

Електрична активність нейронів зорової кори кролика

Р. Р. Велика

Відділ неврології і нейрофізіології і лабораторія загальної фізіології
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР, Київ

Можливість реєстрації електричної активності клітин, що виконують свою функцію в звичайних умовах, привернула увагу ряду дослідників, які вивчають механізм діяльності кори головного мозку (Амасьян, 1954; Баумгартен і Юнг, 1952; Чанг і Каада, 1950; Девіс та ін., 1954; Хьюбел, 1957, 1959, 1960; Лі і Джаспар, 1953).

Одержані дані дозволили встановити деякі закономірності електричної активності окремих нейронів різних ділянок кори; проте численні, що не піддаються обліку, нервові і гуморальні впливи, яких зазнають нейрони, в значній мірі утруднюють вивчення діяльності кори на нейрональному рівні. Нагромадження додаткових даних сприятиме дальшому з'ясуванню закономірностей діяльності коркових нейронів.

Викладені в цій статті дослідження присвячені вивченню фонові електричної активності нейронів зорової ділянки кори головного мозку та її змін при специфічному подразнюванні сітчатки очей. В зв'язку з тим, що в умовах гострого експерименту тварина протягом тривалого часу (до десяти годин) зазнає впливу додаткових факторів (застосування дитиліну, штучне дихання, зміна внутрічерепного тиску), доцільно було також порівняти стан субмікроскопічних структур і фізико-хімічних властивостей рибонуклеопротейдів нейронів і характеру їх електричної активності протягом усього часу проведення експерименту.

Методика досліджень

Дослідження проведені на 30 кроликах породи шиншила. Тварин позбавляли можливості рухатись введенням дитиліну (внутрішньо 1 мл однопроцентного розчину через кожні 30 хв); при цьому застосовували штучне дихання. Над зоровою ділянкою кори в черепі трепанували отвір діаметром 6 мм, центром якого служила точка, віддалена на 6 мм вперед від лямбди і на 4 мм латерально від середнього шва. Потім розтирали тверду мозкову оболонку і заливали трепанаційний отвір рідким 4%-ним агаром, який твердів при температурі мозку і тим самим відвертав пульсацію його поверхні.

Відведення потенціалів дії від окремих клітин кори здійснювали позаклітинно за допомогою скляних мікроелектродів, заповнених 2,5 хлористого калію. Потенціали дії нейронів кори реєстрували за допомогою підсилювача біопотенціалів УБПІ-02 з виносним катодним повторювачем і фотографічної установки, яка забезпечує безперервний рух кіноплівки з швидкістю 50 мм/сек.

Подразнення сітчатки очей кролика здійснювали дифузним бінокулярним освітленням (близько 60 люкс на кожне око) тривалістю 1 сек і більше. В роботі підсумовані результати відведення потенціалів дії 100 нейронів. Аналіз одержаних даних фонові активності провадили на основі усереднених гістограм розподілу інтервалів між послідовними імпульсами.

Для електронного двоцентного розподілу Н-бутилметакрилат. ному мікроскопі УЕЛ фіксуною рідиною, у вигляді нерозчинних реакцій, за методом завтовшки зафарбованість рН від 2 до 6 з

Фонова а стані «спонтанних» подразників. Фонова активність та яких для білі

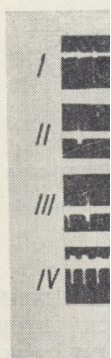


Рис. 1.

I — відбій і помітний ряд з глянцю

у окремих же секунду. Розподілування. Білими трапляються і паузи між ними постійна у одній світловій і темі істотних відмін розрядів у напіввідносно регулює ру в умовах о зорової кори на

На осцилограмі нейрона (частіше слабо. На осцилограмі виражені спалахи, якими можна відрізнити з чітко в

Для електронноскопічних спостережень досліджувані ділянки кори фіксували в двопрцентному розчині осмієвої кислоти за методом Палада (1952) і заливали в Н-бутилметакрилат. Зрізи одержані на мікротомі Рейхарта і переглянуті в електронному мікроскопі УЕМ-100. Для гістохімічних досліджень головний мозок перфузували фіксуючою рідиною, яка пригнічує дію ендогенних нуклеаз і осаджує нуклеопротейди у вигляді нерозчинних сполук, здатних до дисоціації в процесі наступних гістохімічних реакцій, за методом Шабаша (1957). Об'єкти заливали в парафін. Зрізи 5—7 мк завтовшки зафарбовували двічі — кристалізованою 0,25%-ною метиленовою синню при ступінчасто варійованих значеннях рН з фосфатним буфером у кислому ареалі значень рН від 2 до 6 з інтервалами 0,2.

Результати досліджень

Фоновая активність. Усі 100 досліджених нейронів були в стані «спонтанної» імпульсної активності без застосування спеціальних подразників.

Фоновая активність являє собою нерегулярні рідкі розряди, частота яких для більшості нейронів становить п'ять імпульсів на секунду;

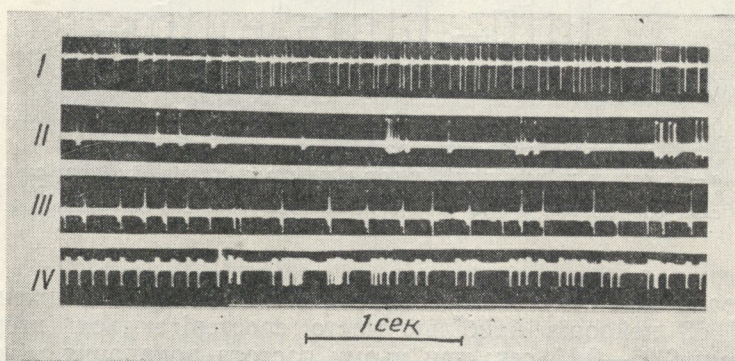


Рис. 1. Різні варіанти фонові активності нейронів зорової ділянки кори у кролика:

I — відносно регулярна ритмічна активність нейронів. Групування хоч і помітне, але виражене в слабкій мірі. *II* — короточасні спалахи поряд з поодинокими імпульсами. *III* — групувана активність. *IV* — регулярна активність у темряві стає групуваною в умовах освітлення.

у окремих же нейронів варіює в широких межах — від 0 до 40 на секунду. Розподіл імпульсів в часі характеризується тенденцією до групування. Більшість нейронів розряджається спалахами, поряд з якими трапляються поодинокі імпульси. Тривалість спалахів імпульсів і пауз між ними, а також кількість імпульсів у кожному спалаху не постійна у одного нейрона і значно варіює у різних нейронів. В умовах світлової і темнотної адаптації нейрони, як правило, не виявляють істотних відмінностей. Іноді спостерігаються незначні зміни частоти розрядів у напрямі як зменшення, так і збільшення. У двох нейронів відносно регулярна активність у темряві набула групуваного характеру в умовах освітлення. Різні варіанти фонові активності нейронів зорової кори наведені на рис. 1.

На осцилограмі *I* видно відносно регулярну ритмічну активність нейрона (частотою 14 імпульсів на секунду). Групування виражене слабо. На осцилограмі *II* показана нерегулярна активність. Чітко виражені спалахи імпульсів (чотири-сім імпульсів у групі), поряд з якими можна бачити поодинокі розряди. Відносно регулярна активність з чітко вираженим групуванням імпульсів (два-три імпульси в

групі) продемонстрована на осцилограмі III. Осцилограма IV ілюструє зміну характеру фонові активності нейрона при зміні освітлення: регулярна активність у темряві стає в умовах освітлення групуваною.

Розподіл інтервалів між послідовними імпульсами характеризується різко вираженою лівою асиметричністю, тобто найбільш часто можна бачити інтервали між імпульсами менші, ніж середня величина

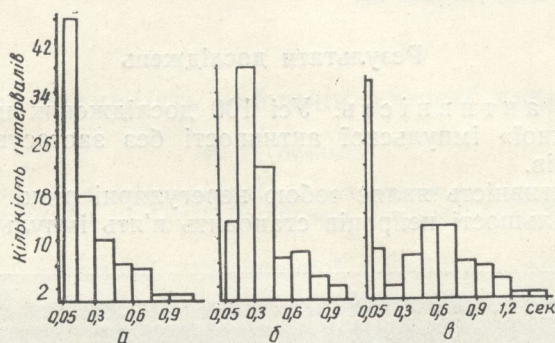


Рис. 2. Гістограми розподілу інтервалів між імпульсами фонові активності нейронів зорової ділянки кори у кролика:

а — гістограма нейрона з найбільшою кількістю інтервалів між імпульсами 0,05—0,15 сек; б — те саме з найбільшою кількістю інтервалів між імпульсами 0,15—0,3 сек; в — те саме з найбільшою кількістю інтервалів між імпульсами 0,02—0,05 сек.

на інтервалу між імпульсами, обчислена по всьому дослідженому відрізьку. У 68 нейронів найбільш часто спостерігаються інтервали із значеннями 0,05—0,15 сек; при цьому частота попадання міжімпульсного інтервалу в цей модальний інтервал в середньому дорівнювала 50% з межами коливання від 30 до 90%. У 20 нейронів найчастіше були інтервали із значеннями 0,15—0,3 сек; частота попадання інтервалу в модальний інтервал в середньому дорівнювала 30% (від 20 до 38% у різних нейронів). У 12 нейронів найбільш часто реєструвались інтервали між послідовними імпульсами із значеннями 0,02—0,05 сек; частота попадання інтервалу між імпульсами в модальний інтервал в середньому становила 45% (30—68% у різних нейронів). Гістограми нейронів, характерних для кожної групи, наведені на рис. 2.

Аналіз частоти і розподілу інтервалів між імпульсами фонові активності не дозволив виявити істотних відмінностей між нейронами, зареєстрованими в перші дві години проведення експерименту, і нейронами, зареєстрованими через 6—8 год після проведення експерименту.

Реакція нейронів на зміну освітлення. Залежно від типу реакції на ввімкнення і вимкнення світла досліджені нейрони були розподілені по групах у відповідності із схемою, запропонованою Юнгом (1958).

На рис. 3 наведені п'ять типів нейронів, що відзначаються особливостями реакцій на зміну освітлення.

Нейрони першої групи (осцилограма I) не показують чіткої реакції на ввімкнення і вимкнення світла (тип А за Юнгом). Незначна зміна частоти розрядів даного нейрона при ввімкненні світла спостерігалась і без світлових подразнень і є виразом нерегулярності фонові активності.

До другої групи ввімкнення світла

На осцилограмі імпульсів при ввімкненні світла 250 мсек. Нейрон вимкненні світла,



Рис. 3. Типи

I — нейрон, збуджується гальмується ввімкненням

ставленого на осцилограмі на ввімкнення світла через 200—250 мсек.

Нейрони четвертої групи при вимкненні світла припиняють розряди. П'ята група нейронів при ввімкненні світла, і при вимкненні світла, джерелом передують ввімкненням на осцилограмі розрядів на ввімкнення світла, ця зміна частоти розрядів спостерігається.

Крім цих груп нейронів, які на осцилограмі до будь-якої групи не можна виділити чотири типи реакцій на ввімкнення і вимкнення світла. Нейрони спалаху розрядів при ввімкненні світла, гальмуються вимкненням світла, але із значною частотою розрядів середньо при ввімкненні світла.

До другої групи належать нейрони, які реагують збудженням на ввімкнення світла і гальмуються його вимкненням (тип *B*).

На осцилограмі *II* показано нейрон, який відповідав спалахом імпульсів при ввімкненні світла на фоні відсутності розрядів. Після вимкнення світла відносно регулярні розряди з'являлись через 250 мсек. Нейрони, що зазнають гальмування і при ввімкненні, і при вимкненні світла, становлять третю групу (тип *C*). У нейрона, пред-

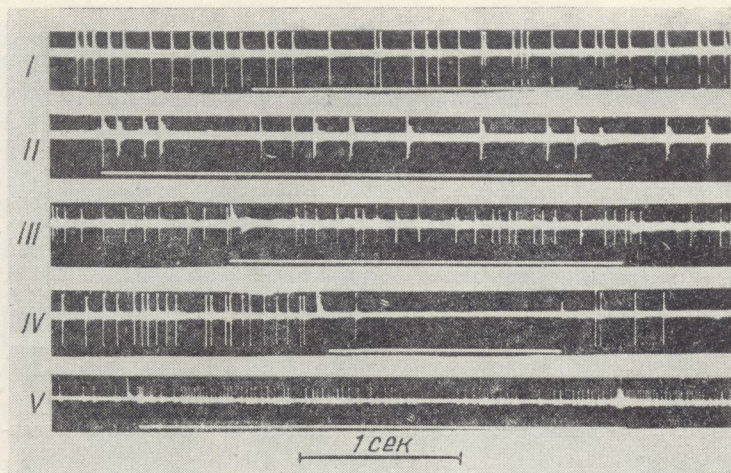


Рис. 3. Типи реакцій нейронів зорової ділянки кори у відповідності з схемою Юнга:

I — нейрон, який не реагує на ввімкнення і вимкнення світла. *II* — нейрон збуджується ввімкненням і гальмується вимкненням світла. *III* — нейрон гальмується ввімкненням і вимкненням світла. *IV* — нейрон гальмується ввімкненням і збуджується вимкненням світла. *V* — нейрон збуджується ввімкненням і вимкненням світла.

ставленого на осцилограмі *III*, припинення розрядів наставало у відповідь на ввімкнення і вимкнення світла. Розряди відновлювались через 200—250 мсек після зміни освітлення.

Нейрони четвертої групи гальмуються ввімкненням і збуджуються при вимкненні світла (тип *D*). На осцилограмі *IV* чітко виражено припинення розрядів при ввімкненні світла і їх поява при вимкненні. П'ята група нейронів характеризується збудженням розрядів і при ввімкненні, і при вимкненні світла, проте при ввімкненні світла збудженню передують незначна затримка (тип *E*). Нейрон цієї групи, представлений на осцилограмі *V*, відповідав помітним збільшенням частоти розрядів на ввімкнення і вимкнення світла, але при ввімкненні світла ця зміна частоти була дещо дезорганізованою і проявлялася з деяким спізнанням.

Крім цих груп нейронів, були виявлені нейрони, особливості реакцій яких на ввімкнення і вимкнення світла не дозволяють віднести їх до будь-якої групи нейронів у схемі Юнга. Серед цих нейронів можна виділити чотири основні групи: 1) нейрони, які реагують чітким збудженням на ввімкнення і вимкнення світла, але в кожному випадку спалаху розрядів передують період спокою (до 500 мсек); 2) нейрони, що гальмуються ввімкненням світла, а на вимкнення реагують збудженням, але із значним спізнанням; 3) нейрони, що збуджуються безпосередньо при ввімкненні світла, а при вимкненні — із спізнанням;

4) нейрони, що реагують на ввімкнення світла збудженням із спізненням, а на вимкнення світла гальмуванням.

Нейрони, що належать до описаних вище груп, продемонстровані на рис. 4. Нейрон, представлений на осцилограмі I, відповідав чітко вираженим спалахом імпульсів тільки через 300 мсек після ввімкнення і вимкнення світла. Частота розрядів у спалаху значно переважає частоту спонтанних розрядів нейрона, що свідчить про наявність збудження в даному випадку.

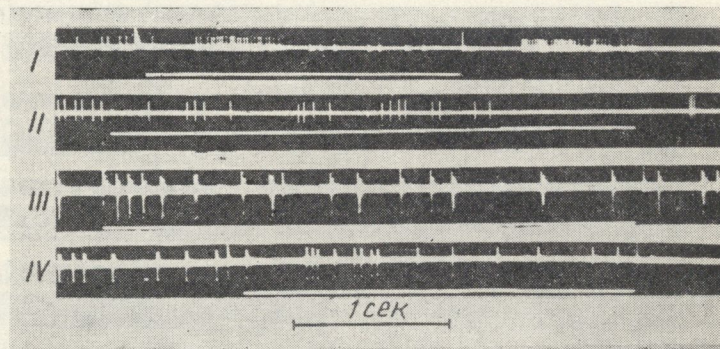


Рис. 4. Додаткові типи реакцій нейронів на ввімкнення і вимкнення світла:

I — нейрон, який збуджується ввімкненням і вимкненням світла із спізненням; II — нейрон гальмується ввімкненням світла, а на вимкнення реагує спалахом імпульсів із спізненням; III — нейрон реагує на ввімкнення світла без спізнення, а на вимкнення його — із спізненням; IV — нейрон збуджується ввімкненням світла із спізненням, а вимкненням гальмується.

На осцилограмі II показано нейрон, у якого видно подавлення активності при ввімкненні світла. Вимкнення світла викликало збудження клітини із спізненням (розряди з'являлись через 250 мсек після вимкнення світла). Осцилограма III ілюструє третю групу нейронів: збудження клітини при ввімкненні світла проявлялося зразу ж, а при вимкненні світла — тільки через 300 мсек. У нейрона, продемонстрованого на осцилограмі IV, ввімкнення світла викликало збудження через 400 мсек; вимкнення світла повністю подавляло розряди.

Кількісне співвідношення між нейронами різних типів дає можливість зробити висновок, що приблизно 50% досліджених нейронів не змінювали фонові ритмики при зміні освітлення. Виявлені в окремих випадках зміни частоти розрядів виражені нечітко і не мають закономірного характеру: при повторному застосуванні подразника вони не виявляються. Серед нейронів, що реагують на ввімкнення і вимкнення світла, виявлено приблизно однакове співвідношення між нейронами, які показують первинне збудження, і нейронами, які при зміні освітлення первинно гальмуються.

Морфологічні дослідження. У контрольних тварин ядра клітин кори оточені двоконтурною оболонкою і містять дрібнодисперсний рівномірно розподілений по ядру хроматин. Зрідка трапляються більш компактні і великі брилки хроматину. Добре видно сітчасту будову ядерця, в центрі якого можна бачити безструктурні ясні ділянки. В цитоплазмі виявляються численні мітохондрії паличкової або овальної форми. Зовнішні і внутрішні мембрани їх двоконтурні. Ергастоплазматичний ретикулум представлений невеликою кількістю парних мембран, що іноді утворюють плоскі цистерни. На цих мембра-

нах і в матриксі рами близько 15 скопичні структур нейронів видно ч ретикулуму (рис.

При проведен нових клітин кон



Рис. 5. Частин

я — ядрце; оя — об сп — синаптичні пузі ні пузирки колатер

гранули розміром ній основі мітохон а при рН 4,1 — тиг

Після шестиг ро го досліду вияв властивостей РНГ оболонки ядер ста матину. В нервови тохондрій. Виявля нішні і внутрішні турними, зменшув клітинах спостеріг збільшувалась ком міри синаптичних бонуклеопротеїди м ченнях рН (3,3—3 нокислих груп РН виражене більш р електродом.

РНП тигроїду значеннях, як і у

нах і в матриксі розташовуються гранули рибонуклеопротейдів розмірами близько 150 Å. Відростки клітин (дендрити) містять субмікроскопічні структури ергастоплазми. Біля зовнішньої поверхні оболонок нейронів видно численні колатеральні синапси та елементи гліального ретикулуму (рис. 5).

При проведенні гістохімічної реакції Шабадаша в цитоплазмі нервових клітин контрольних тварин при $\text{pH } 3,5 \pm 0,1$ виявились круглі

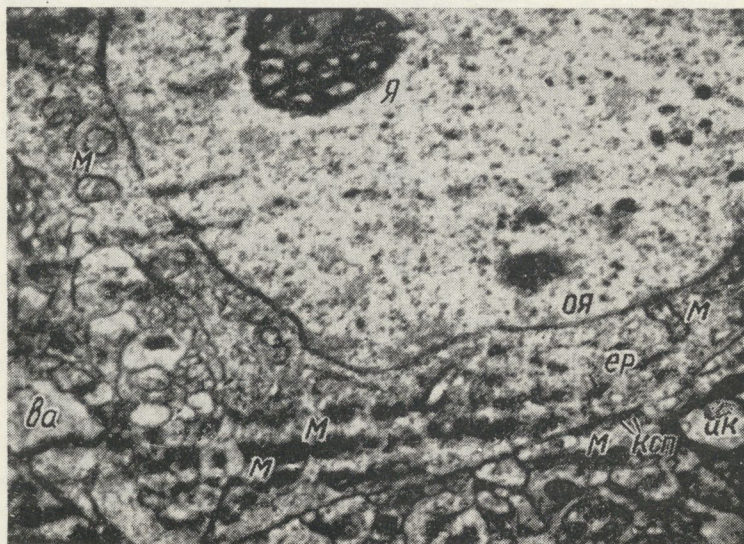


Рис. 5. Частина нейрона зорової ділянки кори контрольного кролика:

я — ядро; оа — оболонка ядра, м — мітохондрії, ер — ергастоплазматичні мембрани, сп — синаптичні пузирки в постсинаптичній ділянці протоплазми нейрона, ксп — синаптичні пузирки колатеральних синапсів, ва — відростки астроцитів, ак — аксон. Збільшення — 14 000 х.

гранули розміром близько 2 мк, які відповідають рибонуклеопротейдній основі мітохондрій. При $\text{pH } 3,7$ почали забарвлюватись мікросоми, а при $\text{pH } 4,1$ — тигроїд і РНП ядраця.

Після шестигодинного утримання тварин в станку в умовах гострого дослідження виявляються деякі зміни структури і фізико-хімічних властивостей РНП окремих нейронів (рис. 6). На деяких ділянках оболонки ядер ставали одноконтурними, посилювалась агрегація хроматину. В нервових клітинах і астроцитах збільшувались розміри мітохондрій. Виявлялись мітохондрії переважно круглої форми. Зовнішні і внутрішні мембрани дещо розпушувались, ставали одноконтурними, зменшувалась електронна щільність їх матриксу. В таких клітинах спостерігалась дезорганізація ергастоплазматичних мембран, збільшувалась компактність і розміри зерен РНП. Збільшувались розміри синаптичних пузирків, розташованих поблизу мітохондрій. Рибонуклеопротейди мітохондрій виявлялись при більших кислотних значеннях pH (3,3—3,35), що свідчить про збільшення вільних фосфорнокислих груп РНП мітохондрій. В окремих клітинах це зрушення виражене більш різко і пов'язане, очевидно, з ураженням клітини електродом.

РНП тигроїду клітин, як правило, виявляється при тих самих значеннях, як і у контрольних тварин. Слід відзначити, що у тварин

цієї групи наростає хімосорбція основного барвника рибонуклеопро-
теїду ядерця і дезоксинуклеопро-
теїдами ядра і при їх виявленні від-
значалось зрушення шкали рН на 0,5 одиниці в кислотному напрямку
в порівнянні з нормою.

На препаратах кори цих самих кроликів, імпрегнованих азотнокис-
лим сріблом, виявлена нерівномірна імпрегнація нервових волокон і

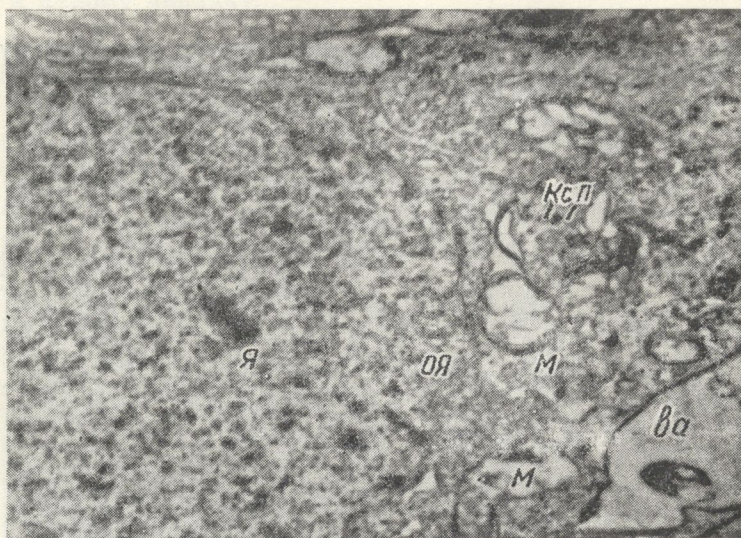


Рис. 6. Частина нейрона зорової ділянки кори кролика після шестигодинної роботи. Видно набухлі мітохондрії, змінена структура ядерця, збільшені синаптичні пузирки, на окремих ділянках втрачена двоконтурність ядерної оболонки.

Позначення такі самі, як на рис. 5. Збільшення — 14 000 х.

наявність у них місцевих і загальних потовщень. В окремих частинах зорової ділянки піддослідних тварин відзначалась фрагментація нервових волокон. В поодиноких клітинах виявлені великі вакуолі.

Обговорення результатів досліджень

Наявність фоновой електричної активності, що постійно зберігається, була відзначена й іншими авторами, які досліджували коркові нейрони. Важко сказати, якою мірою постійна ритмічна активність зумовлена механізмами, закладеними в самій клітині, від якої відводяться потенціали, та яка роль в її створенні синаптичних впливів на клітину з боку інших нервових утворень. Відомо, що «спонтанна» активність реєструється в клітинах ретини (Куффлер, 1953, Граніт, 1955) і латерального колінчатого тіла (Хьюбел, 1960). Імпульсація, що надходить з цих утворень, може піддавати коркові нейрони безперервному сигнальному бомбардуванню. Відсутність правильного ритму розрядів коркових нейронів також приводить до припущення, що коли фоновая електрична активність і не зумовлена тільки синаптичними впливами, то в усякому разі в значній мірі модифікується останніми.

Великий інтерес становить особливості нейронів кори розряджались спалахами імпульсів. Переважна більшість коркових нейронів виявлена на глибині, що відповідає розташуванню третього і четвер-

того шарів зорових елементів. Частина цих клітин, які закінчуються, і навіть цієї самостійності, очевидно, стійких нейронних кола, діяльність може служити спалахів розрядів спеціальних подразників.

В наших дослідженнях, які важко здійснювати в дослідженні зорової частини, які відрізняються переважно кількісними всіма різноманітностями, якщо прийняти, що розрядження може здійснюватися з урахуванням нерегулярності розрядів нейронів первинного гальмівного періодом. Варіації (500 мсек) можна пульсів по різних підкорковими утвореннями.

Кількість нейронів, які розряджуються (50% від загальної кількості), дає даним інших дослідників (Юнг, 1959), і в інших дослідженнях (1963). Тому, виділення експерименту при дослідженні (Хьюбел, 1959). Біологія тварини в гострому свідчить характер активності, в якій відносно низькою впливає на характер на початку експерименту.

Проте слід відзначити помітно збільшення активності, а це також зумовлено з станом властивостей РНП. В дослідженні виявлено збільшення зернин РНП, збільшення рибонуклеїнових фосфорно-ліпідів, збільшення раз деякої активності.

1. За допомогою були досліджені електричні коркові у кролика та очей.

того шарів зорової кори головного мозку кролика. Відомо, що основними елементами цих шарів є зірчасті клітини з короткими аксонами. Частина цих клітин характеризується наявністю аксонних розгалужень, які закінчуються синапсами на дендритах і сомі сусідніх клітин і навіть цієї самої клітини (Поляков, 1953). Ця структурна особливість, очевидно, створює можливість циркуляції збудження по замкнутих нейронних колах і тривалого підтримання активності. Така циркуляція може служити одним з можливих пояснень появи періодичних спалахів розрядів, генерованих нейронами кори при відсутності спеціальних подразнень.

В наших дослідках у зоровій ділянці кори був виявлений ряд нейронів, які важко включити в схему Юнга. Чораян (1962) при дослідженні зорової частки кори у черепахи виділив вісім груп нейронів, які відрізняються характером реакції на зміну освітлення, що також перевищує кількість типів нейронів за Юнгом. Проте, можливо, що всю різноманітність реакцій нейронів можна звести до простіших типів, якщо прийняти до уваги, що активація нейронів при зміні освітлення може здійснюватись з різними латентними періодами, а також урахувати нерегулярний характер фонові активності. Так, відсутність розрядів нейронів у деяких випадках можна розглядати не як вираз первинного гальмування, а пояснювати дещо розтягнутим латентним періодом. Варіабільність же тривалості латентного періоду (20—500 мсек) можна пояснити, виходячи з уявлення про циркуляцію імпульсів по різних нейронних ланцюгах в межах кори та між корою і підкорковими утвореннями.

Кількість нейронів зорової кори, що реагують на специфічний подразник (50% від загальної кількості досліджених нейронів), відповідає даним інших авторів, які провадили свої дослідження і в гострих (Юнг, 1959), і в хронічних експериментах (Фастер, 1961; Виноградова, 1963). Тому, видимо, нема підстав припускати, що умови гострого експерименту пригнічують функціональну активність коркових клітин (Хьюбел, 1959). Більш того, можна гадати, що фактори, які впливають на тварину в гострому експерименті, трохи активізують кору. Про це свідчить характер ЕЕГ, що реєструється паралельно з нейронною активністю, в якій переважають швидкі темпи (20—30 на секунду) з відносно низькою амплітудою. Тривала фіксація тварин в станку не впливає на характер електричної активності нейронів, зареєстрованих на початку експерименту і через кілька годин.

Проте слід відзначити, що в останні години проведення досліду помітно збільшується кількість клітин, які виявляють спонтанну активність, а це також вказує на підвищення активності кори. Це узгоджується із станом субмікроскопічних структур і фізико-хімічних властивостей РНП нейронів, у яких через шість годин після початку досліду виявлено збільшення розмірів і округлення мітохондрій, збільшення зернин РНП, зміна стану ергастоплазматичних і ядерних мембран, збільшення розміру синаптичних пухирців, підвищення кількості вільних фосфорнокислих груп РНП. Все це можна розглядати як вираз деякої активації обмінних процесів.

Висновки

1. За допомогою мікроелектродної техніки відведення потенціалів були досліджені електрична активність 100 нейронів зорової ділянки кори у кролика та її зміни при світловому подразнюванні сітчатки очей.

Фонова активність нейронів зорової ділянки кори характеризується нерегулярними рідкими розрядами з частотою в середньому — п'ять імпульсів на секунду. Більшість нейронів генерують груповані розряди. Розподіл інтервалів між послідовними імпульсами характеризується різко вираженою лівою асиметричністю. Найчастіше інтервали між імпульсами становлять від 0,02 до 0,3 сек. При цьому частота попадання міжімпульсного інтервалу в цей модальний інтервал в середньому дорівнює 40%.

2. Половина досліджених нейронів не виявляла чіткої реакції на ввімкнення і вимкнення світла. Нейрони, що реагують на зміну освітлення, залежно від особливостей реакції були розподілені по групах у відповідності із схемою Юнга. Були виявлені нейрони, тип реакцій яких не дозволяє включити їх у цю схему. Серед нейронів, що реагують на ввімкнення і вимкнення світла, виявлено приблизно однакове співвідношення між тими нейронами, які первинно збуджуються, і тими, які первинно загальмовуються.

3. Тривале утримання тварин в умовах гострого експерименту помітно не впливає на електричну активність коркових нейронів, але дещо підвищує збудливість кори, що дістає свій вираз у збільшенні кількості спонтанно активних клітин, у характері електроенцефалограми і в стані субмікроскопічних структур та фізико-хімічних властивостей.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова О. С. и Линдслей Д. Ф., Журн. ВНД, 13, 2, 1963, с. 207.
 Поляков Г. И., Арх. анат., гистол. и эмбриол., 30, 5, 1953, с. 48.
 Чораян О. Г., Электрофизиология нервной системы. Матер. IV Всесоюз. электрофизиол. конфер., 1963, с. 427.
 Шабаташ А. П., Арх. анат., гистол. и эмбриол., 35, 3, 1958.
 Amassian V., J. Neurophysiol., 17, 1954, p. 57.
 Baumgarten R. a. Jung R., Rev. Neurol., 87, 1952, p. 151.
 Chang H. T., a. Kaada B. R., J. Neurophysiol., 13, 1950, p. 305.
 Dawies Ph. W., Erulkar S. D. a. Rose J. E., J. Physiol., 126, 2, 1954, p. 259.
 Fuster J. M., Science, 133, 1961, p. 2011.
 Granit R., J. Neurophysiol., 18, 1955, p. 388.
 Hubel D. H., Fed. Proc., 16, 1957, p. 63; Am. J. Ophthalm., 46, 3, 1958, p. 110; J. Physiol., 147, 1959, p. 226; 150, 1960, p. 9.
 Jung R., Exp. Cell. Research., 1958, p. 262.
 Kuffler S. W., J. Neurophysiol., 16, 1953, p. 37.
 Li C. L. a. Jasper H., J. Physiol., 124, 1953, p. 127.
 Palade G. E., J. Exper. Med., 95, 1952, p. 285.

Надійшла до редакції
15.XII 1963 р.

Электрическая активность нейронов зрительной коры кролика

Р. Р. Великая

Отдел неврологии и нейрофизиологии и лаборатория общей физиологии
Института физиологии им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

Резюме

Изучались электрическая активность 100 нейронов зрительной зоны коры у кролика и ее изменения при специфическом раздражении глаз. Все исследованные нейроны находились в состоянии ритмической активности при отсутствии раздражителей. Частота разрядов в сред-

нем составляет 5
варьирует в широ-

Большинство
стью. Распределе
сами обладает ре
часто встречаются
0, 3 сек.

При световом
показали четкой
отвечающих на в
одинаковое соотно
но затормаживающ
отличающихся осо
тельное содержани
оказывает заметно
нейронов и лишь н

Electrical Activity

Division of neurology a
the A. A. Bogomoletz In

The author stu
visual zone of the c
activity during spec
activity during spec
rons were in a stat
frequency of dischar
in some neurons i
second).

Most of the neu
tribution of the inte
left asymmetry. The
impulses of 0.22—0.3

On light stimula
did not give a disti
neurons responding
equal ratio was for
inhibited neurons. N
nature of the reactio
of animals under co
affect the electrical
lity of the cortex to a

изуется — пять разря-
ризуе-
ервали
та по-
серед-
ции на
освіт-
группах
еакцій
агують
е спів-
тими,
менту
в, але
шенні
лога-
ласти-

нем составляет 5 импульсов в секунду; у некоторых нейронов она варьирует в широких пределах (0—40 импульсов в секунду).

Большинство нейронов характеризуется группированной активностью. Распределение интервалов между последовательными импульсами обладает резко выраженной левой асимметричностью. Наиболее часто встречаются интервалы между импульсами со значением 0,22—0,3 сек.

При световом раздражении глаз 50% исследованных нейронов не показали четкой реакции на изменение освещения. Среди нейронов, отвечающих на включение и выключение света, выявлено примерно одинаковое соотношение между первично возбуждающимися и первично затормаживающимися нейронами. Выявлено девять групп нейронов, отличающихся особенностями реакции на изменение освещения. Длительное содержание животных в условиях острого эксперимента не оказывает заметного влияния на электрическую активность корковых нейронов и лишь несколько повышает возбудимость коры.

Electrical Activity of Neurons of the Visual Cortex of the Rabbit

R. R. Velikaya

Division of neurology and neurophysiology and the laboratory of general physiology of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

207.
лектро-
259.
I. Phy-

The author studied the electrical activity of 100 neurons of the visual zone of the cortex in the rabbit and the changes in the electrical activity during specific stimulation of the eyes. All the investigated neurons were in a state of rhythmic activity in the absence of stimuli. The frequency of discharges comprises on the average 5 impulses per second; in some neurons it varies within wide limits (0—40 impulses per second).

Most of the neurons are characterized by grouped activity. The distribution of the intervals between successive impulses has a pronounced left asymmetry. The most frequently encountered are intervals between impulses of 0.22—0.3 sec.

On light stimulation of the eyes 50 p. c. of the investigated neurons did not give a distinct reaction to change of illumination. Among the neurons responding to the turning on and off of light an approximately equal ratio was found between the primarily excited and primarily inhibited neurons. Nine groups of neurons were found, differing in the nature of the reaction to the change in illumination. Prolonged keeping of animals under conditions of acute experiment does not perceptibly affect the electrical activity of cortical neurons and raises the excitability of the cortex to a slight extent only.

лика
в
и зо-
енни
ской
сред-