

УДК 612.825

В. Д. Тараненко, К. Кашайова

РЕАКЦИИ ВОЗБУЖДЕНИЯ НЕЙРОНОВ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОЛОСКИ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ (ПОЛЕ 5) МОЗГА КОШКИ НА ВНУТРИКОРКОВОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ ЧЕРЕЗ РАЗНУДАЛЕННЫЕ ЭЛЕКТРОДЫ

В настоящее время трудно точно ответить на вопрос, какими возможностями обладают корковые нейронные цепи для обеспечения распространения возбуждения в пределах той зоны коры, куда адресуется афферентная импульсация или где возникло возбуждение. Среди множества причин, которые обуславливают эти трудности, особая роль принадлежит тормозным нейронам, которые, как свидетельствуют данные литературы [2, 5—9, 11, 14, 17], обеспечивают развитие тормозных реакций во многих, а часто и в подавляющем большинстве нейронов непосредственно в очаге возбуждения и вблизи него. Несмотря на это, в деятельное состояние способно вовлекаться значительное количество нейронов коры, расположенных даже на значительном расстоянии от места, куда поступил афферентный поток или где был создан очаг возбуждения прямым раздражением [3, 5, 8, 10, 11]. Это свидетельствует о том, что торможение избирательно развивается в определенных нейронных цепях, популяциях нейронов или даже отдельных нервных клетках, обеспечивая таким образом направленное развитие процесса возбуждения.

Представляет определенный интерес вопрос о том, как будут вовлекаться в работу нейронных цепей отдельные нейроны коры, если очаг возбуждения в ней будет изменять свою локализацию по отношению к исследуемому нейрону. Какую роль в этих процессах играют терминали афферентных нейронов?

В связи с этим нами проведено настоящее исследование, в котором изучали реакции нейронов острой и трехнедельной изолированных полосок ассоциативной коры на внутрикорковое раздражение (ВКР) через разноудаленные электроды.

Методика исследований

Опыты проведены на 14 кошках. У 7 кошек исследовали реакции нейронов остроизолированной полоски ассоциативной коры, у остальных — трехнедельной полоски этой же зоны. Изоляцию участка осуществляли по ранее описанной методике [10].

Подготовительные операции проводили под легким нембуталовым наркозом (25—30 мг/кг, внутривенно). Исследование реакций нейронов начинали через 6—8 ч после введения наркоза. К этому времени животных обезбуживали тубокурарином (0,5 мг/кг) и переводили на искусственное дыхание. В полосу погружали три раздражающих электрода из изолированной (за исключением кончика) нихромовой проволоки диаметром 100 мкм с расстоянием между ними 1 мм на глубину 1,5 мм. Раздражающие электроды соединяли с электростимулятором посредством коммутатора, что позволяло последовательно наносить ВКР через каждый из них. Индифферентный электрод размещали на мягких тканях головы. Отводящий микроэлектрод вводили в полосу на расстоянии 1 мм от первого раздражающего, как показано на рис. 1, г.

При погружении отводящего микроэлектрода с помощью микроманипулятора ИПМ-2 периодически наносили раздражение через первый раздражающий электрод силой, в 2—5 раз превышающей пороговую, для получения прямого коркового ответа (ПКО) полоски. ПКО регистрировали макроэлектродом, расположенным на расстоянии 1 мм от первого раздражающего электрода.

При обнаружении нейрона, реагирующего на ВКР через первый раздражающий электрод, его реакцию регистрировали, а затем раздражения наносили через второй и третий раздражающие электроды и определяли их эффективность при этой же или

другой силе раздражения. Для вали обычную электрографическую пленку внемклеточных реакций нейронов постоянно орошали 0,5 % раствором

Рез

В проведенных исследованиях полосках ассоциативной коры на расстоянии 1 мм от места

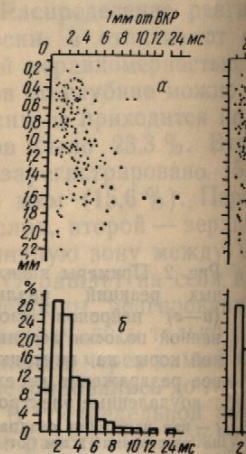


Рис. 1. Распределение нейронов раздражение через электроды и этого микроэлектрода, по скр

а — корреляционные поля реагирующих реакций. Точками обозначены реакции глубина (мм); б — гистограммы скр тикали — количество нейронов (%), глубине расположения. По горизонт г — схема расположения электродов на расстоянии 1—3 мм от места п Ма — корков

зарегистрированы внемклеточно. Далеко не все из э вать потенциалами действе более удаленные электрод гировали ПД 79,4 % нейтрехнедельной полоски из реакции на ВКР, приложмые через третий электроизолированной полоски и социативной коры мозга к

В настоящей работе д на ВКР, наносившиеся че

Реакции нейронов о реакции 154 нейронов остр мозга на ВКР, приложенни рации внемклеточной актив гирующих нейронов, а та ответов, в зависимости от дом и точкой ВКР.

Нейроны, реагирующие ружены по всей толще кор речнику коры характериз

другой силе раздражения. Для усиления и регистрации реакций нейронов использовали обычную электрографическую установку для микроэлектродных исследований внеклеточных реакций нейронов. В процессе опыта обнаженные края раны на голове постоянно орошали 0,5 % раствором новокаина.

Результаты исследований

В проведенных исследованиях на остро и хронически изолированных полосках ассоциативной коры на одиночные ВКР, наносимые на расстоянии 1 мм от места погружения отводящего микроэлектрода.

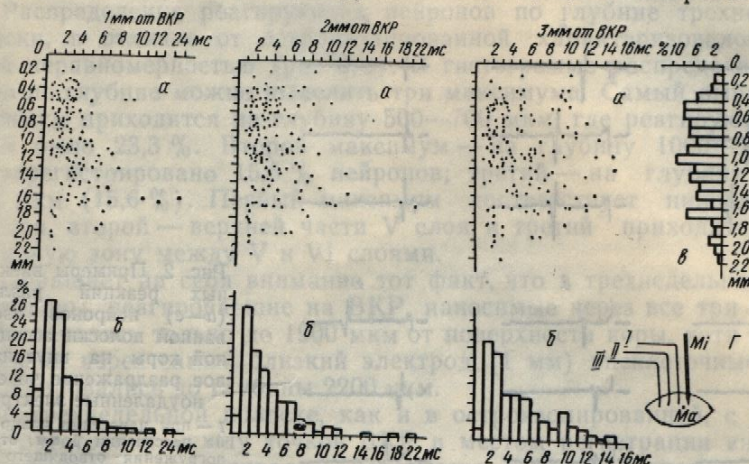


Рис. 1. Распределение нейронов остроизолированной полоски поля 5, реагирующих на раздражение через электроды на расстоянии 1, 2 и 3 мм от места погружения отводящего микроэлектрода, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в полоске.

a — корреляционные поля реагирующих нейронов по глубине расположения и скрытому периоду их реакций. Точками обозначены реагирующие нейроны. По горизонтали — время (мс), по вертикали — глубина (мм); *б* — гистограммы скрытых периодов реакций. По горизонтали — время (мс), по вертикали — количество нейронов (%); *в* — гистограммы глубины расположения реагирующих нейронов по глубине расположения. По горизонтали — количество нейронов (%), по вертикали — глубина (мм); *г* — схема расположения электродов в полоске. I—III — раздражающие электроды, расположенные на расстоянии 1—3 мм от места погружения отводящего микроэлектрода, *Mi* — микроэлектрод, *Ma* — корковый макроэлектрод для отведения ПКО.

зарегистрированы внеклеточно реакции 296 и 218 нейронов соответственно. Далеко не все из этих нейронов сохраняли способность реагировать потенциалами действия (ПД) при нанесении раздражения через более удаленные электроды. При раздражении на расстоянии 2 мм реагировали ПД 79,4 % нейронов остроизолированной и 56,0 % нейронов трехнедельной полосок из общего числа нейронов, обнаруженных по их реакции на ВКР, приложенное на расстоянии 1 мм. На ВКР, наносимые через третий электрод, реагировали только 52,0 % нейронов остроизолированной полоски и 41,3 % нейронов трехнедельной полоски ассоциативной коры мозга кошки.

В настоящей работе далее приводятся данные о реакциях нейронов на ВКР, наносившиеся через все три электрода.

Реакции нейронов остроизолированной полоски. Исследованы реакции 154 нейронов остроизолированной полоски ассоциативной коры мозга на ВКР, приложенные на расстоянии 1, 2 и 3 мм от места регистрации внеклеточной активности. Определена глубина локализации реагирующих нейронов, а также продолжительность скрытых периодов их ответов, в зависимости от расстояния между отводящим микроэлектродом и точкой ВКР.

Нейроны, реагирующие на ВКР, приложенное в трех точках, обнаружены по всей толще коры (рис. 1, а, в). Их распределение по поперечнику коры характеризуется значительным преобладанием на глуби-

К а ш а й о в а

ИЯ НЕЙРОНОВ ССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ ВНУТРИКОРКОВОЕ АЛЕННЫЕ ЭЛЕКТРОДЫ

ветить на вопрос, какими воз-
ные цепи для обеспечения рас-
ой зоны коры, куда адресуется
якло возбуждения. Среди мно-
ети трудности, особая роль
рые, как свидетельствуют дан-
спечивают развитие тормозных
ошем большинстве нейронов
вблизи него. Несмотря на это,
аться значительное количество
а значительном расстоянии от
или где был создан очаг воз-
, 10, 11]. Это свидетельствует
вивается в определенных ней-
даже отдельных нервных клет-
енное развитие процесса воз-

вопрос о том, как будут вodelьные нейроны коры, если свою локализацию по отношению к этим процессам играют тер-

ящее исследование, в котором недельной изолированных половое раздражение (ВКР) че-

ваний

ек исследовали реакции нейронов у остальных — трехнедельной по-
вляли по ранее описанной мето-

легким нембуталовым паркомом реакция нейронов начинали через животных обездвигивали тубокура-дыхание. В полосу погружали три (исключением кончика) нихромовой ду ними 1 мм на глубину 1,5 мм. мулятором посредством коммутато-рез каждый из них. Индифферент-ны. Отводящий микроэлектрод вво-раздражающего, как показано на

с помощью микроманипулятора в первый раздражающий электродлучения прямого коркового ответа людом, расположенным на расстоя-

ВКР через первый раздражающий
 раздражения наносили через второй
 их эффективность при этой же или

не 0,3—1,5 мм от поверхности, что соответствует III—V слоям. Довольно много их обнаружено и в VI слое (26,7 %), однако плотность расположения реагирующих нервных клеток по всей толще этого слоя неравномерная и в целом невысокая. Только на глубине 1,6—1,7 мм их выявлено заметно больше, чем на других уровнях VI слоя. В I и II слоях нейронов, отвечающих на раздражение ПД, было мало (2,0 и 2,6 % соответственно).

В ответ на ВКР, наносимые через три электрода, скрытый период реакции у разных нейронов мог изменяться по-разному либо оставался

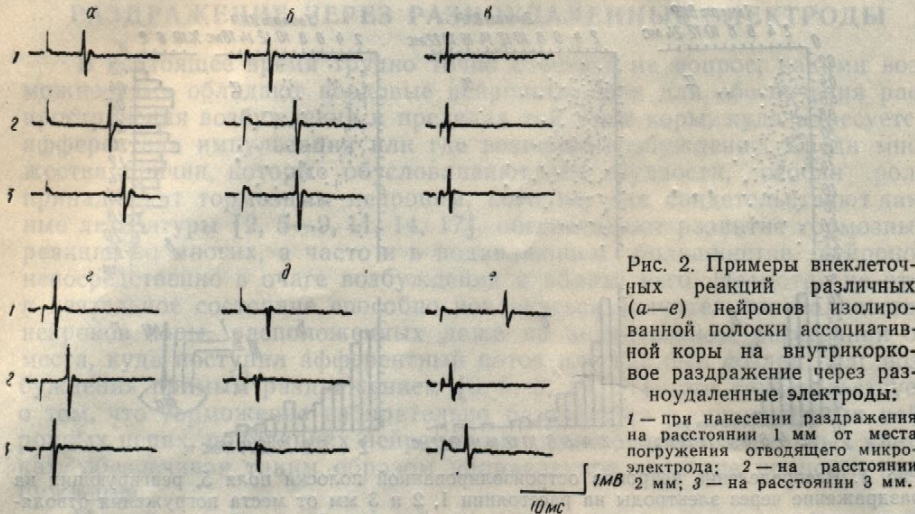


Рис. 2. Примеры внеклеточных реакций различных (а—е) нейронов изолированной полоски ассоциативной коры на внутрикорковое раздражение через разноудаленные электроды:

1 — при нанесении раздражения на расстоянии 1 мм от места погружения отводящего микроэлектрода; 2 — на расстоянии 2 мм; 3 — на расстоянии 3 мм.

постоянным (рис. 2). Однако, как это видно на рис. 1, с увеличением расстояния между отводящим и раздражающим электродами происходит увеличение доли ответов, которые возникают полисинаптически.

При нанесении раздражения через первый электрод 9 % нейронов отвечали со скрытым периодом до 1 мс, т. е. возбуждались антидромно или непосредственно. Скрытый период реакций 54 % нейронов составлял 1,1—3,0 мс. Большинство этих клеток реагировали моносинаптически. Однако некоторые из них (см. таблицу) отвечали на ВКР антидромно. Еще 22,7 % нейронов имели скрытый период импульсных ответов 3,1—5,0 мс. Они вовлекались в реакцию через 2 или 3 синаптических переключения. Остальные 14,3 % нейронов отвечали на ВКР полисинаптически. Среди них только отдельные нейроны реагировали со скрытым периодом более 8 мс. Максимальная продолжительность скрытого периода составила 25 мс и отмечена только у одного нейрона (рис. 1).

При нанесении раздражения на расстоянии 2 мм от места погружения отводящего микроэлектрода доля нейронов, возбуждающихся антидромно и непосредственно, составила только 4 %. Моносинаптически (со скрытым периодом 1,1—3,0 мс) реагирующие нейроны, обнаруженные в этой серии, составили 46 %; 24 % нейронов реагировали на ВКР ди- и трисинаптически. Количество нейронов, отвечавших на раздражение с большим скрытым периодом, возросло до 26 %. Большинство из них (24 %) реагировали с латентным периодом до 12 мс. Скрытые периоды продолжительностью более 12 мс зарегистрированы всего у трех нейронов (15, 18 и 23 мс).

В ответ на ВКР на расстоянии 3 мм антидромно возбуждающихся нейронов осталось только 2,6 %. Моносинаптически возбуждались 40,3 % нервных клеток. Несколько уменьшилось количество нейронов,

реагировавших на раздражение 19,4 %. Число нейронов с р возросло до 37,7 %. Однако го периода ответов не превышает нейроны обнаружены по циативной коры.

Реакции нейронов трех серии внеклеточно исследов ВКР, приложенное на расст

Распределение реагируе полоски, в отличие от ост тойкой неравномерностью (р ронов по глубине можно вы максимум приходится на гл ронов было 23,3 %. Второ где зарегистрировано 15,6 1500 мкм (15,6 %). Первый III слоя, второй — верхней граничную зону между V и

Обращает на себя вни ке нейроны, реагировавшие да, встречались только до 1 дражении через самый бли регистрировались до глубин

В трехнедельной полос нием расстояния между то ной активности увеличивал Однако у нейронов хронич

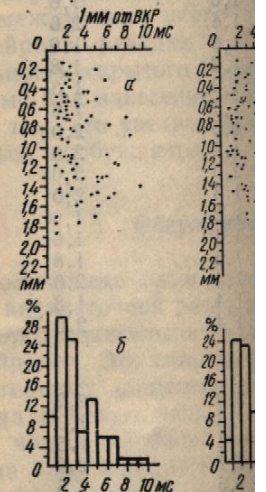


Рис. 3. Распределение ней для 5, реагирующих на ВК дам их реакции Обозн

продолжительность скрыто остроизолированной полоск скрытыми периодами реаг и третьей серии опытов

На раздражение, нан периодом до 1 мс включи роны полоски возбуждали

тствует III—V слоям. Довольно (3,7 %), однако плотность распределения по всей толще этого слоя не только на глубине 1,6—1,7 мм их уровней VI слоя. В I и II слое ПД, было мало (2,0 и

и электрода, скрытый период ответа по-разному либо оставался

Рис. 2. Примеры внеклеточных реакций различных (а—в) нейронов изолированной полоски ассоциативной коры на внутрикорковое раздражение через разноудаленные электроды:

1 — при нанесении раздражения на расстоянии 1 мм от места погружения отводящего микроэлектрода; 2 — на расстоянии 2 мм; 3 — на расстоянии 3 мм.

но на рис. 1, с увеличением расстояния между электродами происходят полисинаптические.

Первый электрод 9 % нейронов возбуждались антидромно, 54 % нейронов составили моносинаптически (отвечали на ВКР антидромно) импульсных ответов через 2 или 3 синаптических периода нейроны отвечали на ВКР. Самые нейроны реагировали максимальной продолжительностью ответа только у одного нейрона

на расстоянии 2 мм от места погружения электродов, возбуждающихся антидромно 4 %. Моносинаптически реагирующие нейроны, обнаруженные нейроны реагировали на ВКР, отвечавших на раздражение до 26 %. Большинство из них до 12 мс. Скрытые периоды зарегистрированы всего у трех

антидромно возбуждающихся полисинаптически возбуждались. Было количество нейронов,

реагировавших на раздражение ди- и трисинаптически — их осталось 19,4 %. Число нейронов с реакциями полисинаптического характера возросло до 37,7 %. Однако максимальная продолжительность скрытого периода ответов не превышала 15 мс. Полисинаптически реагирующие нейроны обнаружены по всей глубине изолированной полоски ассоциативной коры.

Реакции нейронов трехнедельной изолированной полоски. В этой серии внеклеточно исследованы реакции 90 нейронов, реагирующих на ВКР, приложенное на расстоянии 1, 2 и 3 мм.

Распределение реагирующих нейронов по глубине трехнедельной полоски, в отличие от остроизолированной, характеризовалось некоторой неравномерностью (рис. 3, а). В гистограмме распределения нейронов по глубине можно выделить три максимума. Самый выраженный максимум приходится на глубину 500—700 мкм, где реагирующих нейронов было 23,3 %. Второй максимум — на глубину 1000—1200 мкм, где зарегистрировано 15,6 % нейронов; третий — на глубину 1300—1500 мкм (15,6 %). Первый максимум соответствует нижней части III слоя, второй — верхней части V слоя и третий приходится на пограничную зону между V и VI слоями.

Обращает на себя внимание тот факт, что в трехнедельной полоске нейроны, реагирующие на ВКР, наносимые через все три электрода, встречались только до 1900 мкм от поверхности коры, хотя при раздражении через самый близкий электрод (1 мм) внеклеточные ответы регистрировались до глубины 2200 мкм.

В трехнедельной полоске, как и в остроизолированной, с увеличением расстояния между точкой ВКР и местом регистрации внеклеточной активности увеличивалось количество полисинаптических ответов. Однако у нейронов хронически изолированной полоски максимальная

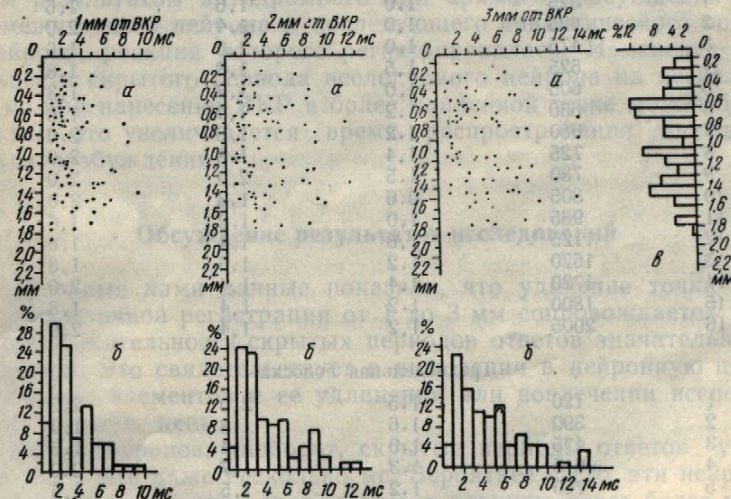


Рис. 3. Распределение нейронов трехнедельной изолированной полоски поля 5, реагирующих на ВКР на расстоянии 1, 2 и 3 мм, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в полоске. Обозначения те же, что и на рис. 1.

продолжительность скрытого периода была меньше, чем у нейронов остроизолированной полоски и составляла от 10 до 14 мс. С такими скрытыми периодами реагировали только отдельные нейроны во второй и третьей серии опытов (рис. 3, б).

На раздражение, наносимое через первый электрод, со скрытым периодом до 1 мс включительно реагировало 10 % нейронов. Эти нейроны полоски возбуждались антидромно или непосредственно. 55,5 %

нейронов отвечали на ВКР со скрытым периодом 1,1—3,0 мс. Некоторые из них также могли возбуждаться антидромно, но большинство — моносинаптически. 20 % нейронов вовлекались в реакцию через 2—3 синаптических переключения. Полисинаптические реакции были зарегистрированы у 14,5 % нейронов. Их скрытый период составлял 5,1—9,5 мс.

Как видно на рис. 3, а, б, при регистрации на расстоянии 2 мм от раздражающего электрода 4,4 % нейронов трехнедельной полоски реагировали на ВКР антидромно со скрытым периодом до 1 мс. 47,8 % нейронов имели скрытый период 1,1—3,0 мс и возбуждались в основном моносинаптически. 18,9 % нейронов реагировали с латентным периодом 3,1—5,0 мс, т. е. ди- или даже трисинаптически. Количество нервных клеток, реагирующих с большим числом синаптических переключений, возросло почти в 2 раза по сравнению с числом полисинаптически отвечающих нейронов при раздражении на расстоянии 1 мм и составило 28,9 %. Однако только у 2 % этих нейронов продолжительность скрытого периода реакции превысила 10 мс.

Нейроны, реагирующие на ВКР, наносимые через разноудаленные электроды, с нетипичным изменением продолжительности скрытых периодов

№ пп	Глубина локали- зации нейронов, мкм	Расстояние между точкой ВКР и точкой погружения микроэлектрода		
		1 мм	2 мм	3 мм
Продолжительность скрытых периодов, мс				
Остроизолированная полоска				
1	325	1,0	1,6	1,6
2	425	1,0	1,4	2,0
3	475	1,0	1,6	1,6
4	525	1,5	1,8	1,8
5	605	1,0	1,3	1,3
6	650	1,2	1,4	1,6
7	680	1,2	1,6	2,0
8	725	1,4	1,8	2,0
9	780	1,5	2,0	2,0
10	805	0,6	1,3	2,0
11	985	1,0	1,2	1,6
12	1125	1,0	1,4	1,6
13	1620	1,2	1,6	1,8
14	1720	1,4	1,4	2,0
15	1800	1,2	1,4	1,8
16	2005	1,2	1,4	2,0
Трехнедельная полоска				
1	120	1,5	2,0	2,2
2	390	1,6	1,8	1,0
3	475	1,0	1,4	1,5
4	615	1,3	1,7	2,0
5	760	1,2	1,5	1,5
6	850	1,2	1,4	1,4
7	915	1,6	1,8	1,6
8	1015	1,0	1,2	2,0
9	1040	1,0	0,8	1,0
10	1065	1,1	1,4	2,0
11	1455	1,2	1,3	1,3

Удаление точки ВКР до 3 мм привело к еще большему увеличению количества полисинаптических ответов (36,6 %), хотя число антидромных и моносинаптических ответов осталось достаточно высоким (42,2 %). Ди- и трисинаптически реагировало 21,2 % нейронов. Максимальная продолжительность скрытого периода составила 14 мс.

Следует отметить, что для полоски ассоциативной коры, состоящая между раздражающей точкой и скрытых периодов, характерна для одного или нескольких с тем у некоторых нейронов продолжительности латентного периода, подаваемые через разноудаленные электроды, приведены в «ближнем» расстоянии не прерываемых была выявлена короткая продолжительность между точкой внеклеточной активности, а затем и 3 мм, скрытые продолжительности менее чем на 1 мс, что является синаптической передачи. Очевидно, приложенное на расстоянии возбуждения или прямым действием на клетки, а увеличение или уменьшение продолжительности скрытого периода при изменении локализации точки раздражения в зоне действия раздражения.

Некоторая часть нейронов реагирует на расстоянии 1 мм со скрытыми периодами реакций. Однако увеличение продолжительности активности в зоне действия раздражения вызвало изменение продолжительности скрытого периода до 0,1—0,5 мс, что не может быть связано с тем, что увеличивается продолжительность импульса возбуждения.

Обсуждение результатов

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что точки внеклеточной регистрации продолжительности скрытых периодов нейронов. Это свидетельствует о наличии полных элементов и ее продолжительности в новую цепь.

У части нейронов, наоборот, продолжительность скрытого периода в дальнейшем раздражении возросла, чем при ближнем раздражении. Это свидетельствует о том, что продолжительность скрытых периодов реакций при раздражении коры в радиусе 1 мм от точки раздражения были неоднозначными (рис. 2).

Важно отметить, что при раздражении коры в радиусе 1 мм от точки раздражения все же сохраняет способность реагировать на раздражение. Это подтверждается тем, что при раздражении коры в радиусе 1 мм от точки раздражения возникновение ПКО. Это подтверждается тем, что при раздражении коры в радиусе 1 мм от точки раздражения возникновение ПКО. Это подтверждается тем, что при раздражении коры в радиусе 1 мм от точки раздражения возникновение ПКО.

периодом 1,1—3,0 мс. Некоторое количество нейронов, но большинство — в реакцию через 2—3 мс. Реакции были зарегистрированы в скрытый период составлял 5,1—

реакции на расстоянии 2 мм от точки ВКР в трехнедельной полоски реакцией периодом до 1 мс. 47,8 % нейронов возбуждались в основном с латентным периодом синаптически. Количество синаптических реакций по сравнению с числом полиграфических на расстоянии 2 мм у 2 % этих нейронов продолжительность превысила 10 мс.

из разноудаленные электроды, латентности скрытых периодов

точкой ВКР и точкой погружения микроэлектрода

2 мм | 3 мм

длительность скрытых периодов, мс

полоска

1,6	1,6
1,4	2,0
1,6	1,6
1,8	1,8
1,3	1,3
1,4	1,6
1,6	2,0
1,8	2,0
2,0	2,0
1,3	2,0
1,2	1,6
1,4	1,6
1,6	1,8
1,4	2,0
1,4	1,8
1,4	2,0

та

2,0	2,2
1,8	1,0
1,4	1,5
1,7	2,0
1,5	1,5
1,4	1,4
1,8	1,6
1,2	2,0
0,8	1,0
1,4	2,0
1,3	1,3

еще большему увеличению (21,2 %), хотя число антидромных реакций достаточно высоким (21,2 % нейронов. Максимальная составила 14 мс.

Следует отметить, что для большинства нейронов изолированной полоски ассоциативной коры, реагирующих на ВКР, с увеличением расстояния между раздражающим и отводящим электродами продолжительность скрытых периодов ответов изменялась на величину, характерную для одного или нескольких синаптических переключений. Вместе с тем у некоторых нейронов наблюдалось нетипичное изменение продолжительности латентного периода реакции на электрические стимулы, подаваемые через разноудаленные электроды. Так, скрытые периоды ответов нейронов, приведенных в таблице, при раздражении на «ближнем» расстоянии не превышали 1,6 мс, а при нанесении парных стимулов была выявлена короткая рефрактерность. С увеличением расстояния между точкой внеклеточной регистрации и точкой ВКР до 2 мм, а затем и 3 мм, скрытые периоды реакций этих нейронов изменялись менее чем на 1 мс, что явно недостаточно для осуществления синаптической передачи. Очевидно, ответы этих нейронов на раздражение, приложенное на расстоянии 1 мм, обусловлены антидромным возбуждением или прямым действием электрического тока на отвечающие клетки, а увеличение или уменьшение скрытых периодов на несколько десятых мс при изменении локализации точки ВКР может быть объяснено разной скоростью распространения возбуждения по находящимся в зоне действия раздражения терминалам этих нейронов.

Некоторая часть нейронов реагировала на ВКР, приложенное на расстоянии 1 мм со скрытыми периодами, характерными для синаптических реакций. Однако увеличение расстояния между местом отведения внеклеточной активности нейронов и точкой ВКР до 2 и 3 мм вызывало изменение продолжительности скрытых периодов их ответов на 0,1—0,5 мс, что не может быть связано с синаптическими процессами. Скорее всего, скрытый период ответов таких нейронов является суммарным результатом антидромного или прямого возбуждения какого-то промежуточного нейрона и последующего синаптического возбуждения нейрона, реакция которого регистрировалась. Изменение продолжительности скрытого периода исследуемого нейрона на несколько десятых мс при нанесении ВКР в более удаленной точке может быть связано с тем, что увеличивается время распространения антидромного импульса возбуждения.

Обсуждение результатов исследований

Полученные нами данные показали, что удаление точки ВКР от точки внеклеточной регистрации от 1 до 3 мм сопровождается увеличением продолжительности скрытых периодов ответов значительного числа нейронов. Это свидетельствует о включении в нейронную цепь дополнительных элементов и ее удлинении или вовлечении исследуемого нейрона в новую цепь.

У части нейронов, наоборот, скрытые периоды ответов уменьшались на одну или даже несколько мс. Вероятнее всего, эти нейроны при дальнейшем раздражении вовлекались в реакцию через более короткие цепи, чем при ближнем раздражении. У некоторых нейронов изменения скрытых периодов реакций при удалении раздражения на 2 и 3 мм были неоднозначными (рис. 2).

Важно отметить, что при ВКР на расстоянии 3 мм часть нейронов все же сохраняет способность возбуждаться антидромно или непосредственно реагировать на раздражение силой в несколько порогов для возникновения ПКР. Это подтверждают данные литературы [5, 17, 18] об эффективности электрического раздражения силой 4—5 порогов для нейронов коры в радиусе до 3 мм. Однако при электрическом раздражении коры, как было установлено рядом авторов [13—16] и как это видно из результатов наших исследований, для большинства корко-

вых нейронов синаптическая активация оказывается более эффективным возбуждающим фактором, чем прямое действие раздражающего тока.

Обращает на себя внимание тот факт, что в остро изолированной полоске распределение по глубине нейронов, реагирующих на раздражение через разноудаленные электроды, довольно равномерно в III—V слоях, тогда как в трехнедельной полоске можно выделить три максимума отвечающих нейронов.

Равномерное распределение реагирующих на ВКР (приложенное на всех трех расстояниях) нейронов по глубине в остроизолированной полоске объясняется, по-видимому, тем, что афферентные окончания распространяются по всему поперечнику ассоциативной коры без преимущественной концентрации на каком-либо одном уровне [4] и в условиях острой изоляции в пределах полоски они продолжают функционировать. Неравномерность распределения нейронов по глубине в трехнедельной полоске может отражать особенности внутрикорковых межнейронных связей, неосложненных влияниями афферентных окончаний, так как к этому времени происходит практически полная их дегенерация [12].

Тот факт, что в трехнедельной полоске значительно меньше нервных клеток реагирует на ВКР, приложенное в разных точках, чем в остроизолированной полоске, свидетельствует, по нашему мнению, о важной роли терминалей аксонов афферентных нейронов в формировании нейронных цепей, обеспечивающих дальнейшую передачу возбуждения по элементам коры. Эти терминали, распространяясь в горизонтальном направлении на 500—1500 мкм [1, 4], могут обеспечивать возбуждение нейронов, удаленных от места входа в кору афферентного волокна или от очага возбуждения без вовлечения близких к очагу промежуточных нейронов.

Способность нейронов реагировать на раздражение, приложенное на разных расстояниях, указывает на возможность участия одних и тех же нервных клеток в формировании различных функциональных цепей, в которых осуществляется переработка поступающей информации или создаются условия для ее передачи в другие отделы мозга.

Полученные нами данные о том, что независимо от расстояния между отводящим и раздражающим электродами (в пределах использованных нами расстояний) скрытые периоды подавляющего большинства ответов нейронов ассоциативной коры мозга не превышают 15—20 мс, еще раз свидетельствуют, что в коре головного мозга за это время заканчивается первичный анализ поступающей информации [5, 10]. Более поздние ответы нейронов коры обусловлены их взаимодействием с нейронами других зон коры и отделов мозга.

V. D. Taranenko, K. Kassayová

EXCITATORY NEURON RESPONSES TO INTRACORTICAL STIMULATION BY ELECTRODES AT DIFFERENT INTERVALS IN ISOLATED SLABS OF CAT ASSOCIATION CORTEX (AREA 5)

Summary

154 neuron responses to intracortical stimulation at distance of 1, 2 and 3 mm between stimulating and recording electrodes were studied in an acute isolated slab and 90 neuron responses were studied in a slab of association cortex which had been isolated for three weeks. It is shown that electrical current exerts a direct stimulating effect on neurons in a radius 1-3 mm only to a negligible extent. Most cortical neurons are easily activated synaptically. Peculiarities are found in distribution of neuron responses to intracortical stimulation according to the duration of the latent periods and to the depth of location in the association cortex slab. The differences between neuron responses in acute and three-week isolated slabs testified that afferent fibres and their terminals are very important in the transmission of the excitation in the brain cortex.

I. I. Mechnikov State University, Odessa

1. Бурчинская Л. Ф. Нейроны ассоциативной области коры. — 42.
2. Воронин Л. Л. О синаптическое корковое раздражение. — с. 15—19.
3. Заркешев Э. Г. Нейронные. — 144 с.
4. Полякова А. Г. Функционала. — М.: Наука, 1977. — 165.
5. Серков Ф. Н. Электрофизиол. — М.: Наука, 1977. — 215 с.
6. Серков Ф. Н. О тормозящих. — 28, № 2, с. 131—138.
7. Серков Ф. Н., Яновский Е. коры кошки. — Нейрофизиол.
8. Сторожук В. М. Функционала. — М.: Наука, 1974. — 270.
9. Сухов А. Г. К вопросу о. — 1968, 54, № 3, с. 270—275.
10. Тараненко В. Д., Рабцевич. — 1982, 14, № 1, с. 85—93.
11. Шуранова Ж. П. Исследования мозга млекопитающих.
12. Creutzfeldt G., Struck G. N. cortexinsel der Katze: Hirnzellpopulation ohne afferente. — N 6, S. 708—732.
13. Gustafsson B., Jankowska. — rical pulses applied extracortically.
14. Jankowska E., Padel V., T. by intracortical stimuli. — J. Neurophysiol., 1966, 184, N 1, p. 1.
15. Krnjević K., Randić M., S. J. Physiol., 1966, 184, N 1, p. 1.
16. Li Ch.-L., Chou S. N. Cortical stimulation. — J. Cell. and Comp. Physiol., 1966, 184, N 1, p. 1.
17. Phillips C. G. Cortical moted Betz cells in the cat. — J. Neurophysiol., 1966, 184, N 1, p. 1.
18. Ranch G. B. Which element central nervous system: a. — J. Neurophysiol., 1966, 184, N 1, p. 1.
19. Watanabe S., Yuasa H. Ne. — J. Neurophysiol., 1970, 20, N 6, p. 6.

Каф. физиологии Одес. ун-та

казывается более эффективным действие раздражающего тока. Факт, что в остро изолированной коре, реагирующих на раздражение равномерно в III—V слое можно выделить три максимума возбуждения, зависящих от глубины на ВКР (приложенное раздражение в остризолированной коре, чтоafferентные окончания ассоциативной коры без преобладания на одном уровне [4] и в условиях они продолжают функционировать по глубине в трехнеuronов по глубине в трехнеuronности внутриворковых межнейронных афферентных окончаний, практически полная их дегенерация). Максимумы возбуждения в коре значительно меньше нервное в разных точках, чем в остризолированной коре, по нашему мнению, о нервных нейронах в формировавшейся передаче возбуждения, распространяясь в горизонтальном направлении [1, 4], могут обеспечивать возмещение в кору афферентного возбуждения близких к очагу поражения. Таким образом, приложенное раздражение, приложенное к коре, возможность участия одних и тех же нервных функциональных цепей, поступающей информации или в отдаленных отделах мозга. Таким образом, независимо от расстояния от раздражителя (в пределах использования подавляющего большинства нервных клеток мозга не превышают 15—20 мм от головного мозга за это время поступающей информации [5, 10]. Таким образом, в условиях их взаимодействием нервных клеток.

essayová
RACORTICAL STIMULATION
ALS IN ISOLATED SLABS
TEX (AREA 5)

at distance of 1, 2 and 3 mm studied in an acute isolated slab association cortex which had been current exerts a direct stimulating extant. Most cortical neurons and in distribution of neuron res- luration of the latent periods and b. The differences between neuron fied that afferent fibres and their the excitation in the brain cortex.

Список литературы

1. Бурчинская Л. Ф. Нейронный состав и межнейронные связи поля 5 теменной ассоциативной области коры мозга кошки.— *Нейрофизиология*, 1979, 11, № 1, с. 35—42.
2. Воронин Л. Л. О синаптических реакциях нейронов сенсомоторной коры на прямое корковое раздражение.— *Бюл. эксперим. биологии и медицины*, 1970, 70, № 7, с. 15—19.
3. Заркешев Э. Г. Нейронные механизмы корковой интеграции.— Л.: Наука, 1980,—144 с.
4. Полякова А. Г. Функциональная организация ассоциативной коры головного мозга.— М.: Наука, 1977.—165 с.
5. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.— Киев: Наук. думка, 1977.—215 с.
6. Серков Ф. Н. О тормозящих системах в структурах мозга.— *Физиол. журн.*, 1982, 28, № 2, с. 131—138.
7. Серков Ф. Н., Яновский Е. Ш. Постсинаптические потенциалы нейронов слуховой коры кошки.— *Нейрофизиология*, 1971, 3, № 4, с. 339—349.
8. Сторожук В. М. Функциональная организация нейронов соматической коры.— Киев: Наук. думка, 1974.—270 с.
9. Сухов А. Г. К вопросу о корковых тормозных нейронах.— *Физиол. журн. СССР*, 1968, 54, № 3, с. 270—275.
10. Тараненко В. Д., Рабцевич М. А. Реакции нейронов изолированной полоски слуховой коры мозга кошки на внутрикорковое раздражение.— *Нейрофизиология*, 1982, 14, № 1, с. 85—93.
11. Шуранова Ж. П. Исследование элементарных рабочих механизмов в коре большого мозга млекопитающих.— М.: Наука, 1977.—199 с.
12. Creutzfeldt G., Struck G. Neurophysiologie und Morphologie der chronisch isolierten cortexinsel der Katze: Hirnpotentiale und Neuronenaktivität einer isolierten Nervenzellpopulation ohne afferente Fasern.— *Arch. Psychiatr. und Z. Neurol.*, 1962, 203, N 6, S. 708—732.
13. Gustafsson B., Jankowska E. Direct and indirect activation of nerve cells by electrical pulses applied extracellularly.— *J. Physiol.*, 1976, 258, N 1, p. 33—61.
14. Jankowska E., Padel V., Tanaka R. The mode of activation of pyramidal tract cells by intracortical stimuli.— *J. Physiol.*, 1975, 249, N 5, p. 617—636.
15. Krnjević K., Randić M., Straughan D. Nature of a cortical inhibitory process.— *J. Physiol.*, 1966, 184, N 1, p. 49—77.
16. Li Ch.-L., Chou S. N. Cortical intracellular synaptic potentials and direct cortical stimulation.— *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 1960, 60, N 1, p. 1—16.
17. Phillips C. G. Cortical motor threshold and the threshold and distribution of excited Betz cells in the cat.— *Quart. J. Exp. Physiol.*, 1956, 41, N 1, p. 70—84.
18. Ranch G. B. Which elements are excited in electrical stimulation of mammalian central nervous system: a review.— *Brain Res.*, 1975, 98, N 3, p. 417—440.
19. Watanabe S., Yuasa H. Neuronal activity in the isolated slabs of the cat.— *Jap. J. Physiol.*, 1970, 20, N 6, p. 672—682.

Каф. физиологии Одес. ун-та

Поступила 22.06.82