

РЕАКЦИИ РЕЗИДУАЛЬНЫХ НЕЙРОНОВ МЕДИАЛЬНОГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА КОШКИ НА ЗВУКОВЫЕ ЩЕЛЧКИ

Известно, что релейные ядра таламуса состоят из двух типов нейронов: длинноаксонных релейных нейронов, проецирующихся на кору, и короткоаксонных интернейронов, аксоны которых не покидают пределов таламуса. Если для релейных нейронов установлены четкие критерии их идентификации, то существующие для интернейронов — вызывают возражения.

Известно также, что через 1 мес после удаления коркового проекционного поля нейроны соответствующего проекционного ядра таламуса подвергаются ретроградной дегенерации [16]. Постулируется, что изменения затрагивают в основном релейные нейроны, тогда как интернейроны остаются неизменными.

Целью настоящей работы было изучение характеристик импульсной активности нейронов медиального коленчатого тела кошки (МКТ) спустя 1 мес после удаления коры слуховой области. Такие нейроны, в соответствии с терминологией, применяемой другими авторами [4, 9], будем называть резидуальными. Нейроны МКТ противоположного полушария служили контролем.

Методика. Поскольку свойства резидуальных нейронов МКТ могли быть обусловлены не только дегенеративными процессами, наступающими в таламусе после удаления коры, но и отсутствием корковых влияний, настоящая работа выполнена на двух группах животных. В первую вошли четыре кошки, у которых исследование нейронов МКТ проводили через 4 нед после удаления ипсилатеральной слуховой коры (AI, AII, EP). Вторую группу составляли три кошки, у которых исследование нейронов начинали через 6—10 ч после удаления этих же областей коры.

Удаление слуховой коры выполняли в асептических условиях на наркотизированных нембуталом (30 мг/кг внутривенно) кошках путем отсасывания AI и смежных с ней участков слуховой, соматической и ассоциативной коры, а также подлежащего белого вещества.

Исследование импульсной активности резидуальных нейронов МКТ выполняли через 1 мес после удаления коры на полностью поправившихся кошках под нембуталовым наркозом (35 мг/кг внутривенно). После трахеотомии и катетеризации вены бедра животных обезбоживали миорелаксином и переводили на искусственное дыхание. Импульсную активность нейронов МКТ исследовали по обычной методике. После окончания изучения в месте отведения производили электролитическую метку. Идентификацию нейронов осуществляли по атласу [12], руководствуясь расположением метки и глубиной погружения микроэлектрода.

Результаты. Фоновая активность резидуальных нейронов МКТ была одиночно-пачечной, что обнаружено и у нейронов интактного МКТ. Средняя частота разрядов (5,1 имп/с) резидуальных нейронов была ниже по сравнению со средней частотой фоновой импульсной активности (8 имп/с) нейронов интактного МКТ (рис. 1). Это различие обусловлено, вероятно, отсутствием корковых влияний на резидуальные нейроны МКТ. Так, после удаления слуховой коры в остром опыте распределение нейронов МКТ в зависимости от средней частоты разрядов сходно с аналогичным распределением резидуальных нейронов. В обоих случаях имеется выраженный максимум в области низких частот, а количество нейронов с частотой разрядов менее 5 имп/с составляет соответственно 49 и 50,7 %.

Полученные нами данные согласуются с результатами других исследователей [15], которые с помощью обратимого холодового блока AI вызывали относительное увеличение в МКТ нейронов с низкой

частотой фоновой импульсной активности. Согревание же коры приводило к уменьшению числа таких нейронов МКТ.

Количество резидуальных нейронов МКТ, обладающих фоновой или вызванной импульсной активностью, в среднем в одной проходке (3, 9) было на 26 % меньше по сравнению с такими же параметрами интактного (5,04) или оперированного в остром опыте (5,8) МКТ (рис. 2). Это, по-видимому, отражает общую тенденцию уменьшения числа таламических нейронов после удаления соответствующего коркового проекционного поля [8, 9].

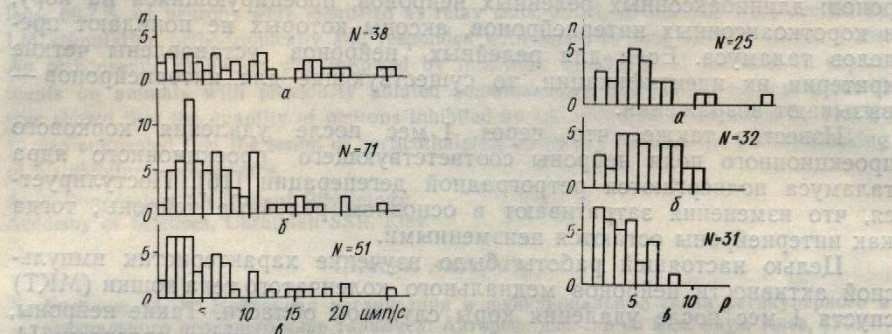


Рис. 1. Распределение нейронов МКТ в зависимости от средней частоты разрядов фоновой импульсной активности у интактных кошек (а), после удаления ипсилатеральной слуховой коры в остром опыте (б) и в хроническом опыте через 1 мес после удаления коры (в).

По горизонтали — средняя частота — имп/с; по вертикали — количество нейронов — n ; N — общее количество нейронов.

Рис. 2. Распределение проходок микроэлектродом в МКТ в зависимости от количества выделенных в них нейронов.

По горизонтали — количество нейронов в проходке, p ; по вертикали — количество проходок — n . Остальные обозначения — см. рис. 1.

Ответы на щелчок изучены у 126 резидуальных нейронов МКТ. Из них 99 (81,6 %) нейронов отвечали на щелчок. Наиболее часто ответы резидуальных нейронов на щелчок были в виде начального возбуждения (66,3 %), значительно реже резидуальные нейроны отвечали начальным торможением (11,2 %). По сравнению с этим различие между количеством нейронов начально возбуждающихся и начально тормозящихся при раздражении щелчком как в интактном, так и в оперированном в остром опыте МКТ, выражено значительно слабее (см. таблицу).

Распределение нейронов в зависимости от начальной реакции на щелчок в интактном, оперированном в остром опыте и резидуальном МКТ

Начальная реакция	Интактное МКТ	Удаление коры в остром опыте	Резидуальное МКТ
Возбуждение	47 (37,3)	66 (39,7)	65 (66,3)
Торможение	35 (27,7)	57 (34,3)	11 (11,2)
Тоническое возбуждение	7 (5,5)	2 (1,2)	4 (4,1)
Нереагирующие	39 (29,5)	41 (24,8)	18 (18,4)
Всего:	126	166	98

Примечание. В скобках — количество нейронов в процентах.

Эти данные согласуются с результатами других исследователей [5], которые показали, что количество нейронов, реагирующих начальным возбуждением и начальным торможением в интактном МКТ, примерно одинаково.

Как уже указывалось, в литературе постулируется, что через 1 мес после удаления коры проекционной области оставшиеся (рези-

дуальные) нейроны таламических ядер были интернейронами [16].

По данным ряда исследователей таламических ядер были импульсов, латентный периодов релейных нейронов МКТ отвечали на щелчок возникавшими с вероятной реакцией изучены у 5-

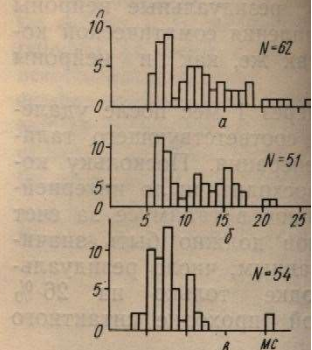


Рис. 3. Распределение нейронов МКТ в зависимости от продолжительности реакции на щелчок у интактных кошек (а), после удаления ипсилатеральной слуховой коры в остром опыте (б) и в хроническом опыте через 1 мес после удаления коры (в).

Рис. 4. Распределение нейронов МКТ в зависимости от продолжительности реакции на щелчок у интактных кошек (а), после удаления ипсилатеральной слуховой коры в остром опыте (б) и в хроническом опыте через 1 мес после удаления коры (в).

По горизонтали — продолжительность реакции на щелчок, мс; по вертикали — количество нейронов — n ; N — общее количество нейронов.

нейронов отвечали на щелчок 14 (25,9 %) — одним-двумя импульсами, 14 (25,9 %) — одним-двумя импульсами, 14 (25,9 %) — одним-двумя импульсами, 14 (25,9 %) — одним-двумя импульсами.

При изучении реакции на щелчок у интактных кошек (рис. 3). Однако следует отметить, что в импульсной активности нейронов интактного МКТ (рис. 3).

Таким образом, по сравнению с интактными МКТ резидуальные нейроны МКТ имеют существенные отличия в реакциях на щелчок (таблицу).

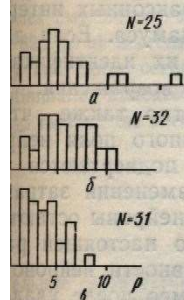
Прежде всего это выражается в том, что в нейронах МКТ начальное торможение в резидуальных нейронах интактного МКТ.

Так, практически у всех резидуальных нейронов МКТ имелись импульсы (ТИ) — от 100 до 1000 мс в зависимости от продолжительности реакции на щелчок.

Физиол. журн., 1984, т. 30, № 6

огревание же коры при-
МКТ.

Г, обладающих фоновой
еднем в одной проходке
такими же параметрами
стром опыте (5,8) МКТ
тенденцию уменьшения
а соответствующего кор-



от средней частоты разрядов
(а), после удаления гипсала-
тесном опыте через 1 мес после

личество нейронов — л; N — общее

КТ в зависимости от количест-
нов.

тикали — количество проходок — л.
с. 1.

дуальных нейронов МКТ.
щелчок. Наиболее часто
были в виде начального
резидуальные нейроны от-
о сравнению с этим раз-
о возбуждающихся и не-
щелчком как в интактном,
Г, выражено значительно

ной реакции на щелчок
и резидуальном МКТ

не коры ом опыте	Резидуальное МКТ
(39,7)	65 (66,3)
(34,3)	11 (11,2)
(1,2)	4 (4,1)
(24,8)	18 (18,4)
	98

ов в процентах.

и других исследователей
нов, реагирующих началь-
м в интактном МКТ, при-
остулируется, что через
бласти оставшиеся (рези-

дуальные) нейроны таламуса будут в своем большинстве состоять из
интернейронов [16].

По данным ряда исследователей, ответы интернейронов разных
таламических ядер были в основном в виде продолжительных групп
импульсов, латентный период (ЛП) которых был больше, чем ЛП раз-
рядов релейных нейронов [6, 7]. В наших опытах резидуальные нейро-
ны МКТ отвечали на щелчок в основном четкими фазными реакциями,
возникавшими с вероятностью, близкой к единице. Параметры началь-
ной реакции изучены у 54 резидуальных нейронов, из них 40 (70,3 %)

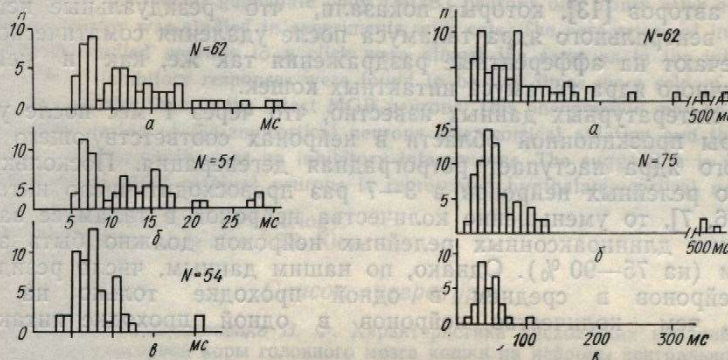


Рис. 3. Распределение нейронов МКТ в зависимости от продолжительности латент-
ного периода (ЛП) реакции на щелчок.

По горизонтали — продолжительность ЛП, мс; по вертикали — количество нейронов л. Остальные
обозначения см. рис. 1.

Рис. 4. Распределение нейронов по продолжительности торможения, вызванного
щелчком.

По горизонтали — продолжительность торможения, мс; по вертикали — количество нейронов л.
на а: общее число нейронов N=29. Остальные обозначения см. рис. 1.

нейронов отвечали на щелчок одним потенциалом действия (ПД),
14 (25,9 %) — одним-двумя, редко — тремя ПД; у четырех (3,8 %) —
нейронов зарегистрированы ответы в виде групп, состоящих из одно-
го — четырех, а иногда — двух — пяти ПД.

При изучении реакций на щелчок 169 нейронов интактного МКТ,
изученных в контрольной серии опытов, обнаружено, что 114 из них
(67,4 %) реагировали одним ПД, 38 (22,4 %) — двумя ПД, 17
(10,2 %) — тремя — пятью ПД.

Ответы на щелчок возникали в резидуальных нейронах с ЛП
3—20 мс. Распределение резидуальных нейронов в зависимости от
ЛП реакции сходно с распределением нейронов интактного МКТ
(рис. 3). Однако следует отметить, что резидуальные нейроны МКТ
вовлекаются в импульсную реакцию на щелчок несколько раньше,
чем нейроны интактного МКТ.

Таким образом, по параметрам импульсных реакций на щелчок,
резидуальные нейроны сходны с нейронами интактного МКТ. Значи-
тельные отличия наблюдаются в процессах торможения, возникаю-
щих в нейронах резидуального МКТ по сравнению с интактным (см.
таблицу).

Прежде всего это выражается в том, что в резидуальных нейро-
нах МКТ начальное торможение встречается значительно реже, чем
в нейронах интактного МКТ. Кроме того, продолжительность тормо-
жения в резидуальных нейронах МКТ значительно меньше, чем в ней-
ронах интактного МКТ.

Так, практически у всех резидуальных нейронов (96,4 %) продол-
жительность торможения меньше 80 мс, тогда как 48,3 % нейронов
интактного МКТ имели значительные величины тормозного периода
(ТП) — от 100 до 1000 мс. Распределение резидуальных нейронов в
зависимости от продолжительности тормозного периода сравнимо с
распределением нейронов МКТ у тех кошек, у которых в остром опы-

те была удалена слуховая кора (рис. 4). Оба распределения имели один четкий максимум в области малых тормозных периодов и сравнительно небольшое количество нейронов с продолжительными тормозными периодами.

Обсуждение. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что спустя 1 мес после удаления слуховой коры импульсные реакции резидуальных нейронов релейного ядра таламуса (МКТ) в основном не отличаются от аналогичных реакций нейронов интактного животного. Полученные данные находятся в соответствии с результатами других авторов [13], которые показали, что резидуальные нейроны заднего вентрального ядра таламуса после удаления соматической коры отвечают на афферентные раздражения так же, как и нейроны аналогичного ядра таламуса интактных кошек.

Из литературных данных известно, что через 1 мес после удаления коры проекционной области в нейронах соответствующего таламического ядра наступает ретроградная дегенерация. Поскольку количество релейных нейронов в 3—7 раз превосходит число интернейронов [6, 7], то уменьшение количества нейронов в таламусе за счет отмирания длинноаксонных релейных нейронов должно быть значительным (на 75—90 %). Однако, по нашим данным, число резидуальных нейронов в среднем в одной проходке только на 26 % меньше, чем количество нейронов в одной проходке интактного МКТ.

Таким образом, через 1 мес после удаления коры слуховой области происходит сравнительно небольшое уменьшение числа нейронов МКТ, а способность их реагировать импульсными реакциями практически не изменяется. На основании этого можно предположить, что резидуальные нейроны МКТ в своем большинстве состоят из релейных нейронов.

В чем же причина относительно небольшого уменьшения количества нейронов релейного ядра таламуса и неизменяемости их импульсных реакций через 1 мес после удаления коры.

По литературным данным [11], выживание нейронов после пересечения их аксонов обусловлено наличием коллатералей, отходящих проксимальнее места повреждения. В настоящее время показано, что аксоны нейронов релейных таламических ядер, включая МКТ, разветвляются и образуют окончания в нескольких областях коры, в том числе и соседних, принадлежащих к другим проекционным системам [2, 10, 16, 17].

Вероятно, аксонные коллатерали играют важную роль в поддержании целостности сомы значительного количества нейронов релейных ядер таламуса после повреждения аксонов, наступающего после удаления коры. Нельзя не исключить и защитную роль дендро-дендритных синапсов в сохранении нейронов ядер таламуса, где такие синапсы хорошо выражены, особенно в МКТ [14].

По нашим данным, через 1 мес после удаления слуховой коры в МКТ уменьшается количество нейронов в среднем в одной проходке. Это может быть обусловлено как дегенеративными процессами в определенной части таламических нейронов, так и выпадением корковых влияний. Указанные причины могут быть ответственными и за уменьшение продолжительности тормозных процессов, которое мы наблюдали в резидуальных нейронах МКТ, т. к. по данным Серкова и Яновского [3] наличие корково-таламических связей обуславливает продолжительные (более 200 мс) периоды торможения. Устранение таких связей после удаления коры и развитие дегенерации части нейронов МКТ с одной стороны приводит к распаду нейронных цепочек, осуществляющих торможение, а с другой стороны, уменьшение продолжительности торможения резидуальных нейронов может быть обусловлено тем, что в результате выпадения возбуждающих кортикофугальных влияний [1] снижается возбудимость тормозящих интернейронов резидуального МКТ.

Следует отметить вопросом, являются ли или тормозящими, что тературе.

V. I. Kh

RESPONSES
GENI

Activity of the medial the auditory cortex was studied of the studied neurons. Initial inhibitory duration was shorter than in both by degeneration of the of cortical excitatory influence the main part of MGB resk

A. A. Bogomoletz Institute of Academy of Sciences, Ukrain

1. Волошин М. Я., Прокоп зоны соматосенсорной коры латерального ядра таламического тела на раздр с. 5—12.
2. Серков Ф. Н., Куенко В. латерального тела на раздр с. 5—12.
3. Серков Ф. Н., Яновский звуковые шелчки.— Нейро с. 5—12.
4. Силаков В. И. Регуляци 187 с.
5. Aitkin L. M., Dunlop C. I units in the medial genic p. 109—123.
6. Andersen P., Eccles J. C., pes of cells, their respons 174, N 3, p. 370—399.
7. Burke W., Sefton A. J. Di lateral geniculate nucleus of
8. Chow K. L., Dawson G. H culate body during retrog p. 67—74.
9. Chow K. L., Lindsley D. F ted lateral geniculate nucl 126.
10. Darian-Smith I. Cortical p mulation of the face of the
11. Fry F. J., Cowan M. W. A s lary nucleus of the cal, wit preservation of cell.— J. Cor
12. Jasper H. H., Ajmone-Mars Ottawa: National Research
13. Margnelli M., Marini G., residual neurons after soma 19, Suppl. 5, p. 482.
14. Morest D. K. Dendrodendri of the Golgi type II cell in 1971, 133, N 2, p. 216—246.
15. Orman S. S., Humphrey G. oling on neuronal activity in N 3/4, p. 475—482.
16. Rose J. E., Woolsey C. N. thalamic auditory system of vior / Ed. H. F. Harlow, C. N. 160.
17. Rowe M. J., Sessle B. J. So their axon projections to the p. 19—35.

Ин-т физиологии им. А. А. Бого АН УССР, Киев

Физиол. журн., 1984, т. 30, № 6

ба распределения имели
озных периодов и сравни-
одолжительными тормоз-

таты свидетельствуют о
ой коры импульсные ре-
таламуса (МКТ) в основ-
ронов интактного живот-
тствии с результатами
резидуальные нейроны
аления соматической ко-
как же, как и нейроны

через 1 мес после удале-
соответствующего тала-
егерация. Поскольку ко-
восходит число интерней-
онов в таламусе за счет
нов должно быть значи-
данным, число резидуаль-
одке только на 26 %
ой проходке интактного

ния коры слуховой обла-
нышение числа нейронов
ными реакциями практи-
ожно предположить, что
стве состоят из релейных

ного уменьшения количе-
изменяемости их импуль-
ы. В эксперименте возмоз-
ние нейронов после пере-
коллатералей, отходящих
щее время показано, что
р, включая МКТ, развет-
х областях коры, в том
проекционным системам

важную роль в поддер-
жества нейронов релей-
нов, наступающего после
щитную роль дендро-ден-
дер таламуса, где такие
[14].

удаления слуховой коры
реднем в одной проходке.
ивными процессами в оп-
и выпадением корковых
ветственными и за умень-
нов, которое мы наблюда-
данным Серкова и Янов-
ей обуславливает продол-
жения. Устранение таких
генерации части нейронов
ейронных цепочек, осуще-
я, уменьшение продолжи-
и может быть обусловле-
ждающих кортикофугаль-
ормозящих интернейронов

Следует отметить, что последнее предположение тесно связано с
вопросом, являются ли кортикофугальные влияния возбуждающими
или тормозящими, что не нашло своего окончательного решения в ли-
тературе.

V. I. Khorevin, I. I. Shelest, Yu. I. Yanin

RESPONSES OF RESIDUAL NEURONS OF CAT MEDIAL GENICULATE BODY TO SOUND CLICKS

Activity of the medial geniculate body (MGB) neurons one month after ablation of
the auditory cortex was studied in experiments with cats. The parameters of initial exci-
tation of the studied neurons to a click were almost the same as in the intact MGB
neurons. Initial inhibitory responses were found to be five times more seldom and their
duration was shorter than in the intact MGB neurons. This phenomenon may be explained
both by degeneration of thalamocortical neurons after cortical ablation and the absence
of cortical excitatory influences on inhibitory interneurons. The suggestion is made that
the main part of MGB residual neurons is represented by thalamo-cortical nerve cells.

A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Список литературы

1. Волошин М. Я., Прокопенко В. Ф. Характеристика нисходящих влияний первой
зоны соматосенсорной коры головного мозга кошки на нейроны вентрального задне-
латерального ядра таламуса. — Физиол. журн., 1983, 29, № 6, с. 643—650.
2. Серков Ф. Н., Куенко В. М., Лиманская Л. И. Рсации нейронов медиального ко-
ленчатого тела на раздражение слуховой коры. — Нейрофизиология, 1976, 8, № 1,
с. 5—12.
3. Серков Ф. Н., Яновский Е. Ш. О реакциях нейронов слуховой коры на парные
звуковые щелчки. — Нейрофизиология, 1970, 2, № 3, с. 227—235.
4. Силаков В. Л. Регуляция центральных механизмов зрения. — Л.: Наука, 1982. —
187 с.
5. Aitkin L. M., Dunlop C. W., Webster W. R. Click-evoked response patterns of single
units in the medial geniculate body of the cat. — J. Neurophysiol., 1966, 29, N 1,
p. 109—123.
6. Andersen P., Eccles J. C., Sears T. A. The ventro-basal complex of the thalamus: ty-
pes of cells, their responses and their functional organization. — J. Physiol., 1964,
174, N 3, p. 370—399.
7. Burke W., Sefton A. J. Discharge patterns of principal cells and interneurons in la-
teral geniculate nucleus of rat. — J. Physiol., 1966, 187, N 3, p. 201—212.
8. Chow K. L., Dewson G. H. Numerical estimates of neurons and glia in lateral ge-
niculate body during retrograde degeneration. — J. Comp. Neurol., 1966, 128, N 1,
p. 67—74.
9. Chow K. L., Lindsley D. F. Microelectrode study of residual neurons in the degenera-
ted lateral geniculate nucleus of the cat. — J. Neurophysiol., 1969, 32, N 2, p. 116—
126.
10. Darian-Smith I. Cortical projections of thalamic neurons excited by mechanical sti-
mulation of the face of the cat. — J. Physiol., 1964, 171, N 2, p. 339—360.
11. Fry F. J., Cowan M. W. A study of retrograde cell degeneration in the lateral mammi-
lary nucleus of the cat, with special reference to the role of axonal branching in the
preservation of cell. — J. Comp. Neurol., 1972, 144, N 1, p. 1—24.
12. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. —
Ottawa: National Research Council of Canada, 1954. — 71 p.
13. Margnelli M., Marini G., Sotgiu M. L. Intracellular studies in ventrobasal (VB)
residual neurons after somatosensory cortex ablation in cats. — Neurosci. Lett., 1980,
19, Suppl. 5, p. 482.
14. Morest D. K. Dendrodendritic synapses of cells that have axons: The fine structure
of the Golgi type II cell in the medial geniculate body of the cat. — Z. Zellforsch.,
1971, 133, N 2, p. 216—246.
15. Orman S. S., Humphrey G. L. Effects of changes in cortical and auditory cortex co-
loring on neuronal activity in the medial geniculate body. — Exp. Brain Res., 1981, 42,
N 3/4, p. 475—482.
16. Rose J. E., Woolsey C. N. Cortical connections and functional organization of the
thalamic auditory system of the cat. — In: Biological and biochemical bases of beha-
vior / Ed. H. F. Harlow, C. N. Woolsey. Madison: Univ. Wisconsin press, 1958, p. 127—
160.
17. Rowe M. J., Sessle B. J. Somatic afferent input to posterior thalamic neurones and
their axon projections to the cerebral cortex in the cat. — J. Physiol., 1968, 196, N 1,
p. 19—35.

Ин-т физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила 25.04.84