

Ю. И. АРШАВСКИЙ, М. Б. БЕРКИНБЛИТ,
член-корреспондент АН СССР И. М. ГЕЛЬФАНД, В. С. ЯКОБСОН

ОРГАНИЗАЦИЯ АФФЕРЕНТНЫХ СВЯЗЕЙ ВСТАВОЧНЫХ НЕЙРОНОВ В ПАРАМЕДИАННОЙ ДОЛЕ МОЗЖЕЧКА КОШКИ

Ранее было показано, что в парамедианной доле мозжечка можно выделить два типа зернистых клеток, различающихся по рецептивным полям и по характеру реакций на раздражения соматических нервов (¹). Реакции одного типа зернистых клеток соматотопически организованы («локальные» зернистые клетки по принятой нами терминологии); зернистые клетки второго типа возбуждаются при раздражении нервов всех четырех конечностей («диффузные» зернистые клетки). Клетки этих двух типов различаются не только своими афферентными связями, но и эфферентными влияниями. Сказанное следует из того, что реакции клеток Пуркинье соматотопически организованы (²), и, следовательно, эти нейроны не возбуждаются диффузными зернистыми клетками.

Для решения естественно возникающего вопроса о том, какие нейроны мозжечка активируются диффузными зернистыми клетками, нами были изучены реакции вставочных нейронов коры мозжечка. С целью сравнения реакций вставочных нейронов с реакциями клеток Пуркинье и зернистых клеток регистрацию, как и в предыдущих работах, производили в ростральных лепестках парамедианной доли — проекционной зоне передних конечностей. Показано, что большинство нейронов молекулярного слоя (н.м.с.) (по-видимому, и корзинчатых, и звездчатых клеток) отвечают только на раздражения нервов передних конечностей, тогда как клетки Гольджи (к.Г.) реагируют на раздражения нервов всех четырех конечностей. Анализ полученных результатов позволяет сделать вывод, что локальные зернистые клетки возбуждают клетки Пуркинье, н.м.с. и к.Г., тогда как диффузные зернистые клетки возбуждают только к.Г.

Опыты проводились на ненаркотизированных кошках, обездвиженных дитилином. Активность нейронов регистрировали экстраклеточно стеклянными микроэлектродами с диаметром кончика 1—3 м. Для идентификации нейронов положение кончика электрода метили прижизненными красителями — прочным зеленым или метиловым синим (³). Запись импульсной активности производили на фото пленку, а также на магнитную пленку, которая обрабатывалась на вычислительной машине. Исследовали реакции нейронов на редкие, частотой не выше 1 в 1 сек., раздражения нервов передних (локтевой; общий, поверхностный и глубокий лучевые) и задних (седалищный; большой и малый берцовые) конечностей. Для анализа реакций нейронов на раздражение строились «постстимуляционные гистограммы» (метод синхронного суммирования). Более подробно методика описана в предыдущих сообщениях (¹, ²).

Нейроны молекулярного слоя будут описаны нами как одна группа без деления на корзинчатые и звездчатые клетки, поскольку полученный материал недостаточен для выявления различий в поведении клеток, зарегистрированных по разной глубине молекулярного слоя.

Для н.м.с. характерна нерегулярная фоновая активность со средней частотой 5—15 имп/сек.

Из 17 зарегистрированных нейронов 13 реагировали на раздражения нервов обеих передних конечностей и практически не отвечали на раз-

дражения нервов задних конечностей (рис. 1). Два нейрона возбуждались при раздражении нервов всех конечностей, два вообще не отвечали на раздражения соматических нервов.

В основной группе из 13 клеток одиночные раздражения нервов ипсилатеральной конечности вызывают возбуждение нейронов с латентным периодом 20—30 мсек. и продолжительностью 20—40 мсек. (рис. 1А и рис. 1Б, 1). За начальным возбуждением, как правило, следует период торможения. На раздражения разных нервов ипсилатеральной передней конечности каждый из н.м.с. реагирует практически одинаково. Ответы на раздражения нервов контралатеральной конечности носят тот же ха-

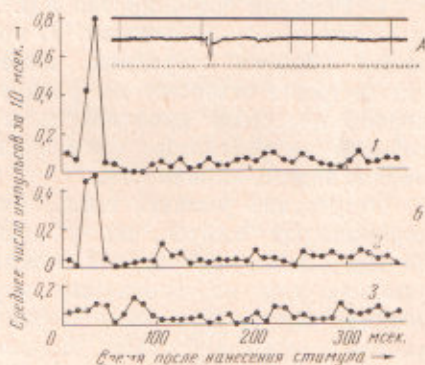


Рис. 1

Рис. 1. Реакции нейрона молекулярного слоя на раздражение соматических нервов. А — осциллограмма, раздражение ипсилатерального общего лучевого нерва (сверху — отметка раздражения, снизу — отметка времени 50 гц); Б — постстимуляционные гистограммы, построенные с «шагом» 10 мсек. 1 — раздражение ипсилатерального общего лучевого нерва (сумма по 86 стимулам), 2 — контралатерального общего лучевого нерва (сумма по 90 стимулам), 3 — ипсилатерального седалищного нерва (сумма по 83 стимулам)

Рис. 2. Реакция клетки Гольджи на раздражение параллельных волокон. Стрелкой отмечен момент раздражения, отметка времени 40 мсек

актер (возбуждение — торможение), но начальное возбуждение имеет меньшую амплитуду (рис. 1Б, 2).

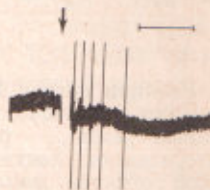


Рис. 2

Клетки Гольджи. Эта группа нейронов зарегистрирована в верхней части зернистого слоя, где, как известно, располагаются тела «типичных» к.Г. (4). Были изучены реакции 12 клеток. От зернистых они отличаются большими размерами — их активность продолжала регистрироваться при перемещении электрода на 15—20 м. Для получения дополнительного критерия идентификации этих нейронов выборочно исследовались их реакции на раздражение поверхности мозжечка. В отличие от зернистых клеток, эти нейроны отвечали на раздражение параллельных волокон пачкой импульсов продолжительностью 30—100 мсек. (рис. 2), что характерно для к.Г. (4).

Фоновая активность к.Г. — нерегулярная импульсация со средней частотой 2—12 в 1 сек.

К.Г., в отличие от н.м.с., реагируют на раздражения нервов всех конечностей. На раздражения нервов задних конечностей все зарегистрированные к.Г. отвечали одинаково. Ответ представлял собой возбуждение, возникающее с латентным периодом 30—50 мсек., продолжительностью 40—80 мсек. (рис. 3Б, 2).

В реакции к.Г. на раздражения нервов передних конечностей можно выделить две фазы (рис. 3А и рис. 3Б, 1). Первая фаза представляет собой возбуждение (2—4 импульса), возникающее с латентным периодом 10—20 мсек., продолжительностью 20—30 мсек. Вторая фаза ответа — более затянутое возбуждение продолжительностью 40—80 мсек. —

аналогична реакции к.Г. на раздражение нервов задних конечностей. У половины нейронов ответ содержал обе эти фазы, у остальных — только первую или вторую.

Интересно заметить, что часть наблюдавшихся нами к.Г. давала разные ответы при раздражении нервов одной и той же конечности или нервов ипси- и контралатеральной передних конечностей. Однако полученный материал недостаточен для более детального анализа.

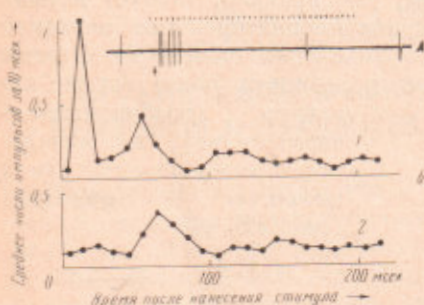


Рис. 3. Реакции клетки Гольджи на раздражения соматических нервов. А — осциллограмма, раздражение ипсилатерального локтевого нерва (стрелкой отмечен момент раздражения; отметка времени 50 мкс); Б — постстимуляционные гистограммы, построенные с шагом 10 мсек. 1 — раздражение ипсилатерального локтевого нерва (сумма по 78 стимулам), 2 — ипсилатерального седалищного нерва (сумма по 64 стимулам)

2. Для удобства дальнейшего обсуждения результатов напомним, что в проекционной области передней конечности локальные зернистые клетки отвечают только на раздражения нервов передних конечностей с коротким латентным периодом, 8—20 мсек., в то время как диффузные зернистые клетки отвечают на раздражения нервов всех четырех конечностей с большим латентным периодом, 20—40 мсек.⁽¹⁾

3. Сопоставление реакции н.м.с. с реакциями двух типов зернистых клеток показывает, что большинство н.м.с. возбуждается только локальными зернистыми клетками.

4. Основная особенность реакции к.Г., отличающая их от н.м.с. и от клеток Пуркинью, состоит в том, что к.Г. возбуждаются при раздражении нервов задних конечностей (с латентным периодом 30—50 мсек.). При раздражении нервов задних конечностей в ростральных лепестках парамедианной доли возбуждаются еще только диффузные зернистые клетки, — это показывает, что к.Г. активируются диффузными зернистыми клетками.

Вместе с тем, реакции к.Г. с коротким латентным периодом (10—20 мсек.), которые возникают только в ответ на раздражения нервов передних конечностей, показывают, что на к.Г. действуют и локальные зернистые клетки.

Таким образом, к.Г. возбуждаются как локальными, так и диффузными зернистыми клетками. Этот двойной характер иннервации наглядно

* О природе двух н.м.с., отвечавших на раздражения нервов всех конечностей, в настоящее время могут быть высказаны только предположения. Например, можно думать, что эти нейроны являются к.Г., поскольку, согласно морфологическим данным, тела к.Г. располагаются не только в зернистом слое, но частично выходят и в молекулярный. Или же это могут быть «атипичные» звездчатые клетки, аксоны которых не идут поперек лепестка, а ветвятся в области расположения тел нейронов⁽⁴⁾.

выявляется у к.Г., отвечающих двухфазным возбуждением на раздражения нервов передних конечностей.

5. Как известно, аксоны к.Г. образуют синаптические окончания на зернистых клетках. Поскольку большинство к.Г. активируется при раздражении любого нерва, естественно ожидать, что их влияние на зернистые клетки также должно обнаруживаться при раздражении нервов любой конечности. В предыдущей работе ⁽¹⁾ было показано, что локальные зернистые клетки не только возбуждаются при раздражении нервов передних конечностей, но и тормозятся при раздражении нервов всех конечностей. Этот факт и временные характеристики торможения позволяют думать, что оно обусловлено возвратным влиянием к.Г. на зернистые клетки. Таким образом, полученные результаты подтверждают вывод Экклса и др. ⁽⁴⁾ о тормозной природе к.Г.

6. Результаты настоящей и предыдущих работ ^(1, 2) показывают, что локальные зернистые клетки возбуждают все остальные нейроны коры мозжечка — клетки Пуркинье, н.м.с. и к.Г, тогда как диффузные зернистые клетки возбуждают к.Г. Сказанное не означает, что диффузные зернистые клетки вообще никак не влияют на клетки Пуркинье и н.м.с. Возможно, что они, хотя непосредственно и не возбуждают клеток Пуркинье и н.м.с., но меняют их возбудимость.

Институт проблем передачи информации
Академии наук СССР
Москва

Поступило
20 XI 1969

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ю. И. Аршавский, М. Б. Беркинблит и др., *Нейрофизиология*, **1**, 167 (1969). ² Ю. И. Аршавский, М. Б. Беркинблит и др., *ДАН*, **177**, 732 (1967).
³ R. C. Thomas, V. J. Wilson, *Science*, **151**, 1538 (1966). ⁴ J. C. Eccles, M. Ito, J. Szentagothai, *The Cerebellum as a Neuronal Machine*, Berlin, 1937.