

20. (Purpura D.) Пурпура Д. Внутриклеточные исследования синаптической организации головного мозга.— Вкн.: Физиология и фармакология синаптической передачи. Л.: Наука, 1973, с. 113—145.
21. Stefanis C. Interneuronal mechanisms in the cortex.— In: The interneuron / Ed. Brazier M. A. B. Bern; Los-Angeles. Cal. Univ., press., 1969, p. 497—526.

Одес. ун-т

Поступила 05.09.83

УДК 612.826:612.821.3

В. Ф. Прокопенко, М. Я. Волошин

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ВЕНТРАЛЬНЫМ ПОСТЕРОЛАТЕРАЛЬНЫМ ЯДРОМ И БОКОВЫМИ ОТДЕЛАМИ РЕТИКУЛЯРНОГО ЯДРА ТАЛАМУСА

Интерес нейрофизиологов к нейронной организации ретикулярного ядра таламуса (R) и его функциональным связям определяется выраженным влиянием R на передачу афферентного потока таламо-кортикальными нейронами специфических и ассоциативных ядер зрительного бугра [4, 14, 17, 21]. Накопленный при изучении R экспериментальный материал позволил прийти к заключению о структурной и функциональной неоднородности этого ядра [1, 5, 7, 15, 18, 19, 21]. К настоящему времени только функциональные связи соответствующих отделов R с вентральным латеральным ядром [1, 3, 8] и латеральным колленчатым телом [16, 17] исследованы более или менее подробно.

Целью данной работы является изучение процессов возбуждения и торможения, развивающихся в нейронах вентрального постеролатерального ядра таламуса (VPL) под влиянием импульсации, поступающей из непосредственно прилежащих к этому ядру латеральных отделов ретикулярного ядра (R_1). Качественная и количественная характеристики этих реакций в литературе отсутствуют, тогда как сведения такого рода важны для понимания процессов регулирования передачи информации к теленцефалическим отделам соматосенсорной афферентной системы.

Методика

Опыты проведены на 15 взрослых кошках массой 1,9—2,5 кг, наркотизированных внутрибрюшинным введением тиопентала (45 мг/кг) и обездвиженных флаксидилом (4 мг/кг, внутривенно). Трахеотомию, катетеризацию бедренной вены и операции на черепе выполняли после инфильтрационной анестезии мягких тканей в области операционного поля 0,5 % раствором новокaina.

В области средней трети латеральной и супрасильвиевой извилин правого полушария удаляли кору и подлежащее белое вещество, вскрывали полость бокового желудочка.

Для отведения реакций отдельных нейронов VPL стеклянные микроэлектроды, заполненные 2,5 М KCl , вводили в таламус интактного левого полушария стереотаксически под углом 45° к горизонтальной плоскости. Зона введения располагалась непосредственно под мозолистым телом во фронтальных плоскостях 8,5—11,5 (по атласу Джаспера и Аймон-Марсана [6]).

Техника регистрации реакций нейронов VPL не отличалась от описанной нами ранее [1]. По характеру ответов на раздражение SI и волокон медиального лемниска все исследованные нейроны подразделяли на релейные и нерелейные.

Биполярные раздражающие электроды (межэлектродное расстояние — 0,5 мм) вводили в R_1 стереотаксически по координатам $Fr=10,5-11,5$; $L=7,0$; $H=0-1,0$. Для стимуляции применяли прямоугольные толчки тока длительностью 0,2—0,3 мс и частотой 0,5—0,7 с или 5,0—8,0 с. Реакции нейронов регистрировали при силе стимуляции

в 2—3 раза превышавшей пороговую для данной клетки. При проверке ответа на антидромность исследовали реакции нервной клетки на высокочастотное раздражение SI или R_1 (три стимула частотой 300—800/с). При этом обращали внимание на следование ответов частоте стимуляции, стабильность их латентного периода. В некоторых случаях применяли тест коллизии.

Для верификации области отведения использовали следы треков микроэлектродов, а также данные о глубине их погружения.

Результаты

Ответы на раздражение R_1 исследованы у 73 нейронов VPL при внеклеточном и у семи клеток при внутриклеточном отведении. У 19 из 73 нейронов VPL (23,8 %) в ответ на раздражение R_1 зарегистрированы антидромные потенциалы действия. Величина скрытых периодов

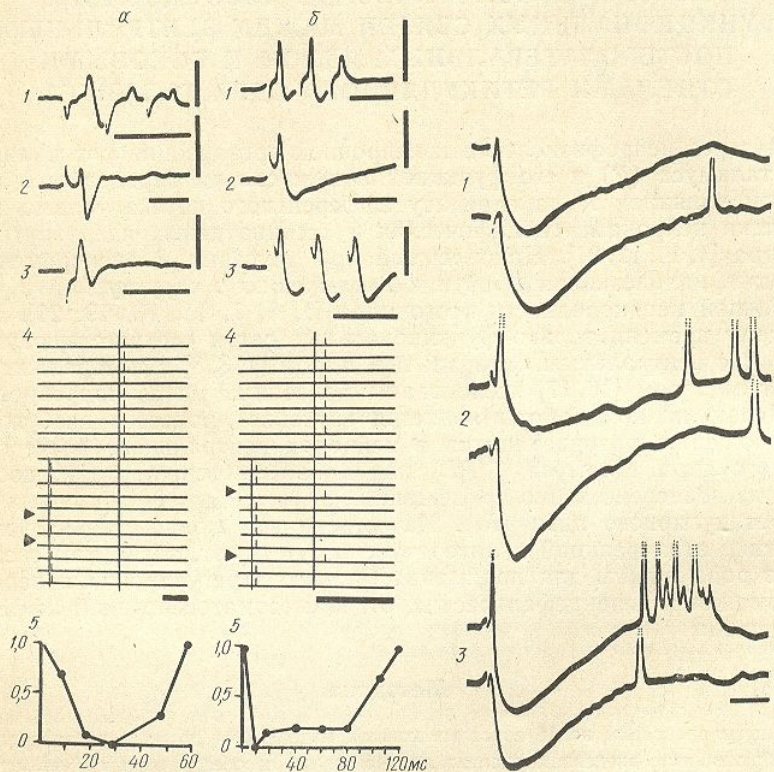


Рис. 1. Реакции двух релейных нейронов VPL (а, б) на стимуляцию различных входов. Ответы нейронов на стимуляцию SI — 1, волокон медиальной петли — 2, боковых отделов R — 3; частота ритмической стимуляции на а, 1 — 400/с, на б, 1, 3 — 300/с. Калибровка для а и б 1—3 — 5 мВ, 5 мс; 4 — влияние кондиционирующей стимуляции R_1 на ответы нейронов, вызванные тестирующим раздражением медиальной петли. Треугольником отмечены пробоги луча, на которых торможение ответа на тестирующее раздражение сохраняется при отсутствии возбудительного ответа на кондиционирующее раздражение (а, 4) или жестко с ним связано (б, 4). Калибровка по горизонтали — 10 мс; 5 — изменения ответоспособности нейронов а, б на тестирующее раздражение волокон медиальной петли после кондиционирующего раздражения R_1 . По вертикали — вероятность ответа нейрона (за единицу принята вероятность ответа на изолированное применение тестирующего стимула). По горизонтали — время между кондиционирующим и тестирующим стимулами.

Рис. 2. Внутриклеточная регистрация ответов нейрона VPL на стимуляцию соматосенсорной коры (1), волокон медиальной петли (2) и боковых отделов ретикулярного ядра таламуса (3).

Калибровка: 5 мВ, 10 мс.

антидромных ответов у разных нейронов варьировала от 0,4 до 2,5 мс. Обнаружено пять релейных нейронов, которые реагировали антидромно как на раздражение области SI , так и на стимуляцию R_1 . При этом у одного нейрона скрытый период антидромного ответа на раздражение R_1 был в 2,5 раза меньше, чем при стимуляции коры. У остальных

четырех нейронов величина R_1 была равна или больше латентного периода ответа на раздражение SI . У 16 нейронов (21,6 %) антидромным потенциалом в виде пачечного ответа варьировала величина латентного периода.

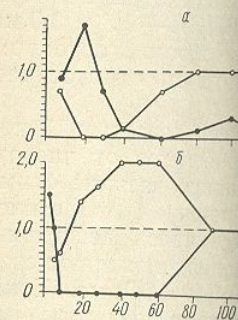


Рис. 3. Различные влияния ядра таламуса на потенциалы действия, вызванные тестирующим раздражением.

Обозначения у осей координат: по вертикали — ответ на тестирующее раздражение.

Рис. 4. Влияние увеличения стимуляции таламуса.

Идентификация нейрона: ответ на одиночное (3) и ритмическое (1) первое раздражение представлен.

нейронов были как релейные. У двух клеток (2,7 %) в ответ на тестирующую стимуляцию.

Торможение в ответ на раздражение R_1 у нейронов VPL (63,2 %). С угнетения ответоспособности волокон медиального лемниска (или) по угнетению в исследуемых нервных клетках. У семи нейронов торможения, а еще у семи — таким образом, у некоторых процесс, с возбуждением. В то же время обнаружено, что ответ на стимуляцию R_1 предшествовал антидромному ответу.

Несмотря на то, что торможения методы «парных» не дают возможности точно определить длительность изучаемых торможения нейронов до 120 мс.

Отмечено, что у нейронов раздражение волокон медиального лемниска действия, кондиционирование влияет на первый

четырёх нейронов величина скрытого периода ответов на раздражение R_1 была равна или превышала величину латентного периода антидромного периода ответа того же нейрона на стимуляцию SI .

16 нейронов (21,9 %) отвечали на раздражение R_1 одиночным ортодромным потенциалом действия. У одной клетки зарегистрирован ответ в виде пачечного разряда. Скрытые периоды этих ортодромных ответов варьировали от 0,8 до 9,0 мс, причем у шести нейронов величина латентного периода не превышала 1,5 мс. Среди этих шести ней-

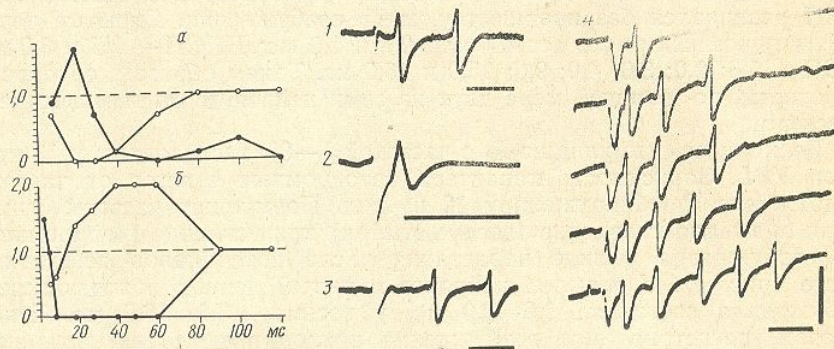


Рис. 3. Различные влияния кондиционирующего раздражения боковых отделов ретикулярного ядра таламуса на первый и второй компоненты ответа, состоящего из двух потенциалов действия, вызванного у разных нейронов (а, б) стимуляцией волокон медиальной петли.

Обозначения у осей координат те же, что и на рис. 1. Вероятность появления в ответе нейрона на тестирующее раздражение первого потенциала действия — темные кружки, второго — светлые кружки.

Рис. 4. Влияние увеличения частоты стимуляции боковых отделов ретикулярного ядра таламуса на ответ релейного нейрона VPL .

Идентификация нейрона: ответ на раздражение волокон медиальной петли (1), области SI (2). Реакции на одиночное (3) и ритмическое с частотой 7/с (4) раздражение R_1 . На 4 после ответа на первое раздражение представлены реакции нейрона на каждый пятый стимул. Калибровка: 5 мВ, 5 мс.

ронов были как релейные клетки, так и предполагаемые интернейроны. У двух клеток (2,7 %) кондиционирующее раздражение R_1 облегчало ответ на тестирующую стимуляцию волокон медиальной петли.

Торможение в ответ на раздражение R_1 обнаружено у 24 из 38 нейронов VPL (63,2 %). О развитии торможения судили на основании угнетения ответоспособности нейрона на тестирующее раздражение волокон медиального лемниска после кондиционирующей стимуляции R_1 и (или) по угнетению в результате раздражения R_1 фоновой активности исследуемых нервных клеток VPL на постстимульных гистограммах. У семи нейронов торможение развивалось после антидромного возбуждения, а еще у семи — первично, без предшествующего возбуждения. Таким образом, у некоторых клеток VPL торможение представляет собой процесс, с возбуждением данного нейрона не связанный (рис. 1а, 2). В то же время обнаружен нейрон VPL , у которого торможение в ответ на стимуляцию R_1 развивалось только в тех случаях, когда ему предшествовал антидромный потенциал действия (рис. 1, б).

Несмотря на то, что примененные для исследования процессов торможения методы «парных» стимулов и построения ПСТ-гистограмм не дают возможности точно измерить величину скрытых периодов и длительность изучаемых тормозных процессов, установлено, что у большинства нейронов торможение было полисинаптическим и длилось до 120 мс.

Отмечено, что у нейронов VPL , реагирующих на тестирующее раздражение волокон медиального лемниска двумя ортодромными потенциалами действия, кондиционирующее раздражение R_1 не всегда одинаково влияет на первый и второй компоненты ответа (рис. 3).

Возбудительные и тормозные ортодромные ответы на раздражение R_1 обнаружены как у нейронов «выхода» *VPL*, так и предполагаемых интернейронов этого ядра.

У 41 из 73 исследованных нейронов *VPL* (56,2 %) ортодромные ответы на раздражение R_1 не обнаружены.

При внутриклеточном исследовании семи нервных клеток *VPL* у двух из них в ответ на раздражение R_1 зарегистрированы реакции в виде ВПСП — ТПСП и ВПСП — пик — ТПСП. Еще у двух нейронов ТПСП следовал за антидромным пиком. У трех нейронов ответ в виде ТПСП развивался без предшествующего возбуждения. Скрытые периоды антидромных пиков составляли 0,7 и 1,0 мс; ВПСП — 1,5 и 3,0 мс; ТПСП — 1,6; 2,0; 3,0; 4,0; 9,0; 15,0 и 16,0 мс. Таким образом, ортодромные ответы, по меньшей мере двух из семи нейронов, были моносинаптическими.

Реакции на стимуляцию R_1 с частотой 5—8/с исследованы у 13 нейронов *VPL*. Зависимость характера ортодромных ответов от частоты раздражения R_1 обнаружена у 12 из них. Повышение частоты стимуляции вызывало появление (восемь клеток) или усиление (четыре клетки) возбуждения в виде нарастания числа потенциалов действия в ответе (рис. 4). У четырех нейронов скрытый период появляющегося возбуждения составлял 1,0—2,0 мс, у восьми — 3,0—16,0 мс. Таким образом, регистрируемое возбуждение приходит к исследуемым нейронам как непосредственно, моносинаптически, так и по полисинаптическим путям.

Обсуждение результатов

Стимуляция отделов ретикулярного ядра, прилежащих к *VPL*, вызывает в нейронах данного релейного ядра не только возбудительные и тормозные ортодромные реакции, но и антидромные ответы, что указывает на существование между этими ядрами таламуса двусторонних связей.

Количество нейронов *VPL*, реагирующих на стимуляцию R_1 , значительно выше числа нейронов того же ядра, отвечающих на раздражение орального полюса R [1]. Эти данные являются еще одним доказательством функциональной гетерогенности ретикулярного ядра таламуса и подтверждают преимущественные связи *VPL* с боковыми отделами R .

В *VPL* обнаружены таламо-кортикальные нейроны, которые реагируют антидромными потенциалами действия как на раздражение R_1 , так и SI . Сопоставление времени, которое необходимо на проведение антидромного возбуждения к исследуемому нейрону, соответственно от SI (20 мм) и R_1 (2—3 мм) свидетельствует, что скорость проведения антидромного возбуждения от R_1 к *VPL* ниже, чем от SI к *VPL*. По-видимому, при стимуляции R_1 возбуждается не сам аксон исследуемого нейрона *VPL*, а отходящая от него в R_1 тонкая коллатераль. Наличие у части аксонов таламо-кортикальных релейных нейронов *VPL* коллатералей, оканчивающихся в R_1 , продемонстрировано морфологически [13, 22].

В настоящей работе показано, что 23,8 % нейронов *VPL* отвечает на стимуляцию R_1 ортодромным возбуждением. Если учесть, что через R_1 проходят многочисленные кортико-таламические волокна [12], стимуляция которых вызывает возбуждение 30,6 % нейронов *VPL* [2], то большинство или, по крайней мере, значительная часть ортодромных возбудительных реакций, наблюдающихся в нейронах *VPL* при стимуляции R_1 , могут быть следствием активации этих транзитных аксонов. В пользу такого предположения свидетельствует тот факт, что при повышении частоты стимуляции до 5—8/с R_1 оказывает на нейроны *VPL* действие, которое наблюдали при раздражении с такой частотой области SI [2]. Электронномикроскопические исследования подтверждают, что терминалы кортикофугальных аксонов, оканчивающиеся на ден-

дритах и телах нейронов, содержит круглые структуры, относящиеся к окончанию аксона.

Тормозные реакции обнаружены у 63,2 % нейронов *VPL*, и у всех с активностью, обусловленной возбуждением нервных волокон. Исследованиями последних лет [10], а их тематика, симметричные синапсы в *VPL* [11]. В то же время скрытых периодов тормозного влияния афферентных входов, так и через ретикулярное ядро в самом ретикулярном ядре.

Установлено, что стимуляция R_1 , в одних случаях возбуждает нейрон, в других — тормозит его. Пульсы на пути к нему от другого нейрона являются возбуждающей афферентной стимуляцией. Свидетельствуют наблюдению блокирования раздражения лемнискового ядра или даже облегчения его.

Наличие достаточной стимуляции *VPL* со стороны R_1 по передаче афферентных сигналов избирательно при стимуляции или генерализовано — в

V. F. I.

ELECTROPHYSIOLOGICAL INTERRELATIONSHIPS AND LATERAL PATTERNS

Responses of ventral posterior nucleus of lateral parts of thalamus were studied in acute experiments on cats with flaxedil.

Antidromic responses with latencies in 19 (23,8 %) extracellularly recorded neurons were observed in 43,8 % of them.

Inhibition in response to stimulation of R_1 was investigated in VPL neurons. EPSPs were registered in VPL neurons during stimulation of R_1 .

Comparison of the results of the present study with previously from the study of VPL ultrastructure and literature on the VPL ultrastructure shows that neurons by R_1 stimulation were excited in VPL — by activation of collaterals.

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

дритах и телах нейронов *VPL*, по морфологическим критериям (терминаль содержит круглые пузырьки и образует асимметричный синапс) относятся к окончаниям возбуждающего типа [9].

Тормозные реакции, которые в ответ на раздражение R_1 зарегистрированы у 63,2 % нейронов, исследованных методом внеклеточного отведения, и у всех семи нейронов при внутриклеточном отведении их активности, обусловлены, как следует полагать, главным образом, возбуждением нервных клеток самого *R*. Нейроны *R*, как было показано исследованиями последних лет, представляют собой ГАМК-эргические нейроны [10], а их терминали содержат плоские пузырьки и образуют симметричные синаптические контакты с телами и дендритами нейронов *VPL* [11]. В то же время проведенный в настоящей работе анализ скрытых периодов тормозных реакций нейронов *VPL* показывает, что афферентные влияния R_1 передаются к нейронам *VPL* как непосредственно, так и через промежуточные нейроны, находящиеся, возможно, в самом ретикулярном ядре.

Установлено, что торможение нейронов *VPL*, вызванное стимуляцией R_1 , в одних случаях развивается непосредственно в самом исследуемом нейроне, в других — обусловлено блокадой возбуждающего импульса на пути к нему. Доказательством торможения самого исследуемого нейрона являются ТПСР, зарегистрированные в нервных клетках *VPL* в ответ на стимуляцию R_1 (рис. 2). О возможности торможения возбуждающей афферентной посылки на пути к исследуемому нейрону свидетельствуют наблюдения, в которых после раздражения R_1 избирательно блокировался один из компонентов ответа нейрона на раздражение лемнискового пути, в то время как другой компонент сохранялся или даже облегчался (рис. 3).

Наличие достаточно эффективного тормозного входа к нейронам *VPL* со стороны R_1 позволяет последнему эффективно контролировать передачу афферентных импульсов через это релейное ядро, подавляя ее избирательно при состояниях, требующих концентрации внимания, или генерализовано — во время сна [4, 20].

V. F. Prokopenko, M. Ya. Voloshin

ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY OF FUNCTIONAL INTERRELATIONSHIPS BETWEEN VENTRAL POSTEROLATERAL NUCLEUS AND LATERAL PARTS OF THE RETICULAR THALAMIC NUCLEUS

Responses of ventral posterolateral nucleus (VPL) neurons to electrical stimulation of lateral parts of thalamic reticular nucleus (R_1) directly adjacent to VPL were studied in acute experiments on cats anaesthetized with thiopental sodium and immobilized with flaxedil.

Antidromic responses with latencies within the range of 0.4 and 2.5 ms were recorded in 19 (23.8 %) extracellularly studied neurons out of 73 ones. Orthodromic responses were observed in 43.8 % of the studied neurons including excitative responses in 26.0 % of them.

Inhibition in response to R_1 stimulation was found in 24 cells out of 38 specially investigated neurons. EPSPs, EPSPs-spikes-IPSPs, antidromic spikes-IPSPs, IPSPs were registered in VPL neurons during intracellular recordings.

Comparison of the results obtained in the given research with those obtained previously from the study of VPL neurons reaction to SI stimulation and data available in literature on the VPL ultrastructure permitted concluding that inhibition evoked in VPL neurons by R_1 stimulation was stipulated by excitation of inhibitory *R* neurons, whereas excitation in VPL — by activation of corticothalamic fibres passing through R_1 .

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

УДК 612.678.264.014.428+616.12-0

- ВЛИЯНИЕ ВАЗО-
СИСТЕМУ И ЭЛЕКТ
У КРО

Исследования проведенного пола породы шиншилла в реотактическое введение по [14] с поправками на размеры в супраоптическое (СОЯ) подкорковых монополярных ковой изоляции (наружный служили серебряные шарики пазухой (расстояние от брег водили под нембуталовым на но). После заживления раны му (ЭГ). При получении ста завершения эксперимента осу ствующих ядер с последующ Регистрацию ЭГ ядер гипот ных в станке животных. Исп широкополосным анализатор ЭГ осуществлялся в дельта- (20 Гц) и бета₂-(21—30 Гц) д продолжительность анализа о

Вазопрессин (Sandoz, Ш 0,2 ЕД/кг массы тела.

Для определения величин дилоции [13] в модификации

Поступила 16.07.84