

ВИКЛИКАНІ ПОТЕНЦІАЛИ ЕНТОРИНАЛЬНОЇ КОРИ

М. Я. Волошин

*Відділ електрофізіології центральної нервової системи Інституту фізіології
ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ*

Проміжна кора, яка представлена в мозку ссавців невеликою зоною перипалеокортекса, пресубікулярною ділянкою і енторинальною корою, є однією з найменш вивчених коркових формацій. Той факт, що в процесі філогенезу проміжна кора розвинулась раніше ніж неокортекс, робить дослідження цієї ділянки особливо цікавим, оскільки вивчення простіше побудованих утворень дає можливість краще зрозуміти принципи функціональної організації нової кори, яка сформувалась пізніше.

Серед утворень проміжної кори особливу роль приписують енторинальній ділянці. Було показано, що енторинальна ділянка, з'являючись компонентом лімбічної системи [1, 13, 15], є важливим джерелом аферентних волокон до гіпокампа [6, 8, 12]. Хоч загальний принцип цитоархітектонічної організації є єдиним для всієї енторинальної кори, старанне морфологічне дослідження дозволяє виділити в цій ділянці кілька полів, що відрізняються одне від одного деталями своєї будови. При цьому найбільші відміни були встановлені між латеральними відділами, які дають початок перфорантному тракту, і медіальними, від яких бере початок альвеарний шлях [4, 7, 8, 12, 14].

В небагатьох опублікованих повідомленнях з фізіології енторинальної кори були досліджені електричні реакції цієї ділянки у відповідь на подразнення близько розташованих до неї утворень, головним чином, гіпокампа, зв'язок з яким, як було з'ясовано, є двобічним [5, 6, 9].

Викликані потенціали (ВП), що виникають в енторинальній корі на подразнення рецепторів і периферичних нервів, не були досліджені.

В цьому повідомленні будуть розглянуті ВП енторинальної кори у відповідь на аферентні посилення різних модальностей (подразнення периферичних нервів, світло, звук) і проведено порівняння відповідей, зареєстрованих в медіальних і латеральних відділах цієї ділянки.

Методика досліджень

Дослідження ВП проводили на кроликах в умовах гострого експерименту. Фокальне відведення потенціалів здійснювалось за допомогою срібних кулястих електродів, які повністю, за винятком відвідної поверхні, заливали в тонку целоїдинову пластинку. Електроди такої конструкції встановлювали в ділянці енторинальної кори на базальній поверхні гемісфери мозку як справа, так і зліва. Електроди вводили так, що пластинка пливла по мозочковому намету, який здійснював роль керуючого. Після закінчення відведення і умертвіння тварини електроди не виймали. Фіксацію мозку здійснювали *in situ*, що давало можливість в дальшому точно верифікувати зону відведення. У зв'язку з тим, що переміщення описаних електродів під час досліду було вкрай утрудненим, в деяких випадках були застосовані електроди з

ніхромового дроту, діаметром 50 мк, у скляній ізоляції. Такі електроди можна було занурювати у мозок кілька разів і так вивчати особливості ВП у різних ділянках енторинальної кори.

Введення цих електродів в енторинальну кору здійснювали стереотаксично за картами атласу Е. Фіфкової та Дж. Маршала. (Орієнтувальні координати для медіальних відділів енторинальної області — $AP + 10$, $S = 3,0 \pm 0,2$ мм, $V = +5,0$ мм; для латеральних відділів — $AP + 10$, $S = 6,5 \pm 0,2$ мм, $V = -3,5$ мм.)

Вивчення гістологічних зрізів підтвердило, що відведення дійсно проводилось у цих дослідках від енторинальної кори.

Для реєстрації біоелектричної активності використовували чотириканальний чорнилопишучий енцефалограф «Оріон», що дозволяло одночасно реєструвати ВП енторинальних ділянок іпсі- і контралатеральних щодо подразнюваного нерва, а також активність гіпокампа або неокортекса. Для більш детального аналізу ці ж процеси реєстрували на шлейфному осцилографі Н-102, а в деяких випадках ВП енторинальної кори фотографували з екрана катодного осцилографа ЕО-7. ВП реєстрували як у несплячих тварин, так і у кроликів, що перебувають під наркозом (25—30 мг нембуталу на 1 кг ваги тварини). В дослідках із стереотаксичним введенням електродів, щоб уникнути пошкодження електрода при напруженому стані тварини, перед початком відведення кролику вводили тубокурарин (1 мг/кг), а потім переводили на штучне дихання.

Подразнення стовбурів сідничного і плечевого нервів здійснювалось від стимулятора УЕС-2М поодинокими імпульсами тривалістю 0,5 мсек, напругою, яка в два-три рази перевищує порогове. Спалахи світла викликалися імпульсною лампою. Як звуковий подразник застосовували короткий щиголь. Момент спалаху і щиголя реєстрували на одному з каналів підсилювальної системи, для чого в першому випадку на вихід підключали фотоелемент, а в другому — мікрофон. Обидва ці датчики розташовувались біля голови тварини.

Результати досліджень та їх обговорення

Вивчення ВП, який виникає в енторинальній ділянці у відповідь на подразнення сідничного нерва, показало, що ця відповідь, подібно до того, як це було встановлено для неокортекса і гіпокампа, складається з двох компонентів — початкової електропозитивності і наступної електронегативності. Тривалість позитивного коливання варіювала в межах 25—50 мсек, але найчастіше дорівнювала 30—40 мсек. Амплітуда електропозитивності при відведенні від поверхні енторинальної кори коливалась в межах від 60 до 240 мкВ, але для більшості відповідей цей діапазон був більш вузьким — від 120 до 150 мкВ. Описаний позитивний компонент звичайно становив основну частину ВП енторинальної кори. У відповідях гіпокампа електропозитивність була виражена слабкіше, а в багатьох випадках взагалі не визначалась. Аналогічні результати щодо гіпокампа були одержані й іншими дослідниками [3].

Електронегативність, що розвивається слідом за електропозитивністю, була менш постійним компонентом ВП енторинальної кори, а іноді взагалі не проявлялась. Тривалість цієї фази коливалась в межах 30—80 мсек і в середньому дорівнювала 60 мсек. Амплітуда негативного компонента варіювала від 120 до 300 мкВ. Привертає до себе увагу більш тривалий латентний період ВП енторинальної кори у порівнянні з латентними періодами ВП неокортекса і гіпокампа. В дослідках без наркозу у відповідь на подразнення сідничного нерва він в середньому дорівнював 26,0 мсек ($\sigma = 6,5$ мсек, $m = 1,4$ мсек), а у наркотизованих тварин в контралатеральній ділянці — 29,0 мсек ($\sigma = 9,0$ мсек, $m = 1,2$ мсек), а в іпсілатеральній — 33,0 мсек ($\sigma = 9,7$ мсек, $m = 1,4$ мсек).

На рис. 1, А наведені ВП енторинальної кори зареєстровані у відповідь на подразнення сідничного нерва. Як з іпсі-, так і з контралатерального боку у відношенні до подразнюваного нерва після латентного періоду визначається основна електропозитивність, за якою слідує негативність. Усі ці особливості ВП енторинальної кори у відповідь на

подразнення сідничного нерва чітко проявляються при фотографуванні відповідей з екрана катодного осцилографа за методом суперпозиції (рис. 1, В). При цьому виявилось, що основній електропозитивності іноді передуює порівняно коротка електронегативність. При подразнюванні плечового нерва (рис. 1, Б) ВП істотно не відрізнялись від реакції на подразнення сідничного нерва. ВП, зареєстровані в медіальних і латеральних відділах енторинальної кори, мало відрізнялись один від одного.

В наших дослідах ми реєстрували ВП енторинальної кори і ВП гіпокампа або неокортекса одночасно, що полегшувало виявлення відмінностей у параметрах цих відповідей. ВП гіпокампа мали латентний період тривалістю 18—22 мсек, а латентний період неокортекса, як правило, був ще



Рис. 1. ВП енторинальної кори:

А — контралатеральної (верхній промінь) та іпсилатеральної (нижній промінь) у відношенні до подразнюваного сідничного нерва; Б — іпсилатеральної (верхній промінь) і контралатеральної (нижній промінь) у відношенні до подразнюваного плечового нерва; В — суперпозиція ВП, зареєстрованих за допомогою заглибного електрода в латеральному відділі лівої енторинальної ділянки у відповідь на подразнення лівого сідничного нерва.

на 5—6 мсек коротший, ніж ВП гіпокампа. Запізнення відповідей енторинальної кори у відношенні до ВП неокортекса і гіпокампа призводило до того, що максимум позитивності у відповіді енторинальної кори розвивався одночасно з негативною фазою відповіді неокортекса або гіпокампа (рис. 2, А, Б).



Рис. 2. Одночасна реєстрація ВП енторинальної кори (верхній промінь), ВП неокортекса (А — нижній промінь) і гіпокампа (Б — нижній промінь), контралатеральних у відношенні до подразнюваного сідничного нерва. Пояснення в тексті.

Привертає до себе увагу невисока стабільність ВП енторинальної кори. Ця властивість проявляється і при одиночних подразненнях нервів з інтервалом в 10—15 сек, але особливо помітно при ритмічній стимуляції. При частоті подразнення 0,5 гц зміни амплітуди і форми ВП чітко проявляються вже на третє-четверте подразнення. Крім ВП енторинальної кори на подразнення соматичних нервів, нами були зареєстровані в цій ділянці викликані потенціали на звук або на світло (рис. 3, А, Б). Особливістю відповідей на звукове і світлове подразнення є, насамперед, їх менша стабільність у порівнянні з відповідями на подразнення сідничного і плечового нервів. Особливо важко одержати ВП в енторинальній корі на світловий спалах. Крім того, було виявлено, що на відміну від реакції на стимуляцію соматичних нервів при звуковому і світловому подразненні ВП краще проявляються в медіальних відділах енторинальної ділянки.

На рис. 3, В відображені ВП, зареєстровані в латеральних і медіальних відділах енторинальної кори і неокортекса на два світлових спалахи. При цьому в латеральних відділах ВП або не виникають, або менш чітко виражені. Можливо, що такі відмінності зумовлені морфологічними особливостями будови цих зон. В медіальних відділах

енторинальної кори, на відміну від латеральних, чітко виражений перший шар, який складається з великих зірчастих клітин, і розширений другий шар з великими світлоімпрегнованими клітинами. Крім того, саме в цій ділянці при імпрегнації сріблом чітко виявляється сплетення волокон, частина яких є кортикопетальними, що йдуть з білої речовини, а частина становить колатералі аксонів клітин, які тут знаходяться [7, 11].

Наведені дані свідчать про те, що викликані потенціали енторинальної кори можуть бути одержані на подразнення різної модальності. Слід відзначити, що, хоч енторинальна кора є важливим джерелом аферентних шляхів до гіпокампа, відповідь в енторинальній корі на периферичне подразнення виникає пізніше, ніж в амонівому розі. Такі часові співвідношення можливі тільки в тому випадку, якщо припустити, що викликаний потенціал в гіпокампі виникає під впливом інших, більш прямих зв'язків з аферентними системами. З при-

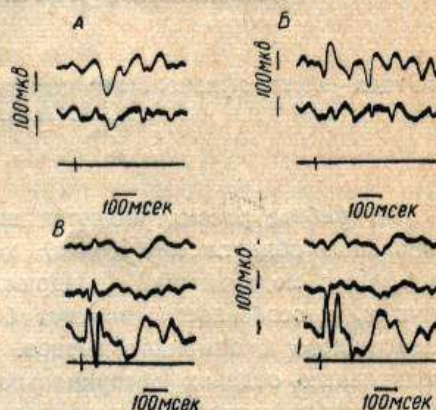


Рис. 3. ВП енторинальної ділянки:

А — при подразнюванні звуком; Б — при подразнюванні світлом. Верхній промінь — відведення від медіальних відділів енторинальної ділянки (поле er_{12}), нижній промінь — відведення від більш латерально розташованого поля er_{18} . В — ВП, зареєстровані в латеральних (верхній промінь), медіальних (середній промінь) у енторинальної кори і неокортексі (нижній промінь) у відповідь на подразнення світлом.

Детальний опис у тексті.

воду цього можна вказати, наприклад, на прямі зв'язки гіпокампа з дорсомедіальними ядрами таламуса і наявність волокон, що не перериваються в енторинальній корі та йдуть від піриформної кори в гіпокамп [2, 10]. Вплив енторинальної кори, очевидно, зводиться до моделюючих діянь у відношенні до гіпокампа.

Таку точку зору висловлюють дослідники, які встановили, що коли шляхом видалення енторинальної кори її вплив виключається, то відповіді гіпокампа стають більш стабільними. Пояснення цього факту вони вбачають у тому, що імпульси з боку енторинальної кори постійно змінюють загальний рівень збудливості гіпокампа, спричиняючи «збуджувальний» вплив. Блокада такого впливу приводить до стабілізації ВП [10].

Висновки

1. В енторинальній корі кролика у відповідь на аферентні подразнення різної модальності (подразнення сідничного і плечового нервів, світловий спалах, щиголь) виникають викликані потенціали. ВП на звук і світло більш чітко виражені в медіальних відділах енторинальної кори.

2. ВП енторинальної кори мають два компоненти — більш постійний електропозитивний і наступний — електронегативний. Латентний період викликаних потенціалів в енторинальній корі істотно перевищує латентний період ВП неокортекса і гіпокампа.

Література

1. Брейди Д. ж. — В кн.: Механизмы целого мозга, М., 1963, 138.
2. Загер О. — Межуточный мозг, Бухарест, 1962.
3. Серков Ф. Н., Макулькин Р. Ф. — Физиол. журн. СССР, 1966, 6, 645.
4. Филимонов И. Н. — Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих, М., 1949.

5. Adey W., Sunderland S., Dunlop C.—*EEG Clin. Neurophysiol.*, 1957, 9, 509.
6. Andersen P.—*Acta Physiol., Scand.*, 1966, 66, 448.
7. Blacksted T.—*J. Comp. Neurol.*, 1956, 105, 417.
8. Cajal S.—*Studies on Cerebral Cortex*, London, 1955.
9. Gragg B., Hamlyn L.—*J. Physiol.*, 1957, 135, 460.
10. Green J., Adey W.—*EEG Clin. Neurophys.*, 1956, 8, 245.
11. Lorente de No R.—*J. Psychologie u. Neurologie*, 1933, 45, 381.
12. Lorente de No R.—*J. Psychologie u. Neurologie*, 1934, 46, 113.
13. Papez J.—*Arch. Neurol. Psychiat.*, 1937, 38, 725.
14. Rose M.—*J. Psychol. Neurol.*, 1926, 34, 1.
15. White L.—*Int. Rev. Neurobiol.*, 1965, 8, 1.

Надійшла до редакції
10.VII 1968 р.

ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ ЭНТОРИНАЛЬНОЙ КОРЫ

М. Я. Волошин

Отдел электрофизиологии центральной нервной системы Института физиологии
им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Резюме

В работе рассматриваются вызванные потенциалы (ВП), возникающие в энторинальной области межзатылочной коры кроликов в ответ на афферентные послышки различных модальностей (раздражение соматических нервов, свет, звук). Ответы на звук и, в особенности, на свет были менее стабильными, чем ВП на раздражение седалищного и плечевого нервов. Ответы на звук и свет более четко выражены в медиальных отделах энторинальной коры. Показано, что скрытый период ответов энторинальной коры существенно превышает латентный период ВП гиппокампа и неокортекса. ВП энторинальной коры имеет, как правило, два компонента: постоянный электроположительный и последующий более лабильный — электроотрицательный.

EVOKED POTENTIALS OF THE ENTORHINAL CORTEX

M. Ya. Voloshin

Department of Electrophysiology of the Central Nervous System, the A. A. Bogomoletz
Institute of Physiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Summary

The article deals with the evoked potentials (EP) which appear in the entorhinal area of the intermediate cortex of rabbits in response to the afferent stimulation of different modalities (stimulation of somatic nerves, light, sound). Responses to sound and, particularly, to light were less stable than EP to the stimulation of the sciatic and humoral nerves. Responses to sound and light are more clearly pronounced in the medial divisions of the entorhinal cortex. It is shown that the latent period of the entorhinal cortex responses essentially exceeds that of hippocamp and neocortex EP. EP of entorhinal cortex has, as a rule, two components: constant electropositive and next more labile — electronegative.