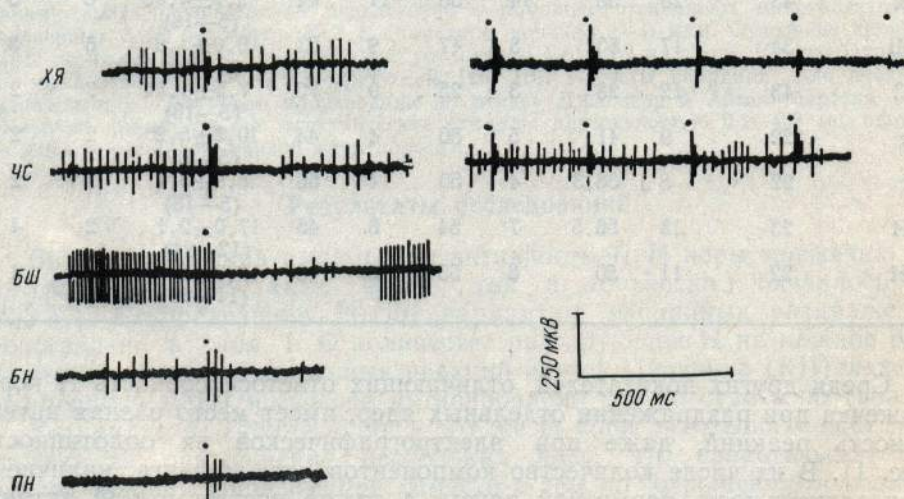


Рис. 2. Импульсные реакции нейронов коры мозжечка при одиночных и ритмических раздражениях.

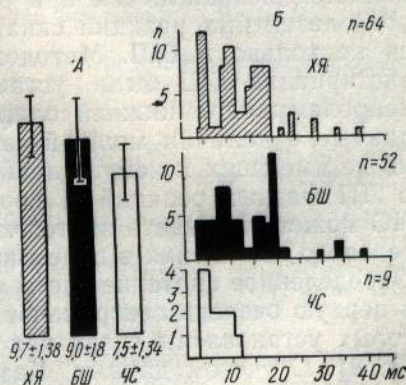
Обозначения см. рис. 1.

жении ХЯ. По реакциям Н, представленным на рис. 2, при раздражении ЧС видно стабильное воспроизведение ритма 4/с; при раздражении с такой частотой ХЯ ответы утрачивают регулярность. Это может свидетельствовать в пользу неодинакового количества синаптических перерывов в составе связей мозжечка с разными ядрами, либо разного отношения этих связей и тормозящим интернейронам коры мозжечка.

Что касается продолжительности послеразрядовой тормозной паузы, то закономерности в зависимости от раздражаемого ядра не выявлено. Непостоянство этой величины объясняют рядом причин, в том числе изменениями ритма разрядов клеток зернистого слоя (главного источника возбуждения в коре мозжечка), а также состоянием тормозящих интернейронов [10].

По такому показателю, как электрографическое выражение реакции за счет афферентного выхода, активирующего КП, раздражаемые ядра следует разделить на две группы. При раздражении ЧС, БШ, ХЯ преобладающим типом фазных реакций являлись комплексные разряды, связанные с активированием КП по входу, образованному лазащими волокнами (рис. 1, 2). Реакции простыми разрядами, отражающие поступление импульсов по входу, образован-

Рис. 3. Латентные периоды реакций нейронов коры мозжечка при раздражении ХЯ, БШ, ЧС. А — усредненные данные продолжительности ЛП, Б — гистограммы распределения ЛП.



ному мшистыми волокнами, составляли при раздражении ЧС 22, БШ—33, ХЯ—45 %. При стимуляции Ог и Ск предпочтения какому-либо из афферентных входов не выявлено.

При электрографической однотипности ИР КП на раздражения ХЯ, БШ, ЧС следует полагать, что идущие от них связи конвергируют в основном прецеребеллярно: при реакциях комплексными разрядами — на Н ядер нижней оливы. Дальнейший путь к коре мозжечка является общим, с учетом представления, что к каждой КП может подходить только одно лазащее волокно [22]. Конвергенция афферентов на уровне КП имеет место, когда реакции на раздражение указанных ядер реализуются через разные афферентные входы и проявляются у одной и той же единицы простым и комплексным разрядами.

Другим показателем может быть разная очередность возникновения в составе комплексного разряда высокочастотного спайка и низкочастотных высокочастотных осцилляций как отражение аксосоматической аксодендритной связи лазащего волокна с одной и той же КП, что иллюстрировалось выше (рис. 1). Тем самым подтверждается возможность синаптических окончаний нескольких лазащих волокон на одной КП [12]. Как видно, раздражение блуждающего нерва у той же КП вызывало ответ простыми спайками. Это отражает активацию еще одного синапса той же КП с участием входа, образованного мшистыми волокнами. При том, что раздражение нервов могло вызывать как простые, так и комплексные вызванные разряды, первые возникали чаще, чем при раздражении ядер, и особенно в результате раздражения блуждающего нерва (рис. 1, 2).

О взаимоотношениях между ХЯ, ЧС, БШ на пути к ядру нижней оливы как основному переключающему прецеребеллярному ядру для них позволяет судить сопоставление ЛП реакций Н коры мозжечка при раздражении этих ядер (рис. 3). Самым коротким ЛП является при раздражении ЧС. Исходя из этого можно допустить, что ЧС является одним из реле от ХЯ к мозжечку, а может быть и от БШ [18]. Разница в ЛП соответствует продолжительности одной синаптической задержки. Тем не менее она не является высоко вероятной ($p > 0,05$).

Роль БШ в передаче каудатных импульсов на пути к коре мозжечка также правомочна, во всяком случае, для части Н, поскольку ЛП

реакций Н при раздражении и этого ядра мог быть короче, чем при раздражении ХЯ. Это согласуется с представлениями о роли паллидума как релейного «неспецифического звена» по отношению к неостриатуму, которое обеспечивает прохождение импульсов в двух направлениях — не только в восходящем к таламо-кортикальному уровню, но и в нисходящем, к стволу [9]. Однако из сопоставления гистограмм ЛП реакций Н коры мозжечка при раздражении ХЯ и БШ видно, что удельный вес Н, реагирующих на раздражение БШ с коротким ЛП, является меньшим, чем при раздражении ХЯ. Следовательно, для коротколатентных реакций синаптические перерывы могут осуществляться не только в БШ. Методом экспериментальной дегенерации после экстирпации БШ были установлены моносинаптические связи его с нейронами ядра нижней оливы [3]. Необходимо, однако, учитывать данные о наличии мощной сети волокон, следующих через паллидум, но не имеющих к нему отношения [5]. Низкая достоверность различий в ЛП фазных реакций Н коры мозжечка при раздражении ХЯ, БШ, ЧС может указывать на то, что ни БШ, ни ЧС не занимают исключительного положения в переключении связей на пути от ХЯ к мозжечку. Определенное значение здесь могут иметь ядра таламуса, по-видимому, в первую очередь вентральное латеральное и неспецифические, для которых установлены связи как со стриатумом [2, 6], так и мозжечком [7, 8]. С учетом данных Казакова и Долгополова [4], определенное значение должны иметь и ядра ствола.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о наличии тесных функциональных связей мозжечка с базальными ганглиями, а также о конвергенции влияний последних как на нейронах коры мозжечка, так и на пути к нему.

Учитывая роль мозжечка и базальных ядер в регуляции движений, установленные связи между ними могут иметь существенное значение в плане согласованного участия этих структур в моделировании движений.

N. V. Bratus, V. M. Moroz

IMPULSE CONVERGENCE ON CEREBELLAR CORTEX NEURONS UNDER STIMULATION OF BASAL GANGLIA

Summary

Extracellular neuron reactions of the cerebellar cortex under stimulation of the striopallidal nuclei complex (n. caudatus, globus pallidus, claustrum, putamen) as well as substantia nigra have been investigated on cats under chloralose-nembutal narcosis. Judging by the latent period of the reactions, all of them are polysynaptic, arising in the same cerebellar cortex zones (l. simplex, tuber vermis, l.1. paramediani). Response of the same neurons under stimulation of different nuclei is an indication of convergence occurring both precerebellarly and on the cerebellar cortex neurons.

Список литературы

1. Братусь Н. В., Мороз В. М. Реакции нейронов коры мозжечка кошки при раздражении хвостатого ядра, бледного шара и черной субстанции. — *Нейрофизиология*, 1978, 10, № 4, с. 375—384.
2. Гусельников В. И., Изнак А. Ф., Мухаметов Л. М. Колебания мембранного потенциала клеток хвостатого ядра и таламуса крысы на фоне барбитуровых веретен. — *Физиол. журн. СССР*, 1973, 59, № 6, с. 875—881.
3. Дзугаева С. Б., Сорокин В. А. Стрио-паллидо-рубро-оливарные пути у кошки и человека. — В кн.: *Функционально-структурные основы системной деятельности и механизмы пластичности мозга*. М., 1976, вып. 4, с. 311—321.
4. Казаков В. Н., Долгополов А. И. Кортикофугальные влияния на активность варолиевого моста. — *Нейрофизиология*, 1980, 12, № 4, с. 358—367.
5. Коротченко В. В. Особенности миелино- и цитоархитектоники паллидума кошки. — *Нейрофизиология*, 1979, 11, № 4, с. 321—328.
6. Олешко Н. Н., Березовский В. К. Роль хвостатого ядра в развитии вызванной синхронизированной активности. — *Нейрофизиология*, 1977, 9, № 3, с. 253—262.

7. Соловйова Л. О. Электричні реакції кори мозочка при подразненні різних груп ядер таламуса. — Фізіол. журн., 1976, 22, № 6, с. 828—829.
8. Соловйова Л. О. Электричні реакції кори мозочка при подразненні вентролатерального ядра таламуса. — Фізіол. журн., 1975, 21, № 3, с. 343—350.
9. Черкес В. А., Олешко Н. Н., Луханина Е. П. и др. Физиологическая роль отдельных ядер базальных ганглиев. — В кн.: Тез. докл. 13 съезда Всесоюз. физиол. о-ва им. И. П. Павлова, посвящ. 150-летию со дня рождения И. М. Сеченова. Л., 1979, т. 2, с. 70—71.
10. Bell C. C., Grimm R. J. Discharge properties of Purkinje cell receptor on single and double microelectrodes. — J. Neurophysiol., 1969, 32, N 6, p. 1044—1055.
11. Brooks V. B. Some examples of programmed limb movements. — Brain Res., 1974, 71, N 2, p. 299—309.
12. Curtis S., Bell C. C., Tadashi Kawasaki. Relations among climbing fiber responses of nearly Purkinje cells. — J. Neurophysiol., 1972, 35, N 1, p. 155—169.
13. DeLong M. R. Activity of basal ganglia neurons during movements. — Brain Res., 1972, 40, N 1, p. 127—135.
14. Dolbakyan E. E., Hernandez-Mesa N., Bures L. Skilled forelimb movements and unit activity in motor cortex and caudate nucleus in rats. — Neuroscience, 1977, 2, N 1, p. 73—80.
15. Eccles J. C., Ito M., Szentagothai J. The cerebellum as a neuronal machine. — Berlin etc. 1967.—355 p.
16. Ferin M., Grigorian R. A., Strata P. Effetti di stimolazioni vestibolari sull'attività delle cellule di Purkinje del cervelletto di gatto. — Arch. Fisiol., 1970, 68, N 1, p. 50—61.
17. Jasper H., Ajmon-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. — Nat. Res. Council of Canada, Ottawa, 1954.—79 p.
18. Ganzales-Vegas Y., Pardey B. A. Presynaptic action of dopamine on globus pallidus afferents to substantia nigra in the rat. — Neurosci. Lett., 1979, 14, N 1, p. 77—85.
19. Hernandez-Mesa N., Bures J. Skilled forelimb movements and unit activity of cerebellar cortex and dentate nucleus in rats. — Physiol. Bohemosl., 1978, 27, N 3, p. 199—208.
20. Kornhuber H. H. Cerebral cortex, cerebellum and basal ganglia: an introduction to their motor functions. — In: The Neurosciences; Third study program. Cambridge, 1974, p. 267—280.
21. Nicholson C., Llinas R. Field potentials in the alligator cerebellum and theory of their Relationship to Purkinje cell dendritic spikes. — J. Neurophysiol., 1974, 34, N 4, p. 509—527.
22. Oscarsson O., Uddenberg N. Some topic termination of spinocerebellar path. — Brain Res., 1966, 3, N 2, p. 204—207.

Кафедра нормальной физиологии
Винницкого медицинского института

Поступила в редакцию
25.V 1981 г.