

До механізму взаємодії аферентних імпульсів у корі мозочка

Н. В. Братусь, Г. В. Янчик

Кафедра нормальної фізіології Вінницького медичного інституту ім. М. І. Пирогова

Дослідження процесів конвергенції у корі мозочка становить значний інтерес, оскільки функціональне призначення цього відділу мозку полягає в забезпеченні узгодженої діяльності різних функцій організму. Необхідною умовою для здійснення такої ролі мозочка є взаємодія в ньому між доцентровими периферичними імпульсами різних модальностей. Внаслідок переробки цієї інформації мозочок може здійснювати перебудову загального рівня активності в організмі за адаптаційно-трофічним принципом. Структурною основою для ефективної взаємодії аферентних систем є перекриття в корі мозочка проекцій різних рецепторних полів [12, 23, 25, та ін.]. В електрофізіологічних дослідженнях одержано пряме підтвердження тісних функціональних взаємозв'язків як між полями аферентного представництва в корі мозочка [6, 10, 13, 20, 24], так і мозочка з іншими відділами мозку [2, 7, 8, 21, 22, та ін.]. Методом реєстрації викликаних потенціалів (ВП) при парних подразненнях було виявлено загальний принцип взаємодії гетерогенних імпульсів у корі мозочка [7, 10, 13, 21]. Водночас, у раніш виконаному в нашій лабораторії дослідженні було встановлено, що інтероцептивні імпульси в процесі взаємодії створюють менш інтенсивний вплив на кору мозочка, ніж це властиво екстероцептивним і пропріоцептивним імпульсам [3]. В іншій нашій праці [9] було з'ясовано особливості взаємодії між аферентними імпульсами залежно від ділянки мозочка. За ступенем взаємодії ділянки кори мозочка розподіляються в такому порядку: проста частка, парамедіанні частки, горб черв'яка, півкулі. Отже, незважаючи на гістологічну однаковість, кора мозочка виявляє функціональну диференційованість. Найбільш активними щодо переробки інформації виявляються ділянки кори мозочка, що є зонами представництва рецепторних полів.

Досі ще недостатньо вивчене питання про те, в якій мірі до здійснення взаємодії причетна сама кора мозочка і яке місце належить прецеребелярним зонам, через які проходять шляхи передачі цих імпульсів. На причетність спинного мозку до здійснення взаємодії між гетерогенними імпульсами, які прямують до мозочка, вказують Грундфест, Кампбел [19], Віден [26]. Взаємодію між дорсальними і вентральними спинномозочковими шляхами на спінальному рівні відзначали Еклз, Сміт і Сміт [18]. Широкі можливості для конвергенції доцентрових імпульсів являють також ретикулярні ядра довгастого мозку [4, 14].

Між тим, Бремер і Бонне [13], Дейра і Снайдер [16] вважають, що конвергенція церебелопетальних імпульсів здійснюється виключно в корі мозочка. Ньюмен і Пол [24] гадають, що доводи Відена [26] щодо ролі спинного мозку в здійсненні взаємодії церебелопетальних імпульсів не-

досить переконливі: надто пізно розвивається в мозочку пригнічення викликаної відповіді, щоб його можна було вважати первинно пов'язаним із спинним мозком. Нами було встановлено, що прояв взаємодії між церебелопетальними імпульсами на рівні нижніх ніжок мозочка досить чіткий, але знов-таки при збільшенні інтервалу між зумовлюючим і тестуючим подразненням. При одночасному подразненні пари нервів чи міжстимульних інтервалах, що виражаються одиницями мілісекунд, ступінь оклюзії був незначний [3].

В даному дослідженні, з метою з'ясування ролі самої кори мозочка в здійсненні взаємодії між доцентровими імпульсами, були проведені досліді, в яких тестуючому подразненню якогось з периферичних нервів передувало зумовлююче подразнення вірьовчаного тіла з різними інтервалами часу. Вважалось, що умовні імпульси без додаткових переключень досягають кори мозочка і, отже, зміни тестуючої відповіді будуть зумовлені впливами, які виходять безпосередньо з шарів кори мозочка. При цьому динаміку відновлення тестуючих відповідей порівнювали з такою ж при подразненні того самого нерва в парі з іншими нервами. Для додаткового аналізу було проведено реєстрацію електричних реакцій нейронів кори мозочка при парному подразненні нервів.

Методика досліджень

Досліді проведені на 52 кішках, наркотизованих тіопенталом натрію. Методика підготовчої операції описана нами раніш [3]. Подразнювальні імпульси тривалістю 0,5 мсек генерувались двохранальним стимулятором з роздільними виходами, що давало змогу плавно відставляти пару подразнень з інтервалом від 0 до 1000 мсек. Подразнення нервів проводилось за допомогою заглибного біполярного електрода з міжелектродною відстанню 2 мм (випробували подразнення плечового, сідничного, блукаючого нервів). Сила подразнювальних стимулів для вірьовчаного тіла і нервів в усіх дослідіах дорівнювала подвійному порогу (по виявленню мінімального ВП в корі мозочка).

Реєстрацію ВП кори мозочка проводили катодним осцилографом ЕО-7 з реостатно-емкісним підсилювачем на вході. Відведення було уніполярним за допомогою гніотикового електрода. Відведення електричної активності окремих нейронів проводили позаклітинно скляними мікропіпетками з діаметром вістря близько 1 мк, заповненими 3 М розчином KCl. Опір не перевищував 15 мΩ. Реєструючим приладом у цих дослідіах був шлейфний осцилограф МПО-2 з підсилювачем УБП1-01 на вході.

Результати досліджень

У зв'язку з дослідженням взаємодії імпульсів у корі мозочка при подразненні вірьовчаних тіл і нервів потрібно було знайти ділянки вірьовчаних тіл, звідки передається досить інтенсивна імпульсація в мозочок. Найбільш ефективним виявилось подразнення медіальної частини будь-якої із задніх ніжок мозочка при зануренні електрода на 1—2 мм. Більш поверхневе подразнення викликало електричну реакцію в корі мозочка з початковим відхиленням позитивного знаку і дальшим негативним, аналогічно тому, як в ВП при подразненні нервів (рис. 1, а). На глибині ж 1,5—2 мм у ВП кори мозочка домінуючим було електронегативне відхилення. Початково-позитивний компонент ставав низьковольтним або зовсім зникав (рис. 2, а). У складі ВП могли проявлятися додаткові пікоподібні компоненти, що можна пояснити збудженням груп волокон з різною швидкістю проведення. Латентний період ВП становив 3,9—6,4 мсек, загальна тривалість ВП при подразненні вірьовчаних тіл як правило була меншою, ніж при подразненні нервів, мабуть у зв'язку з більш синхронним надходженням аферентних імпульсів у кору мозочка. Найкраще проявлялись ВП при подразненні вірьовчаних тіл у передній і простій частках черв'яка, верхніх ділянках парамедіанних часток, гірше в півкулях.

За критерії взаємодії в корі мозочка при подразненні вірьовчаного тіла (зумовлюючому) і будь-якого з нервів (тестуючому) було обрано такі показники: 1) порівнювальна величина сумарної відповіді при одночасному подразненні вірьовчаного тіла і нервового стовбура в процентах щодо амплітуди тестуючої відповіді на подразнення нерва; 2) інтервал часу, після якого з'являється відповідь (абсолютна рефрактерність); 3) час повного відновлення амплітуди тестуючої відповіді (період субнормальності або відносної рефрактерності).

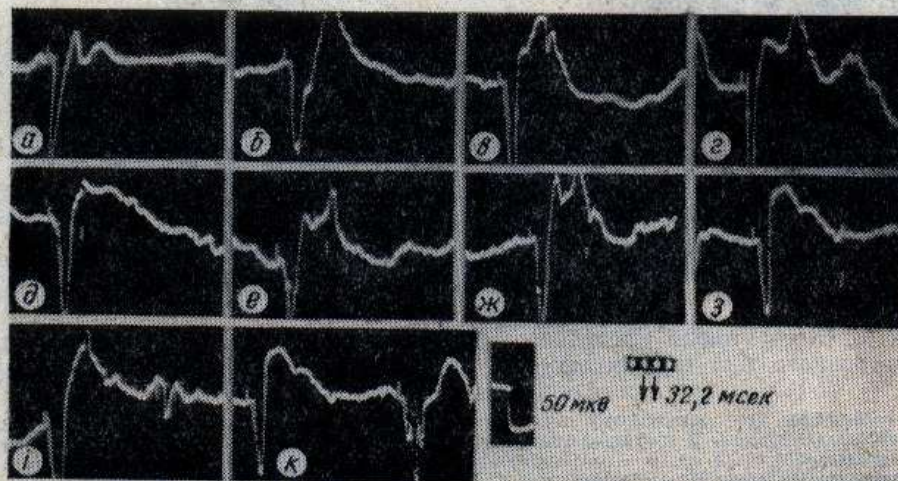


Рис. 1. Біоелектричні реакції простої частки кори мозочка при подразненні вірьовчаного тіла (зумовлюючому) і лівого черв'яного нерва (пробному) з різними інтервалами часу:

а — відповідь при одиничному подразненні вірьовчаного тіла (глибина занурення кінчиків електрода — 1 мм; сила подразнення — 1 в); б — лівого черв'яного нерва (сила подразнення — 5 в); в — на одночасне подразнення вірьовчаного тіла і черв'яного нерва; г — при подразненні з інтервалом 10 мсек; д — з інтервалом 40 мсек; е — з інтервалом 80 мсек; ж — з інтервалом 130 мсек; з — з інтервалом 200 мсек; и — з інтервалом 300 мсек; к — з інтервалом 500 мсек.

Закономірності взаємодії ВП у корі мозочка при зумовлюючому подразненні вірьовчаного тіла перебувають у значній залежності як від міжстимульного інтервалу, так і від того, подразнення якого з нервів було обрано за тестуюче. Певне значення мала ділянка реєстрації ВП.

Дані статистичної обробки матеріалу наведені в табл. 1. Для зіставлення наведені аналогічні показники взаємодії ВП при подразненні пари нервів. Типові зразки дослідів, в яких досліджували взаємодію ВП при стимуляції вірьовчаного тіла і нерва, ілюструються на рис. 1 і 2.

Коли за тестуюче обирали подразнення соматичного нерва, сумарний ефект одночасної стимуляції його з вірьовчаним тілом виявився більшої амплітуди, ніж контрольна відповідь на ізольоване подразнення відповідного нерва. Це свідчить про наявність явища сумачії. Характерно, що для більшості відведень амплітуда сумарної відповіді була навіть більшою, ніж при подразненні пари соматичних нервів (табл. 1). Найпростіше пояснення такому відхиленню може полягати в тому, що при подразненні вірьовчаних тіл виключається можливість зіткнення і, отже, оклюзії доцентрових імпульсів на шляху до мозочка, в проміжних реле. Проте, в такому разі важко зрозуміти, чому в різних ділянках кори мозочка сумарна відповідь виявляється збільшеною в різній мірі. Мінімальну амплітуду вона мала в простій частці, наростання амплітуди в інших ділянках відбувалось у такому порядку: іпселатеральні парамедіанні частки, передня частка, горб черв'яка, півкулі. Такий результат

можна пояснити тільки провідною роллю кори мозочка в здійсненні взаємодії при парному одночасному подразненні. Ясно, що найбільшого ступеня взаємодії з конвергенцією імпульсів і пов'язаною з нею оклюзією слід чекати в фокусі максимальної активності проекційних зон кори мозочка, де поля представництва рецепторів різних модальностей зазнають максимального перекриття. З іншого боку, різний ступінь оклюзії при подразненні вірьовчаного тіла разом з нервом, в порівнянні з по-

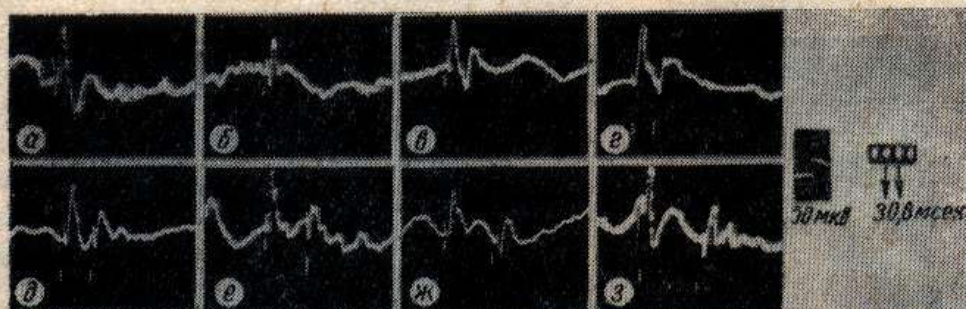


Рис. 2. Біоелектричні реакції простої частки кори мозочка при подразненні вірьовчаного тіла (зумовлюючому) і правого плечового нерва (пробному) з різними інтервалами часу:

а — відповідь при одиничному подразненні вірьовчаного тіла (глибина занурення кінчика електрода — 2 мм; сила подразнення — 1 в); б — правого плечового нерва (сила подразнення — 4 в); в — при одночасному їх подразненні; г — при подразненні з інтервалом 40 мсек; д — з інтервалом 80 мсек; е — з інтервалом 130 мсек; ж — з інтервалом 170 мсек; з — з інтервалом 200 мсек.

дрозненням пари нервів, може пояснюватись неодноразністю приходу двох потоків імпульсів, навіть при одночасному подразненні нерва і ніжки мозочка, що знижує можливості оклюзії. Дійсно, з раніше проведених досліджень відомо, що при відставленні подразнення пари нервів на одиниці мсек сумарна відповідь продовжує збільшуватись [3, 9].

При одночасному подразненні вісцерального нерва (черевного) і вірьовчаного тіла сумарна відповідь являється збільшеною в меншій мірі, ніж в разі спорідненого подразнення вірьовчаного тіла з соматичними нервами. В простій частці вона навіть менша, ніж при подразненні пари вісцеральних нервів (табл. 1). Це значить, що конвергенція інтероцептивних імпульсів з імпульсами інших модальностей на нейронах кори мозочка і, отже, оклюзія виявляється особливо інтенсивно. Структурною передумовою тому служить широке перекриття в корі мозочка інтероцептивних проекційних полів з полями екстеро- і пропріоцепції.

При відставленні тестуючого подразнення нерва від зумовлюючого, прикладеного до вірьовчаного тіла, знов-таки виявлено істотну різницю в наслідках, залежно від того, до якого з нервів, соматичного чи вісцерального, прикладався тестуючий удар. Так, період абсолютної рефрактерності при подразненні соматичного нерва і вірьовчаного тіла становив 40 мсек, а при подразненні пари соматичних нервів 30—35 мсек, за середніми даними (табл. 2). Не відзначалось значної різниці і щодо періоду субнормальності, після якого тестуюча відповідь досягала контрольної величини. Середні показники періоду субнормальності при подразненні соматичного нерва (плечового) у парі з вірьовчаним тілом становили 60—130 мсек, тоді як при подразненні пари соматичних нервів — 50—115 мсек. При використанні як тестуючого подразнення вісцерального нерва, зумовлююче подразнення вірьовчаного тіла створювало настільки сильне пригнічення ВП, що період абсолютної рефрактерності

збільшувався до 200 мсек у простій частці, а в інших відведеннях (передня частка, парамедіанні частки) на протязі 1000 мсек ВП зовсім не можна одержати. Все це означає, що активація кори мозочка спричиняє функціональні зрушення, які характеризуються великою інертністю.

Таблиця 1

Порівняльна величина амплітуди сумарного ВП при одночасному подразненні нерва і вірьовчаного тіла щодо ВП на подразнення нерва (в %)

Назва нерва або ділянки мозку	Кількість дослідів	Порівнююча амплітуда електропозитивної фази ВП (в %)			Порівнююча амплітуда обох фаз ВП (в %)		
		M	σ	m	M	σ	m
1. simplex							
Вір'юване тіло (зумовлююче) і плечовий нерв	7	66	$\pm 19,6$	$\pm 9,8$	120	без відхилень	
Сідничний (зумовлюючий) і плечовий нерви	7	25	$\pm 13,5$	$\pm 6,7$	33	$\pm 17,5$	$\pm 8,7$
Вір'юване тіло (зумовлююче) і черевний нерв	5	16	$\pm 11,5$	$\pm 5,7$	21	$\pm 15,2$	$\pm 7,6$
Сідничний (зумовлюючий) і черевний нерви	5	50	$\pm 21,4$	$\pm 10,2$	200	$\pm 34,6$	$\pm 17,3$
1. paramedianus інселятеральні							
Вір'юване тіло (зумовлююче) і плечовий нерв	5	42	без відхилень		66	$\pm 19,0$	$\pm 9,5$
Сідничний (зумовлюючий) і плечовий нерви	5	25	»		20	$\pm 11,8$	$\pm 5,9$
Вір'юване тіло (зумовлююче) і черевний нерв	5	33	»		40	$\pm 13,8$	$\pm 6,9$
Сідничний (зумовлюючий) і черевний нерви	5	80	»		100	без відхилень	
1. anterior							
Вір'юване тіло (зумовлююче) і плечовий нерв	5	20	без відхилень		50	без відхилень	
Сідничний (зумовлюючий) і плечовий нерви	5	27	$\pm 10,5$	± 5	33	»	»
Вір'юване тіло (зумовлююче) і черевний нерв	5	23	$\pm 6,3$	$\pm 3,1$	30	»	»
Сідничний (зумовлюючий) і черевний нерви	5	30	$\pm 8,1$	$\pm 4,0$	35	»	»

Було проаналізовано окремо зміни амплітуди електропозитивної фази сумарного ВП в зіставленні із загальною амплітудою ВП при одночасному подразненні з вірьовчаним тілом. Виявилось, що у всіх без винятку випадках ступінь наростання амплітуди електропозитивної фази в сумарній відповіді був меншим, ніж амплітуди ВП в цілому, і, отже, електронегативного компонента відповіді (табл. 2). Це свідчить про різні зміни збудливості в різних шарах кори мозочка в процесі взаємодії доцентрових імпульсів.

Додатковий аналіз було проведено в дослідах з безпосередньою реєстрацією реакцій нейронів кори мозочка при парному подразненні двох нервів. Ми не спиняємось на типах викликаних реакцій нейронів, що повинно бути предметом спеціальної статті. Вкажемо лише, що у відповідь на периферичне подразнення, синхронно з початковими компонентами ВП, в корі мозочка на глибині 0,7 мм і більше, тобто на рівні клі-

тин зернистого шару, було зареєстровано серію з трьох—семи біопотенціалів за типом підсиленого основного фону частотою до 200 *гц* і амплітудою 0,1—0,35 *мв* (рис. 3, А, 1, 2). Другий тип викликаних реакцій полягав у виникненні потенціалів з амплітудою до 1 *мв*, зумовлених розрядами клітин Пуркінє. Вони могли бути поодинокими або груповими (рис. 3, Б, 1, 2).

Таблиця 2

Величини періодів абсолютної рефрактерності і субнормальності при взаємодії ВП кори мозочка при подразненні вірьовчаного тіла і нерва та пари нервів

Назва нерва або ділянки мозку	Кількість дослідів	Початок відновлення електропозитивної фази (в <i>мсек</i>)			Кінець відновлення електропозитивної фази (<i>мсек</i>)			Відновлення обох фаз (<i>мсек</i>)		
		<i>М</i>	σ	<i>m</i>	<i>М</i>	σ	<i>m</i>	<i>М</i>	σ	<i>m</i>

1. simplex

Вірьовчане тіло (зумовлююче) і плечовий нерв . . .	7	40	$\pm 14,1$	$\pm 6,7$	170	$\pm 21,2$	$\pm 9,5$	200	$\pm 52,1$	$\pm 23,3$
Сідничний (зумовлюючий) і плечовий нерви . . .	7	50	$\pm 18,7$	$\pm 8,3$	170	± 15	$\pm 6,7$	200	± 15	$\pm 6,7$
Вірьовчане тіло (зумовлююче) і черевний нерв . . .	5	200	± 50	$\pm 22,3$	500	$\pm 36,5$	$\pm 14,5$	не відновлювались		
Сідничний (зумовлюючий) і черевний нерви . . .	5	30	$\pm 11,1$	$\pm 4,9$	130	± 43	$\pm 19,1$	200	± 50	$\pm 22,3$

1. paramedianus інселятеральні

Вірьовчане тіло (зумовлююче) і плечовий нерв . . .	5	40	$\pm 14,1$	$\pm 8,1$	100	$\pm 21,2$	$\pm 12,2$	100	$\pm 21,2$	$\pm 12,1$
Сідничний (зумовлюючий) і плечовий нерви . . .	5	40	± 5	$\pm 2,2$	170	± 36	$\pm 16,7$	170	± 20	$\pm 8,9$
Вірьовчане тіло (зумовлююче) і черевний нерв . . .	5	повне пригнічення відповіді на протязі 1000 <i>мсек</i>								
Сідничний (зумовлюючий) і черевний нерви . . .	5	40	± 15	$\pm 6,7$	300	$\pm 40,7$	$\pm 17,5$	280	± 38	$\pm 16,8$

1. anterior

Вірьовчане тіло (зумовлююче) і плечовий нерв . . .	5	40	без відхилень		170	без відхилень		200	без відхилень	
Сідничний (зумовлюючий) і плечовий нерви . . .	5	35	$\pm 9,5$	$\pm 4,7$	150	$\pm 33,1$	$\pm 14,5$	200	$\pm 71,3$	$\pm 8,6$
Вірьовчане тіло (зумовлююче) і черевний нерв . . .	5	повне пригнічення відповіді на протязі 1000 <i>мсек</i>								
Сідничний (зумовлюючий) і черевний нерви . . .	5	30	без відхилень		225	$\pm 20,4$	$\pm 10,2$	225	$\pm 20,4$	$\pm 10,2$

При одночасному подразненні пари нервів закономірним було підсилення викликанної активності на рівні клітин зернистого шару як внаслідок збільшення тривалості реакції, так і появи в складі розряду біопотенціалів збільшеної амплітуди, аж до високовольтних пікових (рис. 3,

А,3). Це слід пояснювати залученням у реакцію, що запускається клітинами зернистого шару, постсинаптичних розрядів клітин Пуркінє.

Реакції клітин Пуркінє при одночасному подразненні двох нервів, як і при подразненні одного з них, проявлялись менш регулярно. Вони могли виражатись у змінах тривалості серії пікових потенціалів, рідше частоти їх слідування, причому як за типом підсилення імпульсації,

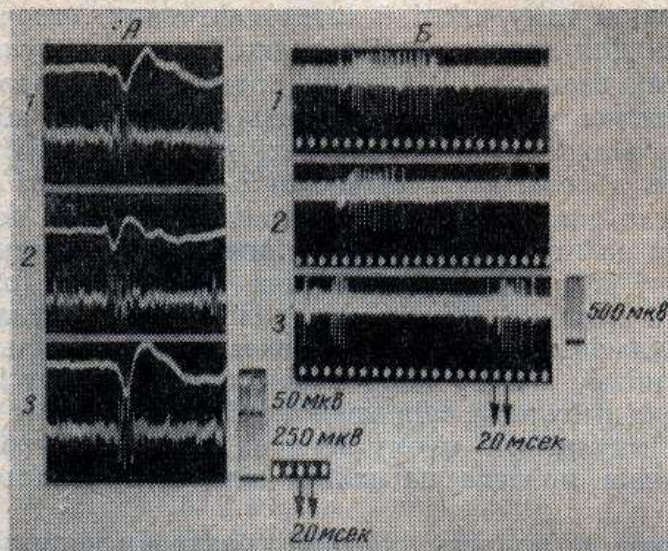


Рис. 3. Електричні реакції нейронів зернистого шару на глибині 0,7 мм (I. simplex):

1 — відповідь при подразненні лівого плечового нерва; 2 — правого плечового нерва; 3 — при одночасному їх подразненні. Сила подразнення — 4,5 в.

так і зменшення її (рис. 3, Б). Виявити зміни в активності клітин Пуркінє при взаємодії доцентрових імпульсів було значно важче, ніж на рівні клітин зернистого шару, навіть у зонах проєкцій рецепторних полів. В 59,5% випадків (у 75 нейронів з 126 досліджуваних) реакцій на подразнення не відзначено.

Обговорення результатів досліджень

При дослідженні взаємодії між викликаними відповідями в корі мозочка, коли зумовлюючим було подразнення вірьовчаного тіла, ми мали на увазі, що активації підлягає кінцева ланка на шляху до кори мозочка, по якій в природних умовах імпульси прямують від будь-якого з нервів. З іншого боку, ми брали до уваги, що збудження нейронів кори мозочка при подразненні вірьовчаних тіл завжди виникало раніш, ніж при периферичному подразненні. Нарешті, головною особливістю активації кори мозочка при подразненні вірьовчаних тіл є те, що генерований при цьому залп імпульсів досить синхронний і тому може більш інтенсивно впливати на нейрони кори мозочка. Згадані особливості активації кори мозочка допомагають зрозуміти деякі відміни в прояві ВП на тестуюче подразнення нервів, соматичних і вісцеральних.

Так, при оцінці результатів одночасного подразнення вірьовчаних тіл і нервів стає очевидним, що два потоки імпульсів у дійсності досягають кори мозочка неодноразово, як і при подразненні пари гетерогенних нервів. В наших дослідках з мікроелектродною реєстрацією доказом тому служить збільшення тривалості викликаних біоелектричних

реакцій нейронів зернистого шару при подразненні пари нервів. В таких умовах погіршуються можливості для оклюзії, і тому сумарний ВП виявляється збільшеним. З іншого боку, при подразненні вісцерального нерва в парі з вірьовчаним тілом сумарна відповідь хоч і збільшена за амплітудою, але може бути меншою, ніж при подразненні того ж нерва в парі з соматичним. Слід мати на увазі, що синхронізована активація кори мозочка імпульсами, які проходять по гетеромодальних волокнах вірьовчаного тіла, в тому числі й інтероцептивних, створює особливо сприятливі умови для конвергенції і оклюзії таких імпульсів.

В результатах взаємодії ВП, коли подразнення вірьовчаного тіла і нервів відставлялись у часі, заслуговують на увагу дві обставини. По-перше, динаміка відновлення збудливості до тестуючого подразнення нерва, тривалість абсолютної і відносної рефрактерності виявляються такими ж, як було встановлено при подразненні пари нервів у корі мозочка, а також на прецеребелярних рівнях (у вірьовчаних тілах [3], в спинному мозку [26]). Друга обставина полягає в тому, що при нашій постановці дослідів єдиним джерелом змін збудливості щодо доцентрових імпульсів є сама кора мозочка. Отже, найбільш можливим поясненням механізму впливу кори мозочка на передачу і сприймання церебелопетальних імпульсів слід вважати її пригнічуючу дію на шляхи передачі цих імпульсів. В цьому полягає один із часткових випадків корегуючих впливів мозочка на нижчі відділи центральної нервової системи.

Ще один доказ на користь вказаної трактовки полягає в тому, що при погіршенні функціонального стану кори мозочка, наприклад, при тривалому досліді, інтенсивність взаємодії між ВП, викликаними подразненнями вірьовчаних тіл і периферичного нерва зменшувалась так, що період абсолютної і відносної рефрактерності скорочувався, тоді як при одночасному подразненні згаданих структур або відставленні на одиниці мсек сумарний ефект був зменшеним. Все це слід розцінювати, як показники ослаблення регулюючої діяльності кори мозочка.

Отже, при подразненнях з інтервалами часу, близькими до нуля, взаємодія доцентрових імпульсів здійснюється на нейронах самої кори мозочка. При відставленні ж подразнення на десятки і сотні мсек до цього підключаються модулюючі впливи на шляху до мозочка, але знову-таки вони запускаються корою мозочка. Наявність таких впливів з кори мозочка на нейрони нижніх полів через зворотні колатералі ліановидних волокон доведена Армстронгом і Гарвеєм [11].

Сполучною ланкою між корою мозочка і церебелопетальними шляхами можуть бути низхідні елементи ретикулярної формації. Тому і пригнічуюча дія кори мозочка на ВП інтероцептивної природи може проявлятися в більшій мірі. Як відомо, вісцероцептивні шляхи особливо щільно пов'язані з ретикулярною формацією [1, 5].

Ми зробили спробу проаналізувати явища, які відбуваються в корі мозочка в процесі взаємодії різнорідних потоків імпульсів на клітинному рівні. З цією метою, по-перше, було досліджено співвідношення амплітудних зрушень у фазах сумарного ВП. Статистична обробка матеріалу показала, що в змінах цих фаз нема паралелізму. Електронегативна фаза у відповідь на одночасне подразнення вірьовчаного тіла і нерва завжди збільшувалась за амплітудою в більшій мірі, ніж перша, електропозитивна фаза. Виходячи з даних про природу компонентів ВП, слід гадати, що на клітинних елементах, безпосередньо пов'язаних із закінченням аферентних волокон, тобто на зернистих клітинах [14, 15, 17], поряд з явищами сумації має місце конвергенція з частковою оклюзією імпульсів. Водночас дендритна активність молекулярно-

го шару кори мозочка, що зумовлює виникнення електронегативної фази, підсилюється.

Наведені дані свідчать про досить складні функціональні зрушення в окремих шарах кори мозочка, що розвиваються внаслідок взаємодії доцентрових імпульсів. При мікроелектродній реєстрації викликані активності нейронів кори мозочка встановлено значну функціональну різноманітність навіть серед однотипних нейронів, зокрема клітин Пуркінє.

Література

1. Аршавский В. В.—О функциональной организации центрального отдела висцерального анализатора. Дисс. М., 1966.
2. Бекай Г. Л.—В сб.: Электрофизиол. нервн. сист. Матер. IV электрофизиол. конф. Ростов, 1963, 40.
3. Братусь Н. В.—Физиол. журн. АН УРСР, 1964, 10, 1, 16.
4. Лиманський Ю. П.—Физиол. журн. АН УРСР, 1962, 8, 1, 93.
5. Толмасская Э. С., Дыкман Л. М.—Журн. высш. нервн. деят., 1962, 12, 1, 3.
6. Фанарджян В. В.—Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова, 1962, 48, 7, 823.
7. Фанарджян В. В.—В сб.: Нервные механизмы двигат. деят. М., 1966.
8. Ханбабян М. В.—В кн.: Вопросы физиол. вегетативн. нервной сист. и мозжечка. Ереван, 1964, 577.
9. Янчик Г. В.—Юбилейный сб. Винницкого мед. ин-та, 1967.
10. Albe-Fessard D., Szabo Th.—J. Physiol., 1954, 46, 1, 225.
11. Armstrong D., Harvey R.—J. Physiol., 1966, 187, 553.
12. Bremer F., Bonnet V.—J. Physiol., 1951a, 43, 662.
13. Bremer F., Bonnet V.—J. Physiol., 1951b, 43, 665.
14. Brodal A.—Ретикулярная формация мозгового ствола. Медгиз, 1960.
15. Ramon y Cajal S.—Histologie du système nerveux de la homme et des vertebres. Paris, 1909.
16. Deura V., Snider R.—J. Neurol. Sci., 1962, 1, 2, 178.
17. Dow R.—J. Neurophysiol., 1961, 18, 4, 512.
18. Eccles J., Schmidt R., Schmidt W.—J. Neurophysiol., 1963, 26, 4, 630.
19. Grundfest H., Campbell B.—J. Neurophysiol., 1942, 5, 275.
20. Housepian E., Purpura D.—Fed. Proc., 1960, 19, 1, 281.
21. Jansen J.—Acta Physiol. Scand., 1957, 41, Suppl. 143.
22. Massion J.—Contribution à l'étude de la regulation cerebelleuse du systeme extrapyramidal control par le cervelet. Paris, 1961.
23. Mountcastle V., Covian M., Harrison C.I.—Patt. of Organ. in the central nerv. syst. Proc., 1952, 339.
24. Newman P., Paul V.—J. Physiol., 1966, 187, 3, 575.
25. Snider R., Stowell A.—J. Neurophysiol., 1944, 7, 3, 331.
26. Widen J.—Acta Physiol. Scand., 1955, 33, Suppl. 117, 1.

Надійшла до редакції
22.V 1968 р.

К механизму взаимодействия афферентных импульсов в коре мозжечка

Н. В. Братусь, Г. В. Янчик

Кафедра нормальной физиологии Винницкого медицинского института им. Н. И. Пирогова

Резюме

Целью настоящей работы являлось дальнейшее выяснение механизмов взаимодействия афферентных импульсов в коре мозжечка, в частности, роли в этом самой коры в сравнении с прецеребеллярными уровнями. Для этого исследовались эффекты взаимодействия вызванных потенциалов (ВП) в коре мозжечка при раздражении одного из периферических нервов в паре с веревчатым телом. Учитывалось, что веревчатое тело является последним звеном на пути к коре мозжечка, и его раздражение вызывает непосредственно активацию коры мозжечка.

Закономерности взаимодействия ВП в коре мозжечка при обуславливающем раздражении веревчатого тела находятся в значительной зависимости от межстимульного интервала и от того, раздражение какого из нервов избрано в качестве тестирующего.

В случаях, когда тестирующим было раздражение соматического нерва, суммарный эффект одновременной стимуляции его с веревчатым телом был большей амплитуды, чем контрольный ответ ВП на изолированное раздражение соответствующего нерва. Суммарный ответ при одновременном раздражении висцерального нерва (чревного) и веревчатого тела также увеличивался по амплитуде, хотя и в меньшей степени.

При отставлении раздражения нервов от обуславливающего, приложенного к веревчатым телам, была обнаружена существенная разница в результатах. В случае, когда тестирующим было экстероцептивное раздражение, время проявления первых признаков самостоятельного ВП выражалось такими же величинами, как и при раздражении пары нервов с некоторой склонностью к укорочению (30—40 мсек). В случае же, когда тестирующим было раздражение висцерального нерва, обуславливающее раздражение веревчатого тела вызывало настолько сильное угнетение ВП, что период абсолютной рефрактерности увеличивался до 200 мсек в простой дольке, а в других отведениях (передняя долька, парамедианные доли) в течение 1000 мсек ВП совсем нельзя было получить. Во всех случаях степень нарастания амплитуды электроположительной фазы в суммарном ответе была меньшей, чем амплитуда ВП в целом и электроотрицательного компонента ответа. Это свидетельствует о разнородных изменениях возбудимости в процессе взаимодействия центростремительных импульсов в разных слоях коры мозжечка.

При одновременном раздражении пары нервов закономерным было усиление вызванной активности на уровне клеток зернистого слоя в результате увеличения продолжительности реакции и возникновения в составе разряда биопотенциалов увеличенной амплитуды, вплоть до высоковольтных пиковых. Последнее должно объясняться вовлечением в реакцию постсинаптических разрядов клеток Пуркинье. Реакции клеток Пуркинье проявлялись менее регулярно. Они могли выражаться в изменении длительности серии пиковых потенциалов, реже в изменении частоты их следования, причем как по типу усиления импульсации, так и ослабления ее.

On Mechanism of Interaction of Induced Responses in Cerebellum Cortex

N. V. Bratus, G. V. Yanchik

Department of Normal Physiology, the N. I. Pirogov Medical Institute, Vinnitsa

Summary

The aim of the investigation was to elucidate the role of the cerebellum cortex in the interaction between cerebellopetal impulses. With this purpose the conditioning stimulation of the low stem of cerebellum (res-tiform body) was permitted to the testing stimulation of one of the nerves (humoral, sciatic, splanchnic). With simultaneous stimulation the summary response was of an increased amplitude; at the same time the periods of the absolute refractivity and subnormality were of the same

duration as in stimulating a pair of nerves 40 m/sec and 30—35 msec, (respectively). So, the regularities of the interaction between two flows of afferent impulses are formed at the level of the cerebellum cortex and at the delay of stimulations in time are conditioned by the effects on the way of transmission of the cerebellopetal impulses. The induced potential when stimulating the visceral (splanchnic) nerve is inhibited by the preceding stimulation of the restiform body more intensively.

The interaction is investigated of electric reactions of separate neurons of the cerebellum cortex (cells of Purkinje and granular cells). These data as well as the analysis of the components of the summary response registrated by a microelectrode testify to the complexity of the functional shifts in different layers of the cerebellum cortex.