

11. Geisler C. D., Rhode W. S., Hazelton D. W. Responses of inferior colliculus neurons in the cat to binaural acoustic stimuli having wide-band spectra // J. Neurophysiol.—1969.—32.—P. 960—974.
12. Goldberg J. M., Brown P. B. Responses of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: Some Physiological mechanisms of sound localization // Ibid.—P. 613—636.
13. Hosford H. L., Fullerton B. C., Levine R. A. Binaural interaction in human and cat brainstem evoked responses // J. Acoust. Soc. America.—1979.—65, N 1.—P. 86.
14. Jewett D. L., Williston J. S. Auditory evoked far fields evoked from the scalp of humans // Brain.—1971.—94.—P. 681—696.
15. Picton T. W., Hillyard S. A., Krausz H. J., Galambos R. Human auditory evoked potentials. Part 1: Evaluation of components // Electroencephalog and Clin. Neurophysiol.—1974.—36.—P. 179—190.
16. Rose J. E., Gross N. B., Geisler C. D., Hind J. E. Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localization of a sound source // J. Neurophysiol.—1966.—29.—P. 288—314.

Киев. ин-т отоларингологии им. А. И. Коломийченко
М-ва здравоохранения УССР

Поступила 24.11.87

УДК 612.826.5:612.825:612.822

Реакции нейронов медиального коленчатого тела кошки на корковое и периферические раздражения

В. И. Хоревин

В имеющейся литературе о нейронной организации таламического ядра слуховой системы — медиального коленчатого тела (МКТ) описаны, главным образом, закономерности проведения специфической импульсации в проекционную слуховую область коры головного мозга и ее преобразования на уровне таламуса [2, 5, 12]. Изучению роли «неспецифических» элементов и значению нейронов с полимодальными ответами в этих процессах уделяется значительно меньше внимания. Как известно, в МКТ обнаружены нейроны, которые реагируют на звуковые, соматические и другие раздражения [3, 8, 13, 15]. Однако к настоящему времени в литературе нет сведений о значении таких нейронов МКТ для передачи импульсации в первую слуховую область коры головного мозга (А1) и наличии кортикофугальных влияний слуховой области А1 на указанные нейроны. Поэтому задачей настоящей работы явилось изучение роли МКТ в передаче слуховой и соматической импульсации в А1 и влияния стимуляции А1 на нейроны МКТ, имеющие входы из слуховой и соматической систем.

Методика

Работа выполнена в острых опытах на наркотизированных тиопенталом (35 мг/кг, внутривенно) и обездвиженных миорелаксином кошках. Подробности оперативной подготовки животного, стимуляции, отведения импульсной активности от нейронов МКТ, а также их идентификация описаны ранее [3, 4]. В качестве звукового раздражения использовали щелчок, в качестве соматического — электрокожное раздражение передней контралатеральной лапы и (или) стимуляцию дорсального канатика (ДК) спинного мозга. Для стимуляции А1 применяли биполярные электроды, состоящие из двух пар нихромовых игл, длина изолированных кончиков которых составляла 1,5 мм, и они располагались на расстоянии 2 мм друг от друга. Использовали прямоугольные толчки тока продолжительностью 0,1 мс и силой, в 3—5 раз превышающей порог для возникновения вызванного потенциала в МКТ. Для идентификации антидромных реакций нейронов МКТ использовали тест-коллизии [1, 9].

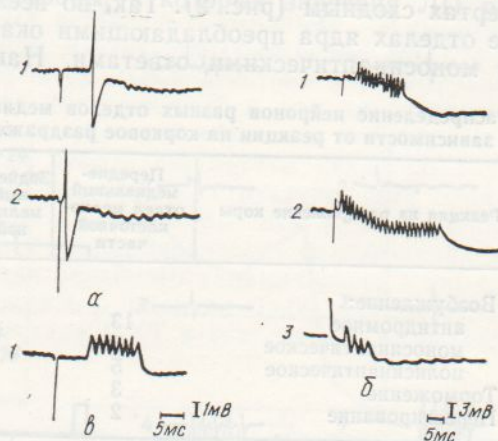
Результаты и их обсуждение

Изучены импульсные реакции 138 нейронных элементов МКТ на корковое и периферические раздражения. Из них 69 клеточных элементов отнесены к мелкоклеточной части МКТ, 38 — к крупноклеточной части МКТ, 31 — к участкам перехода от ростральных отделов МКТ к заднему вентральному ядру таламуса, которые для краткости были обозначены как РО.

В мелкоклеточной части МКТ отведение осуществлено от 66 нейронов и 3 аксонов. Такое разделение проведено в соответствии с критериями, описанными Bishop и соавт. [7], на основании различия формы потенциалов действия сомы нейронов и их аксонов. В большинстве случаев отведение осуществляли от сомы нейронов (рис. 1, а). В еди-

Рис. 1. Реакции нейронных элементов разных отделов медиального коленчатого тела (МКТ) на корковое и периферические раздражения:

1 — нейрон переднемедиального отдела мелкоклеточной части (1 — ответ на щелчок, 2 — ответ на корковое раздражение); 6 — аксон заднемедиального отдела мелкоклеточной части (1 — ответ на электрокорковое раздражение (ЭКР), 2 — ответ на стимуляцию дорсального канатика, 3 — ответ на корковое раздражение); в — аксон медиальной петли (ответ на ЭКР).



ничных наблюдениях (см. рис. 1, б) зарегистрированы потенциалы действия иной формы: монофазные, положительной полярности с быстрым передним фронтом. Активность описанного типа была зарегистрирована при отведении от волокон медиальной петли (см. рис. 1, в).

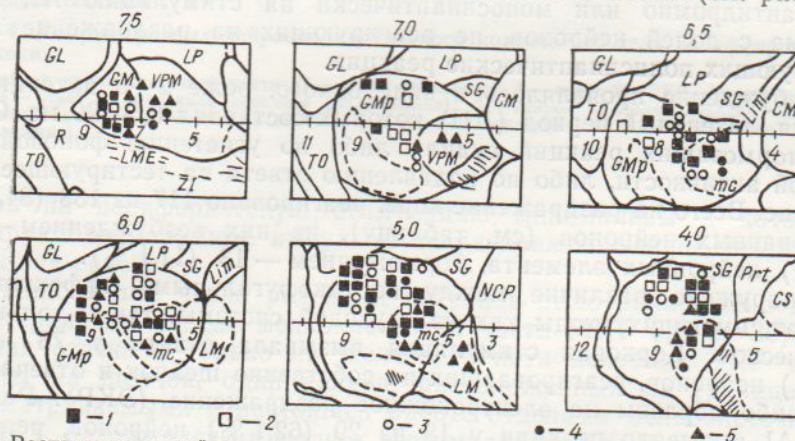


Рис. 2. Распределение нейронов, дающих разные типы ответов на корковую стимуляцию, в медиальном коленчатом теле:

1 — антидромные ответы; 2 — моносинаптические ответы; 3 — полисинаптические ответы; 4 — тормозные реакции; 5 — нет ответов (границы ядер таламуса даны в соответствии с данными Jasper и Ajmone-Marsan [11]).

На основании указанных критериев 38 нейронных элементов крупноклеточной части МКТ разделены на 35 нейронов и 3 аксона, а 31 элемент РО — на 28 нейронов и 3 аксона.

В настоящей работе отдельно изучены реакции нейронов переднемедиальных (30 элементов) и заднемедиальных (39 элементов) отделов мелкоклеточной части МКТ (границей между ними принято считать L_3 , по атласу Jasper и Ajmone-Marsan [11]). Известно, что отделы

различаются своими афферентными и эфферентными связями [6, 14], а также тем, что в переднелатеральном отделе преимущественно расположены клетки, для которых соматическая стимуляция малоэффективна, тогда как в заднемедиальном отделе — клетки, у которых такая стимуляция вызывает четкие нейронные реакции [4]. В составе заднемедиального отдела мелкоклеточной части была рассмотрена вся каудальная часть МКТ, соответствующая фронтальным планам A_4 и A_3 [11].

Стимуляция A_1 вызывала в нейронах и аксонах возбуждающие и тормозящие реакции. Распределение нейронов разных отделов МКТ в зависимости от характера реакции на раздражение A_1 было в общих чертах сходным (рис. 2). Так, во всех выделенных в настоящей работе отделах ядра преобладающими оказались нейроны с антидромными и моносинаптическими ответами. Наибольшей оказалась доля таких

Распределение нейронов разных отделов медиального коленчатого тела (МКТ) в зависимости от реакции на корковое раздражение

Реакция на раздражение коры	Передне-медиальный отдел мелко-клеточной части	Заднемедиальный отдел мелкоклеточной части	Крупноклеточная часть	РО	МКТ
Возбуждение:					
антидромное	13	15	11	9	48
моносинаптическое	7	9	6	6	28
полисинаптическое	5	10	7	6	28
Торможение	3	4	4	2	13
Нереагирование	2	1	10	8	21

нейронов в мелкоклеточной части МКТ (таблица). Здесь же меньше всего обнаружено нейронов, не реагирующих на раздражение A_1 или генерирующих полисинаптические реакции на это раздражение. В то же время в крупноклеточной части МКТ и РО доля нейронов, реагирующих антидромно или моносинаптически на стимуляцию A_1 , была сравнима с долей нейронов, не реагирующих на раздражение A_1 и генерирующих полисинаптические реакции.

Возбуждение проявлялось в виде одного, реже 2—5 потенциалов действия, латентный период (ЛП) которых составлял 0,5—20 мс. О наличии тормозящих реакций судили либо по угнетению фоновой импульсной активности, либо по подавлению ответа на тестирующее раздражение. Всего на раздражение коры реагировало 117 из 138 (84,8 %) исследованных нейронов (см. таблицу), из них возбуждением — 104 (88,9 %) нейронных элемента, торможением — 13 (11,1 %).

Обнаружено различие между кортикофугальными эффектами в нейронах, имеющих входы как из слуховой системы, так и только из соматической. Кортиковая стимуляция вызывала ответы у 78 из 85 (91,9 %) нейронов, реагировавших на собственно щелчок и отвечавших каким-либо образом на электрокожное раздражение (ЭКР). Раздражение A_1 вызывало реакции у 18 из 29 (62,1 %) нейронов, реагировавших только на ЭКР.

По продолжительности ЛП импульсных ответов на раздражение A_1 нейронные элементы условно разделены на две группы. В первую входили клетки, ЛП ответов которых составлял 0,5—2,0, во вторую — 2,0—20 мс (рис. 3). По данным Серкова [2], ответы нейронов первой группы из-за малой продолжительности их ЛП могут быть отнесены к антидромным. В соответствии с приведенными данными [2], ответы второй группы были отнесены к ортодромным и подразделены на моносинаптические (ЛП 2,5—4,5 мс) и полисинаптические (ЛП 4,5—20 мс). Реакции нейронов, реагировавших на стимуляцию A_1 , ЛП которых составлял 2—2,3 мс, также отнесены к антидромным из-за малой продолжительности ЛП ответов этих нейронов.

У описываемых в настоящей работе элементов значения ЛП таких реакций были стабильными, а сами реакции в большинстве случаев возникали в ответ на группу высокочастотных стимулов (300—500 с⁻¹, а иногда и более); у всех семи выборочно изученных нейронов был получен эффект коллизии.

У части нейронов, реакции которых на стимуляцию АІ были определены как антидромные, ЛП ответов на периферические раздражения были минимальными. На щелчок они составляли 6—10 мс, на ЭКР — 5—8, на стимуляцию ДК — 3—6 (рис. 4). Нейроны с такими значениями ЛП реакций могли отвечать на относительно высокую (10—15 Гц) частоту периферической стимуляции. В соответствии с принятым в настоящее время постулатом, нейроны, в которых значения ЛП раз-

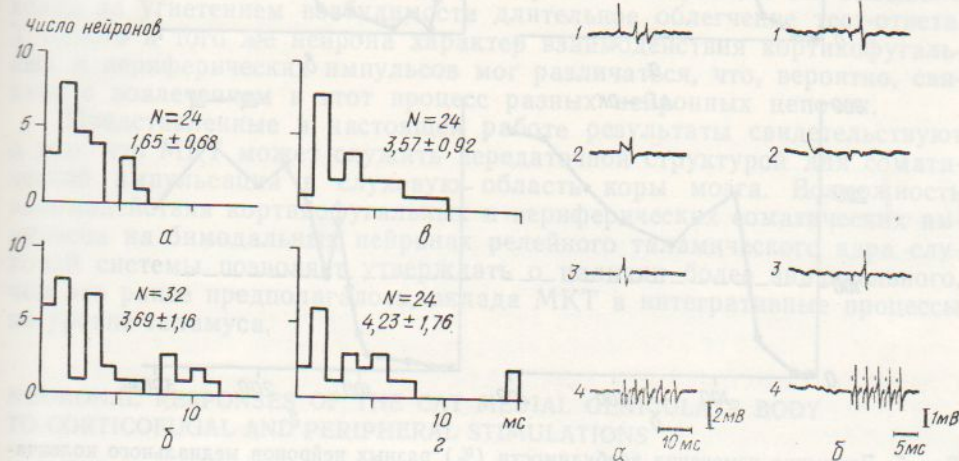


Рис. 3. Гистограммы распределения значений латентного периода импульсных реакций нейронов разных отделов медиального колленчатого тела на корковое раздражение: а — переднемедиальный отдел мелкоклеточной части; б — заднемедиальный отдел мелкоклеточной части; в — крупноклеточная часть; г — участки, переходные между МКТ и задним вентролатеральным ядром таламуса.

Рис. 4. Реакции разных нейронов медиального колленчатого тела на афферентные раздражения:

а — нейрон крупноклеточной части (1 — ответ на щелчок, 2 — ответ на ЭКР, 3 — ответ на одиночное, 4 — ответ на пачечное корковое раздражение); б — нейрон заднемедиального отдела мелкоклеточной части (1, 3 — ответ на щелчок, 2 — ответ на сочетание его с ЭКР, 4 — ответ на корковое раздражение).

рядов на периферическую стимуляцию минимальны и которые генерируют антидромные импульсы на раздражение коры, были определены как релейные.

Наибольшее число релейных нейронов было обнаружено в переднемедиальном отделе мелкоклеточной части МКТ (13 из 30). Шесть из них отвечали только на щелчок, у пяти нейронов ЭКР угнетало ответы на щелчок, один нейрон, расположенный на границе между рассматриваемыми в настоящей работе отделами мелкоклеточной части МКТ, разряжался на щелчок и стимуляцию ДК. В заднемедиальном отделе мелкоклеточной части МКТ выделено семь релейных нейронов, один из которых генерировал импульсы только на соматическую стимуляцию, у остальных ЭКР угнетало ответы на щелчок. В крупноклеточной части МКТ пять релейных нейронов отвечали на щелчок и ЭКР, в РО из трех выделенных релейных нейронов один отвечал на щелчок и ЭКР, один — только на соматические раздражения, в одном нейроне ЭКР угнетало ответ на щелчок.

Представленные в настоящей работе результаты, в частности наличие в МКТ и РО релейных нейронов, реагирующих на ЭКР или стимуляцию ДК, свидетельствуют о том, что соматическая импульсация может поступать непосредственно в проекционную слуховую область через релейное таламическое ядро слуховой системы — МКТ,

в основном через крупноклеточную часть ядра, где обнаружено наибольшее число релейных нейронов, реагирующих на ЭКР. Вероятно, через релейные нейроны таламуса срочная информация о соматических раздражениях может поступать непосредственно в АІ. У части релейных «слуховых» нейронов, которые не разряжались на ЭКР, ответы на щелчок подавлялись соматической стимуляцией, которая, вероятно, может модулировать передачу слуховой информации через часть релейных нейронов МКТ.

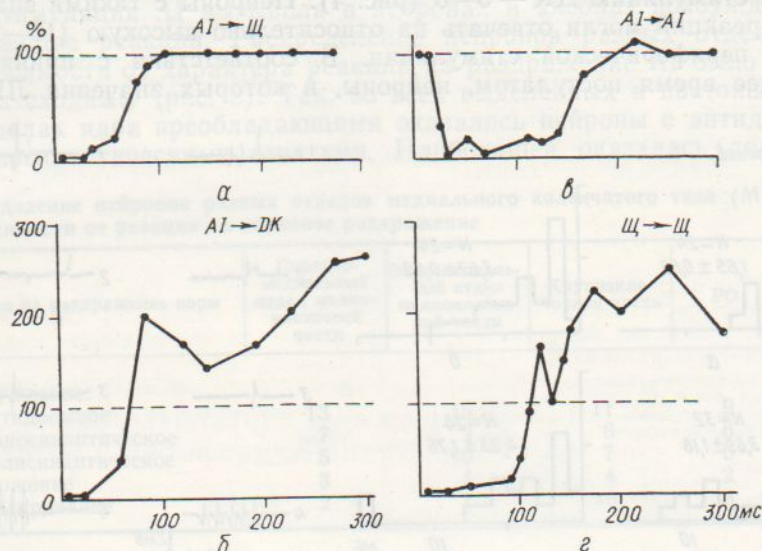


Рис. 5. Динамика изменения возбудимости (%) разных нейронов медиального коленчатого тела при взаимодействии импульсов, вызванных корковыми и периферическими раздражениями:

а — нейрон переднелатерального отдела мелкоклеточной части (кондиционирующее раздражение — стимуляция коры АІ, тестирующее — щелчок; здесь и далее результаты приведены по 10 тест-реакциям); б — нейрон переходного отдела между МКТ и задним вентролатеральным ядром таламуса (кондиционирующее раздражение — стимуляция АІ, тестирующее — стимуляция дорсального канатика); в — нейрон крупноклеточной части (кондиционирующее и тестирующее раздражения — стимуляция АІ); г — тот же нейрон (кондиционирующее и тестирующее раздражение — щелчок).

У значительного числа нейронов мелкоклеточной и крупноклеточной частей МКТ обнаружены моносинаптические реакции на стимуляцию АІ. Это находится в соответствии с данными литературы, в частности с тем, что кортикофугальные волокна оканчиваются на большинстве нейронов мелкоклеточной части МКТ [10]. Представленные в работе результаты свидетельствуют о том, что такие связи присущи и крупноклеточной части МКТ.

Релейные нейроны и нейроны, реагирующие на периферические стимулы, ЛП ответов которых непродолжительны, и генерирующие моносинаптические импульсы на стимуляцию АІ, расположены в передне-верхних отделах мелкоклеточной части МКТ и крупноклеточной части ядра. В этих местах слухового таламуса оканчивается основное число восходящих слуховых афферентных волокон [14] и кортикофугальных, нисходящих из АІ, волокон [6], что согласуется с принципом реципрокности связей релейных таламических ядер и соответствующих корковых проекционных областей [10].

У некоторых нейронов, отвечающих на раздражение АІ антидромно, либо не обнаружено реакций на применявшиеся периферические стимулы, либо ЛП ответов были продолжительными (например, на ЭКР — 20 мс). Вероятно, нейроны, расположенные на выходе из МКТ, функционально отличаются от релейных клеток.

Среди слуховых нейронов расположены аксоны, в которых зарегистрированы разряды на ЭКР, ЛП которых минимален и которые генерировали полисинаптические импульсы на стимуляцию АІ (см. рис.

1, б). Происхождение таких ответов, вероятно, объясняется тем, что АІ может посылать кортикофугальные волокна к подкорковым релейным образованиям соматической системы. Малая продолжительность ЛП рассматриваемых ответов на стимуляцию дорсальных канатиков (ДК) спинного мозга свидетельствует о возможности существования кортикофугальных влияний, ведущих из слуховой области на ядра ДК спинного мозга.

У 20 нейронов МКТ изучено влияние раздражения АІ на проведение периферической импульсации через это таламическое ядро. Обнаружено, что корковая стимуляция вызывает угнетение импульсных ответов на периферические раздражения продолжительностью обычно до 100 мс (рис. 5). У некоторых нейронов стимуляция АІ вызывала вслед за угнетением возбудимости длительное облегчение тест-ответа. У одного и того же нейрона характер взаимодействия кортикофугальных и периферических импульсов мог различаться, что, вероятно, связано с вовлечением в этот процесс разных нейронных цепочек.

Представленные в настоящей работе результаты свидетельствуют о том, что МКТ может служить передаточной структурой для соматической импульсации в слуховую область коры мозга. Возможность взаимодействия кортикофугальных и периферических соматических импульсов на бимодальных нейронах релейного таламического ядра слуховой системы позволяет утверждать о наличии более значительного, чем это ранее предполагалось, вклада МКТ в интегративные процессы на уровне таламуса.

NEURONAL RESPONSES OF THE CAT MEDIAL GENICULATE BODY TO CORTICOFUGAL AND PERIPHERAL STIMULATIONS

V. I. Khorevin

Neurons transmitted somatic impulses to the first acoustic area (AI) of the cerebral cortex were found in the cat medial geniculate body (MGB). Those neurons responded to electrical stimulation of the contralateral forepaw with latencies ranged between 5—8 ms and to the dorsal column stimulation — 3—6 ms. The majority of neurons studied were located in a macrocellular part of the MGB and at the same time responded to a click with latency of 6—10 ms. The percentage of those neurons that responded to the corticofugal volley was higher in nerve cells responded to clicks (91.9 %), than in neurons responded only to somatic stimulation (62.1 %).

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

1. Артеменко Д. П., Мамонец Т. М., Фомовский Б. И. О связях заднего латерального ядра таламуса с корой супрасильвиевой извилины кошки // *Нейрофизиология*.— 1975.— 7, № 5.— С. 500—508.
2. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.— Киев: Наук. думка, 1977.— 216 с.
3. Хоревин В. И. Реакции нейронов крупноклеточной части медиального коленчатого тела на звуковые и соматосенсорные раздражения // *Нейрофизиология*.— 1978.— 10, № 2.— С. 133—141.
4. Хоревин В. И. Влияние электрокожной стимуляции на ответы нейронов мелкоклеточной части медиального коленчатого тела, вызванные звуковым раздражением // Там же.— 1980.— 12, № 2.— С. 175—180.
5. Aitkin L. M., Webster W. R. Medial geniculate body of the cat: organization and responses to tonal stimuli of neurons in the ventral division // *J. Neurophysiol.*— 1972.— 35, N 3.— P. 365—380.
6. Andersen R. A., Knight P. L., Merzenich M. M. The thalamocortical and corticothalamic connections of A_I, A_{II} and the anterior auditory field (AAF) in the cat: evidence for two largely segregated systems of connections // *J. Comp. Neurol.*— 1980.— 194, N 4.— P. 663—701.
7. Bishop P. O., Burke W., Davis R. The identification of single units in central visual pathways // *J. Physiol.*— 1962.— 163, N 3.— P. 409—431.
8. Blum P. S., Gilman S. Vestibular, somatosensory and auditory input to the thalamus of the cat // *Expt. Neurol.*— 1979.— 65, N 2.— P. 343—354.
9. Curry M. J. The effects of stimulating the somatic sensory cortex on single neurones in the posterior group (PO) of the cat // *Brain Res.*— 1972.— 44, N 2.— P. 463—381.