

19. Winer J. A. Identification and structure of neurons in the medial geniculate body projecting to primary auditory cortex (A1) in the cat // Neuroscience.— 1984.— 13, N 2.— P. 395—413.
20. Winer J. A., Diamond I. T., Raczkowsky D. Subdivisions of the auditory cortex of the cat: The retrograde transport of horseradish peroxidase to the medial geniculate body and posterior thalamic nuclei // J. Comp. Neurol.— 1977.— 176, N 3.— P. 387—418.

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

Материал поступил в редакцию 04.04.89

УДК 612.825.5:612.822.3

В. А. Радионов, В. Ф. Прокопенко

Реакции нейронов двигательной области коры головного мозга кошки на стимуляцию волокон пирамидного тракта и вентрального постеролатерального ядра таламуса

Электрические реакции нейронов двигательной области коры головного мозга на антидромное раздражение волокон пирамидного тракта изучены достаточно детально. Показано, что в ответ на такое раздражение у нейронов моторной коры (M1) возникают возбуждение и тормозящие ответы [2, 7, 11, 12]. Определена роль возвратных аксонных коллатералей и тормозящих интернейронов в возникновении этих реакций. Ответы нейронов M1 на электрическое раздражение вентрального постеролатерального ядра таламуса также достаточно подробно проанализированы некоторыми авторами [1, 10]. Однако сопоставительный анализ особенностей реакций нейронов M1 на раздражение этих двух входов не проводили, хотя такого рода сведения представляют значительный интерес с точки зрения особенностей синаптической активации нейронов данной зоны неокортекса восходящими афферентами со стороны сенсорного релейного ядра или возвратными коллатеральными аксонами пирамидных клеток.

Цель нашей работы — провести сравнительный анализ реакций нейронов M1 на раздражения волокон пирамидного тракта (ПТ) и вентрального постеролатерального ядра таламуса (ВПЛЯ).

Методика

Опыты проведены на 30 половозрелых кошках массой 1,9—3,5 кг, наркотизированных калипсолом (25 мг/кг) внутримышечно и обездвиженных внутривенным введением раствора миорелаксина (2 мг/мл). Трахеотомию, катетеризацию бедренной вены, двусторонний пневмоторакс и подготовительные операции на черепе, включая дренирование большой затылочной цистерны, проводили после дополнительной анестезии мягких тканей 0,5 %-ным раствором новокаина. Животных обездвиживали и переводили на искусственное дыхание.

Отведение реакций отдельных нейронов моторной коры (поле 4v) на электрическую стимуляцию волокон ПТ и ВПЛЯ производили стеклянными микроэлектродами сопротивлением 50—150 МОм, заполненными 3 моль/л K⁺-ацетатом. Для стимуляции структур мозга использовали биполярные нихромовые электроды (межэлектродное расстояние 0,5—1,5 мм), которые вводили в раздражаемые структуры на стороне отведения в точки с координатами, согласно атласу Джаспера и Аймон-Марсана: ПТ—4,0; 4,0; Н 6,0; ВПЛЯ—9,5; 6,5; Н О. Физиологическим контролем попадания электродов в эти структуры было появление специфических коротколатентных вызванных потенциалов в коре мозга. Силу стимуляции во время исследования активности нейронов M1 подбирали таким образом, что она в 3 раза превышала пороговую для возникновения вызванных потенциалов. При этом раздражалось большинство волокон ПТ, а при

стимуляции ВПЛЯ диаметр эффективно раздражаемого пространства не превышал 1,0 мм.

В конце опыта животное умерщвляли внутривенным введением тиопентала, мозг извлекали и фиксировали в 10 %-ном растворе формалина. Точность попадания раздражающих электродов в заданные структуры определяли на фронтальных срезах мозга толщиной 100 мкм.

Результаты

Реакции на стимуляцию волокон ПТ обнаружены у 177 из 221 обследованного нейрона М1. При внеклеточном отведении эти ответы состояли обычно из двухфазных анти- и (или) ортодромных потенциалов действия (ПД) амплитудой 0,5—6,0 мВ. При внутриклеточном отведении

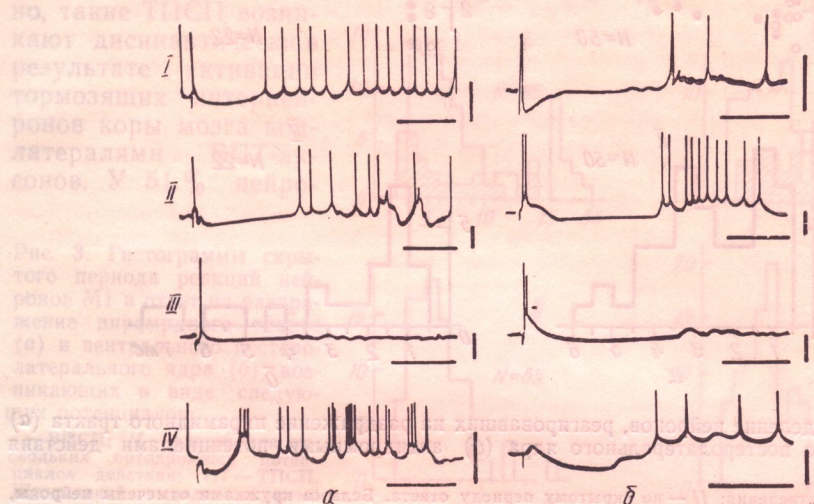


Рис. 1. Внутриклеточные отведения реакций нейронов М1 на раздражения пирамидного тракта (а) и вентрального постеролатерального ядра (б):

I—IV—разные виды реакции (объяснение в тексте). Калибровка: 100 мс, 20 мВ.

ответы нейронов М1 имели вид различных последовательностей: антидромный ПД — ВПСР, антидромный ПД — ВПСР — ТПСР, антидромный ПД — ТПСР, ВПСР — ТПСР и первичный ТПСР (рис. 1).

Ответы в виде антидромных ПД найдены у 50 из 221 (22,6 %) нейрона. Распределение значений скрытых периодов антидромных ПД, представленное на рис. 2, свидетельствует о наличии среди ПТ-нейронов, посылающих свои аксоны в составе пирамидного тракта, двух популяций нервных клеток, отличающихся разной скоростью проведения по аксонам: быстропроводящих нейронов пирамидного тракта (БПТ), скрытый период антидромных ПД у которых варьировал в наших опытах от 0,5 до 1,7 мс (20 нервных клеток), а скорость проведения по аксонам — от 20 до 70 м/с, и медленнопроводящих нейронов пирамидного тракта (МПТ), у которых скрытый период антидромных ПД составлял 1,8—5,5 мс, а скорость проведения по аксонам была меньше 20 м/с.

У 75 из 162 нейронов М1 (46,3 %) при внутриклеточном отведении в ответ на раздражение волокон ПТ возникали ВПСР. В 14 случаях им предшествовали антидромные ПД, а у 61 нервной клетки ВПСР возникали первично. Амплитуда ВПСР варьировала от 1,0 до 14,0 мВ, время нарастания — от 0,5 до 20,0 мс, а продолжительность — от 5,0 до 75 мс. При этом средняя продолжительность ВПСР у БПТ-нейронов более чем в 2 раза превышала таковую у МПТ-нейронов ($29,6 \pm 4,6$ и $12,6 \pm 3,2$ мс, соответственно).

Скрытый период ВПСР, возникавших в ответ на раздражение волокон ПТ, варьировал от 1,1 до 40,0 мс (рис. 3, а, I). У 20 % зарегистри-

рованных ВПСР скрытый период не превышал 2,4 мс. Если учесть время проведения возбуждения по аксонам БПТ-нейронов, которое изменялось от 0,5 до 1,7 мс, то можно полагать, что все эти ВПСР возникали вследствие активации возвратных коллатералей БПТ-аксонов после одного синаптического переключения. Внутрикортковая задержка проведения составляла при этом 0,6—1,9 мс. Среди нейронов с такими

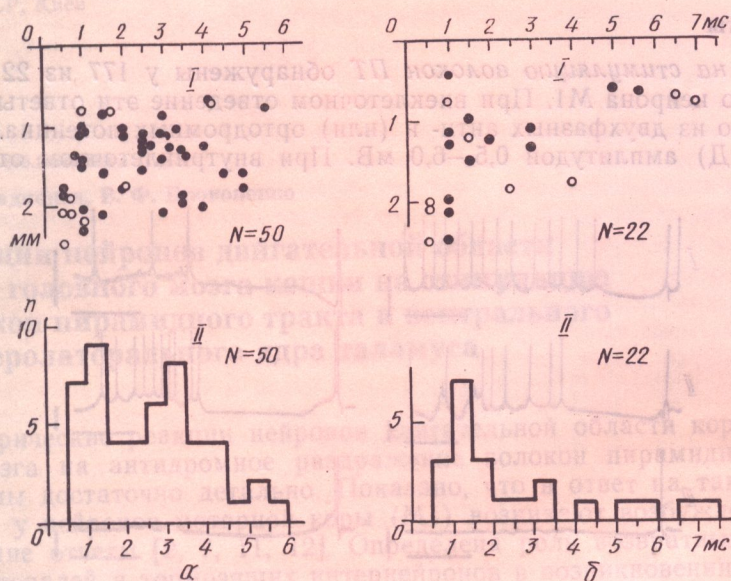


Рис. 2. Распределение нейронов, reagировавших на раздражение пирамидного тракта (а) и вентрального постеролатерального ядра (б) антидромными потенциалами действия (ПД):

I — по глубине отведения; II — по скрытому периоду ответа. Белыми кружками отмечены нейроны, отвечающие антидромными ПД на оба раздражения

моносинаптическими ВПСР, были 10, у которых не установлена проекция аксона, а также 2 БПТ-, 1 МПТ- и 2 нейрона, аксоны которых проецировались в таламус — кортико-таламические (КТ) нейроны.

У 53,3 % ВПСР скрытый период колебался от 3,0 до 7,4 мс (см. рис. 3, а, I). Можно предположить, что реакции этой группы возникали вследствие активации коллатералей МПТ-аксонов (моносинаптически) и в результате возбуждения возвратных коллатералей БПТ-волокон (после двух-трех синаптических переключений в коре мозга). Такие ВПСР обнаружены у 35 нейронов, проекция аксонов которых не установлена, 2 БПТ- и 3 МПТ-нейронов.

Реакции в виде одного или нескольких (2—6) ортодромных ПД найдены при внеклеточном и внутриклеточном отведениях у 85 из 160 обследованных нейронов. Их латентный период (ЛП) изменялся от 2 до 50 мс (рис. 3, а, II). Эти ответы встречались у 66 нейронов без установленной проекции аксона, у 13 ПТ- и 6 КТ-нейронов. Необходимо отметить, что ответы, состоящие из нескольких ортодромных ПД на предъявленные раздражения, встречались у нервных клеток, принадлежавших ко всем вышеупомянутым группам.

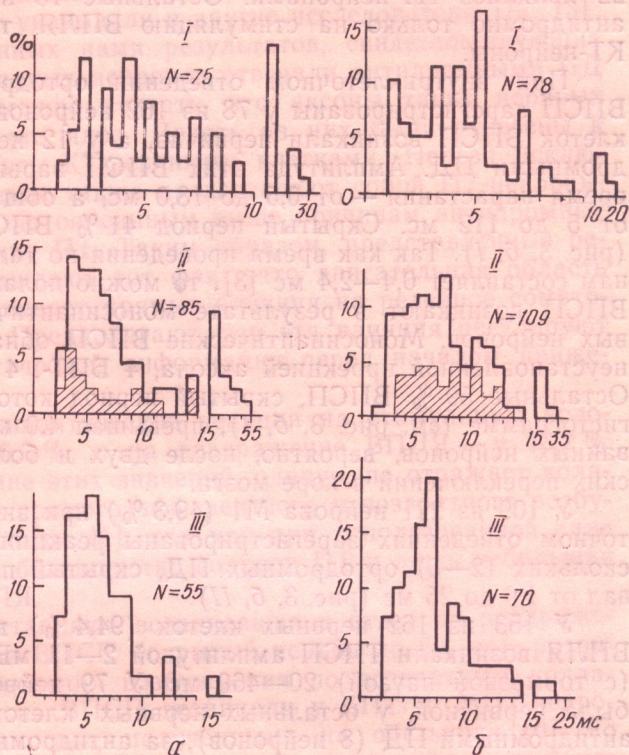
Тормозные реакции в виде ТПСР и тормозной паузы зарегистрированы у 121 из 162 нейронов М1 (74,7 %). В 17 случаях эти реакции следовали за антидромными ПД, у 14 нейронов — за антидромным и ортодромным возбуждением и у 40 — за ВПСР. В 50 случаях ТПСР возникали первично. Амплитуда ТПСР варьировала от 2 до 11 мВ и зависела от уровня мембранного потенциала. У 8 нейронов без установленной проекции аксона и 6 ПТ-нейронов ТПСР были двухкомпонентными: внутри таких ТПСР наблюдали кратковременные колебания, уменьшавшие поляризацию нейрона на 1—25 мВ; их амплитуда,

таким образом, в отдельных случаях могла превышать амплитуду ТПСР. На вершинах таких деполяризационных колебаний иногда возникали ПД.

Распределение значений скрытых периодов первичных ТПСР, представленное на рис. 3, а, III, показывает, что такие реакции возникают у 40 % нервных клеток через 2—7 мс после стимуляции ПТ. К этим нервным клеткам относятся 15 нейронов без установленной проекции аксона, 5 ПТ- и 2 КТ-нейрона. Вероятно, такие ТПСР возникают дисинаптически в результате активации тормозящих интернейронов коры мозга коллатеральными БПТ-аксонов. У 51 % нейро-

Рис. 3. Гистограммы скрытого периода реакций нейронов М1 в ответ на раздражение пирамидного тракта (а) и вентрального постеролатерального ядра (б), возникающих в виде следующих потенциалов:

I — ВПСР; II — одного или нескольких ортодромных потенциалов действия; III — ТПСР. Штриховкой выделен скрытый период реакции в виде 2—6 потенциалов.



нов (21 нейрон без установленной проекции аксона, 5 ПТ и 2 КТ-нейрона) скрытый период ТПСР варьировал от 5 до 8 мс. ТПСР этой группы могли возникать дисинаптически — в результате активации тормозящего нейрона коллатеральными МПТ-аксонов или после трех синаптических переключений в коре мозга, если интернейроны возбуждались коллатеральными БПТ-аксонов. В ряде случаев тормозная пауза, во время которой наблюдали угнетение фоновой импульсной активности нейрона (но гиперполяризационный потенциал не был выражен), превышала по продолжительности ТПСР, которым она начиналась (см. рис. 1, а, II).

Анализ гистограммы продолжительности тормозных реакций (рис. 4, а) позволяет разделить их на три выраженные группы: первую — продолжительностью до 100 мс, вторую — 100—290 мс и третью — 300—400 мс. Реакции первой группы чаще встречаются у нейронов нижних, а реакции второй и третьей групп — у нервных клеток верхних слоев М1.

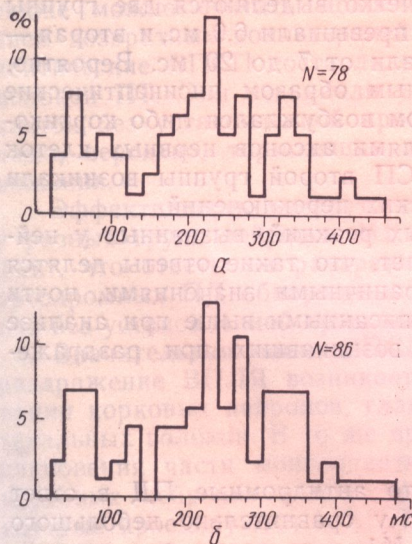


Рис. 4. Гистограммы продолжительности тормозных реакций нейронов М1 на стимуляцию пирамидного тракта (а) и вентрального постеролатерального ядра (б).

а) позволяет разделить их на три выраженные группы: первую — продолжительностью до 100 мс, вторую — 100—290 мс и третью — 300—400 мс. Реакции первой группы чаще встречаются у нейронов нижних, а реакции второй и третьей групп — у нервных клеток верхних слоев М1.

Ответы на раздражение ВПЛЯ обнаружены у 204 из 221 обследованного нейрона М1. Эти ответы, зарегистрированные при внеклеточном и внутриклеточном отведениях, имели вид, подобный описанному выше у реакций на стимуляцию волокон ПТ. Ответы в виде антидромных ПД обнаружены у 22 из 221 нейрона М1 (9,9 %). При этом 9 из 22 являлись ПТ-нейронами. Остальные 13 нервных клеток отвечали антидромно только на стимуляцию ВПЛЯ, т. е. представляли собой КТ-нейроны.

При внутриклеточном отведении ортодромные реакции в виде ВПСП зарегистрированы у 78 из 162 нейронов (48,2 %). У 66 нервных клеток ВПСП возникали первично, а у 12 нейронов — вслед за антидромными ПД. Амплитуда этих ВПСП варьировала от 1 до 16 мВ, время нарастания — от 0,5 до 18,0 мс, а общая продолжительность — от 5 до 112 мс. Скрытый период 41 % ВПСП не превышал 3,9 мс (рис. 3, б, I). Так как время проведения по таламо-кортикальным аксонам составляет 0,4—2,4 мс [3], то можно полагать, что вышеописанные ВПСП возникают в результате моносинаптической активации корковых нейронов. Моносинаптические ВПСП обнаружены у 21 нейрона с неустановленной проекцией аксона, 4 БПТ-, 4 МПТ- и 3 КТ-нейронов. Остальные 59- % ВПСП, скрытый период которых, представленный на гистограмме (см. рис. 3, б, I), превышал 4,0 мс, возникали у обследованных нейронов, вероятно, после двух и большего числа синаптических переключений в коре мозга.

У 109 из 221 нейрона М1 (49,3 %) при внеклеточном и внутриклеточном отведениях зарегистрированы реакции в виде одного или нескольких (2—6) ортодромных ПД, скрытый период которых варьировал от 1,0 до 25 мс (рис. 3, б, II).

У 153 из 162 нервных клеток (94,4 %) в ответ на раздражение ВПЛЯ возникали ТПСП амплитудой 2—11 мВ и продолжительностью (с тормозной паузой) 20—460 мс. У 79 нейронов тормозная реакция была первичной, у остальных нервных клеток ТПСП следовали за антидромными ПД (8 нейронов), за антидромным и ортодромным возбуждением (12 нейронов) или за ВПСП (54 нейрона). В 17 случаях (в том числе у 3 ПТ- и 1 КТ-нейрона) ТПСП были двухкомпонентными. Время нарастания первичных ТПСП изменялось от 2 до 40 мс.

На гистограмме, представляющей распределение значений скрытого периода (рис. 3, б, III), достаточно четко выделяются две группы ТПСП: первая — ТПСП, ЛП которых не превышали 6,0 мс, и вторая — ТПСП, значения ЛП которых варьировали от 7 до 20 мс. Вероятно, первую группу ТПСП составляли главным образом дисинаптические ТПСП (тормозящий интернейрон при этом возбуждался либо кортикотетальными волокнами, либо коллатеральными аксонов нервных клеток коры, проецирующихся в таламус). ТПСП второй группы возникали после трех и большего числа синаптических переключений.

Анализ продолжительности тормозных реакций, вызванных у нейронов М1 стимуляцией ВПЛЯ, показывает, что такие ответы делятся по этому признаку на три группы с граничными значениями, почти полностью совпадающими с таковыми, описанными выше при анализе продолжительности тормозных реакций, возникавших при раздражении волокон ПТ (см. рис. 4, б).

Обсуждение

Приведенные результаты показывают, что антидромные ПД в ответ на раздражение волокон ПТ возникают у сравнительно небольшого числа (22,6 %) обследованных нейронов М1, в то время как, по данным литературы, ПТ-нейроны составляют до 60 % нервных клеток М1 [1]. Кроме того, отмеченное в нашем исследовании соотношение числа БПТ- и МПТ-нейронов (2 : 3) не соответствует данным морфологических экспериментов, согласно которым оно приблизительно составляет 1 : 3—1 : 4 [8, 16]. Так как при использованной нами силе

стимуляции возбуждается большинство аксонов ПТ, то следует полагать, что у значительной части ПТ-нейронов антидромный импульс не возбуждает сому, как было отмечено в литературе [6]. Надо иметь в виду также, что отсутствие антидромных ПД, скрытый период которых более 2,0 мс, у МПТ-нейронов может быть обусловлено активным торможением этих реакций развивающимися коротколатентными ТПСР (см. рис. 3, а, III), на что ранее указывали и другие исследователи [12, 13].

На основании полученных нами результатов, свидетельствующих о том, что 9,9 % обследованных нейронов отвечали антидромными ПД на раздражение ВПЛЯ, можно считать, что аксоны таких нервных клеток проецировались в это ядро. Девять из них были отнесены к ПТ-нейронам, а 13 являлись КТ-нервными клетками. Нельзя исключить, однако, что КТ-нейроны также представляют собой ПТ-нейроны, у которых не обнаружены по описанным выше причинам антидромные ПД в ответ на раздражение ПТ. Таким образом, представленные результаты еще раз подтверждают тот факт, что двигательная область коры головного мозга оказывает прямые влияния на релейное соматосенсорное ядро таламуса. Предполагают, что эти влияния регулируют передачу в кору кинестетической информации перед началом движения [15].

Возбудительные постсинаптические реакции на стимуляцию волокон ПТ обнаружены у 46,3 %, а на раздражение ВПЛЯ — у 48,2 % нейронов М1. Сопоставление этих значений, однако, не отражает количественных характеристик прямого афферентного и возвратного возбудительного входов к нейронам М1, так как при использованной силе стимуляции раздражалось большинство волокон ПТ и лишь небольшая часть нервных клеток ВПЛЯ.

Особый интерес представляют возникавшие в ответ на раздражение ПТ моносинаптические ВПСР (скрытый период до 2,4 мс), развивавшиеся вследствие проведения возбуждения по возвратным коллатералям БПТ-аксонов. Такие ВПСР возникали у БПТ- и МПТ-нейронов, что совпадает с данными, полученными на обезьянах [9], но противоречит данным [14], согласно которым у кошек возвратные ВПСР возникают у БПТ-нейронов только вследствие активации внутрикорковых коллатералей МПТ-аксонов. ВПСР (скрытый период 3,0—7,4 мс), составляющие вторую группу на гистограмме (см. рис. 3, а, I), также можно считать моносинаптическими, вызываемыми возбуждением возвратных коллатералей МПТ-аксонов. Таким образом, моносинаптические ВПСР составляли до 3/4 таких реакций на стимуляцию волокон ПТ. Они возникали у нейронов выхода из коры и нервных клеток без установленной проекции аксона, часть из которых составляют, вероятно, тормозящие интернейроны цепей возвратного торможения.

Эффективность возвратного возбудительного ортодромного входа у разных групп нейронов М1 неодинакова, о чем свидетельствует тот факт, что ответы на раздражение ПТ в виде одного или нескольких ортодромных ПД обнаружены у 30 % нейронов выхода и 68 % нейронов без установленной проекции аксона.

Значительная часть ВПСР (41 %) в реакциях нейронов М1 на раздражение ВПЛЯ возникает в результате моносинаптической активации корковых нейронов, главным образом, терминалями таламо-кортикальных волокон. В то же время нельзя исключить возможности возникновения части моносинаптических ВПСР вследствие возбуждения корковых нейронов коллатералами аксонов тех нервных клеток М1, которые проецируются в ВПЛЯ. Моносинаптические ВПСР возникали у нейронов без установленной проекции аксона (в том числе и у предполагаемых тормозящих интернейронов), у БПТ- и МПТ-нейронов, а также у КТ-нейронов. Таким образом, нейроны М1, как и нервные клетки соматосенсорной коры [5], участвующие в регуляции активности нейронов ВПЛЯ, получают прямые возбуждающие влияния из этого ядра. 59 % ВПСР, возникавших в ответ на раздражение ВПЛЯ, разви-

вались, вероятно, после двух и большего числа синаптических переключений в коре мозга. Эти результаты, а также то обстоятельство, что в ответ на раздражение ВПЛЯ 49,3 % нейронов М1 реагировали ортодромными ПД, показывают, что нейроны этой коры получают достаточно мощный афферентный вход, обусловленный, вероятно, импульсацией нервных клеток ВПЛЯ, передающих информацию от рецепторов сухожилий, мышц и суставных сумок [15].

Возникновение ди- и полисинаптических тормозных реакций на раздражение ПТ у 74,7 % и в ответ на стимуляцию ВПЛЯ у 94,4 % нейронов М1, обусловленное активацией интернейронов цепей возвратного и прямого афферентного торможения, указывает на важную роль торможения в регуляции входа в двигательную кору, дальнейшем распространении возбуждения и переработке поступающей сенсорной информации в нейронной сети, формировании активности нейронов выхода этой зоны коры мозга. Торможение выразилось развитием ТПСР и продолжающегося после окончания ТПСР у некоторых нейронов периода угнетения фоновой импульсной активности (см. рис. 1, а, II; 6, I). Можно полагать, что такое угнетение фона представляет собой результат действия тормозящих посылок, поступающих к дистальным участкам дендритов корковых нейронов [4].

У 14 нейронов при раздражении ПТ и у 17 при стимуляции ВПЛЯ во время начальной фазы ТПСР возникали короткие деполяризационные колебания (см. рис. 1, а, II; а, IV), амплитуда которых в ряде случаев превышала амплитуду ТПСР и на вершинах которых могли возникать ПД. Эти обстоятельства позволяют присоединиться к высказанному ранее предположению, что эти деполяризационные колебания представляют собой ВПСР [10]. Появление таких ВПСР находит объяснение, если предположить, что в этих случаях ТПСР и ВПСР возникают в разных, достаточно удаленных друг от друга частях исследуемого нейрона и проводятся к месту отведения электродов.

Анализ продолжительности тормозных реакций нейронов М1 на раздражение ПТ и ВПЛЯ позволил разделить эти ответы на три группы. При этом наиболее продолжительные (300—460 мс) тормозные реакции возникали на стимуляцию ПТ у нейронов верхних слоев М1, а на раздражение ВПЛЯ — у нейронов нижних слоев М1. Можно предположить, что продолжительность тормозных процессов в нейронах двигательной коры зависит от интенсивности тормозящих посылок и локализации тормозных синапсов на корковых нейронах. При этом наиболее продолжительное торможение отражает, по современным представлениям, охват этими процессами не только сомы, но и дендритов нервных клеток [4].

V. A. Radionov, V. F. Prokopenko

RESPONSES OF CAT MOTOR CORTEX NEURONS TO THE STIMULATION OF PYRAMIDAL TRACT AND THALAMIC VENTROPOSTEROLATERAL NUCLEUS

Responses of neurons of motor cortex evoked by stimulations of pyramidal tract (PT) and ventroposterolateral (VPL) nucleus of thalamus were studied in cats immobilized by Miorelaxin. Antidromic spikes were found in 22.6 % and in 9.9 % of cortical cells when PT and VPL were stimulated, respectively. Fast- and slow-conducting PT-neurons could be differentiated according to antidromic excitation latencies. PT stimulation evoked EPSPs in 46.3 % of studied neurones and VPL stimulation — in 48.2 % ones. Monosynaptic EPSPs were identified in responses of fast- and slow-conducting PT-units and of neurones projecting in VPL; mechanisms and functional role of such reactions are discussed. Di- and polysynaptic IPSPs were evoked in 74.5 % of units by PT stimulation and in 94.4 % — by VPL stimulation. Three groups of IPSPs were classified with durations to 120, 130-280 and more than 300 ms. Duration of PT-evoked IPSPs was higher in cortical neurones from surface layers and VPL-evoked ones — in units localized in deep layers.

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