

properties of one module of two cortical modules arranged side by side. The highest efficiency of intracortical inhibition is reached if: 1) the distance between the glutamate-stimulated module and the recorded one is about 250-280 μm and 2) stimulating and recording multitube micropipettes should be oriented in a sagittal plane but not in the frontal one. A conception is put forward that parallel with the rigid position coding in the somatosensory cortex there are mechanisms of the ensemble coding. The properties of such mechanisms are considered.

A. A. Ukhtomsky Institute of Physiology,
A. A. Zhdanov State University, Leningrad

Список литературы

1. (Александров А. А., Батуев А. С.) Alexandrov A. A., Batuev A. S. Intracellular studies of GABA and taurine action on the cat sensorimotor cortex.— *J. Neurosci. Res.*, 1979, 4, p. 59—64.
2. Александров А. А., Батуев А. С., Дутова Е. А. Пространственная организация внутрикортикальных тормозных механизмов.— Докл. АН СССР, 1983, 269, № 2, с. 494—496.
3. Александров А. А., Дутова Е. А., Малова И. В. Влияние внутрикортикальной химической стимуляции на фоновую активность нейронов сенсомоторной коры мозга кошки.— *Нейрофизиология*, 1982, 14, № 4, с. 347—352.
4. Александров А. А., Золотарев В. А. Действие пикротоксина на рецептивные поля нейронов проекционной зоны вибрисс в коре мозга кошки.— Там же, 1984, 16, № 6, с. 837—842.
5. Бабминдра В. П., Брагина Т. А. Структурные основы межнейронной интеграции.— Л.: Наука, 1983.— 164 с.
6. Батуев А. С. Нейрофизиология коры головного мозга.— Л.: Изд-во Ленинград. ун-та 1984.— 214 с.
7. (Батуев А. С., Бабминдра В. П.) Batuev A. S., Babmindra V. P. Interneurons of the Cat Sensorimotor Cortex.— *J. Hirnforsch.*, 1984, 25, N 1, p. 107—119.
8. Фомовский Б. И. Реакции нейронов проекционной зоны вибрисс соматосенсорной коры кошки на афферентную активацию.— *Нейрофизиология*, 1979, 11, № 6, с. 550—559.
9. Фомовский Б. И. Реакции нейронов первой соматосенсорной области коры на раздражение различных вибрисс кошки.— Там же, 1980, 12, № 6, с. 124—131.
10. Biscoe T. I., Curtis D. K. Strychnine and cortical inhibition.— *Nature*, 1967, 214, p. 914—915.
11. Hellweg F. C., Schultz W., Creutzfeldt O. D. Extracellular and intracellular recording from cat's cortical whisker projection area: thalamo-cortical response transformations.— *J. Neurophysiol.*, 1977, 40, N 3, p. 163—179.
12. Jones E. G. Varieties and distribution of non-pyramidal cells in the somatic sensory cortex in the squirrel monkey.— *J. Comp. Neurol.*, 1975, 160, N 2, p. 205—267.
13. Renaud L. P., Kelly J. S. Identification of possible inhibitory neurons in the pericruciate cortex of the cat.— *Brain Res.*, 1974, 79, N 1, p. 9—28.
14. Schultz W., Galbraith G. C., Gattschaldt K. M., Creutzfeldt O. D. A comparison of primary afferent and cortical neurone activity coding sinus hair movements in the cat.— *Exp. Brain Res.*, 1976, 24, p. 365—381.
15. Steriade M. Cortical long-axonated cells and putative interneurons during the sleep-waking cycle.— *Behav. and Brain Sci.*, 1978, N 3, p. 465—514.

Физиол. ин-т Ленингр. ун-та

Поступила 04.04.85

УДК 611.81—018:612.822.5

В. П. Бабминдра, Г. А. Толченова, Г. П. Демьяненко, Г. В. Колла

СТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ ПРОЦЕССОВ ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА

В иерархии нервной системы четко прослеживаются нарастание структурных предпосылок для осуществления тормозящих процессов. Начиная со спинного мозга, появляются пресинаптические окончания с овальными синаптическими пузырьками. В стволе головного мозга добавляются пресинаптические дендриты интернейронов, с помощью которых также осуществляется торможение. Но наибольшего развития

эти образования достигают в коре головного мозга. Морфологические сведения коррелируют с физиологическими данными, также свидетельствующими о максимальном развитии процессов торможения именно в высших отделах нервной системы [1, 3, 6].

Показано, что аксоны кортикофугальных нейронов оканчиваются на интернейронах таламуса, которые с помощью своих пресинаптических дендритов могут оказывать тормозящее действие на релейные нейроны [13]. Нами ранее были получены данные о нисходящих корково-таламических и корково-стволовых системах аксонов. Так, после введения пероксидазы хрена (ПХ) в *n.VPL* таламуса маркированные нейроны были выявлены в сенсомоторной коре мозга кошек. Особенностью меченых нейронов было их постоянное групповое расположение. Эти группировки эфферентных нейронов состоят из 3—5 пирамидных клеток, расположенных в V и VI слоях коры.

В настоящее время ведется активный поиск структурного выражения процессов возбуждения и торможения. И если при морфологическом исследовании для процесса возбуждения обнаружены морфофункциональные корреляты, то торможение в этом отношении остается крайне мало изученным.

В данной работе с помощью световой и электронной микроскопии при изучении сенсомоторной коры мозга крыс были получены сведения о многоуровневых структурных предпосылках, обеспечивающих осуществление процессов торможения на входе в кору, на выходе из нее и внутрикорковое торможение.

Морфологические предпосылки для центрифугальной регуляции афферентных импульсов

Торможение на входе обеспечивается комплексом нервных клеток таламуса с участием интернейронов, получающих входы от кортикофугальных клеток. Наиболее четко схема межнейронных связей была выявлена для корково-таламических и таламо-корковых отношений. После инъекции ПХ в ядра вентробазального комплекса таламуса были выявлены маркированные центрифугальные нейроны в сенсомоторной коре. Характерным было закономерное их групповое расположение. Из этой серии опытов явствовало, что эфферентная группировка корковых нейронов посылает пучок своих аксонов к релейным или вставочным таламическим нейронам. Опыты с антероградной дегенерацией аксонов кортикоталамических нейронов подтвердили и уточнили эти данные.

Синаптические воздействия на интернейроны, пресинаптические дендриты которых оканчиваются на релейных клетках, вызовут их торможение, и поток афферентных импульсов к коре может на дальнейших подступах к ней подвергнуться значительной модуляции. Схема связей кортикофугальных нейронов с блоком таламических вставочных и релейных клеток представлена на рис. 1.

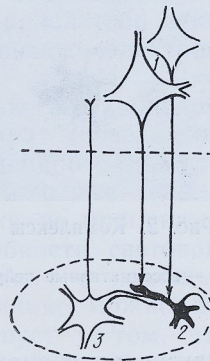


Рис. 1. Схема кортикофугального контроля афферентных входов. 1 — эфферентный нейрон коры головного мозга; 2 — вставочный таламический нейрон; 3 — таламо-кортикальный нейрон.

Сходные отношения были выявлены при исследовании корково-корковых ассоциативных и каллозальных связей. После инъекции ПХ в сенсомоторную кору комплексы маркированных клеток обнаружены в различных отделах ипси- и контралатеральной коры полушарий большого мозга (рис. 2). Известно, что часть аксонов таких эфферентных нервных клеток заканчиваются на интернейронах, которые могут оказывать тормозящее влияние на центрипетальные нейроны. Возбуждение релейных нейронов приведет к облегчению в прохождении им-

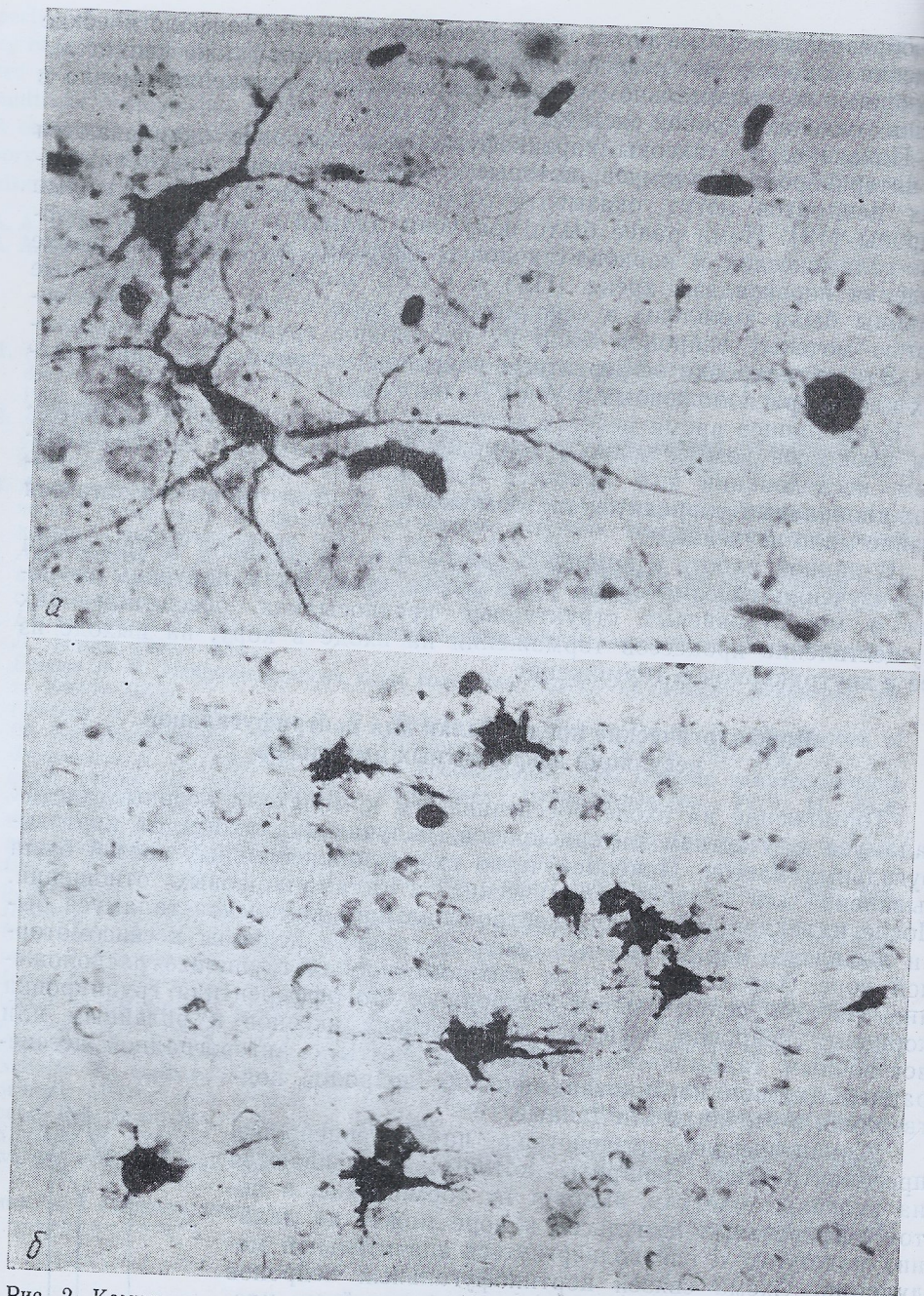


Рис. 2. Комплексы маркированных нейронов после инъекции ПХ в сенсомоторную кору мозга крысы.
 а — ассоциативные нейроны III слоя, поле 2. Ув. об. 20, ок. 12,5; б — каллозальные нейроны из III слоя, поле 4—6. Ув. об. 10, ок. 12,5.

пульсов к нервному центру. Усиление или ослабление потока сигналов к коре создает предпосылки для анализа слабых, но, возможно, важных для организма сигналов, и, наоборот, затормозит ненужные или излишние сильные сигналы (охранительное торможение). Кроме того, с помощью центрипетального контроля афферентной сигнализации возможно выделение какой-то определенной информации из суммарного потока импульсов. Этот фактор имеет первостепенное значение при выработке условнорефлекторной деятельности. Он служит своеобразным фильтром, с помощью которого определяется удельный вес того или иного афферентного входа в кору в каждый данный момент.

Структурное обеспечение регуляции выходных сигналов

Торможение на выходе из коры осуществляется с помощью аксо-аксонных клеток, аксонные терминалы которых располагаются на начальном сегменте аксонов эфферентных корковых нейронов. Особенностью аксо-аксонных синапсов описываемого типа является то, что тормозящий эффект здесь могут вызывать не только синапсы с овальными синаптическими пузырьками в пресинапсах, но и с другими видами везикул.

Синапсы на аксонном холмике и начальном сегменте аксонов общепризнаны как тормозящие. Это симметричного типа контакты, образующие аксо-аксонные синапсы. Они описаны ранее в различных областях коры головного мозга [9, 12, 16], но природа их оставалась неизвестной. Можно было только предполагать, что они принадлежат аксонам звездчатых нейронов. Использование перспективного метода, сочетающего в себе световую и электронную микроскопию, позволило [14] проследить ход некоторых волокон от их начала у тела клетки до терминального участка. В результате установлено, что аксоны принадлежат так называемым аксо-аксонным нейронам и образуют синаптические контакты почти исключительно на начальном сегменте соседних пирамидных клеток.

Нами при электронно-микроскопическом изучении сенсомоторной коры мозга кошек обнаружены аксо-аксонные синапсы на начальном сегменте аксонов пирамидных нейронов слоя III. Начальный сегмент аксона наиболее демонстративно виден на вертикальных срезах через поперечник коры. В этом случае прослеживается непрерывная связь аксона с телом пирамидного нейрона. На поперечных срезах аксона его начальный сегмент идентифицируется по наличию осмиофильного субмембранного слоя аксоплазмы. Аксо-аксонные синапсы на начальном сегменте аксона, равном примерно длине его тела, прослеживаются на всем протяжении.

Наличие синапсов на аксоне свидетельствует о том, что процесс интеграции нервных импульсов, начавшийся в дендритах и продолжившийся в теле нервной клетки, не прекращается в области генераторного пункта нейрона (аксонный холмик), а имеет место и в аксоне.

Пресинаптические аксонные терминалы, оканчивающиеся на начальном сегменте, содержат синаптические пузырьки, митохондрии и вакуоли эндоплазматической сети. Локализуются такие синапсы на аксоне неравномерно: иногда они собраны в группы, но чаще изолированы друг от друга элементами нейроглии. Отсутствие какой-либо закономерности в их распределении хорошо видно при монтаже электронно-микроскопических снимков фрагментов аксонов.

В зоне начального сегмента аксонов обнаружены шипикоподобные образования, которые содержат шипиковый аппарат (совершенно аналогичный тому, который наблюдается в шипиках дендритов), мультивезикулярные тела, рибосомы, мелкие цистерны и плотные тельца; микротрубочки и нейрофиламенты в аксонные шипики не проникают. Размер их находится на грани разрешающей способности светового микроскопа, поэтому они недоступны для исследования с помощью импрегнационных методов. На каждом аксонном шипике можно видеть 1—3 синаптических контакта, что свидетельствует о том, что большая часть этого образования является рецепторной постсинаптической зоной.

Синаптические контакты на начальном сегменте аксона и на аксонном холмике по своему тонкому строению сходны с аксосоматическими синапсами. Это симметричного типа контакты с уплощенными синаптическими пузырьками в пресинапсах. По современным морфофункциональным представлениям, такой тип синапсов рассматривается как тормозящий. Точных сведений о количестве аксо-аксонных синапсов пока нет. Для этого необходима гигантская работа по изготовлению и анализу нескольких тысяч ультратонких серийных срезов по

длине и толщине аксона и контактирующих с ним терминалей. Косвенные данные позволяют считать, что при 30 мкм длине начального сегмента среднего по размерам пирамидного нейрона III слоя коры здесь может быть 40—50 синапсов. На тангенциальных срезах коры начальные сегменты аксонов, разрезанные поперечно, имеют весьма своеобразный вид: лучки микротрубочек собраны в небольшие изогнутые цепочки, а электронно-плотный субмембранный слой шириной около 10 нм по всему периметру аксона прилегает к его аксолемме.

Суммарные сведения о структурных предпосылках для модуляции

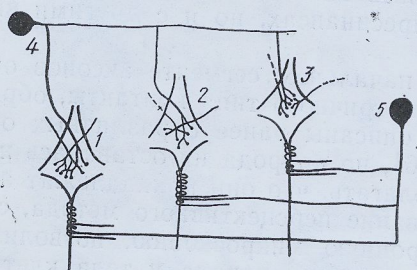


Рис. 3. Структурные основы контроля выхода из коры.

1, 2, 3 — пирамидные, 4 — звездчатая корзинчатая, 5 — аксо-аксонная клетка.

эфферентных сигналов представлены на рис. 3. В подавляющем большинстве случаев немиелинизированная часть аксонов выступает в роли постсинапса, хотя она может также формировать аксодендритические синапсы с ветвями дендритов соседних корковых нейронов. В этом случае в зоне контакта аксона с дендритами наблюдаются небольшие скопления мелких, круглых по форме синаптических пузырьков.

Хотя синапсы, сформированные на аксоне, известны морфологам уже довольно давно, все же сведения о них остаются на уровне казуистических. Может быть в силу этого факта, а также того, что их мало (по сравнению с другими синаптическими входами на нейрон), они до сих пор редко принимаются во внимание физиологами. Если обратиться к цифрам, то на долю синапсов, расположенных на дендритах и шипиках крупного пирамидного нейрона новой коры, приходится около 90 % всех синапсов, на долю аксосоматических — менее 10 %, а на аксоне заканчивается всего лишь несколько десятков синапсов, что составляет десятые части процента. Но, в силу своего стратегически исключительно значимого положения, эти синапсы должны играть существенную роль в механизмах формирования интегративной деятельности нейрона.

Сведения о морфологии внутрикорковых тормозящих элементов в коре полушарий большого мозга все еще остаются фрагментарными. Только совсем недавно, когда для их изучения оказалось возможным использовать комплекс методов, включающих гистохимию, начались планомерные исследования тормозящих нейронов.

Принимая во внимание морфологические, физиологические и гистохимические данные, в настоящее время к тормозящим нейронам относят корзинчатые, аксо-аксонные клетки с двойным букетом дендритов и клетки «канделябры».

Корзинчатые нейроны наиболее распространены в новой коре. Среди них выделяют мелкие, средние и крупные корзинчатые клетки. Помимо разницы в размерах тела клеток они различаются характером ветвления аксонов и «адресатом» их терминалей.

Аксоны мелких корзинчатых клеток III слоя коры, распространяются преимущественно в радиальном направлении, объединяя по вертикали пирамидные нейроны разных слоев коры. От вертикально ориентированных ветвей аксонов средних корзинчатых клеток (II—III слой коры) отходят тонкие горизонтальные коллатерали, которые оканчиваются на телах и проксимальных частях дендритов пирамидных нейронов. Ареал распространения аксонов у описываемых клеток шире, чем у мелких корзинчатых нейронов.

Аксоны крупных корзинчатых клеток (IV—V слой) распространяются в горизонтальном направлении в пределах своего слоя. От основных ветвей аксонов через примерно одинаковые промежутки, равные

100—150 мкм, отходят коллатерали, которые делятся на 2—3 конечные ветви возле тел пирамидных (90 %) и непирамидных (10 %) нейронов [10]. Учитывая то обстоятельство, что коллатерали аксонов распространяются во все стороны от тел нейронов в радиусе 300—700 мкм, объем занимаемый ветвлением аксона крупной корзинчатой клетки будет иметь вид цилиндра диаметром 600—1400 мкм. Использование

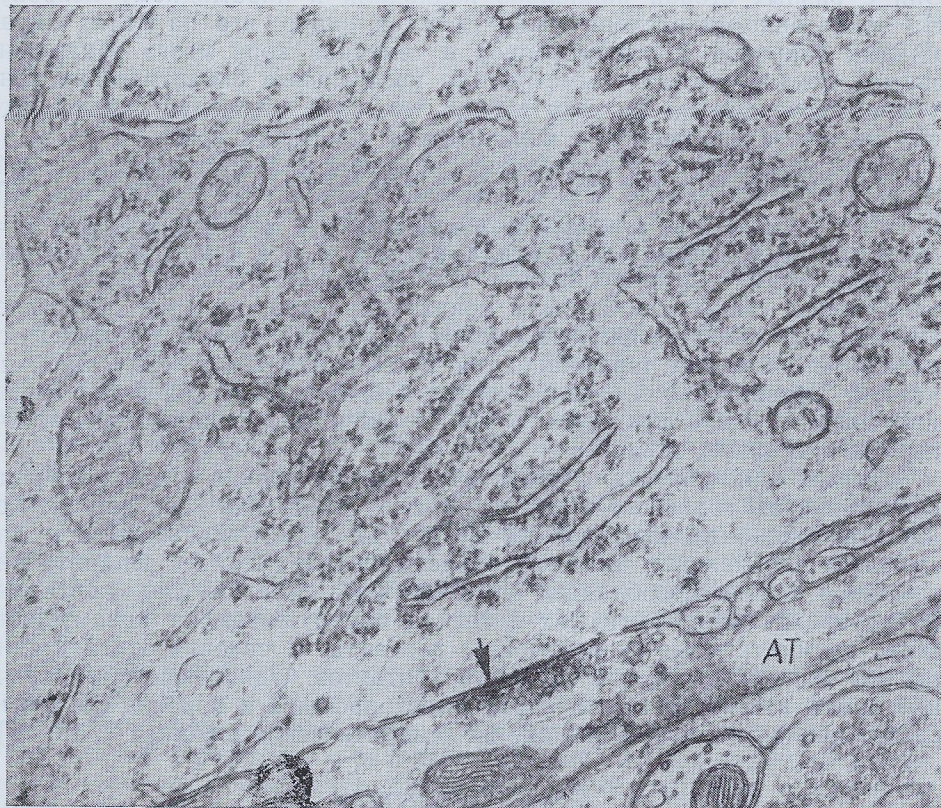


Рис. 4. Симметричный касательный аксосоматический синапс (стрелка), образованный фрагментом аксона (АТ) корзинчатой клетки на теле пирамидного нейрона.

Ув. 16 000.

метода Гольджи с электронной микроскопией внесло новые представления о локализации аксонных терминалей крупных звездчатых клеток. Оказалось, что только 40 % их ветвей заканчиваются на телах пирамидных нейронов, образуют корзинчатые сплетения; 60 % ветвей оканчиваются на проксимальных частях дендритов и на начальном сегменте аксонов. Исходя из этого, название «корзинчатая» клетка верно только отчасти. В состав корзинчатого сплетения на теле пирамидной клетки входят помимо аксонов корзинчатых клеток аксоны таламических [11], а также ассоциативных нейронов [5]. Последние могут быть представлены как пирамидными, так и длинноаксонными звездчатыми нейронами [2]. В формировании корзинчатого сплетения на телах пирамидных нейронов могут принимать участие миелинизированные аксоны неизвестного происхождения.

Для решения задач, связанных с исследованием созревания тормозящих входов на соме и дендритах нейронов, перспективным является изучение дифференцировки звездчатых нейронов в раннем постнатальном онтогенезе [4]. Данные, полученные при изучении становления звездчато-пирамидных связей у котят первого месяца жизни, позволяют предположить, что тормозящие входы на пирамидных клетках формируются последовательно от сомы и проксимальной части апи-

кального дендрита к дистальным его участкам, по мере дифференцировки звездчатых клеток.

В нашей работе для выявления происхождения волокон корзинчатого сплетения была использована каиновая кислота. Через 2 сут после ее внутрикорткового введения все локальные нейроны и их отростки дегенерировали, сохранились только афференты, приходящие извне. Они с разных сторон радиально подходили к пирамидному нейрону. На электронно-микроскопических снимках видно, что на телах пирамидных нейронов в сенсомоторной и теменной коре мозга обнаруживаются исключительно симметричные касательные синаптические контакты, образованные по ходу аксона, что дает основания считать, что они являются фрагментами корзинчатого сплетения (рис. 4).

Еще одной группой тормозящих нейронов являются клетки с двойным букетом дендритов. Это поэтическое название им дал Кахаль [8]. С тех пор как в этих клетках была обнаружена ГАМК и, следовательно, доказана их тормозная природа, интерес к ним значительно возрос. В комплексных исследованиях с использованием метода Гольджи и электронной микроскопии было показано распространение разветвлений аксонов одной из разновидностей нейронов и была определена локализация аксонных терминалей на постсинаптических нейронах и их частях. Пресинапсы окончаний аксонов этих клеток содержат овальные синаптические пузырьки и участвуют в образовании симметричных (тормозящих) синапсов.

Тормозящие синапсы неизвестного происхождения описаны в ряде областей коры головного мозга на стволах дендритов и их ветвях. Количество подобных синапсов на дендритах резко уменьшается в дистальном направлении. Если на проксимальных участках дендрита пирамидной клетки преобладают симметричные синаптические контакты, то на тонких дендритических веточках обнаруживаются преимущественно асимметричные синаптические контакты. В средних отделах одинаково часто встречаются оба вида контактов. Одиночные симметричные синаптические контакты продемонстрированы в коре на концевых разветвлениях дендритов и даже на дендритических шипиках [7, 9, 15].

Список литературы

1. Бабминдра В. П., Брагина Т. А. Структурные основы межнейронной интеграции.— Л.: Наука, 1982.— 164 с.
2. Бабминдра В. П., Толченова Г. А. Ассоциативные и каллозальные звездчатые нейроны в теменной области коры большого мозга кошки.— Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1982, 82, № 6, с. 5—12.
3. Батуев А. С. Кортикальные механизмы интегративной деятельности мозга.— М.: Наука, 1978.— 53 с.
4. Демьяненко Г. П. Последовательность дифференцировки звездчатых нейронов сенсомоторной коры мозга кошки в раннем постнатальном онтогенезе.— Докл. АН СССР, 1982, 262, № 3, с. 716—718.
5. Иманкулова Ч. С. Структура ассоциативных проекций в двигательной коре мозга кошки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Л., 1975.— 24 с.
6. Серков Ф. Н. Нейронные механизмы и функциональное значение торможения в нейронах слуховой коры.— Физиол. журн., 1984, 30, № 5, с. 520—526.
7. Толченова Г. А. Нейронная организация и межнейронные связи теменной коры мозга кошки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Л., 1974.— 24 с.
8. Cajal y Ramon S. Histologie du système nerveux de l'homme et des vertèbres.— Paris: Maloine, 1955, vd. 2.— 993 p.
9. Jones E. G., Powell T. P. S. Electron microscopy of the somatic sensory cortex of the cat. 1 Cell types and synaptic organization.— Phil. Trans. Roy Soc., London, B., 1970, 257, N 812, p. 1—11.
10. Kisvarday Z. F., Martin K. A., Somogyi P. The function, morphology and synaptology of basket cells in the cat visual cortex.— J. Physiol., 1983, 334, N 1, p. 21—22.
11. Marin-Padilla M. Three-dimensional reconstruction of the pericellular nests (baskets) of the motor (area 4) and visual (area 17) areas of the human cerebral cortex. A Golgi study.— Z. Anat. Entwickl.-Gesch., 1974, 144, N 1, S. 123—135.
12. Palay S. L., Sotelo C., Peters A., Orkand P. M. The axon hillock and the initial segment.— J. Cell. Biol., 1968, 38, N 1, p. 193—201.
13. Rinovik E. Organization of thalamic connections from motor and somatosensory cortical areas in the cat.— In: Corticothalamic projections and sensorimotor activities. New York: Raven press, 1972, p. 57—88.