

13. *Joyce J. N.* Multiple dopamine receptors and behavior // *Neurosci Biobehav. Rev.*—1983.—7, N 2.—P. 227—256.
14. *Kamata K., Aoki H., Kameyama T.* Involvement of the dopaminergic system in the regulation of the caudate spindle in the rat // *Arch. Int. Pharmacodyn.*—1982.—256, N 2.—P. 228—235.
15. *Langlois J. M., Poussart Y.* Electro cortical activity following cholinergic stimulation of the caudate nucleus in the cat // *Brain Res.*—1969.—15, N 2.—P. 581—583.
16. *Reinoso-Suarez F.* Topographischer Hirnatlas der Katze für experimental-physiologische Untersuchungen.—Darmstadt: Merck, 1961.—72 S.
17. *Stadler H., Lloyd K. G., Gadea-Ciria M. et al.* Enhanced striatal acetylcholine release by chlorpromazine and its reversal by apomorphine // *Brain Res.*—1973.—85, N 2.—P. 476—480.
18. *Trabucchi M., Cheney D. L., Racagni G. et al.* In vivo inhibition of striatal ACh turnover by L-dopa, apomorphine and (+)amphetamine // *Ibid.*—1975.—85, N 1.—P. 130—134.

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

Поступила 11.07.85

УДК 612.825

И. И. Коренюк, Н. М. Усаченко, В. Б. Павленко

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ МОЗГА КОШКИ НА СТИМУЛЯЦИЮ ПИРАМИДНОГО ТРАКТА

В настоящее время особое внимание нейрофизиологов привлекает проблема корковых механизмов управления движением. Показано, что теменная ассоциативная кора (ТАК) играет важнейшую роль в переработке и интеграции афферентных потоков различных сенсорных модальностей и участвует в программировании, запуске и контроле произвольных движений [1, 2, 10—12, 14, 15]. Морфологическим субстратом организации таких двигательных реакций, очевидно, является наличие в этой области нейронов, направляющих свои аксоны в моторную кору (МК), ядра моста (ЯМ), пирамидный тракт (ПТ), базальные ганглии, красное ядро [2, 8, 10, 13, 16, 20]. Необходимо отметить, что нервные клетки ТАК, аксоны которых входят в состав ПТ, изучены только морфологическими методами [16]. Электрофизиологически исследованы лишь фокальные реакции, возникающие в ТАК при раздражении медуллярных пирамид [17], тогда как особенности распределения в отдельных слоях по глубине коры и функциональные свойства нейронов ТАК, проецирующихся в ПТ, до сих пор остаются невыясненными.

Цель настоящей работы — изучение функциональных особенностей нервных клеток полей 5 и 7 ТАК, идентифицированных по антидромным реакциям в ответ на раздражение ПТ, и пространственного расположения этих нейронов в указанных зонах коры головного мозга.

Методика

Опыты проведены на 20 кошках, наркотизированных тиопенталом натрия (30—40 мг/кг внутривенно), а затем обездвиженных *d*-тубокурарином (1 мг/кг внутривенно). ПТ раздражали в области ножек мозга коаксильным электродом, наружный диаметр которого — 0,75 мм, а межэлектродное расстояние — 1 мм. Электрод вводили в ножки мозга по координатам А 6,0; L 5,0; Н 4,0 [18]. О правильном попадании в ПТ судили по появлению в сенсомоторной коре (в ответ на данную стимуляцию) коротколатентного фокального потенциала. У части идентифицированных нейронов ПТ исследовали реакции на раздражение МК в области представления передней контралатеральной лапы и ЯМ (серое вещество моста). Моторную область коры раздражали на глубине 1,5—2,0 мм от ее поверхности биполярно (две электролитически заточенные проволочки с межэлектродным расстоянием 1,0—1,5 мм). Для стимуляции ЯМ

электрод, аналогичный применяемому для раздражения ПТ, вводили в точку с координатами А 1,5; L 1,0; Н 1,0 [18]. Все электроды располагали ипсилатерально по отношению к исследуемой области коры мозга. Раздражение ПТ и ЯМ производили одиночными прямоугольными толчками электрического тока, длительностью 0,2 мс, силой до 400 мкА, а раздражение МК — длительностью 0,2 мс, силой до 1000 мкА.

Импульсную активность нейронов ТАК отводили внеклеточно стеклянными микроэлектродами сопротивлением 8—20 МОм, заполненными раствором хлористого натрия (4 моль/л). Поиск нейронов осуществляли при постоянном раздражении ПТ частотой 4 с⁻¹. Антидромные реакции нейронов идентифицировали по короткому стабильному латентному периоду (ЛП) ответа, способности нейрона отвечать на серию из 4—5 стимулов, следующих с частотой 300—500 с⁻¹; при наличии у нейронов фоновой активности критерием антидромности ответа служил тест столкновения импульсов в аксоне. Остальные особенности методики описаны ранее [3].

Результаты

Исследованы коротколатентные реакции 208 нейронов полей 5 и 7 на стимуляцию ножек мозга. На предъявленное раздражение 198 (95,5 %) нервных клеток отвечали антидромным потенциалом действия (ПД) и были идентифицированы как нейроны ПТ (рис. 1, а, б). У 19 (9,1 %) нейронов ТАК в ответ на стимуляцию ПТ регистрировали ортодромные реакции (рис. 1, б, в). Причем у девяти из них ортодромному ответу предшествовал антидромный ПД (рис. 1, б). О принадлежности одному и тому же нейрону анти- и ортодромного импульсов свидетельствовало однонаправленное изменение их амплитуды и полярности при смещении микроэлектрода по глубине коры. Фоновая

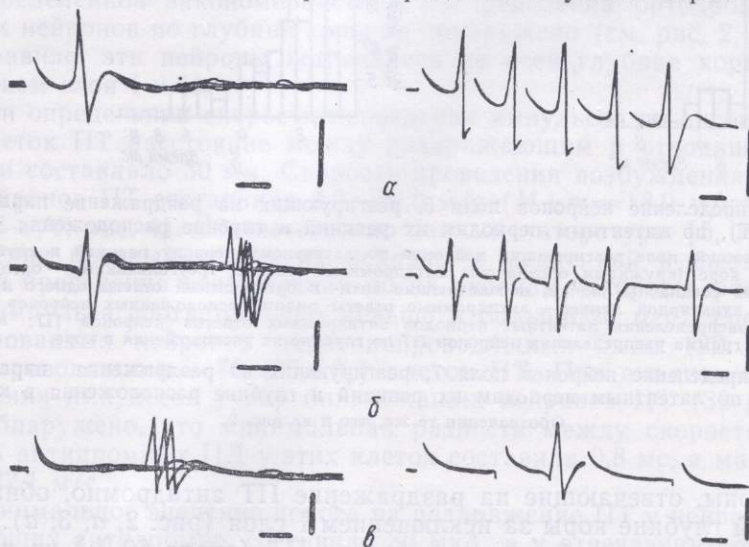


Рис. 1. Реакции нейронов теменной ассоциативной коры на раздражение пирамидного тракта:

а — антидромный ответ нейрона на одиночный импульс и на серию с частотой 500 с⁻¹; б — анти- и ортодромный ответы одного и того же нейрона на одиночный импульс и на серию с частотой 500 с⁻¹; в — ортодромный ответ нейрона на одиночный импульс и на серию с частотой 300 с⁻¹. Калибровка: 0,5 мВ; 1 мс.

активность у рассматриваемых нейронов была выражена слабо и зарегистрирована лишь у 23 клеток, активируемых антидромно, и у шести нейронов с ортодромными ответами.

Значения ЛП антидромных ПД у разных нейронов ТАК варьировали в пределах 0,6—9,4 мс ($M \pm m = 2,3 \text{ мс} \pm 0,1 \text{ мс}$; $M_0 = 1,3 \text{ мс}$). Причем у нейронов поля 5 (рис. 2, а, б) значения ЛП ответов находились в пределах 0,6—6,7 мс ($M \pm m = 2,1 \text{ мс} \pm 0,1 \text{ мс}$; $M_0 = 1,3 \text{ мс}$), а у нейронов поля 7 (рис. 3, а, б) — 0,6—9,4 мс ($M \pm m = 2,6 \text{ мс} \pm 0,1 \text{ мс}$; $M_0 = 1,3 \text{ мс}$). У каждого отдельно взятого нейрона ПТ антидромный ПД возникал со стабильным ЛП (коэффициент вариации не превы-

шал 5 %). Как видно из гистограмм распределения ЛП ответов (рис. 2, б, 3, б), у большинства нейронов (56,1 %) исследуемых полей антидромные реакции на раздражение ПТ возникали в пределах 1,0—2,5 мс. Среднее значение ЛП антидромных ПД у нейронов ПТ поля 5 достоверно меньше, чем у аналогичных нейронов поля 7 ($P \leq 0,05$). В поле 5 обнаружено больше нейронов, у которых ЛП антидромных ответов был короче 1,0 мс, чем в поле 7 (16,4 и 9,2 % соответственно).

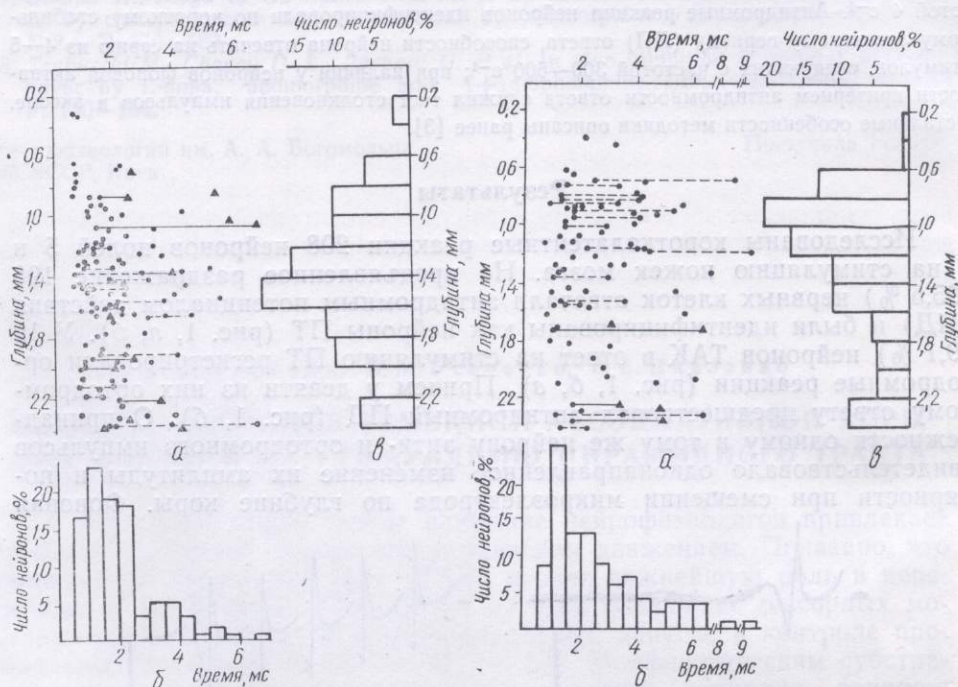


Рис. 2. Распределение нейронов поля 5, реагирующих на раздражение пирамидного тракта (ПТ), по латентным периодам их реакций и глубине расположения в коре: а — корреляционное поле реагирующих нейронов по латентному периоду реакций и глубине расположения в коре (кружками обозначены антидромные ответы, треугольниками — ортодромные; прямой линией соединены знаки, обозначающие анти- и ортодромный ответы одного и того же нейрона ПТ, пунктирной линией — антидромные ответы рядом расположенных нейронов ПТ; б — гистограмма распределения латентных периодов антидромных ответов нейронов ПТ; в — гистограмма распределения латентных периодов ПТ по глубине их расположения в коре.

Рис. 3. Распределение нейронов поля 7, реагирующих на раздражение пирамидного тракта, по латентным периодам их реакций и глубине расположения в коре.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

Нейроны, отвечающие на раздражение ПТ антидромно, обнаружены по всей глубине коры за исключением I слоя (рис. 2, а, 3, а). Отмечено выраженное преобладание нейронов ПТ (около 60 %) на глубине 800—1 600 мкм. Причем в поле 5 максимум плотности распределения этих нейронов находился на глубине 1 200—1 600 мкм (рис. 2, в), а в поле 7 — 800—1 200 мкм (рис. 3, в).

Необходимо отметить, что нейроны ПТ в исследуемой зоне распределены неравномерно. На это указывает то, что при прохождении микроэлектрода через кору в некоторых треках можно было увидеть до восьми нейронов ПТ, но в большинстве треков такие клетки вообще не были обнаружены. К тому же, в 28 наблюдениях в ответ на одиночную стимуляцию ПТ одновременно регистрировали два-три антидромных импульса, генерируемых близлежащими нейронами. О принадлежности импульсов разным нейронам свидетельствовало то, что при смещении микроэлектрода амплитуда и полярность регистрируемых ПД изменялись разнонаправленно. Такие группы нервных клеток обнаружены в полях 5 и 7 на глубине 750—2 400 мкм (рис. 2, а, 3, а). На рис. 2, а, и 3, а видно, что в поле 5 группы нейронов чаще встре-

чаются в глубоких слоях коры, а в поле 7 основное число таких клеток — в средних корковых слоях.

Ортодромные реакции нейронов ТАК на раздражение ПТ возникали с ЛП в пределах 1,7—6,7 мс ($M \pm m = 3,6 \text{ мс} \pm 1,5 \text{ мс}$; рис. 2, а, 3, а). Как правило, коэффициент вариации ЛП ответов ортодромно отвечающих нейронов не превышал 15 %. Однако у десяти ортодромно активируемых нервных клеток (шесть — нейроны ПТ и четыре — не-

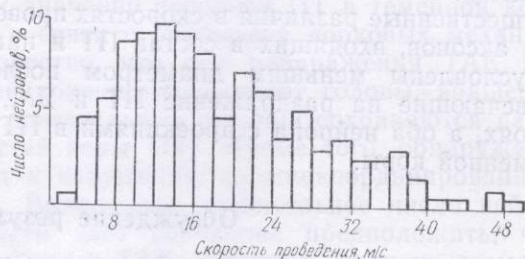


Рис. 4. Гистограмма распределения скоростей проведения возбуждения по аксонам нейронов пирамидного тракта ($n=198$).

идентифицированные) коэффициент вариации меньше 5 %. Малая вариабельность ЛП ортодромных ответов у этих нейронов, а также способность этих клеток воспроизводить частоту стимуляции порядка 70—100 с^{-1} может свидетельствовать о возможности моносинаптической активации нейронов ТАК через возвратные коллатерали волокон ПТ [9]. Если анти- и ортодромный ПД регистрировали у одного и того же нейрона, второй импульс возникал через 0,8—5,2 мс после первого.

Определенной закономерности в распределении ортодромно отвечающих нейронов по глубине коры не обнаружено (см. рис. 2, а и 3, а). Как правило, эти нейроны встречались по всей глубине коры, за исключением слоя I и II.

При определении скорости проведения импульсов по аксонам нервных клеток ПТ расстояние между раздражающим и отводящим электродами составляло 30 мм. Скорость проведения возбуждения по аксонам нейронов ПТ составляла 3,2—50,0 м/с ($M \pm m = 18,9 \text{ м/с} \pm 0,7 \text{ м/с}$; M_0 12,6 м/с; рис. 4). Соответственно данным литературы [5, 19] о подразделении нервных клеток на нейроны с медленной и быстрой скоростями проведения возбуждения по их аксонам (скорость распространения импульса соответственно меньше и больше 20 м/с), среди зарегистрированных нейронов медленнопроводящими были 122 (61,6 %), быстропроводящими — 76 (38,4 %) клеток ПТ. При анализе скоростей проведения импульсов у пар близлежащих нейронов ПТ (38 наблюдений) обнаружено, что минимальная разность между скоростями проведения антидромных ПД у этих клеток составила 0,8 мс, а максимальная — 27,1 м/с.

Минимальное значение порога на раздражение ПТ у нейронов ТАК, отвечающих антидромно, составило 30 мкА, а у отвечающих ортодромно — 60 мкА. У нейронов, отвечающих антидромно, а затем ортодромным ПД, пороговая сила стимулов, необходимая для возникновения первого импульса, всегда была ниже, чем для второго.

У 51 нейрона методом парных стимулов измеряли рефрактерный период на повторное тестирующее раздражение ПТ. Обнаружено, что абсолютный рефрактерный период у разных нейронов варьировал в пределах 0,5—2,5 мс. У большинства нейронов (76,5 %) он не превышал 1,5 мс.

В отдельной серии экспериментов, кроме стимуляции ПТ, в 65 нейронах ТАК раздражали ЯМ и в 120 — МК. При этом обнаружены четыре нейрона, отвечавшие антидромно на стимуляцию ПТ и ЯМ, а также два нейрона, отвечавших антидромно на стимуляцию ПТ и МК, что свидетельствует о наличии у аксонов нейронов ПТ теменной коры коллатералей к ЯМ или к МК. У нейронов ТАК с двойной проекцией в ПТ и ЯМ значение ЛП ответов на раздражение ЯМ превышало значение ЛП на раздражение ПТ в пределах 0,9—3,9 мс. У этих нейронов ско-

рость распространения нервного импульса по волокнам ПТ на участке ТАК — ножки мозга составила 9,4; 17,6; 23,1 и 33,3 м/с, а из ТАК к ЯМ — 7,6; 6,2; 15,7 и 11,5 м/с соответственно. Значения ЛП антидромных ответов двух нейронов ТАК с двойной проекцией в ПТ и МК на стимуляцию ПТ — 1,0 и 1,3, а на раздражение МК — 1,0 и 5,3 мс, что соответствует скорости проведения возбуждения: по волокну, направляющемуся в ПТ — 30,0 и 23,3 м/с, а из ТАК к МК — 20,0 и 3,8 м/с. Существенные различия в скоростях проведения импульсов между ветвями аксонов, входящих в состав ПТ и направляющихся к МК или ЯМ, обусловлены меньшим диаметром последних. Нейроны, антидромно отвечающие на раздражение ПТ и ЯМ, зарегистрированы в III и V слоях, а оба нейрона с проекциями в ПТ и МК обнаружены в VI слое теменной коры.

Обсуждение результатов

В экспериментах было обнаружено 198 нейронов ТАК, отвечающих на стимуляцию ПТ антидромным ПД. Таким образом, получены новые доказательства наличия в составе ПТ волокон, являющихся аксонами нервных клеток ТАК.

Сравнивая полученные в настоящем исследовании результаты с соответствующими данными других авторов, изучавших сенсомоторную кору, можно отметить сходные и отличительные свойства нейронов ПТ этих областей коры. Для ТАК характерно расположение основной массы нейронов ПТ не только в глубоких, но и в средних слоях коры в отличие от сенсомоторной области, где большинство таких клеток обнаружено в глубоких слоях [6]. Выявленные особенности локализации нейронов ПТ в теменной коре, очевидно, обусловлены наличием в этой области крупных пирамид не только в V, но и в III слое коры [7]. Вероятно, эти нервные клетки дают начало кортикофугальным путям.

Установленные в настоящем исследовании максимальные скорости проведения возбуждения по аксонам нейронов ПТ (50,0 м/с) оказались ниже, чем для нейронов ПТ сенсомоторной коры, у которых они достигали 70—80 м/с [5, 6, 19]. Такое различие, по-видимому, обусловлено большими размерами клеток ПТ и соответственно большим диаметром их аксонов в сенсомоторной коре по сравнению с теменной. В то же время процентное соотношение между медленно и быстропроводящими нейронами ПТ (61,6 и 38,4 %) в исследуемой области оказалось близким к аналогичному между такими же группами клеток в сенсомоторной коре [6].

Одновременная регистрация нескольких антидромных импульсов, принадлежащих разным нейронам, а также регистрация в одном треке до восьми нейронов ПТ указывает на тенденцию клеток ПТ теменной области располагаться в определенных микроучастках коры. Необходимо отметить, что скорости проведения возбуждения по аксонам у лежащих нейронов ПТ могли значительно отличаться или быть сходными, из чего следует, что в ТАК размеры рядом расположенных нервных клеток ПТ также могут существенно отличаться или быть приблизительно одинаковыми. Такая особенность расположения нейронов была отмечена ранее и для клеток ПТ сенсомоторной области коры [6].

Обнаруженные при раздражении ПТ коротколатентные ортодромные ответы у нейронов ПТ и неидентифицированных нервных клеток ТАК свидетельствуют о том, что нервные элементы ТАК получают вход по системе обратной связи от нейронов ПТ. Причем, нейроны ТАК в этом случае могут активироваться как моно-, так и олигосинаптически. Возникновение у нейронов ПТ ортодромного ПД вслед за антидромным через 0,8—5,2 мс указывает на отсутствие у этих эфферентных нервных клеток тормозных процессов в течение нескольких миллисекунд после генерации ПД. Наличие антидромных ответов у некоторых нейронов ПТ на раздражение МК или ЯМ свидетельствует о существовании у этих клеток аксонных коллатералей к МК или ЯМ.

Наличие возвратных коллатералей, а также многочисленных ответвлений по ходу аксонов характерно и для нейронов ПТ сенсомоторной коры [5, 6, 19].

На основе сопоставления функциональных особенностей и пространственного расположения нейронов ПТ теменной и сенсомоторной коры можно считать, что система ПТ, берущая начало в разных областях мозга характеризуется целым рядом общих свойств.

Вопрос о функциональном значении нейронов ПТ в теменной коре представляет особый интерес в связи с проблемой корковых механизмов регуляции движений. Известно, что при раздражении ТАК наблюдаются движения передней конечности, поворот головы, вращение глаз [1, 2, 10—12, 14]. Такие двигательные реакции сохраняются даже при удалении моторных областей коры [14]. Кроме того, обнаружено, что разрушение ТАК приводит к нарушению сложнокоординированных произвольных движений [12]. Выявленное значительное число нейронов ПТ в исследуемой области дает основание предположить, что пирамидный путь, берущий начало в ТАК, вероятно, один из возможных каналов, через который теменная кора может осуществлять контроль нижележащих двигательных центров, включая и сегментарные уровни спинного мозга. Следовательно, нейроны ТАК выполняют не только функцию реле в корково-корковых цепях передачи информации к МК [4, 12, 20], но и (наряду с нервными клетками МК) самостоятельно передают информацию по нисходящим путям, включая и пирамидный путь, принимают участие в регуляции и коррекции сложнокоординированных двигательных актов. Обнаруженные коллатерали аксонов нейронов ПТ к МК или ЯМ (последние, как известно, — релейные структуры на пути сигналов из коры к мозжечку [13]) играют, по-видимому, существенную роль в формировании функциональных связей ТАК с моторной областью коры и мозжечком в процессах регуляции и коррекции двигательных реакций. Таким образом, обнаруженные в настоящем исследовании нейроны ПТ, вероятно, те структурные элементы ТАК, посредством которых может осуществляться ее участие в организации движений с учетом текущих потребностей организма.

I. I. Korenyuk, N. M. Usachenko, V. B. Pavlenko

NEURONAL REACTIONS IN PARIETAL ASSOCIATION CORTEX OF CAT TO PYRAMIDAL TRACT STIMULATION

Experiments were performed on cats anaesthetized with thiopental sodium and immobilized with tubocurarine. Reactions of the parietal association cortex neurons to the pyramidal tract (PT) stimulation were studied. Antidromic spikes were recorded in 198 neurons and orthodromic ones — in 10 neurons. The orthodromic potential following the antidromic one was recorded in nine PT neurons. Latencies of the antidromic spikes ranged from 0.6 to 9.4 msec, that corresponded to conduction velocities between 3.2–50.0 m/s. The latencies of area 5 PT cells were revealed to be reliably shorter than those of area 7. The PT cells sent axon collaterals to the motor cortex and to pontine nuclei. The participation of the parietal association cortex in regulation of the movement is discussed.

M. V. Frunze University, Simferopol.

1. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. — Л.: Наука, 1981. — 255 с.
2. Батуев А. С., Васильева Л. А., Таиров О. П. Функции таламо-париетальной ассоциативной системы мозга млекопитающих // Эволюция теменных долей мозга. — Л.: Наука, 1973. — С. 44—117.
3. Кореньюк И. И., Павленко В. Б. Реакции нейронов ассоциативной коры на раздражение подкоркового белого вещества // Физиол. журн. — 1982. — 28, № 2. — С. 139—144.
4. Кореньюк И. И., Хитрова Т. В. Электрофизиологическое изучение проекций теменной ассоциативной области в двигательную зону коры головного мозга кошки // Там же. — 1985. — 31, № 2. — С. 126—133.