

УДК 612.826:612.822

В. А. Черкес, Г. М. Груздев, А. Н. Литвинова,
Е. П. Луханина, Р. Р. Великая

ВЫЗВАННАЯ НЕЙРОННАЯ АКТИВНОСТЬ НЕОСТРИАТУМА КОШКИ ПОСЛЕ РАЗРУШЕНИЯ АФФЕРЕНТНЫХ ПУТЕЙ ПРОВЕДЕНИЯ ЗВУКОВОГО СИГНАЛА

Непроекционные или полимодальные неспецифические структуры переднего мозга млекопитающих, к которым относятся, в частности, стриатум, рассматриваются как один из уровней переработки поступающей извне информации. Афферентный поток импульсов, идущий от экстерорецепторов, прежде чем активировать стриатум, переключается через ряд анатомических звеньев — средний мозг, таламус, ассоциативные и проекционные зоны коры. Подавляющее большинство морфологических [5, 8, 10, 13, 15] и физиологических исследований [6, 11, 14] посвящены изучению прямых, моносинаптических путей от указанных структур к стриатным ядрам. Однако при оценке бесконечно сложных операций, которые производит головной мозг, необходимо учитывать не только влияния, передающиеся по прямым связям, но и полисинаптическую связь с особенностями кодирования на разных иерархически организованных уровнях.

Мы исследовали реакции нейронов хвостатого ядра на звуковые сигналы до и после выключения разных уровней слуховой проекционной системы и некоторых неспецифических структур промежуточного мозга. Подобных исследований в литературе нет.

Методика исследований

Хронические опыты проведены на десяти бодрствующих взрослых кошках-самцах с фиксированной в стереотаксическом приборе головой. Во время предварительной операции животным под нембуталовым наркозом (40 мг/кг внутривенно) производили живление в кости черепа двух полых втулок, расположенных над трепанационными отверстиями в местах проекции хвостатых ядер. Каждую кошку использовали в опытах от одного до двух месяцев.

Для внеклеточной регистрации нейронной активности применяли стеклянные микроэлектроды сопротивлением 5—20 МОм, заполненные 2М раствором цитрата калия. Импульсную активность после усиления и преобразования в стандартные сигналы записывали на магнитную ленту. Статистический анализ активности осуществляли с помощью ЭВМ. Параллельно производили фоторегистрацию активности отдельных нейронов в нативном виде. Звуковым раздражителем служили щелчки частотой 0,3—0,8 Гц и силой 60 дБ над порогом слышимости человека. Для регистрации вызванных потенциалов в слуховую область коры живили металлические электроды в среднюю эктосильвию извилину в области А1.

Глубинные структуры головного мозга разрушали электролитически. Постоянный ток силой 5 мА пропускали через платиновый электрод, толщиной 0,3 мм, изолированный по всей длине, кроме кончика в 1—1,5 мм. Для максимального разрушения коленчатого тела или бугорков четверохолмия электрод вводили последовательно в 5—7 участков указанных структур с экспозицией 30 с в каждом участке по ориентирам атласа Джаспера и Аймон-Марсана.

Результаты исследований

Исследовано 393 нейрона головки и тела хвостатого ядра, из которых 140 у интактных животных и 253 после операции разрушения мозговых структур.

Ответы нейронов хвостатого ядра после выключения медиального коленчатого тела и неспецифических структур. Опыты проведены на четырех кошках. Зарегистрированы ответы 218 нейронов хвостатого ядра

ра на предъявление разрушения в области. По ПСТ процент нейронного числа исследуемого.

Анализ ПСТ коагуляции по очагам охватывал

Рис. 1. Изменения возбудительных хвостатого ядра после разрушения структур: супрагипоталамической и ретикулярной формации центрального мозга.

А — схемы фронтальных (слева и справа) коленчатого тела и супрагипоталамической структуры разрушения. Слева — уровни разрушения. Правое количество фоновых реакций нейронов хвостатого ядра до разрушения.

мелко- и крупноструктуры, нейронные реакции



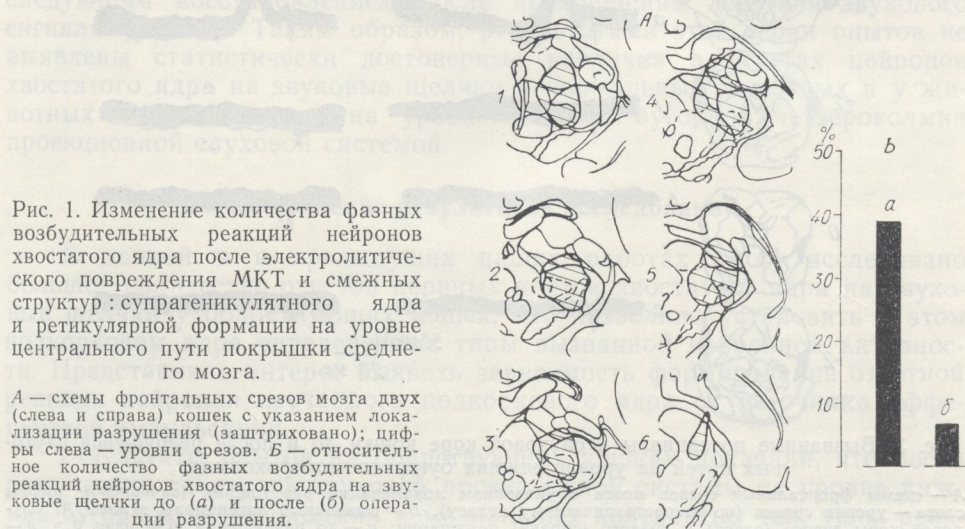
Рис. 2. Вызванная нейронная активность

А — вызванные потенциалы в левом полушарии.

тех случаях, тела, некротизации с вовлечением коленчатого тела при прохождении нервных импульсов. Процент нейронной активации (вызванной) в качестве критерия. 7—8 сут наблюдения. Ответы на звуковые раздражители.

ра на предъявление звуковых щелчков: 90 нейронов до операции разрушения в области медиальных коленчатых тел и 128 после разрушения. По ПСТ гистограммам у одного и того же животного сравнивали процент нейронов, реагирующих фазной активацией, относительно общего числа исследованных нейронов до и после операции.

Анализ ПСТ гистограмм и фронтальных срезов мозга с очагами коагуляции показал следующее. В тех случаях, когда некротический очаг охватывал значительную часть медиального коленчатого тела,



мелко- и крупноклеточную его часть, но не затрагивал прилежащие структуры, не наблюдалось существенных изменений фазных возбудительных реакций нейронов хвостатого ядра. Изменения отмечались в

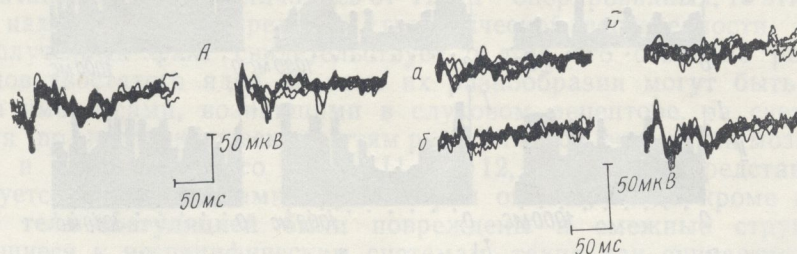


Рис. 2. Вызванные потенциалы в слуховой коре кошки до и после разрушения области медиального коленчатого тела.

А — вызванные потенциалы в средней эктосильвиевой извилине левого (справа) и правого (слева) полушария до разрушения. Б — после разрушения в первый (а) и на восьмой (б) день.

тех случаях, когда, наряду с повреждением медиального коленчатого тела, некротический очаг распространялся в дорсо-каудальном направлении с вовлечением смежных неспецифических структур — супрагеникулятного ядра и ретикулярной формации среднего мозга в области прохождения центрального тегментального пути (рис. 1, А). Отмеченные изменения состояли в том, что в хвостатом ядре резко уменьшался процент нейронов, реагирующих на звуковой раздражитель фазической активацией (рис. 1, Б).

Вызванные потенциалы (ВП) регистрировались в слуховой коре в качестве контроля выключения коленчатого тела (рис. 2). В первые 7—8 сут наблюдалось резкое уменьшение ВП, которые в последующие дни могли восстанавливаться частично или полностью.

Ответы нейронов хвостатого ядра после выключения нижних бу- горков четверохолмия. Электролитическое разрушение слуховых путей на

уровне нижних бугорков четверохолмия обеспечивало более полный перерыв передачи импульсации к исследуемому ядру по сравнению с предыдущей серией опытов. Морфологические исследования мозга показали, что латеральная петля и ножки нижних бугорков четверохолмия были разрушены полностью с обеих сторон; сохраненными оказа-

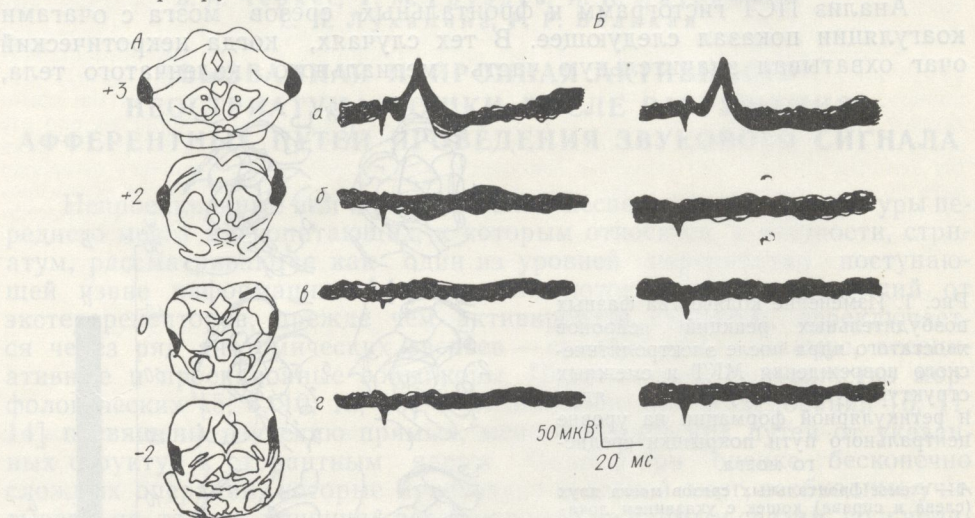


Рис. 3. Вызванные потенциалы в слуховой коре кошки до и после разрушения слуховых путей на уровне нижних бугорков четверохолмия.

А — схемы фронтальных срезов мозга с указанием локализации разрушения (зачернено); цифры слева — уровни срезов (по стереотаксическому атласу). Б — вызванные потенциалы в зоне А1 слуховой коры левого (слева) и правого (справа) полушария: а — до разрушения, б — через 2 ч, в — через 11 сут, г — через 20 сут после разрушения.

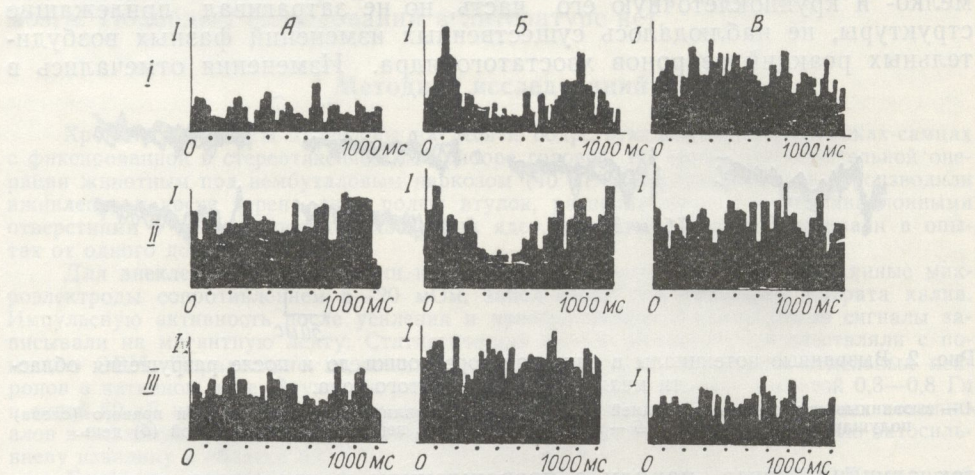


Рис. 4. Постстимульные гистограммы активности трех нейронов (I—III) хвостатого ядра, зарегистрированной после двустороннего электролитического разрушения на уровне нижних бугорков четверохолмия.

А — фоновая активность; Б — реакции на звуковые щелчки частотой 0,5 Гц; В — активность, зарегистрированная после прекращения звуковой стимуляции.

лись только медиальные (неспецифические) структуры на уровне среднего мозга (рис. 3, А). После такой операции ВП в слуховой коре не удавалось зарегистрировать ни сразу, ни в последующем на протяжении всего периода наблюдений в течение месяца (рис. 3, Б).

У этих кошек с выключенными проекционными слуховыми путями была зарегистрирована реакция 125 нейронов хвостатого ядра на предъявление щелчков. Анализ ПСТ-гистограмм выявил типы активности нейронов, которые существенно не отличались от таковых же,

полученных на никли фазные клеток фазные несколькими м обоих случаях пределах 15— появления фазности, которые следующим в сигнала (рис. выявлены ста хвостатого ядра в отных с вы проекционной

В данной большое количество щелчки у подкорковом я. Представл реакции нейрон рентной импул

Результат разрушения «нижних бугорков» ций нейронов чертах такими ковых щелчка чаях ПСТ гис ядра интактно личия находил

Полученн нейронов хвос печены импул ведения по н ствола и про согласуется с чатого тела в относящиеся в ное ядро и р тального пути мые волокна операции резк ронов хвостат на, что сдел ких восходящ касается здес менте определ

Результат зрения. Они у в формирован опыта с ком ной импульса резко падает. предшествующ звукового сиг ных ответов н

полный
нению с
озга по-
верхохол-
каза-

полученных на 90 нейронах у интактных кошек. В обоих случаях возникли фазные и тонические реакции. Приблизительно у половины клеток фазные ответы были возбуждательного характера с одной или несколькими модами и тормозной паузой между ними или без нее. В обоих случаях латентный период у разных нейронов варьировал в пределах 15—200 мс (рис. 4, Б). Одновременно или независимо от появления фазных реакций обнаружены тонические изменения активности, которые выражались в понижении или повышении фона с последующим восстановлением после прекращения действия звукового сигнала (рис. 4). Таким образом, результатами этой серии опытов не выявлены статистически достоверные различия в ответах нейронов хвостатого ядра на звуковые щелчки у нормальных животных и у животных с выключенной на уровне нижних бугорков четверохолмия проекционной слуховой системой.

Обсуждение результатов исследований

слухо-

цифры
А1 слу-
2 ч, в —

В данной и в предыдущих наших работах [3, 4] исследовано большое количество ответов нервных клеток хвостатого ядра на звуковые щелчки у бодрствующих кошек, что позволило установить в этом подкорковом ядре определенные типы вызванной нейронной активности. Представляло интерес выявить зависимость формирования ответной реакции нейронов изучаемого подкоркового ядра от источника афферентной импульсации.

Результаты опытов на бодрствующих кошках показали, что после разрушения «центров» слуховой проекционной системы на уровне нижних бугорков четверохолмия и медиальных коленчатых тел, типы реакций нейронов и их соотношения в хвостатых ядрах оставались в общих чертах такими же, как у нормальных животных (на предъявление звуковых щелчков с частотой 0,3—0,8 Гц). Даже если в некоторых случаях ПСТ гистограммы реакции нейронов исследуемого подкоркового ядра интактных кошек отличались от ПСТГ оперированных, то эти различия находились вне пределов статистической достоверности.

хвостатого
ния на

заре-

редне-
е уда-
жении

путями
ра на
актив-
их же,

Полученный факт свидетельствует о том, что ответные реакции нейронов хвостатого ядра во всем их разнообразии могут быть обеспечены импульсами, возникшими в слуховом рецепторе, за счет проведения по неспецифическим путям ретикулярной формацией мозгового ствола и промежуточного мозга [1, 8, 9, 12, 13]. Такое представление согласуется с результатами другой серии опытов, когда кроме коленчатого тела коагуляцией были повреждены и смежные структуры, относящиеся к неспецифическим системам, такие как супрагеникулярное ядро и ретикулярная формация в области центрального теменного пути; отметим, что от указанных структур прослежены прямые волокна к хвостатому ядру [2, 7, 8]. Оказалось, что после такой операции резко уменьшилось количество возбуждательных ответов нейронов хвостатого ядра и на звуковые щелчки. Следует подчеркнуть, однако, что сделанный вывод о преимущественном значении неспецифических восходящих систем в проведении импульсации к хвостатому ядру касается здесь раздражителя (щелчки), не несущего в нашем эксперименте определенного сигнального значения.

Результаты опытов могут представлять интерес и с другой точки зрения. Они указывают на значение объема афферентной импульсации в формировании типа ответных реакций нейронов хвостатого ядра: в опытах с комплексным разрушением (рис. 1), когда поток афферентной импульсации, нужно полагать, уменьшен, число фазных реакций резко падает. Такое предположение подтверждается результатами предшествующих исследований. Было показано [4], что при ослаблении звукового сигнала снижается количество и выраженность возбуждательных ответов нейронов этого ядра у бодрствующих кошек.

V. A. Cherkes, G. M. Gruzdev, A. N. Litvinova,
E. P. Lukhanina, R. R. Velikaya

EVOKED NEURONAL ACTIVITY OF CAT NEOSTRIATUM AFTER DESTRUCTING AFFERENT PATHWAYS OF ACOUSTIC STIMULI CONDUCTANCE

Summary

Types of neuronal activity of nucleus caudatus (NC) to acoustic stimuli (clicks) were detected in unanesthetized cats. After destruction of the auditory systems at levels of the calliculi inferior or medial geniculate body the types of neuronal activity in NC display no essential changes. After a combined lesion (a part of the medial geniculate body, supragenicular nucleus, reticular formation) the number of neurons of the «phase excitation» type in NC was considerably lower. A problem concerning the pathways of afferent signals conductance to NC is under discussion.

Department of Subcortical Structure Physiology;
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Список литературы

1. Арушанян Э. Б., Отеллин В. А. Хвостатое ядро. — Л.: Наука, 1976. — 223 с.
2. Березовский В. К., Черкес В. А., Олешко Н. Н., Майский В. А. Аfferентные связи хвостатого ядра кошки, исследованные с помощью метода ретроградного аксонного транспорта. — Нейрофизиология, 1980, 12, № 2, с. 146—154.
3. Литвинова А. Н., Луканина Е. П. Реакции нейронов хвостатого ядра на предъявление звуковых щелчков у кошки в хроническом эксперименте. — Там же, № 1, с. 28—35.
4. Луканина Е. П., Литвинова А. Н., Пильтй Л. Г. Ответы нейронов хвостатого ядра кошки на звуковые раздражители. — Там же, № 6, с. 588—595.
5. Отеллин В. А. Проекция коры на неостриатум. — Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1971, 61, № 1, с. 81—88.
6. Толкунов Б. Ф. Стриатум и сенсорная специализация нейронной сети. — Л.: Наука, 1978. — 176 с.
7. Graybiel A. The thalamo-cortical projection of the posterior nuclear group in the cat. — Brain Res., 1973, 9, N 2, p. 229—244.
8. Heath C. Distribution of axonal degeneration following lesions of the posterior group of thalamic nuclei in the cat. — Ibid, 1970, 21, N 3, p. 435—438.
9. Ines E., Leavitt R. Retrograde axonal transport and the demonstration of non-specific projections to the cerebral cortex and striatum from thalamic intralaminar nuclei in the rat, cat, and monkey. — J. Comp. Neurol., 1974, 154, N 4, p. 349—377.
10. Kemp J., Powell T. The connections of the striatum and globus pallidus. — Phil. Trans. Roy. Soc., B., 1971, 262, N 845, p. 441—457.
11. Liles S. Single-unit responses of caudate neurons to stimulation of frontal cortex, substantia nigra and entopeduncular nucleus in cats. — J. Neurophysiol., 1974, 37, N 1, p. 254—265.
12. Masterton B., Diamond J. Hoaring. Central neural mechanisms. — In: Handbook of perception. New York, 1973, 3, p. 408—449.
13. Pasik P., Pasik T., Ditiglia M. The internal organization of the neostriatum in mammals. — In: The Neostriatum. Oxford: Pergamon Press, 1979. — 325 p.
14. Purpura D., Malliani A. Intracellular studies of the corpus striatum. — Brain Res., 1967, 6, N 2, p. 325—340.
15. Webster K. The cortico-striatal projection in the cat. — J. Anat., 1965, 99, N 2, p. 329—337.

Отдел физиологии подкорковых структур
Института физиологии АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
21.05.82

УДК 612.826.1:612.014.1

ХАРАКТЕРИСТИКА

Характерно
мозга при барб
и бодрствовани
ности [1, 3, 5, 11]
казательства ве
[2, 5]. Многие
специфических
же время резу
позволили при
ких ядрах факу

При выясн
хронизации бо
бенностей и вр
при различных
однако, пока е
настоящего исс
тивности, возн
вом наркозе.

Исследования
менте. Подготовит
бутала или тиопен
новокаина. В остр
скальпирование и
цистерны. После
на искусственное
скальпирование и

Электроды в
ным группам: вен
ное заднее (LP),
латеральное (CL).
а также физиоло
под таламическим
ре на одиночные
существовали моно
В остром экспери
трическую активн
первой слуховой з
ливали из нхром
ческого эксперимен
с электродами за
в таламусе и кор
ническом эксперим
внутривенно.

После прове
денных в таламус
черепной головной м
ных срезах провод