

В. Л. РЫБАКОВ

**ОРГАНИЗАЦИЯ АФФЕРЕНТНЫХ СВЯЗЕЙ ДВИГАТЕЛЬНОЙ КОРЫ
ГОЛОВНОГО МОЗГА КОШКИ
(ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ)**

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 4 XI 1974)

Применение электронной микроскопии для обнаружения окончаний кортикокортикальных волокон и проводников, приходящих из белого вещества в двигательное поле головного мозга кошки, обусловлено тем, что этот метод позволяет достаточно четко идентифицировать как пресинаптические, так и постсинаптические части синапса.

Исследование проведено на 12 кошках. Суть экспериментов первой серии (6 животных) состояла в рассечении границы 4-го поля с теменными полями на глубину серого вещества, чтобы вызвать дегенеративные изменения проводников и их окончаний, распределяющихся в пределах поперечника коры. Целью второй серии экспериментов было изучение волокон, объединяющих двигательное поле с другими полями коры и образованиями спинного и головного мозга. Для этого у 6 кошек рассекалось белое вещество непосредственно под корой 4-го поля.

На 2, 3, 4 сутки послеоперационного периода кусочки двигательной коры извлекали и фиксировали глутаральдегид-осмиевой методикой по классическим прописям (рН 7,4). Контрастирование проводили уранил-ацетатом и цитратом свинца. Ультратонкие срезы исследовали в электронном микроскопе JEM-7A.

I. Рассечение серого вещества на глубину коры. В первом слое двигательной коры кошки наблюдается дегенерация некоторых миелинизированных волокон. В них резко повышается осмиофильность осевого цилиндра и он отделяется от миелиновой оболочки. Сама оболочка на отдельных участках разволокивается и теряет свою периодизацию (рис. 1а).

Со средних отделов второго слоя начинают выявляться дегенерирующие терминалы. В большинстве таких окончаний на вторые сутки обнаруживаются синаптические пузырьки различной формы и величины. К 4 суткам резко повышается электронная плотность аксоплазмы, и синаптические пузырьки в ней накапливаются. Митохондрии изменяются, появляются разбухшие и резко осмиофильные. Большинство дегенерирующих окончаний локализуется на стволах и, в меньшей степени, на шипиках преимущественно пирамидных нейронов. В мультифокальных синапсах среди неизмененных бутонов встречаются 1—2 дегенерирующих (рис. 1б). В третьем слое наблюдается наибольшее количество распадающихся терминалей. Дегенерация в аксошипиковых синапсах встречается чаще, чем в контактах на дендритических стволах. Измененных аксосоматических синапсов на пирамидных нейронах обнаружить не удалось.

В нижележащих слоях двигательной коры при этом виде оперативного вмешательства дегенеративных изменений не было.

II. Рассечение белого вещества под корой 4-го поля. В двигательной коре животных измененные терминалы определялись во II,

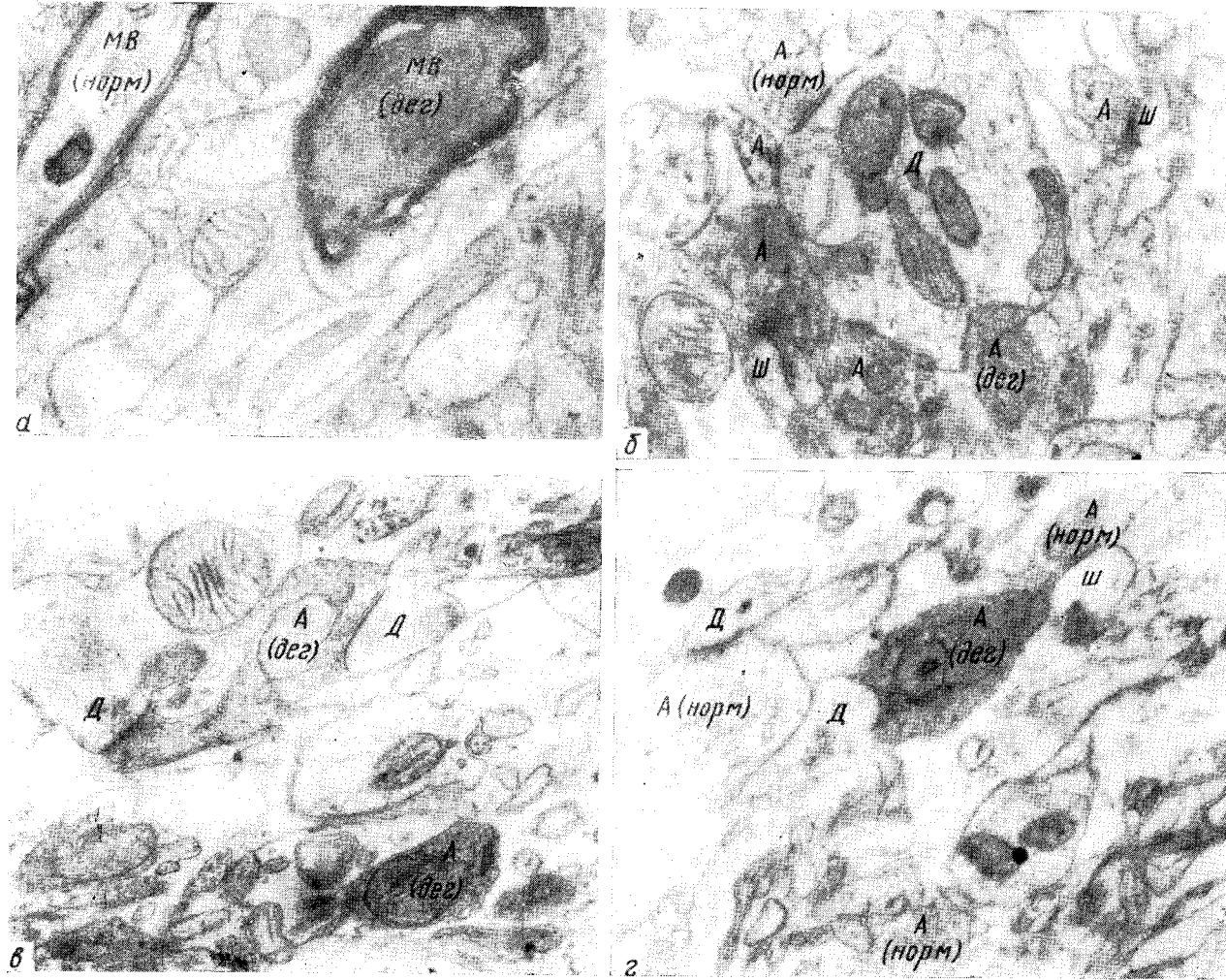


Рис. 1. а – дегенерирующее миелиновое волокно I слоя после рассечения серого вещества (4-е сутки), 13 000×; б – дегенерация аксональных терминалей во II слое коры после рассечения серого вещества (3-и сутки), 20 000×; в, г – дегенерация в III слое коры после рассечения белого вещества (4-е сутки) 13 000×. А – аксон, Д – ствол дендрита, МВ – миелинизированное волокно, Ш – шпик

III и V слоях. Во II слое распадающиеся бутоны располагались в основном на стволах и шипиках дендритов звездчатых клеток. Наиболее обильная дегенерация обнаружена в III слое. В одни и те же сроки после операции измененные терминали находились на разных стадиях распада: в одних скапливались различные по величине и форме синаптические пузырьки, в других наблюдалась резкая осмиофильность с агглютинацией пузырьков. Дегенерирующие окончания контактировали с шипиками и стволами дендритов (рис. 1 в, г). В верхних и средних отделах V слоя также идентифицировались дегенерирующие терминали, хотя и в несколько меньшем числе, чем в III слое. Некоторые бутоны малого и среднего калибров становились резко осмиофильными; в них нельзя было определить каких-либо органелл и включений. В этом же слое определялось небольшое количество измененных аксосоматических синапсов.

Общими признаками для всех слоев в обеих сериях экспериментов являлись гипертрофия глии и появление значительного числа мультивезикулярных тел в дендритных стволах.

Обсуждение результатов. Экспериментальные данные показывают, что внутрикорковые волокна в I слое коры не оканчиваются, а дегенерируют только миелинизированные волокна, проходящие, вероятно, через двигательное поле в лобные доли. При рассечении белого вещества в I слое также не обнаружено распадающихся терминалей, что противоречит данным Беловой, 1967 г. (1), но подтверждает результаты светооптических исследований большинства авторов (2-4). Во II слое, несмотря на преобладание аксошипииковых синапсов (5), дегенерирующие терминали при рассечении коры на глубину ее поперечника чаще встречаются на дендритных стволах, принадлежащих пирамидным нейронам. Афференты, приходящие из белого вещества, оканчиваются в этом слое на дендритах и шипиках преимущественно звездчатых нервных клеток. Если учесть, что со ствола дендрита оказывается более мощное воздействие на нейрон, чем с шипика (6), то можно думать, что интракортикальные волокна играют одну из главных ролей в электрофизиологической ритмике II слоя. Отсутствие (в обеих сериях экспериментов) измененных аксосоматических синапсов указывает, что они образованы за счет внутренних нейронных элементов поля.

Наибольшее число дегенерирующих бутонов после оперативного вмешательства каждого вида наблюдалось в пределах III слоя. Однако при перерезке кортикокортикальных волокон дегенерирующие синапсы располагались на шипиках, а при рассечении белого вещества — в равных количествах на шипиках и стволах нейронов. Это соответствует наблюдениям, что внутрикорковые волокна проходят преимущественно в III слое коры (7-9) и что афферентные волокна оканчиваются в III-V слоях коры (3, 10, 11). Отсутствие дегенерирующих аксосоматических синапсов подтверждает предположение (12), что периделлюлярные корзинки вокруг крупных пирамид образованы в основном за счет короткоаксоных звездчатых элементов. В V слое оканчивались только проводники, приходящие из белого вещества. Их дегенерирующие бутоны обнаруживались рядом с неизмененными окончаниями, образованными внутренними нейронами слоев 4-го поля.

Полученные данные показывают, что если в пределах II слоя происходит более или менее четкое топическое разделение окончаний внутрикорковых волокон и проводников, приходящих из белого вещества, то в пределах III слоя они образуют синапсы с одними и теми же структурами. Это подтверждает морфологический принцип «взаимного перекрытия анализаторов», который следует понимать в широком смысле. С функциональной точки зрения, эти данные соответствуют принципу конвергенции различных сенсорных модальностей на одни и те же нейроны.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ *Т. И. Белова*, Сб.: Эволюцион. нейрофизиол. и пейрохимия, «Наука», Л., 1967, стр. 121. *Т. С. Сотниченко*, Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 43, 8, 3 (1962). ³ *С. Ф. Ермоленко*, там же, т. 58, 9, 51 (1969). ⁴ *С. Ф. Ермоленко, Н. Ф. Суворов*, Сб.: Физиология лобных долей, Сухуми, 1972, стр. 18. ⁵ *В. Л. Рыбаков*, Ультраструктура двигательной области коры кошки, Канд. дисс., Л., 1973. ⁶ *Г. И. Поляков*, О принципах нейронной организации мозга, М., 1965. ⁷ *Я. А. Альман, А. С. Ионтов*, Журн. высш. нервн. деят., т. 13, 2, 330 (1963). ⁸ *А. С. Ионтов*, Сб.: Морфология путей и связей ц.п.с., «Наука», 1965, стр. 5. ⁹ *В. Ю. Ермолаева*, Сб.: XI съезд Всес. физиол. общ. им. И. П. Павлова, т. 2, 28 (1970). ¹⁰ *Л. Л. Каплан*, Сб.: Морфология путей и связей ц.п.с., «Наука», 1965. ¹¹ *Н. К. Тобидзе*, Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 56, 1, 7 (1969). ¹² *J. Szentagothai*, Acta biochim. Acad. hung., v. 22, 107 (1971).