

УДК 612.825.2:612.826

М. Я. Волошин, В. Ф. Прокопенко

ХАРАКТЕРИСТИКА НИСХОДЯЩИХ ВЛИЯНИЙ ПЕРВОЙ ЗОНЫ СОМАТОСЕНСОРНОЙ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КОШКИ НА НЕЙРОНЫ ВЕНТРАЛЬНОГО ЗАДНЕЛАТЕРАЛЬНОГО ЯДРА ТАЛАМУСА

В настоящее время общепризнано, что все функции таламических ядер находятся под регулирующим влиянием коры больших полушарий [5, 21].

Однако до настоящего времени нет единого представления не только о механизмах, но и о характере кортико-таламических влияний. Одни исследователи считают их облегчающими, вызывающими возбуждение таламо-кортикальных нейронов и собственных возбуждающих интернейронов релейных ядер таламуса [3, 11, 14]. В других работах кортико-таламические влияния расценивают как тормозящие и объясняют возбуждением тормозящих интернейронов ядер под влиянием кортикофугальных посылок [5, 9], а в отдельных случаях — прямым моносинаптическим действием тормозящих нейронов с длинным аксоном, локализующихся в самой коре головного мозга [4, 6]. Широко распространено представление, что торможение в таламических ядрах возникает в результате возбуждения тормозящих интернейронов импульсами, поступающими по возвратным коллатералям аксонов таламо-кортикальных нейронов [4, 7, 19]. Имеются указания, что возбуждающее и тормозящее действие коры на релейные ядра существует одновременно и зависит от частоты кортикофугальной импульсации [5, 8, 20, 22].

Задача настоящей работы состояла в выяснении характера нисходящих влияний первой зоны соматосенсорной коры (SI) на нейроны специфического ядра соматической чувствительности (VPL).

Речь идет о роли кортико-таламических посылок в формировании двусторонних таламо-кортикальных функциональных систем, осуществляющих анализ и синтез афферентных раздражений [4, 5].

Методика исследований

Работа выполнена на 34 взрослых кошках, наркотизированных тиопенталом натрия (40 мг/кг, внутривенно) и обездвиженных внутривенным введением *d*-тубокурарина (0,5 мг/кг) или миорелаксина (2 мг/кг). Трахеотомию, катетеризацию бедренной вены и операции на черепе выполняли после инфильтрационной анестезии мягких тканей в области операционного поля 0,5 % раствором новокаина. Операции на черепе, вскрытие полости бокового желудочка описаны в работах, опубликованных ранее [1, 2]. В этих же работах изложена методика определения области раздражения и зоны отведения, которые в каждом эксперименте верифицировали по гистологическим срезам мозга.

Нейроны VPL идентифицировали по характеру их ответов на электрическое раздражение волокон медиальной петли (LM) и SI.

Электроды для раздражения SI имели вид коротких (до 2 мм) неизолированных иголок, расположенных в несколько рядов (межэлектродное расстояние 1,5—2 мм), что давало возможность охватить раздражением всю посткраниальную область.

Для стимуляции LM использовали биполярный электрод с межэлектродным расстоянием 0,5 мм, изготовленный из нихромовой проволоки диаметром 90 мкм, который вводили в точку с координатами $Fr = -11,0$; $L = +0,5$; $H = -0,5$ [17].

Для стимуляции LM и SI применяли одиночные толчки тока длительностью 0,2—0,3 мс, частота повторения которых была равна 0,5—0,7, а затем 5—15/с. Сила тока в два-три раза превышала пороговую для воспроизведения исследуемой реакции.

У некоторых нейронов *VPL* исследовали их реакцию на раздражение области *SI* 4–6 стимулами частотой 150–400/с.

В трех опытах проводили стимуляцию *SI* не только ипсилатерального, но и контралатерального полушария.

Влияние барбитуратов на реакции, вызванные в нейронах *VPL* стимуляцией афферентных входов, определяли путем внутривенной инъекции животным раствора нембутала натрия в дозе 2,5–5,0 мг/кг веса.

У восьми животных за 7–10 дней до острого опыта посредством аспирации удаляли области *SI*, *MI*, *SII* коры головного мозга с целью вызвать дегенерацию кортикофугальных аксонов и, таким образом, исключить влияние нейронов неокортекса на процессы, происходящие в *VPL*. У этих животных во время острого опыта проводили стимуляцию волокон белого вещества, проецирующихся в область *SI*.

Результаты исследований

Зарегистрирована активность 334 нервных клеток *VPL*. На основании верификации принадлежности каждого из исследованных нейронов к *VPL*, проведенной по гистологическим срезам, для дальнейшего анализа были отобраны 173 нервных клетки, активность которых зарегистрирована у животных с интактной соматосенсорной корой и 86 нейронов — у животных с предварительно удаленной корой.

Все отобранные нейроны реагировали на одно из предъявленных раздражений (*LM* или *SI*) либо на стимуляцию обоих входов.

Реакции нейронов *VPL* на стимуляцию *SI* с частотой 0,5–0,7/с. Установлено, что из 173 исследованных нейронов *VPL* 109 (63,0 %) реагируют на раздражение *SI* антидромным потенциалом действия (нейроны выхода из ядра). Скрытые периоды антидромных реакций у разных нейронов составляли 0,4–2,5 мс ($M \pm m = 1,04 \pm 0,04$ мс), рис. 1, 1. Поскольку расстояние между областью *SI* и *VPL* равно в среднем 20 мм [20], то такие значения латентных периодов антидромных ответов указывают, что скорость проведения возбуждения по таламо-кортикальным аксонам составляет 8–50 м/с.

Вслед за антидромным потенциалом действия, а иногда и самостоятельно, у 30,6 % исследованных нейронов *VPL* в ответ на раздражение *SI* развивались ортодромные возбудительные реакции, которые при внеклеточном отведении имели вид одного (45 нейронов — 26,0 %)

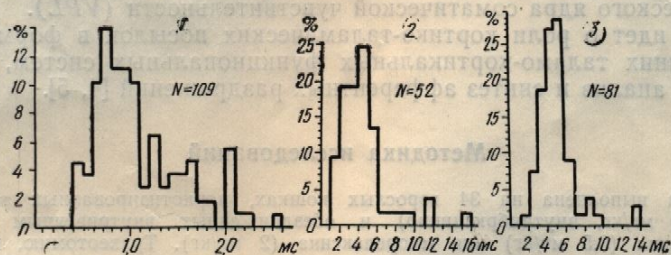


Рис. 1. Распределение латентных периодов антидромных (1) и ортодромных реакций нейронов *VPL* при частоте стимуляции *SI* 0,5–0,7/с (2): 5–15/с (3).

или нескольких потенциалов действия (7 нейронов — 4,0 %). При внутриклеточном отведении в одном нейроне (0,6 %) был зарегистрирован только ВПСР, но достигший порогового уровня, что, по-видимому, обусловлено повреждением клетки.

Гистограмма распределения латентных периодов ортодромных потенциалов действия, зарегистрированных в нейронах *VPL* при стимуляции *SI* с частотой 0,5–0,7/с, представлена на рис. 1, 2.

Наличие торможения, развивающегося в нейронах *VPL* при стимуляции *SI*, определяли тремя способами: методом парных стимулов — по торможению ответа нейрона на тестирующую посылку со стороны

LM после кондиционирования разрядов на ПСТ-гистогранных у части обследованных. В первом случае то клеток из 112 (57,1 %), а периоды торможения, из парных стимулов, составляли

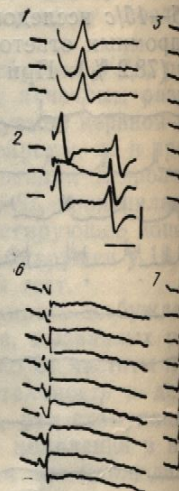


Рис. 2. Реакции ней-

Идентификация нейрона: ортодромный (1), антидромный и ортодромный (2) потенциалы действия в ответ на стимуляцию *SI* пятью толчками тока частотой 0,5/с (3). Длительность стимуляции медиальной петли (5). Данные через 2 (6), 4 (7, 8) и 8 мин после удаления *SI*. На 1–3 и 8 — после бег луча, считая от начала стимуляции. Бровки: 1.

1,3–7,0 мс) зарегистрированных нейронов (72,0 %). Минимум (0,3 и 1,5 мс) отмечены толчками тока частотой 0,5/с.

Длительность периода торможения большинства нейронов *VPL* достигала 400 мс.

Среди обследованных нейронов, у которых торможение в ответ на ортодромное возбуждение было зарегистрировано.

Изучение ответов нейронов *VPL* на стимуляцию *SI* у животных с предварительно удаленной корой за 7–10 дней после операции показало уменьшение количества ортодромного возбуждения зарегистрированного в этой серии исследований. Относительное число ортодромных реакций составляло 30,2 % по сравнению с контрольной группой (63,0 %). Латентные периоды ортодромных реакций после удаления *SI*, статистически достоверно отличались от контрольных ($M \pm m = 1,08 \text{ мс} \pm 0,07 \text{ мс}$; $p > 0,05$).

Исследование процессов торможения в нейронах *VPL* в ответ на раздра-

реакцию на раздражение области только ипсилатерального, но и в нейронах *VPL* стимуляцией инъекции животным раствора го опыта посредством аспирации с целью вызвать дегенерацию ючить влияние нейронов неокоривотных во время острого опыта оецирующихся в область *SI*.

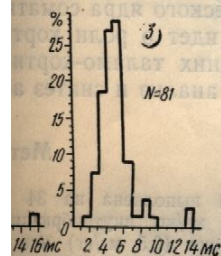
аний

ых клеток *VPL*. На основаиз исследованных нейронов эзам, для дальнейшего анактивность которых зарегистриенсорной корой и 86 нейронной корой.

на одно из предъявленных иацию обоих входов.

о *SI* с частотой 0,5—0,7 / с. онов *VPL* 109 (63,0 %) реаютенциалом действия (нейнтидромных реакций у раз $n=1,04\pm 0,04$ мс), рис. 1, 1. и *VPL* равно в среднем ериодов антидромных отвеизбуждения по таламо-кор.

йствия, а иногда и самосто-*VPL* в ответ на раздражеельные реакции, которые ого (45 нейронов — 26,0 %)



в антидромных (1) и частоте стимуляции (3).

йронов — 4,0 %). При вну, 6 %) был зарегистрирован овня, что, по-видимому,

периодов ортодромных по-нейронах *VPL* при стимуна рис. 1, 2.

нейронах *VPL* при стиму-тодом парных стимулов — щую посылку со стороны

LM после кондиционирующего раздражения *SI*; по торможению фоновых разрядов на ПСТ-гистограммах и по развитию ТПСР, зарегистрированных у части обследованных нейронов при внутриклеточном ответе. В первом случае тормозный эффект обнаружен у 64 нервных клеток из 112 (57,1 %), а во втором — у 17 из 23 (73,9 %). Латентные периоды торможения, измеренные по ПСТ-гистограммам и методом парных стимулов, составляли 2,9—30,0 мс. ТПСР (латентные периоды

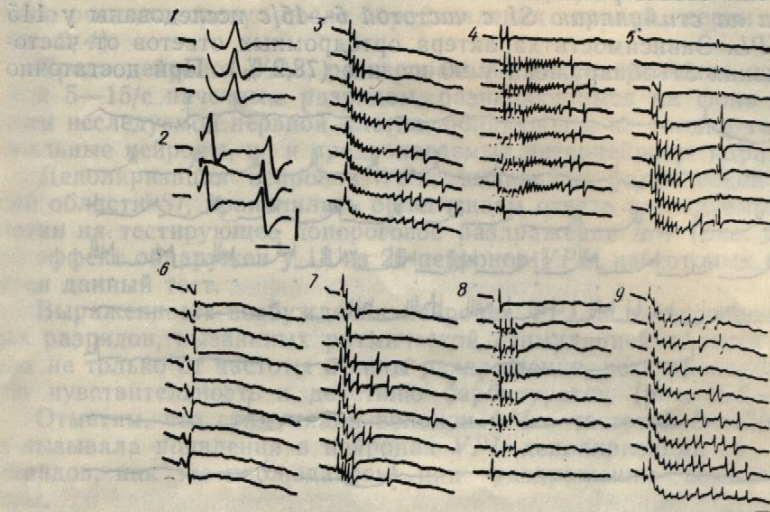


Рис. 2. Реакции нейронов *VPL* на ритмическую стимуляцию *SI*.

Идентификация нейрона: ортодромный моносинаптический ответ на стимуляцию медиальной петли (1), антидромный и ортодромный ответы на стимуляцию *SI* (2). Реакции нейрона на раздражение *SI* пятью толчками тока частотой 300/с (3), одиночными стимулами частотой 7/с (4). Облегчающее действие кондиционирующего раздражения *SI* на ответ нейрона, вызванный пороговой стимуляцией медиальной петли (5). Записи реакций того же нейрона на раздражение *SI*, сделанные через 2 (6), 4 (7, 8) и 8 мин (9) после внутривенного введения животному 2,5 мг/кг тиопентала натрия. На 1—3 и 8 — последовательные пробоги луча, на 4—7 и 9 — каждый пятый пробег луча, считая от начала стимуляции. Режим стимуляции на 8 такой же, как и на 3. Калибровка: 1, 2 — 2 мВ, 2 мс; 3—9 — 2 мВ, 10 мс.

1,3—7,0 мс) зарегистрированы у 18 из 25 внутриклеточно исследованных нейронов (72,0 %). Моносинаптические ТПСР (латентные периоды 1,3 и 1,5 мс) отмечены только у двух нейронов.

Длительность периода торможения в ответ на стимуляцию *SI* у большинства нейронов *VPL* составляла 10—150 мс, но у отдельных нейронов достигали 400 мс.

Среди обследованных нейронов выявлено 24 нервные клетки, у которых торможение в ответ на стимуляцию *SI* развивалось после ортодромного возбуждения.

Изучение ответов нейронов *VPL* на стимуляцию волокон белого вещества у животных с предварительно удаленной корой показало, что через 7—10 дней после операции наблюдается не только выраженное уменьшение количества ортодромных возбуждательных реакций (ортодромное возбуждение зарегистрировано только у трех из 86 нейронов. исследованных в этой серии опытов — 3,5 %), но и существенное уменьшение относительного числа нейронов *VPL*, активирующихся антидромно (30,2 % по сравнению с 63,0 % антидромных ответов при стимуляции *SI*). Латентные периоды антидромных ответов, зарегистрированных после удаления *SI*, статистически достоверно не изменялись по сравнению с их продолжительностью у животных с интактной корой ($M\pm m=1,08\text{ мс}\pm 0,07\text{ мс}$; $p>0,05$).

Исследование процесса торможения, развивающегося в нейронах *VPL* в ответ на раздражение волокон белого вещества, показало, что

у 12 из 28 нейронов (42,9 %) такое раздражение вызывало торможение ответа на тестирующее раздражение *LM*, а у восьми из 31 нервной клетки (25,8 %) сопровождалось угнетением фоновых разрядов, проявляющимся на ПСТ-гистограммах. В двух из десяти нейронов, активность которых в этой серии опытов была исследована внутриклеточно, реакция на стимуляцию волокон белого вещества была представлена первичными ТПСП с латентными периодами 2,8 и 3,0 мс. Продолжительность этих ТПСП равна соответственно 11 и 18 мс.

Реакции на стимуляцию *SI* с частотой 5—15/с исследованы у 115 нейронов *VPL*. Зависимость характера ортодромных ответов от частоты раздражения *SI* обнаружена у 90 из них (78,2 %). При достаточной

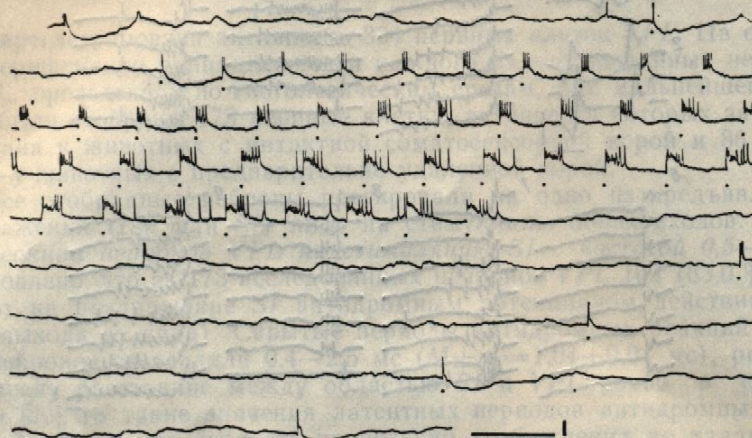


Рис. 3. Зависимость характера ответа релейного нейрона *VPL* от частоты электрической стимуляции соматосенсорной коры.

Точками обозначены моменты нанесения раздражения. Частота стимуляции в начале и конце записи — 0,7/с, в середине записи — 7,0/с. Непрерывная запись. Квазивнутриклеточное отведение. Калибровка: 5 мВ, 200 мс.

продолжительной стимуляции (15—60 стимулов частотой 5—15/с) у 69 нейронов (60,0 %) число потенциалов действия в ответ на каждый последующий стимул нарастало, и реакция приобретала вид пачечного разряда. Амплитуда потенциалов действия в разряде при этом, как правило, снижалась (рис. 2). Подобный эффект, правда, несколько менее четко выраженный, можно получить и при стимуляции контралатеральной *SI*.

В *VPL* обнаружены нейроны, у которых низкочастотное раздражение *SI* вызывало реакцию в виде одного потенциала действия с последующим торможением, а ритмическая стимуляция той же области сопровождалась появлением пачечного разряда, «замещающего» по мере своего развития ранее наблюдавшуюся тормозную реакцию (рис. 3). У 21 нервной клетки при повышении частоты стимуляции *SI* характер ответа на это раздражение изменялся, но пачечные разряды не были обнаружены. На раздражение *SI* с частотой 0,5—0,7/с 16 нейронов данной группы ортодромно не реагировали, а в трех был зарегистрирован ТПСП. После повышения частоты стимуляции коры мозга до 5—15/с в 16 нервных клетках была зарегистрирована ортодромная реакция в виде одиночного потенциала действия, в одном нейроне — ВПСП, а в двух — постепенно развивающаяся блокада ТПСП.

Два других нейрона *VPL* реагировали на увеличение частоты стимуляции *SI* до 5—15 имп/с снижением ответоспособности, которое выражалось уменьшением амплитуды ВПСП и исчезновением потенциала действия; ТПСП при этом не возникал. После снижения частоты раздражения *SI* отмечено восстановление исходной реакции.

Распределение скрытых акций (пачечных разрядов) в нейронах *VPL* по частоте, приведено на рис. 1, представленных на гистограмме период 1,5—5,9 мс.

Раздражение *SI* частотой 400/с вызывало в нейронах такую реакцию сразу после (рис. 2, 4).

Среди нейронов *VPL*, частотой 5—15/с пачечным раздражением исследуемой нервной ткани, но и пачечными.

Деполаризация нейронами области *SI*, проявляющаяся в виде пачечных разрядов, вызванных долей эффекта обнаружен у 18 верен данный тест.

Выраженность возбуждающих разрядов, вызванных села не только от частоты кую чувствительность к д

Отметим, что стимуляция не вызывала появления в разрядов, как это наблюдалось в коры.

Стимуляция волокон белой материи через 7—10 дней после появления пачечных разрядов *VPL*. Только у 7 из них ортодромного возбуждения.

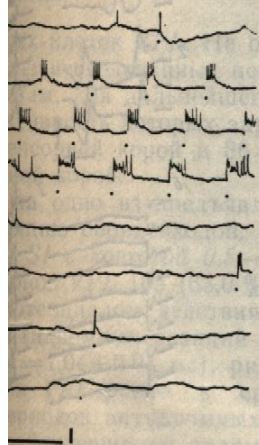
Обсуждение

Полученные в настоящее время многочисленные двусторонние стимуляции зон соматосенсорной коры двух третей (63,0 %) исследуемых животных в области *SI*. В то время как в области *SI* ортодромным возбуждением же области коры с частотой 5—15/с (83,5 %) более трети (30,6 %) нейронов нисходящего афферентного влияния неокортекса дает в галльские возбудительные потенциалы.

Анализ латентных периодов у 60,0 % исследованных животных при стимуляции *SI* с частотой 5—15/с и скорости проведения по волокнам — 4—14 м/с [23] не выявляют в нейронах *VPL* никаких изменений. У части удавалось вызвать стимуляцию, но и соответствующий ответ свидетельствует против того, что ряд представляет собой нейрона антидромных потенциалов.

жение вызывало торможение у восьми из 31 нервной системы. Из десяти нейронов, активированных внутриклеточно, шесть была представлена продолжительностью 2,8 и 3,0 мс. Продолжительность 11 и 18 мс.

5—15/с исследованы у 115 ортодромных ответов от частоты (78,2 %). При достаточно



на VPL от частоты электрической стимуляции в начале и конце.

Квазивнутриклеточное отведение.

ов частотой 5—15/с) у 69 нейрона в ответ на каждый по-лучала вид пачечного разряда при этом, как и стимуляции контралатеральной стимуляции.

низкочастотное раздражение потенциала действия с последующей той же области со-«замещавшего» по мере озную реакцию (рис. 3). стимуляции SI характерные разряды не были 5—0,7/с 16 нейронов дан-ных был зарегистрирован в коры мозга до 5—15/с ортодромная реакция в нейроне — ВПСР, а в ИСП.

увеличение частоты стимуляции, которое вызывало исчезновением потенциала. После снижения частоты одной реакции.

Распределение скрытых периодов ортодромных возбудительных реакций (пачечных разрядов, одиночных потенциалов действия), возникших в нейронах VPL под влиянием стимуляции SI с частотой 5—15/с, приведено на рис. 1, 3 ($M \pm m = 4,75 \text{ мс} \pm 0,21 \text{ мс}$). Большинство представленных на гистограмме реакций (91,4 %) имели латентный период 1,5—5,9 мс.

Раздражение SI четырьмя—шестью импульсами частотой 150—400/с вызывало в нейронах, способных генерировать пачечный разряд, такую реакцию сразу после предъявления первой серии стимулов (рис. 2, 4).

Среди нейронов VPL, реагирующих на раздражение коры с частотой 5—15/с пачечным разрядом, развивающимся на фоне деполяризации исследуемой нервной клетки, обнаружены не только таламо-кортикальные нейроны, но и предполагаемые интернейроны ядра.

Деполяризация нейронов VPL, вызванная ритмической стимуляцией области SI, проявлялась облегчением ответа исследуемой нервной клетки на тестирующее допороговое раздражение LM (рис. 2, 5). Такой эффект обнаружен у 18 из 26 нейронов VPL, на которых был проверен данный тест.

Выраженность возбуждения нейронов VPL и интенсивность пачечных разрядов, вызванных ритмической стимуляцией области SI, зависела не только от частоты и силы раздражения, но и проявляли высокую чувствительность к действию барбитуратов (рис. 2, 6—9).

Отметим, что стимуляция волокон LM с частотой 5—15/с никогда не вызывала появления в нейронах VPL деполяризации и пачечных разрядов, как это наблюдалось при раздражении соматосенсорной коры.

Стимуляция волокон белого вещества с частотой 5—15/с, проведенная через 7—10 дней после аспирации области SI, не сопровождалась появлением пачечных разрядов ни у одного из 86 исследованных нейронов VPL. Только у 7 из них (8,1 %) при этом было отмечено появление ортодромного возбуждения в виде одиночного потенциала действия.

Обсуждение результатов исследований

Полученные в настоящей работе данные подтверждают наличие множественных двусторонних связей между нейронами VPL и первой зоной соматосенсорной коры [5, 7, 8, 12, 20]. Установлено, что около двух третей (63,0 %) исследованных нейронов VPL посылают свои аксоны в область SI. В то же время при стимуляции SI с частотой 5—15/с пять шестых (83,5 %) исследованных нейронов VPL реагировали ортодромным возбуждением. Если учесть, что при раздражении этой же области коры с частотой 0,5—0,7/с ортодромно возбуждались менее трети (30,6 %) нейронов ядра, то можно заключить, что усиление нисходящего афферентного потока путем повышения частоты стимуляции неокортекса дает возможность более полно выявить кортикофугальные возбудительные влияния SI на нейроны VPL.

Анализ латентных периодов пачечных разрядов, зарегистрированных у 60,0 % исследованных нейронов VPL при достаточно продолжительной стимуляции SI с частотой 5—15/с, проведенный с учетом дисперсии скоростей проведения возбуждения по кортико-таламическим волокнам — 4—14 м/с [23], свидетельствует, что реакции такого типа возникают в нейронах VPL, как правило, в результате моносинаптического возбуждения. У части исследованных нейронов пачечные разряды удавалось вызвать стимуляцией не только области SI на стороне отведения, но и соответственной зоны противоположного полушария, что свидетельствует против точки зрения, согласно которой пачечный разряд представляет собой результат поступления в соматосенсорную кору сигнала от нейрона антидромных потенциалов действия [10, 13].

Исследование динамики развития пачечных разрядов (рис. 3) показывает, что при ритмической стимуляции проекционной области коры с частотой не ниже 5/с в нейронах *VPL* развиваются два процесса — усиление возбуждения и ослабление торможения. Нисходящие влияния *SI*, вызывающие эти явления, поступают к нервным клеткам *VPL* по таламопетальным аксонам корковых нейронов, терминалы которых, как это было показано морфологически [12], оканчиваются на нейронах ядра аксо-дендритными и аксо-аксонными синапсами. Аксо-дендритные синапсы обнаруживаются главным образом на проксимальных участках средних и тонких дендритов нейронов *VPL*. Следует полагать, что суммация дендритных ПСП [16] при ритмической стимуляции неокортекса с частотой не ниже 5/с создает ту деполяризацию нейрона, на фоне которой развиваются пачечные разряды и которая является причиной облегчения ответа исследуемой клетки на раннее допороговое тестирующее раздражение афферентного входа (рис. 2, 5).

Может быть выдвинуто возражение, что пачечные разряды, которые наблюдаются в нейронах релейного ядра при продолжительной ритмической стимуляции проекционной области неокортекса толчками электрического тока, представляют собой эпифеномен — явление, не наблюдающееся в нормальных условиях. Однако аналогичное явление удается получить и без электрического раздражения — путем создания в коре мозга очага эпилептической активности [10, 15, 18].

Антероградная дегенерация кортико-таламических путей, развивающаяся после удаления неокортекса, приводит к выключению возбуждающих кортико-таламических влияний, что проявляется резким уменьшением числа нейронов, реагирующих на раздражение волокон белого вещества ортодромно, и делает невозможным возникновение пачечных разрядов. Ортодромное возбуждение, которое развивается в нейронах *VPL* в ответ на раздражение волокон белого вещества через 7—10 дней после удаления коры, возникает в результате активации этих клеток импульсами, поступающими по возвратным коллатералам аксонов таламо-кортикальных нейронов.

У животных с интактной корой значительное количество нейронов отвечало на стимуляцию *SI* торможением. Необходимо, однако, подчеркнуть, что функциональное значение моносинаптического коркового торможения невелико. Среди первичных ТПСП, вызванных раздражением области *SI*, только два были моносинаптическими. Аналогичные данные, указывающие, что количество локализуемых в коре мозга тормозящих нейронов с длинным аксоном незначительно, получены и при исследовании кортикофугальных влияний соответствующих проекционных зон неокортекса на релейные ядра других сенсорных модальностей [5, 6]. Таким образом, большинство тормозных реакций, возникающих в нейронах *VPL* в ответ на стимуляцию *SI*, развивается в результате активации собственных тормозящих интернейронов ядра. После удаления коры и дегенерации кортикофугальных афферентов количество тормозящихся в ответ на раздражение белого вещества нейронов хотя и уменьшается по сравнению с тем, которое наблюдалось у интактных животных при раздражении области *SI*, но все же остается достаточно высоким (42,9 % исследованных нейронов при выявлении торможения методом парных стимулов). Тормозные процессы, которые сохранялись в нейронах *VPL* после удаления проекционной коры, возникают, как следует полагать, по механизму возвратного торможения, обусловленного активацией тормозящих нейронов ядра по возвратным коллатералам кортикопетальных аксонов.

Ослаблению торможения, которое у части нейронов *VPL* развивается практически одновременно с возбуждением под влиянием ритмической стимуляции *SI* с частотой 5—15/с или короткой высокочастотной серией стимулов, не может быть предложено однозначное объяснение. Учитывая выраженные деполяризующие влияния со стороны неокортек-

са и небольшие размеры можно считать результатом рона до уровня, при котом вля блокируется. Наличие ванных терминалами корствует о возможности бломиналями тормозящих неможения, которое развивгальной импульсации.

Итак, изучение кортиламо-кортикальной функцичто нисходящие влияниялейных нейронов и интерщих). Эффект такой модуталамической импульсаципередачи возбуждения в т

М. Ya. V

CHARACTERISTICS OF THE FIRST SOMAT OF THALAMIC VENT

Responses of 173 ventral of the first somatosensory cortex 150-400 cps frequencies were stimulated immobilized with myorelaxants. first zone of the motor cortex those cats responses of 86 neurons the first somatosensory cortical cortical stimulation were recorded 83.5 % of neurons. In 60.0 % of application of cortical stimuli a of corticofugal fibres caused by reduced to 8.1 %. It is shown that ventral posterolateral nucleus by activation of intranuclear inhibito

Department of Cerebral Cortex Physiology
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology
Academy of Sciences, Ukrainian S

1. Волошин М. Я. Нейронная и вентрального переднего ядра 1981.—43 с.
2. Волошин М. Я., Прокопенко В. Ф. Нейронная и вентрального переднего и вентрального переднего коры.— Нейрофизиология, 1981, т. 1, кн. 1, с. 1—10.
3. Дуринян Р. А. Функциональные связи афферентных сигналов в таламическом ядре.— Нейрофизиология, 1981, т. 1, кн. 1, с. 11—18.
4. Серков Ф. Н. Электрофизиология таламического ядра. М.: Наука, 1977.—216 с.
5. Серков Ф. Н., Казаков В. В. Нейрофизиология таламического ядра. М.: Наука, 1980.—260 с.
6. Шевелев И. А. Динамика таламического ядра. М.: Наука, 1981.—191 с.
7. Andersen P., Eccles J. C., Sjöström M. Types of cells, their responses and interactions in the cat's spinal cord. N 3, p. 370—399.
8. Andersen P., Junge K., Sjöström M. — Brain Behav. Evol., 1972, т. 7, кн. 1, с. 1—10.

печных разрядов (рис. 3) по проекционной области коры развиваются два процесса — возбуждения. Нисходящие влияния на нервным клеткам VPL по таловых, терминали которых, как заканчиваются на нейронах ядерных синапсами. Аксо-дендритные связи на проксимальных участках L. Следует полагать, что суммарная стимуляция неокортекса приводит к деполяризации нейрона, на фоне которой является причиной более раннее допороговое тестирование (рис. 2, 5).

что пачечные разряды, которые ядра при продолжительной стимуляции неокортекса толчками и эпифеномен — явление, не Однако аналогичное явление раздражения — путем создания ости [10, 15, 18].

таламических путей, развивающийся к выключению возбуждающего раздражения волокон белого вещества развивается в нейронах белого вещества через 7—10 минут после активации этих клеточных коллатералей аксонов

большое количество нейронов

Необходимо, однако, подчеркнуть, что синаптического коркового ПСП, вызванных раздражением синаптическими. Аналогичные процессы, происходящие в коре мозга

незначительно, получены в соответствии с проекцией других сенсорных модальностей тормозных реакций, возникающих в SI, развивается в

интернейронов ядра. Постталамических афферентов количество вещества нейронов

которое наблюдалось у интактных, но все же остается достаточным при выявлении тормозных процессов, которые сопровождают проекционную кору, возникновение обратного торможения, нейронов ядра по возвратным

и нейронов VPL развивается под влиянием ритмической короткой высокочастотной стимуляции — однозначное объяснение влияния со стороны неокортек-

са и небольшие размеры сом тормозящих интернейронов, торможение можно считать результатом быстрой деполяризации тормозящего нейрона до уровня, при котором механизм генерации потенциалов действия блокируется. Наличие на аксонах нейронов VPL синапсов, образованных терминалями кортико-таламических волокон [12], свидетельствует о возможности блокады выделения тормозящего медиатора терминалями тормозящих нейронов по механизму пресинаптического торможения, которое развивается при определенной частоте кортикофугальной импульсации.

Итак, изучение кортико-таламического звена соматосенсорной таламо-кортикальной функциональной системы [4, 5] свидетельствует, что нисходящие влияния со стороны SI модулируют возбудимость релейных нейронов и интернейронов VPL (возбуждающих и тормозящих). Эффект такой модуляции обусловлен интенсивностью кортико-таламической импульсации и выражается облегчением или угнетением передачи возбуждения в таламо-кортикальных нейронных цепях.

M. Ya. Voloshin, V. F. Prokopenko

CHARACTERISTICS OF THE DESCENDING INFLUENCES OF THE FIRST SOMATOSENSORY CORTICAL ZONE ON NEURONS OF THALAMIC VENTRAL POSTEROLATERAL NUCLEUS IN CAT

Summary

Responses of 173 ventral posterolateral thalamic neurons to electrical stimulation of the first somatosensory cortex of 0.5-0.7, 5-15 cps frequencies or to 4-6 impulses of 150-400 cps frequencies were studied in cats anesthetized with thiopental sodium and immobilized with myorelaxants. In eight animals all zones of somatosensory and the first zone of the motor cortex were ablated 7-10 days before the acute experiment. In those cats responses of 86 neurons to stimulation of white matter fibres projecting to the first somatosensory cortical zone were studied. Antidromic spikes as responses to cortical stimulation were recorded in 63.0 % of neurons and orthodromic ones in 83.5 % of neurons. In 60.0 % of neurons studied spike discharges were registered after application of cortical stimuli at 5-15 cps frequencies. After anterograde degeneration of corticofugal fibres caused by cortical ablation the quantity of orthodromic reactions reduced to 8.1 %. It is shown that the majority of inhibitory responses evoked in the ventral posterolateral nucleus by stimulation of the first somatosensory zone result from activation of intranuclear inhibitory interneurons.

Department of Cerebral Cortex Physiology,
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Список литературы

1. Волошин М. Я. Нейронная организация и функциональные связи ретикулярного и вентрального переднего ядер таламуса: Автореф. дис. ... д-ра. мед. наук. — Киев, 1981. — 43 с.
2. Волошин М. Я., Прокопенко В. Ф. Электрические реакции нейронов ретикулярного и вентрального переднего ядер зрительного бугра кошки на раздражение орбитофронтальной коры. — Нейрофизиология, 1974, 6, № 5, с. 472—480.
3. Дурилян Р. А. Функциональная организация таламического реле и передача афферентных сигналов в таламо-кортикальной системе. — В кн.: Механизмы объединения нейронов в нервном центре. Л.: Наука, 1975, с. 129—134.
4. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы. — Киев: Наук. думка, 1977. — 216 с.
5. Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса. — Киев: Наук. думка, 1980. — 260 с.
6. Шевелев И. А. Динамика зрительного сенсорного сигнала. — М.: Наука, 1971. — 191 с.
7. Andersen P., Eccles J. C., Sears T. A. The ventro-basal complex of the thalamus: types of cells, their responses and their functional organization. — J. Physiol., 1964, 174, N 3, p. 370—399.
8. Andersen P., Junge K., Sveen O. Cortico-fugal facilitation of thalamic transmission. — Brain Behav. Evol., 1972, 6, N 2, p. 170—184.

9. Dubin M. W., Cleland B. G. Organization of visual inputs to interneurons of lateral geniculate nucleus of the cat.—J. Neurophysiol., 1977, 40, N 2, p. 410—427.
10. Gutnick M. J., Prince D. A. Thalamo-cortical relay neurons: antidromic invasion of spikes from a cortical epileptogenic focus.—Science, 1972, 176, N 4033, p. 424—426.
11. Hull E. Corticofugal influence in the macaque lateral geniculate nucleus.—Vision Res., 1968, 8, N 5, p. 1285—1298.
12. Jones E. G., Powell T. P. S. An electron microscopic study of mode of termination of cortico-thalamic fibres within the sensory relay nuclei of the thalamus.—Proc. Roy. Soc. (B) 1969, 172, N 2, p. 173—185.
13. Noebels J. L., Prince D. A. Excitability changes in thalamo-cortical relay neurons during synchronous discharges in cat neocortex.—J. Neurophysiol., 1978, 41, N 5, p. 1282—1296.
14. Orman S. S., Humphrey G. L. Effects of changes in cortical arousal and auditory cortex cooling on neuronal activity in the medial geniculate body.—Exp. Brain Res., 1981, 42, N 3/4, p. 475—482.
15. Prince D. A. Neurophysiology of epilepsy.—Ann. Rev. Neurosci., 1978, 1, p. 395—415.
16. Purpura D. P., Desiraju T., Prelevic S., Santini M. Excitability changes in dendrites of thalamic neurons during prolonged synaptic activation.—Brain Res., 1968, 10, N 3, p. 457—459.
17. Reinoso-Suarez F. Topographischer Hirnatlas der Katze für Experimental-Physiologische Untersuchungen. Darmstadt, 1961.—75 S.
18. Schwartzkroin P. A., Mutani R., Prince D. A. Orthodromic and antidromic effects of cortical epileptiform focus on ventrolateral nucleus of the cat.—J. Neurophysiol., 1975, 38, N 4, p. 795—811.
19. Sefton A. J., Burke W. Mechanism of recurrent inhibition of the lateral geniculate nucleus of the rat.—Nature, 1966, 211, N 5055, p. 1276—1278.
20. Shimazu H., Yanagisawa H., Garoutte B. Cortico-pyramidal influences on thalamic somatosensory transmission in the cat.—Jap. J. Physiol., 1965, 15, N 2, p. 101—124.
21. Singer W. Control of thalamic transmission by corticofugal and ascending reticular pathways in the visual system.—Physiol. Rev., 1977, 57, N 3, p. 386—420.
22. Tsumoto T., Creutzfeldt O. D., Legendy C. R. Functional organization of the corticofugal system from visual cortex to lateral geniculate nucleus in the cat (with an appendix on geniculo-cortical mono-synaptic connections).—Exp. Brain Res., 1978, 32, N 3, p. 345—364.
23. Uno M., Yoshida M., Hirota I. The mode of cerebello-thalamic transmission investigated with intracellular recording from cells of the ventrolateral nucleus of cat's thalamus.—Ibid., 1970, 10, N 1, p. 121—139.

Отд. физиологии коры голов. мозга

Ин-та физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Поступила 08.06.83

УДК 612.825.263:612.822.3

И. И. Кореньюк,

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ В НЕЙРОНАХ КОРЫ КОШКИ ПРИ

Изучение взаимоотношений в нейронах коры имеет важнейшее значение для интегративной деятельности коры изучали как методом охлаждения, так и методом стимуляции [5, 8, 13, 14, 17, 18], в которых постсинаптических потенциалов соотношении с возбуждением и торможением при этом в данной области неоднозначно. В условиях проводимых экспериментов пульсовой активности (ФИ) ответных реакций, что затрудняет начального торможения гистратии постсинаптических потенциалов картину взаимоотношений при этом непреднамеренно а более крупных нейронах, Указанные выше причины отношения процессов возбуждения и торможения к корковому белому веществу (звенья, модифицирующие рующей периферической системы заключалась в выводе начального возбуждения при использовании в качестве центрального раздражителя лученных этими методами.

Возбудимость нейрона стимулируется. Однако изменение раздражения отражает не нейрона коры, сколько все дающих к нему афферентного белого вещества (звенья, модифицирующие рующей периферической системы заключалась в выводе начального возбуждения при использовании в качестве центрального раздражителя лученных этими методами.

Опыты проведены на кошках (внутрибрюшинно), а затем об электрокожное раздражение передней лапы, толчком тока служил щелчок, поступающий который подавали прямоугольные дой 10—20 В. В качестве стимулятора ИФК-120 (интенсивность 0,27 во всех случаях составляла 0, исследуемому полушарию. Ответные постсинаптические гистогаммы.

Наряду с одиночными р В этом случае интервалы между изменениями в пределах 300